

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose.

Von

C. Rengel.

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Berlin.)

Mit Tafel I.

Die Untersuchungen über die inneren Vorgänge, welche sich während der Metamorphose der holometabolen Insekten abspielen, sind nur bei den Dipteren zu einem einigermaßen befriedigenden Abschluss geführt worden. Wenn auch einzelne Formen der Hymenopteren, Lepidopteren und Coleopteren untersucht worden sind, so stehen diese doch nie im Vordergrunde der Untersuchung, sondern werden von den Autoren nur gelegentlich als Vergleichsobjekte herangezogen.

WEISMANN war der Erste, welcher das genannte Thema in Angriff nahm. Seine im Jahre 1864 erschienene Abhandlung über *Musca vomitoria*¹ bildet das solide Fundament aller späteren Forschungen über die innere Metamorphose der Insekten. Er beschränkte sich auf eine Art, weil es ihm, wie er selbst berichtet, weniger darauf ankam, eine Sammlung entwicklungsgeschichtlicher Monographien der einzelnen Organe zu geben, als vielmehr den Überblick über die gesammten morphologischen Vorgänge an ein und derselben Art zu ermöglichen. WEISMANN hat mehr als einen Überblick gegeben. Er hat die meisten Vorgänge bis in ihre Details verfolgt und beschrieben und, so weit es eben damals möglich war, auch richtig erkannt. In dieser Beschränkung auf eine Art oder auf eine Gruppe nahe verwandter Arten liegt aber eine nicht zu unterschätzende Gefahr.

¹ WEISMANN, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschr. 1864. Bd. XIV.

Nicht alle Vorgänge lassen sich bei ein und derselben Art gleich gut erkennen und gleich sicher verfolgen. Während die Fliegen z. B. für das Studium der Imaginalscheiben des Kopfes und des Thorax geradezu klassische Objekte abgeben, bietet die Untersuchung des Verdauungskanals immerhin Schwierigkeiten, die WEISMANN mit den ihm zu Gebote stehenden, verhältnismäßig noch wenig entwickelten technischen Hilfsmitteln nicht zu überwinden vermochte, und die auch bis heute noch nicht vollständig überwunden sind. Die Technik machte gerade in den letzten Decennien bedeutende Fortschritte. Sie musste auch auf diese Fragen neues Licht werfen. Da zeigte es sich nun, dass bei WEISMANN fast allein die Deutung der histologischen Processe einer Berichtigung bedurfte. Die anatomischen Veränderungen waren von dem Freiburger Zoologen in den wesentlichsten Punkten richtig festgestellt worden.

Die histologischen Umwälzungen, welche der Darm erleidet, sind erst durch die russischen Forscher GANIN und KOWALEVSKY bekannt geworden.

GANIN hat *Anthomyia rufipes* eingehend untersucht¹ und zu Vergleichsthieren von den Dipteren: *Sarcophaga carnaria*, *Musca domestica*, *Scatophaga*, *Eristalis* und *Stratiomys*; von den Lepidopteren: *Lithocletis populifoliella*; von den Hymenopteren: *Formica* und *Myrmica* und von den Coleopteren: *Chrysomela* und *Tenebrio* gewählt. GANIN hat nun auf Grund seiner Beobachtungen an dem Darmkanal der genannten Formen den Satz aufgestellt: Die Umwandlung des Darmes geht bei allen Insekten mit vollkommener Metamorphose eben so wie bei den Musciden vor sich. Er sagt wörtlich² nach der Behandlung der *Anthomyia rufipes* mit ausdrücklicher Bezugnahme auf *Formica*, *Myrmica*, *Lithocletis* und *Tenebrio*: »Der von mir angegebene und oben beschriebene Modus der Neubildung der drei Darmabschnitte in der postembryonalen Entwicklungsperiode bei *Anthomyia rufipes* hat in seinen allgemeinen Zügen auch Geltung für die eben genannten Insekten. Es finden sich wohl einige unwesentliche Sonderheiten, die dieser oder jener Gattung eigen sind, aber der allgemeine Plan der Neubildung bleibt für alle drei derselbe³.«

¹ GANIN, Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Insekten. Warschau 1876. — Arbeiten der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte. Warschau 1876.

² a. a. O. p. 60, vgl. auch p. 64.

³ GANIN's Abhandlung ist in russischer Sprache geschrieben; sie blieb mir

Seit GANIN sind nur Dipteren genauer untersucht worden (KOWALEVSKY, VAN REES, LOWNE). Es sind desshalb weder Argumente für noch gegen die von GANIN aufgestellte Verallgemeinerung der bei den Musciden erhaltenen Resultate zu Tage getreten. Aus diesem Grunde ist der genannte Satz allgemein als höchst wahrscheinlich zutreffend hingenommen worden. Die wenigen Bemerkungen FRENZEL's¹ über Apis, bei der er jedoch nur die Abstoßung, nicht die Neubildung des Mitteldarmepithels beobachtet hat, und KOWALEVSKY's² über Hyponomenta konnten als eine Bestätigung angesehen werden. Daher sagt KOWALEVSKY nach der Darstellung der gesammten Verwandlung des Muscidendarmes: »Eine ganz ähnliche Bildung des Mitteldarmes ist wahrscheinlich allen Insekten mit vollständiger Metamorphose eigen³.« Vorsichtiger drücken sich KORSCHELT und HEIDER aus, wenn sie bemerken: »Die geschilderte Art der Umbildung des Darmkanals (d. h. der Musciden) scheint unter den holometabolen Insekten ungemein verbreitet. Sie wurde nicht nur für Dipteren, sondern auch für Lepidopteren, Coleopteren und Hymenopteren beobachtet⁴.«

Nach meinen eigenen Untersuchungen gleicht die Umbildung des Mitteldarmes von *Tenebrio molitor* jenen von GANIN, KOWALEVSKY und VAN REES geschilderten Vorgängen im Mitteldarm der Musciden keineswegs. Da nun aber GANIN ausdrücklich behauptet, dass die Umbildungen bei *Tenebrio* ganz so wie bei *Anthomyia* verlaufen, und sich sonst nicht weiter auf nähere Einzelheiten einlässt, bin ich genötigt, mich mit unserer Ansicht über die Metamorphose des Muscidendarmes aus einander zu setzen. Ich werde desshalb die Thatsachen aus der Geschichte der Verwandlung des Museiden-darmes, so weit sie für uns von Wichtigkeit sind, kurz anführen und zwar dabei dem historischen Entwicklungsgange dieser Kenntnis folgen, um den großen Antheil, den GANIN daran hat, ins rechte Licht setzen zu können, dessen vorher erwähnte Arbeit, eben weil

desshalb im Original unzugänglich. Herr Dr. ROLLER in Potsdam hatte die Güte, einen großen Theil der Arbeit für mich zu übersetzen. Das mitgetheilte Citat, sowie alle folgenden sind dieser Übersetzung entnommen.

¹ FRENZEL, Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.

² KOWALEVSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

³ Ebenda p. 565.

⁴ KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1890—1893. p. 874.

sie russisch geschrieben, bisher viel zu wenig gewürdigt worden ist. Daran sollen sich dann meine eigenen Beobachtungen anschließen, die naturgemäß bei der Histologie des normalen Larvendarmes beginnen und beim normalen Käferdarm endigen werden.

I. Historisches.

Die Forscher, welche sich vor WEISMANN mit der Insektenmetamorphose beschäftigt haben, können wir bei einer Besprechung des Verdauungskanals mit Fug und Recht übergehen. WEISMANN war der Erste, welcher in diese Terra incognita mit Erfolg eindrang. Er hat an dem Puppendarm eine große Zahl wichtiger Beobachtungen gemacht. Es gelang ihm jedoch nicht überall den natürlichen Zusammenhang der einzelnen aufgefundenen Thatsachen zu ermitteln, so dass das Gesamtbild, welches er von den Umwälzungen im Darm entwarf, nicht frei von Irrthümern ist. Ich werde desshalb nur diejenigen Einzelheiten aus den Beobachtungen WEISMANN's anführen, die später bestätigt und in ihrer Beziehung zu einander richtig ge deutet worden sind. — WEISMANN fand bei der *Musca vomitoria*, dass am zweiten Tage der postembryonalen Entwicklungsperiode ein gelblicher, wurstförmiger Körper im Lumen des Chylusdarmes liegt, dessen Elemente Zellen sind. Diese unregelmäßig zusammengeballte Zellenmasse, die er für die Trümmer des Ösophagus und Proventrikels hielt, scheidet nach ihm bald an der Oberfläche »eine strukturlose Schicht«, »eine Cyste« aus. Die Epithelzellen des Mitteldarmes gehen zu Grunde. Die Bildung des neuen Epithels beginnt, ehe die Larvenmuscularis zerfallen ist. »Ich habe mich vergeblich bemüht«, sagt er, »festzustellen, auf welche Weise.« Kurz nach der Verpuppung besitzt der »Magen« ein scheckiges Aussehen. Bald nachdem das Imagoepithel fertig ist, hebt die Zerstörung der Muscularis an. Gleichzeitig mit dem Zerfall der Muskelfasern treten eigentümliche Gebilde: die Körnchenkugeln auf.

Zwei Jahre später veröffentlichte AUG. WEISMANN eine zweite, ähnliche Arbeit über *Corethra plumicornis*¹, also über einen Vertreter der anderen großen Abtheilung der Dipteren. Er stellte fest, dass die Umwälzungen in der *Corethra* im Gegensatze zu der Muscidenmetamorphose erstaunlich geringe sind. Nirgends ist eine direkte Umbildung anzutreffen, meinte er von den äußen und inneren

¹ WEISMANN, Die Metamorphose von *Corethra plumicornis*. Diese Zeitschr. 1866. Bd. XVI.

Organen, sondern stets nur Veränderungen durch Auswachsen oder Schrumpfen herbeigeführt¹. Damit wären wir aber der einfachen Häutung außerordentlich nahe gekommen. Vom Verdauungstractus insbesondere glaubte WEISMANN, dass Chylusmagen und darauf folgender Darm unverändert bleiben, dass weder Muskelnetz noch zellige Wandung des Darmes einem histolytischen Processe unterliegen. KOWALEVSKY hat jedoch später die Ablösung und Regeneration des Mitteldarmepithels auch bei *Corethra plumicornis* konstatiren können.

Nach den Arbeiten WEISMANN's erschienen Untersuchungen von LOWNE über *Musca*², die ich aber trotz größter Bemühungen nicht in die Hand bekommen habe. Derselbe Autor veröffentlicht übrigens gegenwärtig eine Neubearbeitung und Erweiterung dieser Abhandlung, auf welche ich weiter unten noch hinweisen werde.

KUNCKEL D'HERCULAIS zieht in seiner Preisesschrift über die Gattung *Volucella*³ nur die postembryonale Entwicklung des Integuments und des Muskelsystems in den Bereich seiner Betrachtungen.

Unsere Kenntnis der Vorgänge bei der postembryonalen Entwicklung wurde einen bedeutenden Schritt durch die bereits erwähnten Forschungen GANIN's vorwärts gebracht. Er war der Erste, welcher Schnitte gefärbter Objekte untersuchte, dem also schon ein wesentlicher Theil der modernen Technik zu Gute kam. Sein Hauptverdienst liegt in der Erforschung jener bis dahin noch so dunklen Vorgänge, die sich im Darmtractus abspielen. Da GANIN's Abhandlung in russischer Sprache verfasst, ist so wenig von dem Inhalte bekannt geworden. Eine Mittheilung der Hauptergebnisse finden wir in einem nur wenige Seiten umfassenden Referate von HOYER⁴. VIALLANES' Berichte über GANIN, die sonst recht ausführlich sind, kommen hier nicht in Betracht, da er in seinen Untersuchungen der Dipterenmetamorphose den Darm gänzlich ausschließt⁵. Die werthvollste Quelle, aus der wir die Kenntnis der Entdeckungen GANIN's

¹ a. a. O. p. 113.

