© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über „extraintestinale" Verdauung im allgemeinen und bei Carabus auratus im besonderen.

Von Hermann Jordan, Tübingen.

Die Hauptabsicht, die ich in den folgenden Zeilen verfolge, ist, kurz einige Beobachtungen mitzuteilen, die ich bei der Nahrungsaufnahme von *Carabus* machen konnte. Allein, es will mir scheinen, als habe in der Wissenschaft die Einzeltatsache erst vollen Wert durch ihre Zusammenhänge und als sei es recht eigentlich unsere Aufgabe, einen jeden Befund als Glied in die ganze Kette von Erscheinungen einzufügen, denen er naturgemäß angehört.

Der Käfer, welcher Gegenstand meiner kleinen Untersuchung war, nimmt seine Nahrung auf dem Wege der „extraintestinalen" oder „extrasomatischen" Verdauung auf. Das eben scheint der Kernpunkt des Mitzuteilenden zu sein. Und so erlaube man mir eine kurze Zusammenstellung der Fälle, bei denen diese Art der Aufnahme beobachtet worden ist. Abgesehen davon, dass solch eine Zusammenstellung noch niemals erfolgt ist, hoffe ich durch die darzustellende Mannigfaltigkeit dem Leser eine Vorstellung von der Bedeutung des Vorganges geben zu können.

Verdauung außerhalb des, die Nahrung aufnehmenden Tieres findet jeweilig dann statt, wenn die Beute durch Größe oder Panzerung oder Zähigkeit des Fleisches — alles natürlich im Verhältnis zur Größe und Stärke des Räubers — der gewöhnlichen Nahrungsaufnahme allzugroße Schwierigkeiten in den Weg legt. Hierbei möchte ich unter „gewöhnlicher Nahrungsaufnahme" ein Verschlucken des ganzen Beutetieres oder Abreißen bezw. -beißen einzelner Stücke verstehen, die dann ihrerseits, zerkaut oder nicht, eingeschluckt werden. Da es sich hier um das Verhältnis von Beute zu Räuber handelt, so kann naturgemäß die Notwendigkeit der „extraintestinalen" Verdauung (fast) ganz am Räuber selbst, an seinen unvollkommenen Fresswerkzeugen, an der Enge seines Schlundes etc. liegen; in der Regel aber dürfen wir erwarten, dass die uns beschäftigende Erscheinung sich bei Tieren abspielen wird, die sich von Muscheln, Schnecken, Echinodermen, Arthropoden u. dgl. ernähren. Es kommt hinzu, dass die letzterwähnten Tiere besonders günstige Bedingungen für solche Auflösung bieten: Der Räuber wird sein Lösungsmittel, also vornehmlich ein eiweißlösendes Ferment in das Tier einspritzen und das Fleisch der Beute in deren eigener Schale auflösen. Die verflüssigte Substanz kann dann ohne weiteres eingesogen werden. So bedarf es oft nur winziger Löcher im Panzer oder in der Schale der Beute, um doch die Nahrung oft in erstaunlicher Weise auszunutzen: Durch ein kleines Loch vermag eine Spinne oder eine Dytiscuslarve ihre Beute derart auszusaugen, dass nicht einmal die Muskulatur der Beine übrig bleibt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wir haben noch ein Wort über den Saft zu sagen, mit dem die Lösung ausgeführt wird. In einigen Fällen sind bei Tieren, die sich der dargetanen Art, Nahrung aufzunehmen, bedienen, Vorderdarmdrüsen („Speicheldrüsen“) gefunden worden, deren Sekret Eiweiß zu verdauen imstande ist. Man hat dann diesen Drüsen und ihrem Sekret die Hauptrolle bei der extraintestinalen Verdauung zugeschrieben. In der Mehrzahl der Fälle (und der unsrige gehört hierher) ist jedoch der ausgespiene verdauende Saft nichts als das Sekret des Mitteldarmepithels, der Darmsaft also, der bei den Wirbellosen mit seinem tryptischen Ferment die Eiweißverdauung durchaus allein zu besorgen pflegt[1]). Wir wollen im folgenden diese beiden Fälle nicht getrennt voneinander betrachten, denn einmal interessiert uns hier vielmehr die Art, wie das Problem der Nahrungsaufnahme unter den angedeuteten schwierigen Bedingungen von den in Frage stehenden Tieren gelöst wird: hierbei ist es von untergeordneter Bedeutung, wo der verdauende Saft herstammt. Ferner aber liegt in keinem Falle der Beweis vor, dass bei den Tieren mit Eiweißferment führenden Speicheldrüsen, diese letzteren nun auch ausschließlich die extraintestinale Verdauung leisten, mit anderen Worten, ob der Unterschied zwischen den beiden von uns unterschiedenen Gruppen durchaus prinzipiell sei. —