² LOWNE, Anatomy etc. of the Blow-fly. London 1870.

³ KUNCKEL D'HERCULAIS, Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris 1875.

⁴ Auszug aus dem Protokoll der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte von Prof. HOYER in dieser Zeitschr. 1877.

⁵ VIALLANES, Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux. Bibliothèque de l'École des hautes études. Section des sc. nat. Paris 1882. t. XXVI.

schöpfen konnten, ohne auf das Original zurückzugreifen, ist KOWALEVSKY's große Abhandlung über die Verwandlung der Musciden.

GANIN's Ergebnisse betreffs der Umbildung des Darmkanals sind in allen wesentlichen Punkten von KOWALEVSKY und VAN REES bestätigt worden. Es ist daher nothwendig, dass wir bei dieser Arbeit, welche für das Verständnis der Vorgänge im Verdauungstractus grundlegend geworden ist, einen Augenblick verweilen. Es sollen in den folgenden Zeilen nur einige der wichtigsten Sätze aus der ausführlichen Schilderung GANIN's Platz finden und zwar, so weit es die Form eines kurzen Referates zulässt, in wörtlicher Übersetzung:

»Die Resultate, die ich in Betreff der Frage nach der Neubildung des Verdauungskanals gewonnen habe, stimmen für alle von mir untersuchten Objekte überein (nämlich Anthomyia, Musca, Scatophaga, Eristalis, Stratiomys; Formica, Myrmica; Lithocolletis; Chrysomela und Tenebrio) (a. a. O. p. 48). — Wie in der embryonalen Entwicklungsperiode entstehen auch in der postembryonalen Entwicklungsperiode alle drei Darmabschnitte der Imago ganz unabhängig von einander. — Der Verdauungskanal der Imago muss in jeglicher Hinsicht als eine Neubildung angesehen werden. — Die Processe der Zerstörung und Neubildung treten im Allgemeinen frühe auf, noch im Larvenstadium des Insekts, wenn die Larve nur eben zu fressen aufgehört hat, obschon sie sich noch bewegt, um einen passenden Ort zur Verpuppung aufzusuchen. — Bei Beginn der Umwälzungen glättet sich die Falte an der Grenze von Vorder- und Mitteldarm. — Die Muskulatur unterliegt nebst den Tracheen und Nerven einem völligen Verfall. Die Verfallsprodukte gelangen in die Leibeshöhle, wo sie mit anderen Verfallselementen zusammen aufgesogen werden. Die Epithelschicht des Mitteldarmes löst sich in ihrer ganzen Ausdehnung von der Darmwandung ab und umgibt sich mit einer besonderen Cyste, in der sie zerfällt und schließlich resorbirt wird. Die Überreste der Epithelschicht werden nebst Cyste von der ausschlüpfenden Imago durch den After ausgestoßen. — Am zweiten Tage nach der Verpuppung sind alle Zerstörungsprocesse beendet; fast der ganze Mitteldarm der Imago ist dann schon angelegt. Er erinnert vollständig an den Mitteldarm des Embryo. Auch er besteht aus zwei embryonalen Schichten, nur dass hier an die Stelle des ernährenden Eidotters das alte in der Cyste eingeschlossene Larvenepithel tritt (a. a. O. p. 49). — Die Neubildung geht so vor sich: Bald nachdem die Larve zu fressen aufgehört hat, also

zu einer Zeit, wo alle Theile des Verdauungstractus noch normal sind, beginnen einige, aber im Ganzen nur wenige der großen, Fetttröpfchen und dunkle Körnchen enthaltenden, polygonalen Epithelzellen sich zu verändern. Die dunklen Einlagerungen des Plasmas verschwinden. Die Zellen werden heller, verlieren den Porensaum, runden sich ab und fangen an sich zu theilen. Aus einer großen, hellen Zelle bildet sich neben den dunklen, unveränderten Epithelzellen eine Gruppe kleiner, heller Zellen, welche kaum irgend welche Ähnlichkeit mit den Zellen des alten Epithels haben. Nun erfolgt die Zusammenziehung der Mitteldarmmuskeln. Der Mitteldarm verkürzt sich stark. Die Membrana propria wird dadurch genötigt, Falten zu bilden. Durch die Verkürzung wird der kompakte Schlauch des alten Epithels abgehoben und liegt dann im Lumen des Darmes; während jene Inseln kleiner, heller Zellen an der Tunica propria verbleiben. Die Zellen des losgelösten alten Epithels bilden den gelben Körper. Die hellen Zellen vermehren sich stark (a. a. O. p. 50). — Einige Stunden, nachdem die Larve ihr erstes Segment eingezogen hat, folgt »das sehr schöne Stadium des reticulären Epithels«. Die Zellinseln haben sich unregelmäßig vergrößert, sie berühren sich hier und da, während zwischen ihnen noch Lücken frei bleiben, wodurch der Eindruck eines Netzes hervorgerufen wird. Gerade zu dieser Zeit pflegt das alte Epithel im Darmlumen die strukturlose Cyste abzusondern. Allmählich schwinden die Maschen des Epithels, und das neue Mitteldarmepithel ist in der Anlage fertig. — Die Zerstörungsprocesse in den äußeren Schichten des Mitteldarmes beginnen unmittelbar nach der Kontraktion der Muskeln (a. a. O. p. 51). — Am Anfang des dritten Tages nach der Verpuppung tritt das neue mesodermale Gewebe als eine Anfangs sehr dünne Schicht auf. — Woher diese Gewebselemente stammen, ließ sich nicht genau feststellen (GANIN nimmt an, dass die Kerne des alten Sarkolemma den Zerstörungsprocess überdauern) (a. a. O. p. 52). — Am fünften Tage nach der Verpuppung sind schon Muskelstränge vorhanden, welche Kontraktionen ausführen können. — Nun beginnt der Mitteldarm auch wieder in die Länge zu wachsen.«

»Der Vorderdarm der Larve zerfällt vollständig mit allen seinen Anhängen. Das Material zur Bildung des imaginalen Epithels liefert das zerfallene Larvenepithel. Die Produkte des Zerfallen schwimmen frei in einer trüben Flüssigkeit innerhalb des Raumes zwischen den beiden strukturlosen Membranen der Speiseröhre (Intima und Membrana propria). — Betrachten wir die histo-

logische Struktur des Vorderdarmendes (am Schlusse des sogenannten Proventriculus, an der Kardialklappe) genauer, so finden wir bei jeder ausgewachsenen Larve, dass an der Stelle, wo die mittlere Epithelwand dieses Organs in die äußere Wand übergeht, ein schmaler Streifen von nur wenigen Zellreihen bemerkbar ist, welcher aus ganz besonderem Epithelgewebe besteht, das sich scharf von dem Epithel der mittleren und äußeren Wand des Proventriculus unterscheidet. Der schmale Gewebsstreifen besteht aus sehr kleinen, runden, ganz durchsichtigen Zellen, welche alle Eigenschaften des jungen, embryonalen Gewebes besitzen (p. 53). Die weitere Entwicklungsgeschichte bringt uns in der That zu der Überzeugung, dass aus dieser kleinen Gruppe von Zellen in Folge ihrer stetig fortgesetzten Vermehrung das Epithelgewebe des ganzen Vorderdarmes der Imago gebildet wird, wenngleich es mir nicht gelungen ist, die Neubildung bis zum Munde zu verfolgen (p. 54).«

»Der Zerfall des Enddarmes der Larve findet wesentlich später statt als der Zerfall und die Neubildung des Vorderdarmes. — Der Process der Neubildung des Enddarmepithels gleicht in seinen allgemeinen Zügen dem für den Vorderdarm beschriebenen. — Bei jeder ausgewachsenen Larve kann man an der Grenze zwischen Mitteldarm und Enddarm, dicht hinter der Mündung der MALPIGHI-schen Gefäße eine schmale Region erkennen, die aus einigen Reihen kleiner, embryonaler Zellen besteht, welche sich in jeder Hinsicht von den großen polygonalen Epithelzellen des Enddarmes unterscheiden. Von diesen Zellen geht die Neubildung des Enddarmepithels aus (p. 56).« — So weit GANIN¹.

Vollständig unaufgeklärt blieb auch jetzt noch die Rolle jener Körnchenkugeln, welche beim Zerfall der Muskulatur und des Fettkörpers, also auch beim Untergange der Darmmuskulatur auftreten und schon von WEISMANN und GANIN beobachtet worden waren. Ihre Entstehung und ihr Zweck waren nach wie vor geheimnisvoll. WEISMANN meinte gelegentlich, die Körnchenkugeln dürften wohl eine möglichst geeignete Form des Baumaterials für den neu anzulegenden Darm sein. Die späteren Autoren vermochten Wesentliches über diese merkwürdigen Gebilde nicht beizubringen.

Weit ab von dem Orte der Entstehung dieser wichtigen Frage fiel ihre Entscheidung. Sie wurde durch METSCHNIKOFF's Unter-

¹ Die Entdeckung der beiden Imaginalringe schreibt VAN REES mit Unrecht KOWALEVSKY zu. Vgl. SPENGEL's Jahrb. 1889. Bd. III. Abtheilung für Anatomie. p. 66.

suchungen über die intracelluläre Verdauung bei Wirbellosen (Cölen-teraten und Echinodermen¹) und über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere² gelöst. METSCHNIKOFF's Ergebnisse waren folgende: Die amöboiden Bindegewebszellen, sowie die amöboiden Lymph- und Blutkörperchen, kurz alle wandernden Mesodermzellen sind im Stande, Nahrung aufzunehmen und zu verdauen (Phagocyten). Diese Funktion zeigt sich überall auch da, wo es sich darum handelt, in den Organismus eingedrungene Fremdkörper oder überflüssig gewordene Organe desselben Organismus zu beseitigen. Er beobachtete z. B. bei Larven von *Synapta*, dass die Phagocyten sich vor Beginn der eigentlichen Verwandlung bei dem abzubrechenden Organe ansammeln, dass sie dann die dem Untergange geweihten Larvenorgane zerstückeln, die Bruchstücke in sich aufnehmen und verdauen. Genau derselbe Vorgang spielt sich während der Atrophie des Schwanzes der Batrachierlarven ab.

Nach dieser hervorragenden Entdeckung METSCHNIKOFF's gelang es nun bald KOWALEWSKY³ ähnliche Verhältnisse auch bei der post-embryonalen Entwicklung der Insekten nachzuweisen. Die WEISMANN'schen Körnchenkugeln erwiesen sich kurz gesagt als vollgefressene Phagocyten.

Damit bestätigte sich eine schon früher (1875) von CHUN⁴ ausgesprochene Vermuthung. CHUN sagt: »Die Abbildungen, welche WEISMANN von dem ersten Aussehen der Körnchenkugeln giebt, ähneln sehr dem Bilde, was z. B. die mit Fett angefüllten Blutkörperchen darbieten. Ich habe leider, als ich auf diese Verhältnisse aufmerksam ward, nicht mehr Gelegenheit gefunden, sie specieller zu verfolgen; doch glaube ich, dass es nicht ungerechtfertigt sein wird, einstweilen diese Ansicht auszusprechen. Es würden, wenn sie sich bestätigte, die Vorgänge der Histolyse viel von dem räthselhaften Dunkel verlieren, was jetzt noch über ihnen liegt.«

KOWALEVSKY hat zuerst die Zerstörung der Larvenmuskulatur bei den Musciden und damit auch der Darmmuskulatur insbesondere richtig erkannt und beschrieben: Die Phagocyten zerstören die Muskeln nicht nur, sie nehmen die einzelnen Stücke (Sarcolyten) in

¹ Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Bd. V. 1884.

² Biologisches Centralblatt. Bd. III. 1884.

³ Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

⁴ CHUN, Über Bau, Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten. Abhandl. der SENCKENBERG'schen Naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M. 1876.

sich auf und lösen dieselben binnen wenigen Stunden auf, d. h. verdauen sie. »Der Process im Körper der Muscidenpuppe ist gerade ein solcher, als ob parasitäre Amöben dort wirthschafteten, nur mit dem Unterschiede, dass diese Amöben das Verdaute der Leibesflüssigkeit oder den sich entwickelnden Organen übergeben¹.« KOWALEVSKY erhärtet im Übrigen die Angaben GANIN's über die Bildung des neuen Darmepithels in allen wesentlichen Punkten. Während jedoch GANIN die Inseln des imaginalen Mitteldarmepithels erst in der Zeit zwischen der letzten Häutung und der Verpuppung aufgefunden, hat sie KOWALEVSKY auch schon bei ganz jungen Larven angetroffen. Außerhalb des von dem jungen Imaginalepithel gebildeten Cylinders hat KOWALEVSKY vereinzelte großkernige Zellen bemerkt, die nach seiner Meinung auch von den imaginalen Zellinseln abstammen, und von denen er die Muscularis des Fliegedarmes ableitet. Er sagt wenigstens: »es scheine ihm, als wenn sich aus diesen Zellen die Muscularis bilde«. Mit GANIN ist KOWALEVSKY der Ansicht, dass die Regeneration des Vorderdarmes lediglich von dem Imaginalringe am Anfang des Mitteldarmes ausgeht. Dagegen meint er, dass der Enddarm seine Neugestaltung theils dem Imaginalringe am Ende des Mitteldarmes, theils den imaginalen Gewebelementen in der Umgebung des Afters verdankt.

Über Herkunft und Zweck der ziemlich beträchtlichen Schicht kleiner, meist spindelförmiger Zellen, welche sich in dem Puppendarm zwischen dem abgestoßenen Larvenepithel und dem neu gebildeten Imagoepithel einfindet, also den gelben Körper einhüllt, kann KOWALEVSKY Sicheres nicht aussagen. Er hält die Abstammung dieser Schicht von den Imaginalinseln für sehr wahrscheinlich.

VAN REES² dagegen deutet diese Zellen als Bindegewebszellen. Er fügt sonst den Berichten KOWALEVSKY's über den Darm, die er fast durchweg bestätigt, nur wenig hinzu. Erwähnt mag werden, dass VAN REES den Anteil, welchen der vordere Imaginalring an der Neubildung des Vorderdarmes hat, nicht für so groß erachtet, wie KOWALEVSKY. Er glaubt vielmehr, dass der größte Theil der larvalen Epithelzellen des Vorderdarmes an Ort und Stelle bleibt und lediglich durch Zelltheilungen in das neue kleinzellige Epithel der Fliege übergeht.

¹ a. a. O. p. 555.

² VAN REES, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. SPENGEL's zoolog. Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie. Bd. III. 1889.

Gegenwärtig erscheint eine in großem Stil angelegte Monographie über *Musca vomitoria* von LOWNE¹. Sie hebt mit der Eizelle an, schildert die Entstehung sämmtlicher Organe und verfolgt dieselben durch alle Entwicklungsphasen hindurch. LOWNE weist auf die ganz beträchtliche Verkürzung hin, welche der Vorder- und der Enddarm in der postembryonalen Entwicklungsperiode erleiden. Er meint, die Verkürzung des Vorderdarmes sei nur möglich, wenn dieser sich stark in den Mitteldarm einstülpe. In den vorher erwähnten spindelförmigen Zellen zwischen den abgestoßenen und den neugebildeten Epithelzellen glaubt er nun die Überbleibsel der Vorderdarmmuscularis wieder zu erkennen. Er wendet sich gegen KOWALEVSKY mit den Worten: »I think it extremely improbable that the fusiform cells originate from the imaginal elements, as they undergo complete histolysis in the nymph. Indeed, I am inclined to regard them as the remains of the muscular coat of the proximal intestine².« Sehr interessant ist die Vorstellung, welche LOWNE sich von der Entstehung des gelben Körpers gebildet hat. Er berichtet über seinen Befund folgendermaßen: »By opening the pupa on the third day it will be found that the intestinal coil formed by the metenteron and the Malpighian tubes lie in a cavity, bounded dorsally by the remains of the fat-bodies of the larva and ventrally by the chyle stomach, which is strongly curved, its ventral surface convex and its dorsal surface concave.« »On the fourth day the chyle stomach is found to be split open on its dorsal aspect, so that its cavity is continuous with the provisional cavity in which the hind-gut and Malpighian tubes lie. The cylindrical tube of new imaginal epithelium becomes thinner and thinner on the dorsal aspect of the chyle stomach, until at length it forms a crescent in section. The ends of this crescent grow upwards over the wall of the provisional cavity, and enclose the whole hind-gut and the remains of the Malpighian tubes, which form the so-called corpus luteum³.«

Eigene Untersuchungen.

II. Methoden der Konservirung. In dem Leben jedes Käfers sind zeitlich vier Abschnitte zu unterscheiden: 1) die Zeit der Ent-

¹ LOWNE, Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-fly. London 1890 ff. Als obige Zeilen geschrieben wurden, lag das Werk noch nicht vollständig vor.

² a. a. O. p. 312.

³ a. a. O. p. 332.

wicklung im Ei; 2) das Stadium der fressenden Larve; 3) die Metamorphose, d. h. die postembryonale Entwicklungsperiode, welche mit dem Augenblick beginnt, in dem die Larve ausgewachsen ist, die Nahrungsaufnahme einstellt und sich zur Verpuppung anschickt, und mit dem Ausschlüpfen des Käfers endet; 4) die Imago.

Die Entwicklung des Darmes im Embryo liegt außerhalb des Rahmens unserer Untersuchung. Wir werden den Bau des Darmes nur in den drei folgenden Lebensabschnitten näher betrachten. Die angewandten Konservirungsmethoden sind die allgemein üblichen. Die nämlichen Methoden erwiesen sich mit ganz geringen Modifikationen für alle drei Entwicklungsstufen brauchbar.

Nachdem die noch fressende Larve in Chloroformdämpfen getödtet worden war, wurde entweder der Darm herauspräparirt, oder aber Kopf und Hintertheil des Thieres mit der Schere entfernt und der Darm einfach mittels Pincette herausgezogen (FRENZEL). So gewaltsam die zuletzt genannte Procedur auf den ersten Blick auch erscheinen mag, sie ist, so lange es sich um die Untersuchung des Mitteldarmepithels handelt, außerordentlich praktisch, weil sie sich sehr schnell ausführen lässt, und auch beim Mehlwurm ganz unbedenklich, da die Tracheen und Nerven so leicht abreissen und die starke Tunica propria dem Darme eine solche Festigkeit verleiht, dass irgend eine Beschädigung des Epithels gar nicht zu befürchten ist. Der Darm wurde dann auf ein bis zwei Stunden in Chromosmumessigsäure (FLEMMING) oder in Platinchloridosmumessigsäure (HERMANN) gebracht, etwa 15 Minuten in destillirtem Wasser ausgewaschen und dann in rohen Holzessig (v. MÄHRENTHAL) übergeführt, woselbst er halb so lange als in der fixirenden Flüssigkeit verblieb. Darauf erfolgte erneutes Auswaschen in destillirtem Wasser und Nachhärtung in allmählich verstärktem Alkohol.

Gelegentlich wurde die fixirende Flüssigkeit vorher im Brutofen auf 58° C. erwärmt und so angewandt. Man kann dann die Einwirkungszeit etwas abkürzen. Die auf den angegebenen Wegen erzielten Ergebnisse waren recht gute. Sehr vortheilhaft ist es auch, wenn man in den Darm einen oder einige kurze Längsschnitte macht, da die Fixirungsflüssigkeit immerhin nur langsam vordringt, namentlich wenn sie kalt gebraucht wird. Dies ist natürlich nur zulässig, so lange wir es mit dem Darm einer fressenden Larve zu thun haben, und wird bei postembryonalen Entwicklungsstadien unanwendbar, aber auch unnöthig, denn während der Verwandlung bieten

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 13

die Gewebe des Darmes dem Eindringen jener Lösungen viel weniger Widerstand.

Die in der Verwandlung begriffenen Larven und die Puppen wurden heiß getötet. Anfangs benutzte ich dazu die auf circa 80° C. erwärmte Konservirungsflüssigkeit. Das Thier verblieb in derselben 1 bis 2 Minuten. Darauf wurde dasselbe geöffnet und der Darm herausgenommen, welcher dann noch weiter in der Konservirungsflüssigkeit belassen wurde. Da nun an ein Hindurchdringen der Flüssigkeit durch die harte Cuticula in so kurzer Zeit gar nicht zu denken ist, konnte eben nur die Temperatur das Wirksame sein. Dessenhalb habe ich später mit genau demselben Erfolge heißes Wasser angewandt. Man vermeidet dabei auch die höchst unbequemen Dämpfe der Osmiumsäure. Die heiße Abtötung der Thiere ist beim Studium der postembryonalen Entwicklung außerordentlich vortheilhaft, da die Leibesflüssigkeit sofort gerinnt und den Darm mit einer schützenden Hülle umgibt, die auch beim Herauspräpariren des Darmes ziemlich fest diesen umschließt, so dass man sicher sein kann, nicht nur den Darm selbst, sondern auch die für das Verständnis vieler Vorgänge so wichtigen Elemente der Umgebung des selben herauszuheben.

Die Käfer wurden wie die noch fressenden Larven behandelt. — Die weitere Konservirung des Puppen- und des Käferdarmes geschah wie vorher geschildert.

Sämmtliche Objekte habe ich in hartem Paraffin geschnitten. Die Schnitte wurden entweder mit Nelkenöl-Kollodium aufgeklebt und ohne Weiteres in Kanadabalsam konservirt, denn Osmiumsäure und Holzessig geben schon eine hinreichende Färbung; oder aber sie wurden mit Eiweiß befestigt, in GRENACHER'schem Hämatoxylin 1 bis 1½ Stunde nachgefärbt, in 63%igem Alkohol mit Salzsäure ausgewaschen, darauf zur Wiederherstellung der tiefblauen Farbe des Hämatoxylins in 63%igem Alkohol mit Ammoniak leicht abgespült und schließlich in Kanadabalsam konservirt.

Auch einige andere Methoden kamen namentlich zu Anfang der Untersuchung zur Verwendung.

Die Fixirung des frischen Darmes in Chromsäure hat keine guten Resultate ergeben; eben so wenig die Fixirung in starkem Alkohol¹. Wurde dagegen die Larve oder Puppe in heißem Wasser

¹ FAUSSEK und FRITZE haben mit absolutem Alkohol ausgezeichnete Resultate erzielt. Dem Ersteren schien FLEMMING'sche Lösung unbrauchbar zu

getötet und der herausgehobene Darm in 43, 63, 93%igen und absoluten Alkohol allmählich übergeführt, so gelangte man auch hier zu ganz brauchbaren Schnitten. Entschieden Gutes leistete das heiß angewandte Gemisch von koncentrirter Quecksilberchloridlösung und absolutem Alkohol zu gleichen Theilen (PURCELL). Der Zusatz einiger Tropfen Salpetersäure (FRENZEL) schien mir die Leistungsfähigkeit dieser Mischung nicht wesentlich zu erhöhen.

III. Die Histologie des Larvendarmes von *Tenebrio molitor*

ist bereits 1882 von FRENZEL¹ bearbeitet worden, so dass ich mich hier ziemlich kurz fassen kann.