Eudes-Deslonchamps[2]) machte im Jahre 1826 folgende eigenartige Entdeckung: In vielen Fällen beobachtete er, wie am Strande bei eintretender Ebbe je etwa 5 oder 6 Exemplare von *Asterias rubens*, zu einem Klumpen vereinigt — mit ineinandergeflochtenen Armen, auf einem großen Exemplar von *Mactra stultorum* L. saßen Die Ränder der Muschelschalen klafften und in diese Öffnung hatten die Seesterne dicke runde Blasen mit äußerst dünner Wand eingeführt, die mit einer durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt waren. Jeder Stern vermochte etwa 5 solcher Blasen auszusenden. An ihrem distalen Ende beschreibt nun unser Autor ein rundes weites Loch[3]), durch welches der Blaseninhalt langsam und tropfenweise sich ergoss. Die Muscheln selbst waren oft fast völlig aus ihrer Schale herausgelöst und gefressen, in anderen Fällen aber kaum angedaut. Immer jedoch waren sie tot oder doch gelähmt, rochen aber frisch, so dass kaum daran zu zweifeln war: die Stachelhäuter hatten ihre Beute in wirksamer Weise abgetötet.

Um was es sich nun bei diesen „Blasen“ handelt, lehrten MacAndrew und Barret[4]): Sie fanden, dass das Organ, welches

1) Ausnahmen sind eben jene Tiere mit eiweißverdauendem Speichel.

2) Eudes-Deslonchamps, 1826. Note sur l'Astérie commune Ann. Sc. nat. Paris. T. 9, p. 219—221.

3) Sicherlich ist solch ein Loch gar nicht vorhanden.

4) MacAndrew and L. Barret, 1857. List of *Echinodermata* dredged between Drontheim and the North Cap. Ann. Mag. nat. Hist. (2). Vol. 20, p. 43—46.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ein *Asterias* bis in das hintere Ende der Windungen einer *Littorina* einzuführen imstande ist, nichts anders sei, als der ausgestülpte Magen. Der Inhalt der Blase ist die Leibeshöhlenflüssigkeit, unter deren Druck die Magenwand erektionsartig vortritt, und sicherlich hat diese Flüssigkeit nichts mit dem Saft zu tun, den der Seestern auf sein Opfer tropfen lässt: dem Sekret des Magens selbst. Und dies Sekret hat nun die doppelte Aufgabe: 1. die Muschel zu töten oder doch derart zu lähmen, dass der Schließmuskeltonus vernichtet wird[5]). 2. Das Fleisch der Beute, in ihrer eigenen Schale zu verdauen, so dass hierauf das Lösungsprodukt mit Leichtigkeit aufgenommen werden kann.

Unsere in der Einleitung aufgestellte Behauptung, es sei die extraintestinale Verdauung nichts als eine Methode, solche Beute zu bewältigen, die auf dem gewöhnlichen Wege nicht zugänglich ist, erhält durch das Verhalten der Seesterne eine ganz besondere Stütze: Mit der Unzugänglichkeit der Beute fällt auch die Art der Nahrungsaufnahme fort; kleine Muscheln werden ganz verschluckt, z. B. lebt Astropecten, ein Seestern mit großer Scheibe und dementsprechend dehnbarem Munde, von kleinen Muscheln, die er ganz verschluckt, um die ausgedauten Schalen später wieder durch den Mund auszustoßen (ein After fehlt hier bekanntlich). Aber es gibt auch Arten, bei denen kleine Muscheln ganz verschluckt und innerhalb des Darmes — große Muscheln aber in der dargetanen Weise außerhalb des Darmes verdaut werden (Cuénot l. c. p. 41, *Asterina gibbosa*). Zu diesem, wie ich glaube, als erstes entdeckten Beispiele gesellten sich mit der Zeit eine Reihe anderer aus allen Gruppen der Wirbellosen[6]). Ja selbst bei den Protozoen dürften Fälle dieser Art vorkommen. So findet Cienkowski[7]), dass die amöbenähnlichen Jugendformen von *Colpodella pugnax*, *Vampyrella spirogyrae* und *V. pendula* Algenfäden eröffnen und den Zellinhalt aussaugen. Dem Autor scheint es nicht unwahrscheinlich, dass dies Eröffnen (bei Abwesenheit jeden mechanisch verletzenden Apparats) auf chemischem Wege vor sich geht. Der Protist legt sich dem Algenfaden dicht an und dürfte wohl zwischen diesem und dem

---

5) Abgesehen von Endes-Deslonchamps stellten L. Cuénot (1887 Contribution à l'étude anatomique des Astérides. Arch. zool. expér. [2], T. 5, Suppl. bis; auf Seite 41) und W. Hess (Die wirbellosen Tiere des Meeres. Hannover 1878) diese Giftwirkung fest.

6) Anders bei den Wirbeltieren, deren weite Mundöffnung und deren starker Kauapparat (Zähne und Kieferhebelwerk) durchgehends die Einführung chemisch unveränderter Nahrung in Mund und Darm gestattet. In den wenigen Fällen, in denen die Beute nicht total überwältigt werden kann, gehört diese selbst zu den Wirbeltieren und liefert dem Räuber mit ihrem Blute eine reichliche, nahrhafte und dabei schon gelöste Nahrung.

7) Cienkowski, L., 1865. Beiträge zur Kenntnis der Monaden. Arch. mikr. Anat. Bd. 1, p. 203—232.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eigenen Körper einen Tropfen Ferment ausscheiden, angetan, die Zellmembran zu lösen. Aus Cienkowski's Abbildungen ist recht wohl zu erkennen, wie der Größe des Beuteobjekts wegen, dieses durch das Protozoon keineswegs eingeschlungen werden kann.

Sehr bekannt ist ja wohl auch der Fall von Rhizostoma, die überhaupt keinen eigentlichen Mund besitzt. Man weiß, dass diese Tiere Fangarme haben, die von Kanälen durchbohrt sind, welche die Verbindung zwischen Magen und Außenwelt herstellen. Und zwar münden diese Kanäle in den Raum, den der Kranz von Fangarmen, die Trichterkrause, einschließt, also in den sogen. Trichter. In diesen Trichter wird die Beute gebracht und Hamann[8]) beobachtete, wie sie zerfällt und wie der Brei, der durch diese extraintestinale Verdauung entsteht, durch die Kanäle aufgenommen wird. —

Der Vollständigkeit halber sei hier an eine Angabe Darwin's[9]) erinnert, derzufolge Regenwürmer ein alkalisch reagierendes Sekret auf große, als Nahrung dienende Blätter ausspeien, einen Saft, der das Chlorophyll bräunt (tryptisches Ferment) und die Stärke der Spaltöffnungsschutzzellen löst. Doch zerfallen weder die mit dem Sekret befeuchteten Blätter, noch saugt etwa der Wurm die Lösungsprodukte ein. Höchstens dient wohl die Befeuchtung, vertrocknete Blätter weich, biegsam zu machen, so dass sie in die Wurmröhre eingezogen werden können; es wird hierzu der (fermenthaltige) Darmsaft[10]) genommen, weil ein anderes Sekret nicht zur Verfügung steht. —

Bei Arthropoden und Mollusken findet sich eine Anzahl Beispiele für extraintestinale Verdauung, bei der sich deutlich erkennen lässt, dass sie dem Zwecke dient, Nahrung, die dem Kauprozess unzugänglich ist, dem Räuber nutzbar zu machen. Ich erinnere vorab an die Tiere, die ihrer Beute, wie man zu sagen pflegte, das „Blut" aussaugen. Das sind vornehmlich die Spinnen, bei denen Bertkau[11]) nachwies, dass das „Aussaugen" sich auf den Gesamtinhalt des Chitinpanzers des Beutetieres erstreckt. Vorher ist diese

---

8) Hamann, 1881. Die Mundarme der Rhizostomen und ihre Anhangsorgane. Jenaer Zeitschr. Nat. Bd. 15, p. 278.

9) Darwin, Charles. Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer. Ch. Darwin's gesammelte Werke aus dem Englischen von J. Victor Carus, Bd. 14a, Stuttgart, E. Schweizerbart'scher Verlag 1882.

10) Dass es sich um Darmsaft und nicht um „Speichel" handelt, ist zum mindesten sehr wahrscheinlich. Fredericq und Krukenberg vermissen im Vorderdarm in der Tat jedes Ferment; und wenn Willem und Minne in Pharynx und Ösophagus eine tryptische Protease finden, eine Diastase aber vermissen, so spricht die Abwesenheit der Diastase schon gegen die Annahme, die extraintestinale Verdauung sei durch Vorderdarmsekret bewirkt. Ich konnte diese Protease nicht nachweisen.

11) Bertkau, Ph., 1884. Über den Bau und die Funktion der sogen. Leber bei den Spinnen. Arch. mikr. Anat. Bd. 23, p. 214—245.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Organmasse innerhalb genannten Panzers durch eingespritzten (gespienen) fermenthaltigen Saft gelöst worden. Hier haben wir nun den ersten Fall, bei dem diese Verdauung möglicherweise durch ein Sekret zuwege gebracht wird, das sogen. Speicheldrüsen entstammt[12]). Es handelt sich um die „Unterkieferdrüsen", Drüsen also, die „an der Innenseite, in der oberen Hälfte der langgestreckten Unterkiefer liegen, am reichlichsten und vollkommensten im Basalteil entwickelt, in schwächerer Andeutung aber auch bis fast in die Spitze reichend". Der Extrakt dieser Drüsen (von zwei Exemplaren von *Tarantula inquilina* ♀) verdaute den Thoraxinhalt einer Schmeißfliege in 24 Stunden zu einer zähen breiigen Masse. Gleiches Resultat wurde auch bei anderen Arten erzielt. Die lange Zeit, welche diese künstliche Verdauung in Anspruch nimmt — im Gegensatz zur kurzen Dauer des wirklichen Aussaugeprozesses — ist mit geringer Wirksamkeit von Extrakten (mit reinen Sekreten verglichen), ferner mit dem Fehlen der mechanischen Wirkung der Mundwerkzeuge zu motivieren. Hiermit ist natürlich nicht bewiesen, dass dem Drüsensekret ausschließlich die extraintestinale Verdauung zuzuschreiben sei und dass der Mitteldarmsaft sich keineswegs an diesem Prozess beteilige. Die Bedeutung dieses Aussaugens durch die Spinne ist übrigens zwiefältig. Vorab bieten chitinisierte Tiere beträchtlicher Größe (mit dem Räuber verglichen) — es handelt sich um Insekten und Spinnen — dem Zerbeißen die Schwierigkeiten, von denen wir schon sprachen. Dazu aber kommt, dass die dem Vorderdarm angehörigen Organe der Nahrungsaufnahme bei den Spinnen gar nicht imstande sind, auch nur kleine Bissen zu bewältigen; sie sind ganz für das Aufsaugen von Flüssigkeiten eingerichtet.