Der Vorderdarm des Mehlwurmes ist nur kurz; er reicht bis zum Schlusse des ersten Thorakalsegmentes. Der histologische Aufbau desselben ist recht einfach. Wir finden eine chitinöse Intima, ein einschichtiges Epithel, eine zarte Stützlamelle und schließlich eine Muskellage von wechselnder Dicke. Der Vorderdarm hat äußerlich fast in seiner ganzen Länge gleichen Durchmesser; nur an einer Stelle, und zwar dicht hinter dem nervösen Schlundring, besitzt er eine geringe Anschwellung. Die Querschnitte zeigen, dass das Lumen nicht im ganzen Ösophagus so gleichförmig ist, wie die äußere Oberfläche desselben es eigentlich vermuten lässt. Anfangs erscheint das Lumen im Durchschnitte U-förmig. Die dorsale Wandung tritt prismatisch nach innen vor; die untere und die seitlichen Wandungen bilden zusammen einen entsprechenden Hohlraum, so dass bei Kontraktion der Ringmuskulatur ein volliger Verschluss dieses ersten Theiles der Speiseröhre herbeigeführt werden kann. Die Rinne, welche Intima und Epithel der oberen Wandung in Folge jener Einstülpung nach innen an der Außenseite bilden, ist mit starken Längsmuskelsträngen erfüllt.

In einer gewissen Entfernung vom Munde, etwa unterhalb des oberen Schlundganglions, tritt der genannte dorsale Längswulst allmählich zurück, dagegen erheben sich auf der unteren und den beiden seitlichen Flächen keine Längsleisten. Das Lumen verengt sich nun ungefähr in demselben Maße, wie der Muskelschlauch an

sein, da sie nach ihm die Epithelzellen zerstört. — FAUSSEK, Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887. — FRITZE, Über den Darmkanal der Ephemereniden. 1889.

¹ FRENZEL, Über Bau und Thätigkeit des Verdauungskanals der Larve des *Tenebrio molitor* mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berliner Entomologische Zeitschrift. Bd. XXVI. 1882.

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 15

Dicke zunimmt, so dass der Gesamtdurchmesser des Ösophagus hier keine Veränderung erleidet. Gerade im nervösen Schlundringe ist das Lumen am engsten, die Muskulatur am stärksten.

Unmittelbar hinter dem oberen Schlundganglion wendet sich die Speiseröhre nach oben und bildet einen steil ansteigenden dorsal gerichteten und nur allmählich gegen den Mitteldarm hin abfallenden Bogen. Die Längswülste flachen sich schnell ab, die Wandung selbst wird dünner, während der Ösophagus hier die schon erwähnte kleine Anschwellung zeigt, so dass dieser einen größeren, mehr oder weniger kugelförmigen Hohlraum besitzt, der nach hinten durch den Anfang von vier größeren und vier kleineren Längswülsten begrenzt wird. Der von hier bis zum Mitteldarm führende letzte Theil des Ösophagus zeigt nun im Querschnitte das so häufig reproduzierende Bild des Insektenvorderdarmes: außen eine kreisrunde *Muscularis*, innen eine *Intima* mit vier größeren und vier in den Lücken liegenden flacheren Erhebungen.

Die chitinöse *Intima*, welche den Vorderdarm auskleidet, ist in ihrer ganzen Ausdehnung von fast gleicher Stärke. Hin und wieder zeigen die Präparate eine paratangentiale Streifung in ihr, an günstigen Stellen erkennt man auch eine radiale. Erstere weist auf einen geschichteten Bau der *Intima* hin, d. h. auf einen regelmäßigen Wechsel stärkerer und geringerer Thätigkeit der absondernden Epithelzellen, letztere gibt innerhalb des abgesonderten Chitins die Grenzen für den Wirkungsbereich jeder einzelnen Zelle an. Radiale Poren sind nicht vorhanden. Merkwürdigerweise habe ich die von FRENZEL¹ beschriebenen und auch abgebildeten, in regelmäßigen Reihen angeordneten Chitinzähne selten so, wie er sie darstellt, angetroffen. Meist wies der Vorderdarm nur vereinzelte Chitinzähne auf, die in der Regel auf den Kämmen der früher genannten Längswülste und lediglich im letzten Abschnitt vor der Mündung in den Mitteldarm anzutreffen waren. Bei einer größeren Anzahl von Mehlwürmern entbehrt die Vorderdarm-*Intima* jeder Zahnbekleidung. — Die Epithelschicht besteht im Großen und Ganzen aus kubischen Zellen mit elliptischem Kern. Die Längswülste verursachen eine gewisse Mannigfaltigkeit der Zellformen, so dass in den Wülsten selbst sich gelegentlich auch cylindrische und keulenförmige Zellen vorfinden. Die distale Basis aller Epithelzellen ruht auf einer sehr zarten, hyalinen *Membrana propria*, welche

¹ a. a. O. p. 271.

nur unvollkommen den Falten der Intima folgt. Zwar geht auch sie in die größeren Längsfalten des Ösophagus hinein, bei den kleineren jedoch begnügt sie sich mit geringen Ausbuchtungen. — Die Außenschicht des Vorderdarmes besteht aus zwei Lagen querestreifter Muskelfasern: einer inneren zusammenhängenden Ringmuskelschicht von beträchtlicher Stärke und einer Lage meist einzelner Längsmuskelstränge. Die Längsmuskulatur erreicht nur in dem ersten Theile des Ösophagus eine ansehnliche Dicke, während sie sonst gegen die Ringmuskulatur sehr zurücktritt. An der dorsalen Seite finden wir einen Längsmuskelstrang, der viel dicker ist als der darunter liegende Epithelschlauch. Die Kontraktionen dieser Muskeln bewirken ein Aufsperren des vorderen Darmendes, sie ermöglichen ein Erfassen der genährten Nahrung, ja geradezu ein Schnappen nach derselben. Mehrere isolirte Muskelstränge, die von dem Darme nach dem Exoskelett führen, bewirken in gleicher Weise eine Erweiterung dieses Darmabschnittes. Der folgende größere Theil des Ösophagus mit schwächerer Längs- und stärkerer Ringmuskulatur dient nur zur Weiterbeförderung der erfassten Nahrung. Am Übergange des Vorderdarmes in den Mitteldarm sind beide Muskellagen wieder von gleicher Mächtigkeit. Die Längsmuskeln machen die Einstülpung des Ösophagus in den Mitteldarm nicht mit, sondern überspringen dieselbe. Die Muskelthätigkeit ist an dieser Stelle genau dieselbe wie am After.

Der Mitteldarm durchzieht die Larve in gerader Linie von der Grenze des ersten und zweiten Thoraxsegmentes bis in die Nähe des Afters. Er ist wesentlich dicker als der Vorderdarm und zeigt, wie dieser, äußerlich gar keine Differenzirungen. Die geringe Abnahme des Durchmessers gegen sein hinteres Ende zu ist kaum bemerkbar. Der Mitteldarm besitzt drei Gewebsschichten: Epithel, Membrana propria und Muscularis. Eine chitinöse Intima fehlt ihm gänzlich.

Betrachten wir Querschnitte des Mitteldarmes bei schwacher Vergrößerung, so hebt sich zwischen Epithel und Muscularis aus dem Gewebsring als ziemlich breites, stark lichtbrechendes Band die Membrana propria ab. Sie ist bei der Larve von *Tenebrio molitor* von einer Dicke, wie man sie nur selten bei anderen Insekten antrifft. Da die Membrana propria in den Querschnittsbildern mit solcher Klarheit hervortritt, so leicht aufgefunden werden kann, und da sie uns auch in den Wirren der inneren Metamorphose später als sicherer Führer dienen wird, wollen wir bei der Beschreibung der histologischen Elemente des Mitteldarmes von ihr ausgehen. FRENZEL unterscheidet

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 17

bei den Insekten zwei Formen solcher subepithelialen Bindegewebs-schichten¹. Sie kann nach ihm einmal als geschlossene Membran, als echte Tunica propria auftreten (Mehlwurm, Bienenlarve) oder aber aus faserigem, lockerem Bindegewebe bestehen (Hydrophilus-Käfer, Blatta, Bombus). »Mir scheint«, berichtet FRENZEL, »als wenn hier bei den Insekten die eine Bindegewebsform die andere völlig ausschließt, wenigstens habe ich dort, wo eine geschlossene Tunica propria vorhanden ist, kein lockeres Bindegewebe als Überzug der Muscularis gefunden.« Diese Bemerkung FRENZEL's und die beigegebene Figur beweisen, dass er jedenfalls bei Hydrophilus die histologischen Verhältnisse nicht richtig erkannt hat. Neben der Tunica propria, die namentlich an den Blindsäcken deutlich als geschlossene Membran hervortritt, und neben dem faserigen Bindegewebe zwischen den Muskeln findet sich daselbst noch eine andere derbe, subepithiale Membran, BIZZOZERO's Chitinmembran, die FRENZEL gar nicht gesehen zu haben scheint.

Bei dem Mehlwurm hat die Stützlamelle des Mitteldarmepithels ein ganz charakteristisches Aussehen. Sie ist mit Längs- und Querfalten versehen, welche gegen das Darmlumen vorspringen. Die Ringfalten haben etwa doppelt so großen Abstand von einander wie die Längsfalten, so dass dadurch die Cylinderfläche der Membrana propria in mehr oder weniger gleichmäßige, rechteckige Areale zerlegt wird, deren längere Seiten mit der Richtung des Darmes parallel laufen. Unmittelbar nach einer Häutung des Mehlwurmes ist die Membrana propria vollkommen glatt, die Falten fehlen gänzlich oder sind vielmehr bei der plötzlichen Vergrößerung des gesamten Thieres ausgeglichen. Erst allmählich stellen sich die Falten wieder ein.

Für das Studium derartiger strukturlosen und stark lichtbrechenden Membranen ist die Art der Konservirung sehr wichtig. Nach der Härtung des Darmes in starkem Alkohol, Sublimat, Chromsäure und selbst in FLEMMING'scher Lösung bleibt die Tunica propria nach meinen Erfahrungen wasserhell und nimmt auch bei Schnittfärbungen keinen Farbstoff auf. Wegen des starken Lichtbrechungsvermögens sind aber die Begrenzungslinien nicht immer scharf und deutlich erkennbar. Dessenhalb möchte ich hier nicht unerwähnt lassen, dass die Tunica propria bei der Konservirung mit HERMANN'scher Lösung und Nachbehandlung mit rohem Holzessig einen bräunlichen Ton erhält, durch den sie sich nicht minder gut von dem mit GRENAHER's

¹ FRENZEL, Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXVI. p. 239. 1886.

Hämatoxylin gefärbten Epithel als von der viel helleren Muscularis abhebt.

Das Mitteldarmepithel. Innerhalb der Membrana propria trifft man auf zwei verschieden gestaltete Gewebelemente: hohe cylindrische Zellen, welche die gesammte unmittelbare Wandung des Darmlumens, das eigentliche Epithel, bilden, und kleine, flache Zellen am Fuße jener, die meist in den erwähnten rechteckigen Ausbuchtungen der Stützlamelle als unregelmäßige Zellhaufen gelegen sind. Eine zusammenhängende Schicht bilden letztere niemals, auch dann nicht, wenn kurz nach einer Häutung die Membrana propria keine trennenden Falten besitzt. FRENZEL nennt diese Zellen mit Recht Mutterzellen des Epithels¹. In ihnen findet stets eine lebhafte Zelltheilung statt. Karyokinetische Figuren aller Stadien sind regelmäßig hier anzutreffen. Die Kernspindel steht immer radial. Von den Tochterzellen bleibt die eine, und zwar die distale, eine Epithelmutterzelle, während die andere zu einer Epithelzelle auswächst. Die Mutterzellen sind eben nur Zellen, welche ihren embryonalen Charakter bewahrt haben. Sie ergänzen durch fortgesetzte Theilung das Epithel, während die eigentlichen Epithelzellen als einseitig differenzierte Zellen nicht mehr theilungsfähig zu sein scheinen. Die Epithelmutterzellen fallen in ungefärbten Schnitten durch größeres Lichtbrechungsvermögen den Epithelzellen gegenüber auf; in gefärbten Präparaten sind sie dagegen durch die reichlichere Aufnahme des Farbstoffes tiefer gefärbt als jene. Der Kern ist für das Volumen dieser Zellen außerordentlich groß und enthält noch dazu im Verhältnis zu seiner Größe sehr viel chromatophile Substanz. So schön und klar sich nach der Behandlung mit FLEMMING-scher Lösung die Theilungsfiguren, auch die achromatischen, abheben, so wenig ist von dem Inhalte ruhender Kerne zu unterscheiden. Erst bei sehr starker Vergrößerung löst sich die dicke, farbige Begrenzungslinie der gefärbten Kerne auf in ein dichtes, peripheres Netz zarter Faden mit sehr zahlreichen, kleinen Knotenpunkten. Wegen des geringen Zwischenraumes zwischen den relativ großen Kernen dieser jugendlichen Zellen und wegen des Reichthums der Kerne an Chromatin treten diese Zellen in tingirten Präparaten recht deutlich hervor. Obgleich Zellgrenzen bei diesen Epithelmutterzellen in der Regel nicht wahrnehmbar sind, möchte ich mich doch nicht der Ansicht anschließen, welche BALBIANI über die ganz

¹ FRENZEL, Verdauungskanal der Larve von *Tenebrio*. p. 285. 1882.