Man könnte den Begriff „extraintestinale Verdauung" noch weiter fassen als wir das bislang taten, könnte die Fälle hier aufzählen, bei denen die Nahrung (außerhalb des Darmes) nicht so sehr verflüssigt, als flüssig erhalten wird, wie dies bei denjenigen Tieren der Fall ist, die bei Wirbeltieren Blut saugen (*Hirudo*, *Ixodes*; diese sondern „Speichel" ab, der Blutgerinnung hintanhält, ähnliches sicherlich bei Stechmücken und Stechfliegen, *Dochmium duodenale* u. a. m.). Schließlich gehören hierhin auch die Säureschnecken, die mit Hilfe eines Sekrets, das freie Säure enthält (Schwefelsäure bei *Doleum galea*, *Pleurobranchaea merkelii* u. a. m. — Asparaginsäure bei *Tritonium* etc.), imstande sind, die harte Körperbedeckung von Muscheln und Seesternen mit der Radula anzubohren. Durch das kleine, meist ziemlich kreisrunde Loch führt die Schnecke sich die Weichteile der Beute zu; und zwar geschieht dies sicherlich

12) Bertkau, Ph, 1885. Über den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. mikr. Anat. Bd. 24, p. 398—451. Vgl. auch Westberg, 1900. Korr.-Bl. Nat. Ver. Riga. Bd. 43, p. 69.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf dem Wege der extraintestinalen Verdauung. Bei *Sycotypus canaliculatus* wurden diese Verhältnisse (soweit sie sich auf den letztgenannten Vorgang beziehen) von Mendel und Bradley[13]) genauer untersucht. Diese zu den Taenioglossen gehörende Art lebt (an der amerikanischen Küste des atlantischen Ozeans) auf Austernbänken. Auch diese Schnecken bohren ein Loch in die Austernschale und „saugen" die Weichteile dann aus. Es ergab sich nun, dass das Sekret[14]) der Speicheldrüsen eine auf Lackmus alkalisch reagierende Flüssigkeit ist, die reichlich Schleim enthält und die Fibrin und Gelatine zu verdauen imstande ist. Höchstwahrscheinlich löst dieser Saft das Austernfleisch in der eigenen Schale auf. (Gleiche Befunde bei *Fulgur carica*.)

Ganz ähnlich liegen die Dinge bei *Octopus*. Von diesen Tieren war es längst bekannt, dass sie, fast ohne den Panzer zu verletzen, die Eingeweide und (Bein-)Muskeln eines *Carcinus maenas* sich anzueignen vermögen[15]). Nachdem nun die Frage, ob das Sekret der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden auf Eiweiß eine verdauende Wirkung ausübe, von verschiedenen Autoren in widersprechendster Weise beantwortet worden war, dürfte Krause[16]) schließlich die definitive Lösung gebracht haben. Vor allem bedient sich Krause des reinen Speicheldrüsensekrets (im Gegensatz zu seinen Vorgängern): Durch dieses wurden nach 4—5 Stunden ziemlich große Fibrinflocken vollständig verdaut! (Am besten gelang das bei schwach alkalischer Reaktion). —

Wir kommen nun zu der Tiergruppe, der die Art angehört, über die ich einiges Neue hier mitzuteilen gedenke: Es sind die Insekten, vornehmlich die Käfer. Auch hier will ich vorab einen kurzen Überblick über analoges Geschehen bei solchen Formen geben, die — zur gleichen Klasse gehörig — doch nicht Gegenstand (eingehender) eigener Untersuchungen gewesen sind.

Mit Bestimmtheit wurde extraintestinale Verdauung bei der Larve von *Dytiscus marginalis*, und zwar von Nagel nachgewiesen[17]). Dass diesen Larven praktisch ein Mund fehlt, ist bekannt. Tatsächlich wird der Mund dargestellt durch eine Öffnung an der Unterseite des Kopfes, die so verengt und verdeckt ist, dass man sie

13) Mendel, Lafayette, B. and Harold C. Bradley, 1905. Experimental Studies on the Physiology of the Molluscs. 1. The Physiology of the Alimentary Canal of *Sycotypus canaliculatus*. Amer. Journ. Physiol. Vol. 13, p 17—29.

14) Durch eine Kanüle dem Ausführgang unter elektrischer Reizung der Drüse entnommen.