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 19

ähnlich liegenden Verhältnisse bei *Cryptops* ausgesprochen hat, nämlich: diese Zellen seien keine getrennten Zellen, sondern nur ein Syncytium¹.

Das eigentliche Mitteldarmepithel des Mehlwurmes ist außerordentlich interessant durch seine scheinbare Polymorphie. Wir finden es häufig als ein einfaches Palissadenepithel; häufig zeigt es alle Merkmale des geschichteten Epithels. Ich verweise hierbei auf die Abbildungen, welche FRENZEL (l. c.) gegeben hat, und führe seine eigenen Worte an: »Vergleicht man Querschnitte von verschiedenen Individuen mit einander, so erhält man fast überall ein verschiedenes Bild, selbst wenn die Thiere sich in normalen Verhältnissen befanden. Der am meisten vorkommende und daher typisch zu nennende Zustand ist derjenige, dass sich ein geschichtetes Epithel darstellt, welches aus verschiedenartig aussehenden Zellen zusammengesetzt ist.« Alle diese Worte kann ich bestätigen, nur mit dem Zusatze, dass man gar nicht verschiedene Individuen zu nehmen braucht, um verschiedene Bilder zu erhalten. Man kann dieselben auch an einem Individuum, ja sogar manchmal an einem Querschnitt haben. Wiederholt habe ich Querschnitte des Larvenmitteldarmes gesehen, die an der einen Seite einfaches Cylinderepithel besaßen, während sich an der anderen Seite Zellen über Zellen thürmten oder, vorsichtiger gesagt, zu thürmen schienen. — Jenes von FRENZEL »typisch« genannte mehrschichtige Epithel bot so verschiedenenartige Bilder dar, dass ich ihm das Epitheton »typisch« nicht gern zugestehen möchte.

Um der Sache auf den Grund zu gehen, konservirte ich ganz junge, etwa 7—8 mm lange Mehlwürmer und schnitt sie in toto in der Erwartung, dass bei solchen jugendlichen Individuen die Gewebe noch keine so komplizirte Gestalt angenommen haben dürften wie bei ausgewachsenen. Diese Erwartung wurde in der That bestätigt (vgl. Fig. 2). Die Epithelzellen waren mäßig lang (Länge: Breite etwa = 5 : 1), vollständig gerade und einschichtig. Es zeigte sich ein geradezu schematisches Bild des Cylinderepithels. Sodann konservirte ich einige größere Mehlwürmer 10—12 Stunden nach einer Häutung in der Meinung, dass die plötzliche Vergrößerung des Darmes einen Einblick in den Bau des Epithels erleichtern müsste. Das Ergebnis war ein ähnliches. Schließlich schnitt ich den Mitteldarm von mehreren normal ernährten Mehlwürmern der Länge nach

¹ BALBIANI, Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des *Cryptops*. Arch. Zool. Expér. T. VIII. 1880.

schnell auf und brachte ihn in Chromosmiumessigsäure. Durch das Reagens wurde die noch lebensfrische Muscularis stark kontrahirt. Der Darm klappte dabei nicht nur nach außen um, sondern rollte sich sogar in den meisten Fällen spiraling auf, so dass die jetzt außen liegenden Elemente der Epithelschicht wegen der sehr widerstandsfähigen Membrana propria in ihrem Zusammenhange stark gelockert werden mussten. Oft waren einzelne Epithelzellen fast in ihrer ganzen Länge von den Nachbarzellen isolirt (vgl. Fig. 3). Die Zellen sind sehr lang (60—70 μ) und haben dabei einen ganz geringen Durchmesser (5—6 μ). Meist sind sie ein wenig gekrümmmt, oft sogar unter einander etwas verschlungen. Das Empordrängen des jungen Nachwuchses und die Abstoßung alter Zellen müssen nothwendig bei diesen so stark in einer Richtung ausgedehnten Epithelzellen Unregelmäßigkeiten in der Stellung und Abweichungen von der radialen Richtung hervorrufen. Trotzdem konnte ich bei der soeben geschilderten Präparationsweise in nicht zu dünnen Schnitten sehr viele Zellen, wenn nicht die meisten, bis zu ihrer Basis an der Membrana propria verfolgen.

Ich halte daher im Gegensatz zu FRENZEL das einfache Palissadenepithel für das typische und meine, dass das Bild des geschichteten Epithels sehr wohl hervorgerufen werden kann: durch Schnitte, welche krumme oder schräg stehende Zellen anschneiden, oder durch Schnitte, welche junge, aufstrebende Zellen treffen, oder schließlich, last not least, durch schief zur Darmachse geführte Schnitte. In der Fig. 3 ist ein Stück eines solchen umgerollten Darms abgebildet. In Folge dieser etwas gewaltsamen Formveränderung des Darms hat sich die Membrana propria von der Muscularis theilweise abgelöst und zeigt ihre typische Faltung daher nur noch unvollkommen.

Das Protoplasma der ausgebildeten Epithelzellen ist feinkörnig und enthält je nach dem Stande der Verdauung eine größere oder kleinere Menge kugelförmiger Einschlüsse. Die Basis dieser Epithelzellen eben so wie die der vorher genannten Mutterzellen soll nach FRENZEL gezähnt sein¹; ich habe davon nichts bemerkt. Die freie Endfläche der Epithelzellen zeigt nun ein sehr wechselndes Bild. Wir finden sehr oft das gesammte Epithel an der Innenseite mit einer homogenen Schicht überzogen (vgl. Fig. 2). Häufig tritt an die Stelle dieser Schicht ein ganz deutlicher Härchensaum. Die einzelnen »Härchen« sind hier und da in ihrer Lage verschoben und neigen

¹ a. a. O. p. 286.

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 21

sich zu Bündeln zusammen, die eine entfernte Ähnlichkeit mit den auf dem Acker zu Mandeln an einander gestellten Garben besitzen. Die Härchen sieht' man zuweilen aufgelöst in noch immer radial gerichtete Reihen zarter Kugelchen. Die einzelnen Reihen können sich verwischen, so dass eine einheitliche Lage von granulöser Substanz entsteht. Schließlich kann aber auch das Epithel auf der freien, dem Darmlumen zugewandten Oberfläche völlig nackt sein. Ich bin nicht abgeneigt, den Grund für diese Mannigfaltigkeit mit ADLERZ¹ in dem Wechsel der Verdauungsstadien zu suchen, wenngleich ich nicht die Zeit gefunden habe, mich von der Richtigkeit der Detailangaben, welche ADLERZ hierüber macht, zu überzeugen. Er unterscheidet bei den Epithelzellen zwei Stadien: den Zustand der Ruhe und den Zustand der sekretorischen Thätigkeit. Nach ihm kommt die homogene Schicht den ruhenden Zellen zu, bedeutet der Stäbchensaum die »beginnende sekretorische Wirksamkeit des Epithels« und erscheinen die Zellen während der Sekretion selbst nackt. Es war mir wiederholt aufgefallen, dass viele fast ganz gleich hergestellten Präparate des Mehlwurmdarmes ganz erhebliche Schwankungen in der Intensität der Färbung aufwiesen, die ich jedoch durch die auch bei sorgfältigster Behandlung immer noch vorhandenen geringen Unregelmäßigkeiten im Härten, Färben und Auswaschen erklärte. Durch die Bemerkung, welche ADLERZ gemacht hat, dass ruhende Epithelzellen die Farbstoffe stark, sekretorisch thätige dieselben nur schwach anziehen, veranlasst, durchmusterte ich meine Präparate und habe in der That eine gewisse Regelmäßigkeit in den Intensitätsschwankungen zu bemerken geglaubt. Es scheint mir nun, dass diejenigen Schnitte am meisten Farbstoff aufgenommen haben, deren Epithelzellen den Stäbchensaum besitzen. Ich habe diese interessante Frage leider nicht weiter verfolgen können, da ich auf dieselbe erst hingelenkt wurde, als die vorliegende Arbeit bereits fertig war, halte es aber doch nicht für überflüssig, meine spärlichen Beobachtungen in dieser Richtung hier wenigstens anzudeuten.

Nach v. GEHUCHTEN² besitzen die resorbirenden Zellen im Mitteldarm einiger Dipteren im Zustande der Ruhe einen Stäbchensaum.

¹ ADLERZ, Der feinere Bau des Mitteldarmes von Insekten und Myriopoden. 1890. Ich habe diese Arbeit nicht selbst gelesen, sondern kenne sie nur aus dem kurzen Referate, welches die »Berichte der Zool. Station zu Neapel« 1892 gebracht haben.

² v. GEHUCHTEN, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. La Cellule. T. VI. 1890.

MINGAZZINI¹ nennt die Stäbchen bei den Lamellicornierlarven »Cilien« und berichtet auch von einer langsamen, aktiven Bewegung, die er an denselben wahrgenommen hat.

Die Kerne der Epithelzellen liegen dem Basalende näher als dem freien Ende. Sie sind etwas größer als die Kerne der Epithelmutterzellen, haben aber weniger chromatophile Substanz und färben sich deshalb nicht so intensiv wie jene. Ein Nucleolus ist selten deutlich erkennbar.

Sehr interessant sind die in den Kernen der Epithelzellen auftretenden Krystalloide, auf welche FRENZEL aufmerksam gemacht hat. Ich kann hier nur auf die eingehende Schilderung dieses Forschers hinweisen, namentlich auf die Ergebnisse seiner chemischen Untersuchungen. Mir scheint die Grundform dieser Krystalle das über regulärer Grundfläche errichtete sechsseitige Prisma von etwa gleicher Höhe und Dicke zu sein. Ich habe gerade diese Form sehr vielfach angetroffen. Durch Verringerung der Höhe erhalten wir dann die sechsseitigen Tafeln, deren häufiges Vorkommen FRENZEL konstatirt. Wachsen zwei gegenüberliegende Seitenflächen verhältnismäßig stark, so erhalten wir einen Körper, der in der Seitenansicht einer quadratischen, resp. rechteckigen Tafel sehr ähnlich ist. Bleiben zwei gegenüberliegende Flächen im Wachsthum beträchtlich zurück, so kommt der Körper einem rhombischen Prisma nahe. Ist die Längsausdehnung im Verhältnis sehr groß, so haben wir die Stabform. Alle diese Formen kommen in der That vor.

Durch die Anwesenheit eines Krystalloides schien mir die Färbbarkeit des betreffenden Epithelzellenkernes nicht un wesentlich herabgemindert. Diese Krystalloide fehlen zuweilen ganz in einem Individuum. In ganz jungen Larven habe ich sie nie angetroffen. In den meisten größeren Larven findet man jedoch selten einen Kern im Mitteldarmepithel, der nicht einen Krystall einschließt. In der Regel treten diese merkwürdigen Körper in der Einzahl auf, selten sieht man deren zwei oder drei in einem Kern. Die Mutterzellen des Epithels enthalten keine Krystalloide.

MINGAZZINI hat auch bei Lamellicornierlarven Krystalloide in den Kernen der Epithelzellen des Mitteldarmes aufgefunden². Sie sind jedoch bei Weitem nicht so regelmäßig in der Form wie diejenigen bei Tenebrio.

¹ MINGAZZINI, Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofage. Mittheil. der Zool. Station zu Neapel. Bd. IX. 1890.

² MINGAZZINI, a. a. O. Taf. XI.

FRENZEL hat zwischen den cylindrischen Epithelzellen sehr ver einzelte, unregelmäßig vertheilte Becherzellen angetroffen und die selben auch abgebildet¹. Ich muss gestehen, dass ich nirgends derartige Zellen so deutlich gesehen habe, dass ich sie hätte als Becherzellen ansprechen mögen.

Die Muscularis des Mitteldarmes besteht aus einer inneren Ringmuskelschicht und einer äußenen Längsmuskelschicht. Die Ringmuskelbündel liegen dicht an einander und bilden einen festen, lückenlosen Cylinder; die longitudinalen Muskeln bündel sind etwas stärker als jene; sie bilden keinen geschlossenen Cylinder. Die Querschnitte beider Systeme sind sehr ähnlich; sie sind kreisrund oder elliptisch. Die Kerne liegen theils an der Peripherie, theils im Inneren. Die COHNHEIM'schen Felder sind langgestreckte, innerhalb jedes Muskelbündels radiär gestellte Streifen (vgl. Fig. 4 *lm*), die bei einem centralen Kerne sich zu einem regelmäßigen Kreisringe an einander reihen, bei einem peripheren Kerne ein von der Kreisform abweichendes, aber in sich geschlossenes Band bilden.

In der Muscularis, zwischen den Muskelbündeln, finden sich einzelne Mesodermzellen. Eine zusammenhängende seröse Schicht fehlt gänzlich. Eine den Darm äußerhalb der Muscularis umhüllende Gewebsschicht scheint übrigens bei den Insekten überhaupt sehr selten vorzukommen. Ich selbst habe bisher nur bei einem Insekt äußerhalb der Muskulatur eine Membran angetroffen. Bei der Larve von *Hydrophilus piceus* wird der Mitteldarm von einer strukturlosen, hyalinen Membran eingehüllt. Der Mitteldarm dieser Larve hat sehr lange Divertikel. Der Querschnitt zeigt uns daher das Bild eines Sternes. Dieser ist von einer zarten, stark lichtbrechenden Linie, dem Durchschnitt der genannten Membran, umgeben, die sich jedoch nicht den Konturen der einzelnen Strahlen des Sternes anschmiegt, sondern nahezu kreisförmig die Divertikel des Darmes nur an den distalen Enden leicht berührt (wie eine Enveloppe im mathematischen Sinne). In Längsschnitten sehen wir diese Linie parallel der Darmachse dahinziehen. Hält man ein größeres Stück eines konserverten, in Alkohol liegenden Larvenmitteldarmes von *Hydrophilus piceus* gegen die Sonne, so kann man auch mit unbewaffnetem Auge ganz deutlich die totale Reflexion des Lichtes an dieser Membran wahrnehmen. Die Betrachtung von Serien beweist, dass wir es hier mit einer vollständig lückenlosen, geschlossenen Membran

¹ FRENZEL, a. a. O. p. 286.

zu thun haben. Welche Bedeutung sie hat (? Blutbahn), vor Allem wie sie entwicklungsgeschichtlich zu erklären ist, weiß ich nicht¹.

Ungefähr dorsal vom After endet der Mitteldarm und beginnt der Enddarm, welcher bald darauf eine Wendung nach vorn macht und geradlinig etwa bis zum fünften oder sechsten Abdominalsegment zurückgeht, wo er sich wiederum nach hinten wendet und durch den After nach außen mündet. Der Mitteldarm liegt hier also in der Rinne, welche die beiden Schenkel des Enddarmes bilden.

Der Enddarm hebt mit demselben Durchmesser an, den der Mitteldarm zuletzt besessen, verjüngt sich aber bald darauf wesentlich. Da nun das hohe, cylindrische Epithel des Mitteldarmes ganz plötzlich aufhört, das flache kubische Epithel des Enddarmes eben so unvermittelt beginnt, und da die Ringmuskulatur Anfangs auch nur eine geringe Vermehrung aufweist, muss nothwendig das Lumen des Enddarmes mit einer starken Erweiterung beginnen. In diesen dünnwandigen Theil des Enddarmes münden die MALPIGHI'schen Gefäße. Er kann durch Kontraktion der Längsmuskeln stark verkürzt werden, wobei Epithel und Intima Ringfalten bilden. Bald darauf, noch ehe die Umbiegung nach vorn eintritt, ist das Lumen beträchtlich enger geworden. Der Gesamtdurchmesser des Darmes hat sich verkleinert, die Ringmuskulatur ist zu außerordentlicher Mächtigkeit angewachsen, Epithel und Intima beginnen größere Längswülste zu bilden. Die Intima selbst ist an dieser Stelle mit starken Chitin-zähnen besetzt. Der nach vorn gerichtete Abschnitt ist der dünnste des ganzen Enddarmes. Trotzdem ist er sehr dehnbar, wie die hier und da vorhandenen bedeutenden Anschwellungen zeigen, welche die durchwandernden, relativ großen Kothballen verursachen. Die Epithelzellen dieses Abschnittes sind fast kubisch. Die Ringmuskeln sind stark entwickelt, sie bilden meist zwei über einander gelagerte Schichten. Die Längsmuskeln treten dagegen in diesem Theile des Enddarmes sehr zurück. Im fünften Abdominalsegment ungefähr

¹ LEUCKART spricht von einer Tunica serosa am Wanzenmagen. Vgl. WAGNER's Zootomie. 1843. Bd. II. p. 63. — FRITZE fand am Mitteldarm der Ephemeridenlarven »ein sehr dünnes Peritoneum« und bei den Imagines »ein sehr dünnes, an den meisten Stellen kaum wahrnehmbares Peritoneum, in welchem ab und zu noch Kerne liegen«. Berichte d. naturf. Ges. Freiburg 1889. p. 9. — MINGAZZINI traf am Mitteldarm der Lamellicornierlarven außerhalb der Muscularis eine ununterbrochene, homogene, stark lichtbrechende Bindegewebsmembran. a. a. O. p. 23. — VANGEL sagt mit Unrecht vom Hydrophiluskäfer, dass seu Darm außen eine bindegewebige Hüllmembran besitze. Termesztrajzi füzetek. Budapest. Bd. X. p. 193. 1886.

wendet sich der Darm wieder nach hinten. Die sechs großen, im vorigen Abschnitte fast die Achse des Darmes erreichenden Längswülste flachen sich ab. Das Lumen wird wesentlich weiter. Die Epithelzellen werden höher, haben im Gegensatz zu den Epithelzellen des Mitteldarmes sehr große Kerne mit wenigen, aber sehr großen Chromatinknoten. Das Protoplasma zeigt deutliche Längsstreifung. Die vorher noch so stark entwickelten Ringmuskeln sind bis auf ein Minimum zurückgegangen. Die longitudinalen Muskelfasern haben sich zu sechs starken Muskelbändern vereinigt, die dem Darme aufliegen, wo die chitinöse Intima ein zwischen zwei Längsfalten gelegenes Thal besitzt. Dieser letzte Theil des Enddarmes ist in einen dicken Bindegewebsmantel eingehüllt. In dem Bindegewebe endigen die MALPIGHI'schen Gefäße, welche den Darm in Schlangenlinien hin und her gewunden bis unmittelbar vor dem After begleiten.

IV. Die äuferen Vorgänge, welche der Verpuppung des Mehlwurmes vorangehen.

Die Metamorphose umfasst einen für jedes Individuum scharf begrenzten Zeitraum, von dem aber meist nur der Schluss, der Augenblick des Ausschlüpfens der Imago deutlich erkennbar ist, während der Beginn dieses Zeitraumes in der Regel weniger scharf hervortritt. Bei vielen Formen kann man allerdings aus dem äußeren Gebahren des Thieres auf den nahe bevorstehenden Beginn der Verwandlung schließen.

Sobald die Larven der holometabolen Insekten ihr Wachsthum beendet haben, verbleiben sie entweder im Nährsubstrate selbst oder sie suchen eine zur Verpuppung geeignete Lokalität auf, richten sich daselbst mehr oder weniger häuslich ein und verpuppen sich dann nach einiger Zeit, d. h. sie streifen die letzte Larvenhülle ab, um schließlich nach Tagen oder Monaten als Imago den Platz zu verlassen. In vielen Fällen ist der Augenblick, in dem die Nahrungsaufnahme abgeschlossen wird und die Bereitwilligkeit zur Verpuppung sich einstellt, an dem Verhalten des Thieres erkennbar. So sehen wir, wie die Raupe des Wolfsmilchschwärmers die Nahrung flieht und hastig nach einem geschützten Orte an oder in dem Erdboden sucht. Die Raupe des Weißlings klettert an Bäumen oder an Mauerwerk empor und befestigt sich in der charakteristischen Weise in einer Vertiefung. Die Larven der Blattwespen machen sich an die Herstellung eines Kokon. Die Larve des Lilienhähnchens

(*Crioceris*) verlässt die Futterpflanze und verkriecht sich unter Erdschollen. Die Larve des Kolbenschwimmers geht ans Land und stellt in der Erde unter Grasbüscheln oder in Krautanhäufungen einen Hohlraum her, der ihm als Puppenwiege dient.

Die inneren Umwandlungen beginnen unverzüglich, sobald das Thier einen zur Verwandlung geeigneten, vor Störungen sicheren Ort aufgefunden, resp. einen schützenden Kokon fertig gestellt hat, so bald das Thier also in der Lage ist, sich der Puppenruhe zu überlassen. Ein Theil der Histolyse und auch schon der Histogenese spielt sich vor der Abstreifung der letzten Larvenhülle, ein anderer Theil nach derselben, also während des eigentlichen Puppenstadiums ab. Ich bin geneigt anzunehmen, dass das gesammte Arbeitsquantum, welches zum Abbruch und Wiederaufbau der Organe erforderlich ist, bei gleich bleibenden äusseren Bedingungen, d. h. vor Allem bei gleich bleibender Temperatur, in zwei Abschnitte zerfällt, die im Großen und Ganzen den Zeiträumen vom Abschlusse der Nahrungsaufnahme bis zum Erscheinen der Puppe und von hier bis zum Ausschlüpfen der Imago entsprechen. Das Verhältnis dieser beiden Zeitabschnitte ist bei verschiedenen Insekten sehr verschieden. So finden wir, dass die Raupe des Kohlweißlings im Sommer ein bis zwei Tage nach dem Abschluss der Nahrungsaufnahme die letzte Raupenhaut abstreift, dass jedoch erst nach etwa 14 Tagen der Schmetterling aus der Puppe schlüpft. Die Raupe von *Vanessa urticae* braucht nach BLASIUS¹ nur 10 bis 12 Stunden für die äussere Umwandlung in die Puppe. *Hydrophilus piceus* liegt drei Wochen als Larve und nur zwei Wochen als Puppe in der Puppenwiege. Die Blattwespe ist sehr lange als Larve und nur ganz kurze Zeit als Puppe in ihrem Kokon anzutreffen. Die Untersuchung der Puppe allein liefert uns also nur den letzten Theil der Verwandlungen, welcher je nach dem gewählten Objekte größer oder kleiner sein wird. So umfasst er bei *Vanessa urticae* fast die ganze Verwandlung, bei *Hydrophilus piceus* etwa $\frac{2}{5}$ der Gesammtumwälzungen, und bei *Cimbex* oder *Lophyrus* gar nur die letzten Stadien.