15) Schmidt, Oskar in Brehm's Tierleben. Aufl. 3, Bd. 10, 1893, p. 265.

16) Krause, Rudolf, 1895. Die Speicheldrüsen der Cephalopoden. Centralbl. Physiol. Bd. 9, p. 273—277. — Über Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Jahrg. 1897, p. 1085—1098.

17) Nagel, Wilibald A., 1896. Über eiweißverdauenden Speichel bei Insektenlarven. Biol. Centralbl. Bd. 16, p. 51—57.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

makroskopisch nicht nachweisen kann. Diese Öffnung nun steht mit je einer Rinne in den zangenartigen Mandibeln in Verbindung, Rinnen, die fast zu Kanälen geschlossen, je an der Spitze des Kiefers münden. — Die äußerst gefräßige *Dytiscus*-Larve erhascht mit den genannten Zangen so ziemlich alles, was sich in ihrem Bereiche bewegt. Handelt es sich hierbei um ein Tier (Insekten, Spinnen, junge Fische, Kaulquappen und Molgearten kommen in Betracht), so werden der Beute die Zangen in den Leib gebohrt, aus der Kanalmündung tritt ein Tropfen, der nun vorab durch Giftwirkung das Opfer tötet, späterhin ihr Fleisch auflöst. Den Speibewegungen (auf Grund deren Gift- und Fermentsaft in die Beute gespritzt wird) folgen regelmäßig Saugbewegungen, und nach einer Viertelstunde ist denn auch etwa eine Schmeißfliege völlig ausgesogen. „Von Insekten und Spinnen lässt sie (die Larve) fast nichts als die Chitinhülle übrig . . .“ Es ist an sich kaum zu bezweifeln, dass der, durch die Zange in die Beute gebrachte Tropfen, neben Gift, ein eiweißlösendes Ferment enthält. Das lässt sich nun recht leicht noch durch Verfütterung etwa von Fleisch oder Eiweißwürfelchen zeigen. An dem von den Zangen ergriffenen Fleische sieht man, dass an der Stelle, wo sich in ihm die Zangenspitzen befinden, eine bräunliche Verfärbung auftritt.

Nagel sagt: „Es bleibt schließlich eine schleimig aussehende Masse zurück, welche indessen noch Eiweiß und sogar geformte Substanz, Muskelfasern, enthält.“ Ich nahm einer *Dytiscus*-Larve ein verfüttertes Stück Kalbfleisch nach ganz kurzer Zeit ab und ließ es dann einige Zeit (etwa $^1/_2$ Stunde) stehen. Mikroskopische Untersuchung eines Zupfpräparates ergab eine fast völlige Verdauung der eigentlichen Muskelfasersubstanz, wie ich sie für *Carabus auratus* sogleich beschreiben werde, während ein anderes Stück des gleichen Fleisches, das, abgesehen vom Biss der Larve, die nämliche Behandlung erhielt (gleiche Aufbewahrungsweise) normales Aussehen bewahrte.

Dass es sich aber bei alledem um Sekrete des Vorderdarms handelt, wird keineswegs bewiesen und es scheint mir recht wahrscheinlich, dass auch hier nichts anderes als der eigentliche Mitteldarmsaft die beschriebene Erscheinung hervorruft[18]).

Unter den Insekten, die eine ganz ähnliche Nahrungsaufnahme zeigen, nennt Nagel die Larven anderer Dytisciden, ferner von *Myrmeleo* und von der Florfliege. Aber andererseits gibt es sicherlich auch viele fleischfressende Insekten, bei denen keinerlei chemische Beeinflussung der Nahrung außerhalb des Jägers stattfindet,

18) Plateau (Mém. Acad. Belg. T. 41, Mém. 2, 1875) hält gleichfalls den braunen Saft, den die gereizte Larve durch die Zangenkanäle erbricht, für Mitteldarmsekret. Dieser Saft ist wohl gleich demjenigen, der die extraintestinale Verdauung erwirkt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei denen also durch die Fresswerkzeuge das Fleisch der Beute zerkaut werden muss. Als Beispiel mag vorab *Dytiscus marginalis* in ausgewachsenem Zustande dienen. Der extraintestinalen Verdauung, wie wir sie sogleich bei *Carabus auratus* kennen lernen werden, würden sich ja bei diesem Wasserkäfer erhebliche Schwierigkeiten in den Weg stellen: das Wasser schwemmte das Ferment fort. In der Tat fand Plateau, wenn er ausgewachsene Exemplare von *Dytiscus marginalis* und *D. dimidiatus* unmittelbar nach einer Fleischmahlzeit öffnete, im „Jabot" (Kropf) Bissen, die 1—2 mm in jeder Richtung maßen.

Pterostichus (*Feronia*) *niger* zerbeißt angebotenes Fleisch zu kleinen Stücken. Bei Eröffnung des Darmes findet man zerkaute Chitinreste erbeuteter Insekten[19]). Das vom Käfer zerbissene Fleisch wurde in feuchter Kammer aufbewahrt und nach 24 Stunden mikroskopisch untersucht: es zeigte keinerlei nachweisbare Veränderung.

Anders bei *Carabus auratus*: Es ist wohl schon längst bekannt, dass viele Käfer unter gewissen Umständen einen braunen Saft ausspeien. Die Ansicht, als sei dieser Saft das Darmsekret selbst und dementsprechend fermenthaltig, scheint recht verbreitet gewesen zu sein. Man meinte, der Saft weiche das Fleisch der Beute auf und mache es hierdurch geeignet, von den Mundwerkzeugen zerkaut zu werden. Dieser Ansicht jedoch trat Plateau entgegen[20]): Der braune Saft, Ösophagus- und Jabotinhalt, dient nur als Verteidigungsmittel; „un carabe, qui dévore un morceau de viande ne dégorge aucun liquide coloré". Der Befund am erwachsenen *Dytiscus*, dass das Fleisch zu größeren Stücken zerkaut wird, überträgt Plateau offenbar auch auf *Carabus*; zu unrecht, wie wir gleich sehen werden.

Vorab scheint mir, dass das Schneidevermögen der Mundwerkzeuge von *Carabus auratus* (und *auronitens*) äußerst gering ist. Mit der Wirkung unserer Zähne kann sich diejenige der Käfermundwerkzeuge wohl in keiner Weise messen. Weder sind die Schneiden so zweckmäßig, noch die Hebelverhältnisse so günstig. Wenn manche Käfer auch ganz ansehnliche Leistungen mit den Mundwerkzeugen zu verrichten imstande sind, so darf dies doch nicht verallgemeinert werden. Sicherlich aber bleibt es ein Problem, wie sich Tiere mit solcher Kaueinrichtung Bissen von derartig geringer Dimension zurechtkauen können, wie sie die Enge des Mundes und des Ösophagus als Notwendigkeit erscheinen lässt. Freilich Säugetierfleisch ist nicht die normale Nahrung dieser Tiere, allein ich konnte mich davon überzeugen, dass der Hautmuskelschlauch eines

19) Ich habe nicht nachweisen können, dass das Fleisch von diesem Laufkäfer wirklich in Form dieser kleinen Bissen aufgenommen wird.

20) Plateau, Félix, 1875. Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. Mém. Acad. Belgique. T. 41, Mém. 2, 124 pp.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihrer gewöhnlichen Beutetiere, des Regenwurms, dem Kauprozess mindestens gleichen Widerstand entgegensetzt, als etwa ein Stück Rindfleisch. Der Käfer beginnt allerdings seine Mahlzeit am Regenwurm dadurch, dass er ihn zerbeißt, doch geschieht auch dies keineswegs derart, dass die Mandibeln den Wurm unmittelbar durchschneiden: sie packen und klemmen den Wurm, dessen heftige Bewegungen, dem Anscheine nach, am Zerreißen in der eingeklemmten Stelle ebensoviel Anteil haben, als der Druck der Zangen. Vom einfachen Zerschneiden unterscheidet sich dieser Vorgang schon durch seine lange Dauer[21]).

Zur Untersuchung des eigentlichen Aufnahmevorganges eignet sich vor allem reines Muskelfleisch von Säugetieren; doch sei ausdrücklich bemerkt, dass das Folgende auch am Regenwurm, als Beuteobjekt, bestätigt wurde.

Ganz ähnlich wie Nagel dies für Larven von *Dytiscus* beschreibt, kostet es einige Mühe, selbst nach tagelangem Fasten, den Käfer zur Annahme des Fleisches zu bewegen. Bewegt man das Fleisch, so versucht in der Mehrzahl der Fälle der *Carabus* zu fliehen. Dieselbe Bewegung veranlasst die *Dytiscus*-Larve, zuzupacken, und es ist wahrscheinlich, dass in der freien Natur *Carabus* durch (entsprechende) Bewegungen seines Opfers zum Angriff gereizt wird. Durch Hilfe irgendwelcher anderer Sinne erreicht man beim Experiment mit *Carabus* ebensowenig das Ziel der Futterannahme. Ich sah einen Regenwurm unter den Mundwerkzeugen eines *Carabus* langsam vorbeikriechen, den Käfer dabei berührend, ohne dass ein Angriff erfolgt wäre. Mit einem Male (etwa nach 10 Minuten) stürzte sich der Räuber auf seine Beute und durchtrennte sie, um sofort seine Mahlzeit zu beginnen. Ganz ebenso habe ich das mit Fleisch beobachtet, stets dauerte es lange, bis der Käfer es fand, um es dann plötzlich anzupacken. Allein bei alledem sei nicht vergessen, dass unser Versuchstier sich unter ungewohnten Bedingungen befand, nämlich in einem Glase. Auch scheint der jeweilige Hungergrad eine Rolle bei allen diesen Dingen zu spielen.