Es war nun die Frage: Besteht auch für *Tenebrio molitor* ein solches konstant bleibendes Verhältnis zwischen diesen beiden Zeitabschnitten? Die Antwort lautet: Ja, und zwar sind beide Zeitab-

¹ BLASIUS, Über die Gesetzmäßigkeit der Gewichtsabnahme bei Lepidopteren von dem Zustande der ausgewachsenen Raupe bis zu dem des entwickelten Schmetterlinges. Diese Zeitschr. Bd. XVI. 1866.

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 27

schnitte so ziemlich gleich groß. Diese Frage war für mich von äußerster Wichtigkeit, denn ich musste meine Untersuchung des Darmes mit den ersten Umwandlungsstadien beginnen und eine lückenlose Reihe von Präparaten herstellen. Eine andere Frage von gleicher Wichtigkeit war die: wie kann man äußerlich erkennen, ob ein Mehlwurm dicht vor dem Beginn der Metamorphose steht oder in dieselbe bereits eingetreten ist? — Auch der Mehlwurm zeigt, wie jene vorher genannten Insekten, ein verändertes Verhalten, wenn er sich verpuppen will. Wir finden in Mehlwurmkuluren, und ganz besonders bei nur schwach bevölkerten, die Puppen meist an der Oberfläche des Mehl- oder Kleievorrathes, in dem die Larven gelebt haben. Die ausgewachsene Larve muss diese Oberfläche also aufgesucht haben. Dazu kommt, dass sie wie viele andere Insektenlarven in diesem Zustande eine Zeit lang ruhelos und hastig umherläuft. Aber diese Erkennungszeichen für das Herannahen der Verwandlung sind in unserer künstlichen Mehlwurmzucht, bei der Tausende von Larven jeden Alters den Inhalt eines Gefäßes ununterbrochen durchwühlen, vollständig illusorisch; sie sind an sich auch nicht auffällig genug, um praktischen Werth zu haben.

Für den Darm der Puppe war das Material leicht zu beschaffen, da man das Alter der Puppe nach der Färbung der Augen, der Antennen, Mandibeln und Tarsen gut beurtheilen kann; dagegen war es wirklich schwierig, aus einer Mehlwurmkulur in der Verwandlung begriffene Larven der ersten Entwicklungsstadien mit Sicherheit herauszufinden.

Zunächst unterwarf ich eine größere Anzahl Larven gleichen äußeren Bedingungen, um dadurch die Verwandlungszeit für alle Individuen möglichst gleich zu machen, fasste dabei den auch äußerlich gut erkennbaren Zeitraum von der letzten Larvenhäutung bis zum Erscheinen der Puppe ins Auge und ermöglichte mir durch wiederholte Stichproben einen Einblick in die innere Beschaffenheit der Thiere. Zu diesem Zwecke wurde ein Wärmekasten auf die willkürlich gewählte Temperatur von 27° C. gebracht und viele Wochen hindurch konstant erhalten. In dem Kasten hatten zwölf geräumige Gläser Platz. Eines derselben enthielt Wasser, damit die Luft hinreichend feucht blieb; die übrigen wurden mit Roggenkleie, Brotkrume und magerem Kaninchenfleisch in ungefähr gleichen Mengen beschickt. Die fünf großen Töpfe mit Mehlwurmkuluren im zoologischen Institute zu Berlin haben ihren Platz in der Nähe des Ofens und enthalten daher zu jeder Jahreszeit Individuen aller Entwicklungsstufen. In

die einzelnen Versuchsgläser kamen nun zwei bis drei frisch gehäutete Mehlwürmer, und zwar wurden nur Individuen von solcher Größe ausgehoben, dass die überstandene Häutung aller Wahrscheinlichkeit nach auch die letzte Larvenhäutung gewesen sein musste. Selbstverständlich konnte gerade in dieser letzten Hinsicht ein Irrthum nicht absolut ausgeschlossen sein. Gelegentlich kam es vor, dass die letzte Larvenhäutung erst im Brutofen stattfand; dann aber zeigte die leere Haut neben der frisch gehäuteten Larve den Fehler deutlich an, während bei normal verlaufenem Versuch sich stets neben der leeren Haut eine Puppe finden musste. Diese Fehlgriffe hatten aber auch ihr Gutes; sie zeigten, welche Zeit unter denselben Umständen zwischen der vorletzten und der letzten Larvenhäutung verflossen war, so dass dadurch das Beobachtungsgebiet ganz unbeabsichtigt nach vorn erweitert wurde.

Jedes Glas war mit einer Etikette versehen, an der die Zeit der Häutung und alle ferneren Ereignisse genau notirt wurden. Die Gläser wurden täglich revidirt.

Die Ergebnisse waren unter den genannten Voraussetzungen folgende:

(Die Zeile A giebt die Zeit von der letzten Larvenhäutung bis zum Erscheinen der Puppe, B die folgende Zeit bis zum Ausschlüpfen des Käfers in Tagen an.)

Nr.	Temperatur 27° C.														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
A	13	18	18	16	16	16	13	14	18	18	18	18	16	16	16
B	7	8	9	8	6	6	5	—	—	—	—	—	—	—	—

Die Klammern unter der Tabelle fassen diejenigen Individuen zusammen, welche sich in einem und demselben Versuchsgläser befanden. Da der Brutofen nur niedrig war, mussten die Gläser auf dem Boden desselben stehen und wurden hier in Folge der vielleicht ungleichmäßigen Erwärmung der ganzen Bodenfläche durch die Gasflamme auch wohl verschieden warm gehalten. Die nicht unerheblichen Schwankungen in der Gesammtreihe der Ergebnisse und die verhältnismäßig große Übereinstimmung in der Entwicklung der Insassen jedes einzelnen Gefäßes sprechen für eine solche Annahme. Die Gläser wurden nach und nach mit Mehlwürmern belegt, etwa alle zwei Tage ein solches, damit ich die an den ältesten über die Entwicklungsdauer gemachten Erfahrungen bereits bei den jüngeren

verwerthen konnte. Nur für einen Theil der Versuchstiere habe ich daher alle Daten angeben können; die meisten wurden nach und nach während des Versuches secirt. Drei Individuen waren irrthümlicherweise nach der vorletzten Larvenhäutung eingesperrt worden; bei allen drei fand nach acht Tagen die letzte Häutung statt, während die Puppe in zwei Fällen nach weiteren 15, in einem Falle nach weiteren 16 Tagen vorlag.

Bei einer konstanten Temperatur von 25° wurde in demselben Ofen ein ähnlicher Versuch angestellt. Es verflossen zwischen der letzten Häutung und dem Erscheinen der Puppe im Durchschnitt 23 Tage.

Versuche, die ich im Winter 1893/94 bei einer um 17° C. schwankenden Zimmertemperatur anstellte, ergaben natürlich noch größere Divergenzen. Die Anzahl der Tage zwischen der letzten Häutung und dem Erscheinen der Puppe schwankte zwischen 39 und 56, während die Dauer des eigentlichen Puppenzustandes 21 bis 26 Tage betrug.

Trotz der vielen Unregelmäßigkeiten in den angegebenen Zahlen ist eine oft wiederkehrende Regel gar nicht zu übersehen: Die Zeit, welche das Thier bei konstant bleibenden Bedingungen von der letzten Larvenhäutung bis zum Ausschlüpfen des Käfers braucht, wird durch das Erscheinen der Puppe im Verhältnis $\frac{2}{3} : \frac{1}{3}$ getheilt. Die drei der Beobachtung zu früh unterworfenen Mehlwürmer zeigten, dass zwischen der vorletzten und letzten Häutung der Larve eben so viel Zeit verflossen war, wie der eigentliche Puppenzustand umfasste. Andererseits bewiesen mehrere Stichproben, dass der Zeitraum zwischen der letzten Larvenhäutung und dem Erscheinen der Puppe durch den Abschluss der Nahrungsaufnahme und den gleichzeitigen Beginn der Verwandlung in zwei nahezu gleiche Theile zerlegt wird. — *Tenebrio molitor* braucht also unter konstanten äußeren Bedingungen ungefähr gleich viel Zeit, um

- 1) von der vorletzten bis zur letzten Larvenhäutung,
- 2) von der letzten Larvenhäutung bis zum Beginn der Metamorphose,
- 3) vom Beginn der Verwandlung bis zum Erscheinen der Puppe und
- 4) vom Beginn des eigentlichen Puppenstadiums bis zum Ausschlüpfen als Käfer zu gelangen.

Wenn gleich so die Möglichkeit gegeben schien, jede bestimmte Entwicklungsstufe nach Belieben herauszugreifen und zu konserviren,

so widersprach die Praxis dieser Annahme jedoch vollständig. Bald war ja eine Reihe von Präparaten vorhanden; die Lücken in dieser Reihe wollten sich aber auf diesem Wege durchaus nicht beseitigen lassen. Der geschilderte Versuch ergab eben nur eine gewisse Regelmäßigkeit. Die Schwankungen waren immerhin noch zu groß, als dass man jedes Stadium hätte mit Sicherheit auffinden können. Dazu kommt möglicherweise noch der erschwerende Umstand, dass manche Vorgänge im Leben des Insekts sich vielleicht sehr schnell abspielen. KOWALEVSKY¹ hat ohne Zweifel bei den Musciden ähnliche Erfahrungen gemacht. Er konstatirt: »Gleich alte Puppen sind nicht immer gleich in der Entwicklung.«

Die Lektüre einer Abhandlung von BLASIUS² über die Raupe und Puppe von *Vanessa urticae* veranlasste mich auch in einer anderen Richtung Beobachtungen anzustellen. BLASIUS veröffentlichte nämlich im Jahre 1866 die Ergebnisse einer großen Reihe von Wägungen, die sich, was mich ganz besonders interessirte, auch auf die Zeit zwischen dem Abschluss der Nahrungsaufnahme und dem Erscheinen der Puppe erstreckten. Er setzt mit NEWPORT³ die Gewichtsabnahme der Intensität der Umwandlungstätigkeit proportional. Sein Bericht lautet folgendermaßen: »Bei der Raupe von *Vanessa urticae*, die zur vollständigen Umwandlung aus dem erwachsenen Zustande in die Puppe ungefähr 10 bis 12 Stunden nötig hat, findet von dem Augenblicke an, wo sie das Spinngeschäft beendigte, in den ersten drei Stunden eine schnelle Steigerung der Umwandlungstätigkeit statt. In der zweiten Hälfte der vierten Stunde erreicht die letztere ihr Maximum. Dann sinkt dieselbe allmählich wieder, und zwar so, dass sie im Anfang der achten Stunde, so stark wie in der ersten Hälfte der dritten Stunde ist⁴.« Welche Ursachen diese Gewichtsabnahme auch immer haben mochte, wie Wasserverdunstung, Athmung und dergleichen, darauf kam es für mich durchaus nicht an; die Hauptsache blieb vielmehr, dass die Gewichtsabnahme sich periodisch ändert, und dass der Gang dieser Änderung für alle Individuen konstant ist. Die Hoffnung, auf diesem

¹ KOWALEVSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

² BLASIUS, Über die Gesetzmäßigkeit der Gewichtsabnahme bei Lepidopteren von dem Zustande der ausgewachsenen Larve bis zu dem des entwickelten Schmetterlings. Diese Zeitschr. Bd. XVI. 1866.

³ NEWPORT, Philosoph. Transact. 1837.

⁴ a. a. O. p. 142.