Hat unser *Carabus* die Beute gepackt, so begibt er sich unmittelbar an die Mahlzeit, die stets in gleicher Weise verläuft. Hartes Fleisch verließ der Käfer oft; weiches Fleisch aber, oder solches, das ein wenig zerkleinert worden war, behandelt er wie folgt: er versenkt den Kopf in das Fleisch, sich mit den Mandibeln den Weg bahnend. In die dergestalt entstandene Vertiefung wird nun der braune Saft gespien, der sich daselbst bis zu einem gewissen Grade ansammeln kann. Die Menge des Sekretes, die besonders das hungernde Tier abscheidet, ist keineswegs unbeträchtlich. Nun beginnen die Mundwerkzeuge ihr rhythmisches Spiel,

21) Dies wurde auch an Laufkäferlarven beobachtet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das Plateau (l. c.) beschreibt. Mandibeln und Maxillen arbeiten genau alternierend. Wenn die Mandibeln sich schließen, öffnen sich die Maxillen und umgekehrt. Die Maxillenbewegung kann man zwar nicht immer sehen, doch erkennt man sie stets unschwer an der Bewegung der Maxillartaster, die auf dem Fleische liegend, passiv mitgeführt werden. Ober- und Unterkiefer unterscheiden sich recht wohl voneinander, was ihre Bedeutung und Bewegung betrifft: Die Oberkiefer führen die bekannten scherenartigen Bewegungen aus. Dabei befindet sich zwischen ihnen der mit Darmsaft getränkte Fleischzipfel, der den vorderen, vor dem Kopfe gelegenen Rand der Vertiefung bildet, die der Käfer in das Fleisch gearbeitet hat. Nur diesem Zipfel scheint die Arbeit der Mandibeln zu gelten: er wird gehörig verwalkt, nie aber wird der Teil, der durch die Zangen hindurchragt, abgeschnitten. Es sieht vielmehr so aus, als drückten die Oberkiefer aus dem Fleische etwas heraus und als würde dieses Etwas unmittelbar nach dem Ausdrücken von den Unterkiefern gepackt und zum Munde geführt. In der Tat ist die Bewegung der Unterkiefer ganz anders geartet als die der Oberkiefer. An Stelle der einfachen, eingelenkigen Scherenbewegung der Mandibeln tritt die (mindestens) zweigelenkige Bewegung der Maxillen, die etwa eine Kreislinie beschreiben: Von vorn-außen nach hinten-innen, derartig, dass bei der Bewegung in der Richtung zum Munde von der beschriebenen Linie in Bogenform nach innen, bei der Rückbewegung in einem Bogen nach außen abgewichen wird. Hierdurch wird vorab wahrscheinlich gleichfalls eine Walkbewegung, sodann aber, und wohl vornehmlich ein Zusammenkratzen des abgedrückten (gelösten) Fleisches in der Richtung zum Munde erzielt. Langsam verkleinert sich der vor dem Kopfe gelegene Fleischzipfel dadurch, dass die Mandibeln allmählich an ihm vorrücken; ehe er jedoch ganz verschwunden ist, lässt der Käfer ihn fahren, gräbt sich weiter hinten von neuem ein und das Spiel beginnt von vorn. Von Zeit zu Zeit ruht die Bewegung der Mundwerkzeuge, sei es zum Ausruhen, sei es dem Safte Zeit zu lassen, seine Wirkung besser zu entfalten, sei es endlich, weil den Käfer irgendeine Bewegung des Beobachters störte; ich vermag das nicht zu entscheiden.

Langsam verschwindet das Fleisch und das Abdomen des Käfers schwillt unter den Flügeldecken hervor, bis (in einem bestimmten Falle) das Fleischstück von 1 cm Länge und $^1/_2$ cm Dicke, nach einer 3 Stunden 15 Minuten währenden Arbeit, fast völlig aufgezehrt ist. (Die aufgenommene Fleischmenge hängt natürlich vom Hungerzustande des Tieres und wohl auch von der Härte des Fleisches ab.)

Wir wollen uns nun von dem eigentlichen Schicksale des Fleisches Rechenschaft geben. Zu dem Zwecke setzen wir einen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Käfer auf ein Stück Fleisch, das wir ihm nach etwa $^1/_2$ Stunde wieder abnehmen. Ein kleines, gut mit Saft bedecktes, aber nicht zerkautes Stück kommt in eine feuchte Kammer (und etwas Chloroform). Dazu tut man ein gleich großes Stück desselben Fleisches, ohne Saft des Käfers, das man mit etwas Wasser oder Kochsalzlösung anfeuchten kann. Nach 24 Stunden[22]) wird von beiden Fleischproben je eine Reihe Zupfpräparate angefertigt (von verschiedenen Stellen) und es ergibt sich mit absoluter Regelmäßigkeit, dass die Kontrollpräparate vollkommen normal sind, während die Präparate vom angefressenen Fleische folgenden Befund zeigen: Es ist keine einzige Muskelfaser mehr zu erkennen. Die gesamte eigentliche Muskelfasersubstanz ist zu einer körnigen Masse aufgelöst, die nur aus dem Grunde nicht allerorts zu einem Brei zerfällt, weil die bindegewebigen Bestandteile dem Ferment größeren Widerstand bieten und demnach in den Präparaten unverändert erscheinen. Manch ein Perimysium ist als Schlauch wohl erhalten, sein Inhalt aber ist jene feinkörnige Masse. Lässt man solch ein Fleischstück längere Zeit stehen und dann eintrocknen, so kann man darin zahlreiche Tyrosindrusen nachweisen. Kurzum an der Tatsache, dass der ausgespiene braune Saft wirklich ein verdauendes Ferment für Eiweiß enthält, dürfte nicht zu zweifeln sein. Was aber leistet der Saft? In der feuchten Kammer tritt niemals eine Lösung des Fleisches auf. Bei der Nahrungsaufnahme des Käfers aber kommt zu der rein chemischen Wirkung des Saftes, noch die mechanische der Mundwerkzeuge. Das Resultat kennen zu lernen muss man einen *Carabus auratus* unmittelbar nach der Fütterung (und nachweislicher Nahrungsaufnahme), töten. Als ich diesen Versuch ausführte, erwartete ich nach Plateau im Kropf (Jabot) zerkautes Fleisch zu finden und war sehr überrascht zu sehen, dass der ganze Kropf mit einer bräunlichen, äußerst zähen (viskösen) Flüssigkeit erfüllt war. Der enge Ösophagus enthält gleichfalls nichts als die nämliche Flüssigkeit, während Mittel- und Enddarm, wie dies schon Plateau angibt, total leer sind. Der mit dicken chitinösen Längsfalten versehene kurze Darmteil, der sich zwischen Kropf (Jabot) und blindschlauchbesetztem Mitteldarm einschiebt (Gésier), dient augenscheinlich lediglich dazu, den Inhalt des Kropfes vom Mitteldarm zeitweilig fernzuhalten. Späterhin mag der Apparat auch eine Art Filterwirkung ausüben: in diesem ersten Stadium der Verdauung ist er nichts als ein Verschluss. Man kann den Ösophagus am Munde durchtrennen und mit der Pinzette aufheben, ohne dass der, immerhin schwere, Inhalt des Kropfes imstande wäre, den Widerstand dieses Verschlusses zu überwinden und etwa in den Mitteldarm

22) Selbstverständlich ist solch lange Frist nicht notwendig!

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einzutreten. Man kann daher auch den ganzen Darmteil bequem herausnehmen, auf einen Objektträger legen; dann öffnet man ihn, breitet den Inhalt gut aus und untersucht sorgfältig: Im gesamten Inhalt wird man vielleicht 4—5 total isolierte Muskelfasern finden, der ganze Rest hingegen ist vollkommen aufgelöst. Das Fett des Fleisches ist in eine ziemlich feine Emulsion verwandelt, deren einzelne Tropfen sich unter starker Vergrößerung gut unterscheiden lassen: Fängt man den viskösen Inhalt des Kropfes auf und bringt ihn mit destilliertem Wasser in ein Reagenzglas, kocht dann nach Ansäuerung, so entsteht ein Niederschlag. Ich habe das Filtrat auszusalzen versucht, doch ohne Erfolg; möglicherweise war — der kleinen zur Verfügung stehenden Menge Kropfinhalts wegen — die Verdünnung zu groß. Doch hat diese Frage, die ich gelegentlich weiter untersuchen werde, für uns kaum Bedeutung, da nunmehr die Tatsache feststeht, dass das Fleisch durchaus außerhalb des Käfers in jene zähflüssige Lösung übergeführt wird, die ihrerseits bequem den Mund und den Ösophagus zu passieren imstande ist.

Zum Schlusse möchte ich noch auf den Umstand hinweisen, dass die Nahrungsaufnahme von *Carabus auratus* sich vorzüglich zur Demonstration eignet und zwar nicht nur, um den immerhin speziellen Vorgang der extraintestinalen Verdauung zu demonstrieren, als vielmehr etwa Anfängern die Verflüssigung von Fleisch durch die Verdauungsorgane eines Tieres zu zeigen: Man setzt einen ausgehungerten *Carabus auratus* an (weiches) Fleisch, was je nach Wunsch zu Beginn oder einige Zeit vor Beginn des Unterrichtes stattfinden kann. Ist ein bestimmtes Stück Fleisch (fast) total aufgezehrt, so tötet man den Käfer unmittelbar durch eine der üblichen Vergiftungsmethoden, öffnet ihn (zu beiden Seiten natürlich) bis zum völligen Freilegen des angeschwollenen Kropfes, demonstriert diesen, entfernt ihn sodann, um ihn etwa auf einem Objektträger zu öffnen und auszubreiten. Eine mikroskopische Untersuchung wird wohl meist nicht nötig sein. Auch der Versuch, ein Stück angefressenes Fleisch, neben Kontrollfleisch, einige Zeit in der feuchten Kammer zu halten und dann unter dem Mikroskop die Wirkung der Verdauung zu zeigen, dürfte, wenigstens für einen biologischen Kurs, zweckentsprechend sein.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 30

Autor(en)/Author(s): Jordan Hermann Jacques

Artikel/Article: Über „extraintestinale" Verdauung im allgemeinen und bei Carabus auratus im besonderen. 85-96