Wege vielleicht ein Mittel zur Erkennung der ersten Entwicklungsstadien zu erlangen oder wenigstens ein Korrektiv für die vorher geschilderten Züchtungsversuche zu gewinnen, erwies sich ebenfalls bald als wenig aussichtsvoll. Selbstverständlich wächst auch beim Mehlwurm das Gewicht, bis er ausgewachsen ist, und nimmt nach dem Beginn der Metamorphose in gewisser Weise wieder ab. Da es sich jedoch hierbei nur um sehr kleine Gewichtsunterschiede handelt, müssen die Wägungen ziemlich genau sein. Genaue Wägungen kosten aber sehr viel Zeit. Dazu kommt außerdem noch, dass die Gewichtsbestimmungen geraume Zeit (etwa einen Tag) vor dem muthmaßlichen Anfang der Verwandlung begonnen und, wenn das Verfahren überhaupt Aussicht auf Erfolg bieten soll, in kurzen Zeiträumen wiederholt werden müssen. Ich habe daher diesen höchst beschwerlichen Weg sehr bald, nach einigen wenigen Versuchen wieder verlassen.

Ob man durch Zählung der Blutwellen mehr erreichen kann, weiß ich nicht. Meine Beobachtungen in dieser Richtung sind noch spärlicher. Fest steht, dass im Gesamtleben eines Mehlwurmes immerhin bedeutende Schwankungen in der Zahl der Pulsschläge pro Minute eintreten. So beobachtete ich bei einem fressenden Mehlwurm 20 Schläge, bei demselben Individuum kurz nach einer Häutung 15, etwa drei Stunden später 17 Schläge in der Minute. Bei einer ganz frischen Puppe zählte ich durchschnittlich nur 10 Schläge, die außerdem nicht in regelmäßigen Intervallen, sondern bald schnell, bald langsam einander folgten. BATAILLON¹ sah, dass in der Seidenraupe die Blutwellen kurz vor der Verpuppung sogar die entgegengesetzte Richtung einschlagen.

Alle angeführten Versuche reichten für die genaue Bestimmung des Entwicklungsstadiums nicht aus, so dass ich Vieles einfach dem Zufall überlassen musste. Bald schärfe sich ja auch der Blick für gewisse Züge in den Lebensäußerungen der Larve, selbst in den großen Mehlwurmkulturen. Der ausgewachsene Mehlwurm kommt an die Oberfläche, zeigt eine gewisse Unruhe, eilt umher und sucht einen Ort, wo er sich verpuppen kann, d. h. einen geräumigen, luftigen Ort an der Oberfläche selbst oder in deren nächster Nähe. Hat die Larve einen derartigen Platz erreicht, so verlässt sie ihn ohne äußeren Zwang auch nicht wieder. Am liebsten geht sie unter lose

¹ BATAILLON, Sur le déterminisme physiologique de la métamorphose chez le ver à soie. Compt. rend. T. CXV.

aufliegende Tuchstreifen. Hebt man ein solches Tuchstück an einer Ecke in die Höhe, so findet man stets eine größere Anzahl Larven darunter. Die meisten von ihnen fliehen eiligst, andere entschließen sich erst nach äußeren Reizen wegzulaufen. Diese kriechen langsam und auch nicht weit. Legt man das Tuchstück nieder und sieht nach einiger Zeit wieder nach, so wird man sie auch gewöhnlich an der zuletzt beobachteten Stelle wiederfinden. Diese Unlust zu Bewegungen ist das Haupterkennungszeichen für den nahe bevorstehenden Anfang der Umwandlung. Bald nach dem Beginn derselben sehen wir den Mehlwurm, sofern die Unterlage eben ist, auf der Seite liegen. Er ist beträchtlich kürzer geworden als früher und auch ein wenig dünner; er zeigt eine geringe, aber charakteristische Krümmung. Der Kopf ist bauchwärts etwas eingezogen. Diese Anfangs nur unbedeutende Neigung des Kopfes wächst stetig und wird schließlich so stark, dass die dorsale Mittellinie kurz vor dem Ausschlüpfen der Puppe hinter dem Kopfe rechtwinklig geknickt erscheint. In der Puppe liegt der Kopf ja auch vollständig der Brust an. Etwa am zweiten Tage nach Beginn der Verwandlungen ist die Larve nicht mehr im Stande, Ortsbewegungen mit Hilfe der Beine auszuführen. Sie schlägt dann bei äußeren Reizen mit dem Abdomen, wie man das bei Schmetterlings- und Käferpuppen sieht.

Auch die Färbung des Thieres giebt ein allerdings nicht sehr zuverlässiges Mittel an die Hand, den Stand der bereits eingetretenen Verwandlung zu beurtheilen. Die fressende Larve besitzt meist ein glänzendes Goldgelb. Mit der Umbildung der Hypodermis schwindet dieser Glanz vollständig. Die in der Verwandlung begriffenen Larven zeigen einen wesentlich matteren Farbenton.

Da also alle diese Zeichen und Merkmale nur eine Orientirung im Großen und Ganzen gestatteten, mussten stets viele Individuen konservirt werden, die sich aller Wahrscheinlichkeit nach in dem gesuchten Entwicklungsstadium befanden. Nur durch Herstellung einiger Querschnitte von jedem Darm konnte das Brauchbare herausgefunden werden. Diese Stichproben wurden übrigens noch durch den Umstand erschwert, dass die Umwälzungen wellenartig den Mitteldarm von vorn nach hinten durchlaufen, so dass in vielen Fällen nichts weiter übrig blieb als Probeschnitte vom Anfang und vom Ende des Mitteldarmes herzustellen.

V. Der Darm während der Metamorphose.

Wenn der ausgewachsene Mehlwurm einen für die Verpuppung geeigneten Ort aufgefunden hat, beginnt sofort die Verwandlung. Das erste äußere Anzeichen für den Eintritt derselben ist die starke Verkürzung des ganzen Thieres auf etwa $\frac{2}{3}$ seiner ursprünglichen Länge. Diese Verkürzung fällt jedoch nur wenig auf, da die Dicke ebenfalls etwas abnimmt. Die Volumenverminderung ist wohl vornehmlich auf die völlige Entleerung des Darms zurückzuführen. Larven, welche sich zur Verpuppung anschicken, füllen bei der Ausstoßung des Darminhaltes den Darm selbst mit Luft, gerade so wie es die Larven vor einer bloßen Häutung zu thun pflegen. Zu welchem Zwecke dies geschieht, ist mir nicht ganz klar geworden, zumal da die Luft auch bald wieder entlassen werden muss, denn in der Puppe selbst ist sie nicht mehr anzutreffen. Zur Sprengung der letzten Larvenhaut wie bei der gewöhnlichen Häutung kann sie nicht beitragen, denn in dem Augenblicke, in welchem die Puppe sich aus der Larvenhaut herauswindet, sind Mund und After bereits geschlossen; die Luft fände dann zum Entweichen keinen Ausweg mehr. Jedenfalls dient sie dazu, dem Mitteldarm nach der Ausstoßung der Fäces die cylindrische Form zu erhalten, da derselbe bei seiner Entleerung wohl sonst durch die sofort beginnende starke Verkürzung des gesamten Mehlwurms flach und wellig zusammengedrückt oder gar geknickt werden würde. Die Möglichkeit ist immerhin vorhanden, dass das Luftquantum beim Beginn der histologischen Umwälzungen allmählich zum After hinausgedrängt wird, noch ehe der Enddarm irgend welche Veränderungen erlitten hat.

Die Verkürzung der ganzen Larve kommt durch den Hautmuskelschlauch zu Stande. Mit ihr Hand in Hand geht eine beträchtliche Verkürzung des Mitteldarmes als eine Wirkung der Längsmuskeln des Darms vor sich. Trotz dieser Verkürzung beim Übergange von der Larve zu der Puppe und dem Käfer ist die relative Lage des ganzen Verdauungstractus in allen drei Stadien fast genau die gleiche. Der Ösophagus, welcher nur wenig in den Thorax hineinragte, behält seine Länge; er wird mit dem Kopfe in der Puppe bauchwärts umgeschlagen. Anfang und Ende des Mitteldarmes liegen in Puppe und Käfer eben so wie in der Larve. Der Enddarm bildet auf allen drei Entwicklungsstufen dieselbe nach vorn gerichtete Schlinge und erfährt in Bezug auf seine Länge keine nennenswerthe Veränderung, da die letzten Abdominalsegmente nicht

so stark verkürzt werden, wie z. B. die Thorakal- und vorderen Abdominalsegmente. Der Mitteldarm verliert nahezu die Hälfte seiner ursprünglichen Länge. Wenn man bedenkt, dass der ziemlich gerade Mitteldarm dicht hinter dem Kopfe beginnt und über dem After endet, dass also derselbe beinahe gleich der Länge des ganzen Thieres ist, so giebt schon die Betrachtung der Thiere in den drei Lebensabschnitten einen guten Anhalt für die Schätzung der Mitteldarmverkürzung. Ein ausgewachsener, gut ernährter Mehlwurm misst etwa 25—30 mm in der Länge, seine Puppe etwa 16 mm und der Käfer ungefähr eben so viel.

Der Mitteldarm. Wir wenden uns nun zunächst zu unserem speciellen Thema, zum Abbruch und Wiederaufbau des Mitteldarmepithels.

Die bedeutende Stärke der Membrana propria im Mitteldarm der Larve des Mehlkäfers verleiht derselben eine beträchtliche Widerstandsfähigkeit. Die energische Kontraktion der Darmmuskulatur, mit der die Histolyse des Mitteldarmes eingeleitet wird, muss demnach bei der Membrana propria mechanische Deformationen verursachen. Weil der gesamte Mitteldarm auf etwa die Hälfte seiner ursprünglichen Länge verkürzt wird, außerdem auch noch an Dicke viel verliert, und weil die Stützmembran ihre alte Ausdehnung behält, muss sie nothgedrungen Falten bilden, die je nach dem Grade der Verkürzung größer oder kleiner sein werden. Die stark kontrahirte Muscularis bildet einen sehr festen Cylinder, der weder nach der einen noch nach der anderen Seite nachgibt. Die Falten der Membrana propria werden sich daher nur nach der Seite des Darmlumens erheben können; — und das trifft in der That zu. Betrachten wir nun die Reihe der Präparate:

Im normalen Mitteldarm der noch fressenden Larve liegt die Membrana propria der Muscularis dicht an. Sie bildet beim Querschnitte im Großen und Ganzen eine breite, helle, kreisförmige Linie; die zahlreichen kleinen, nach innen leistenartig vorspringenden Fältchen, welche früher geschildert wurden, beeinträchtigen dieses Bild nicht wesentlich. Zwischen ihr und der Muscularis sind Zellen nicht anzutreffen.

Nach dem Beginn der Histolyse sehen wir nun, dass die Membrana propria nicht mehr vollkommen dicht der im Querschnitte ringförmig, in Längsschnitten geradlinig erscheinenden Muscularis anliegt. Hier und da, in einem Querschnitte etwa an 15 bis 18 unregelmäßig vertheilten Stellen hat sie sich abzuheben begonnen, so dass zwischen

Über die Veränderungen das Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 35

beiden eben so viele kleine Zwischenräume entstehen. Im Epithel hat diese geringe Verschiebung der Basalmembran noch keine bemerkbaren Veränderungen hervorgerufen. In einem etwas älteren Stadium (Fig. 4) sind mehrere dieser uralten Erhebungen schon größer geworden. Die Loslösung der Membrana propria von der Muscularis schreitet stetig fort. Dadurch, dass sich hier und da zwischen zwei derartigen Falten der sie trennende Kontakt beider Schichten löst, fließen diese beiden kleineren Falten zu einer einzigen, aber weit umfangreicherem zusammen. Im Stadium der Fig. 5 beträgt die Zahl derselben nur noch etwa acht bis zehn.

Die Muscularis zeigt vorläufig keine Veränderung. Dagegen ist im Epithel schon ziemlich früh die beginnende Umwälzung nicht mehr zu erkennen. Die cylindrischen Epithelzellen können ja auch gar nicht mehr in ihrer alten Stellung senkrecht zur Stützmembran verharren. Diese Stützmembran bildet jetzt Thal und Hügel. Die auf der Höhe der centripetalen Falten stehenden Zellen (vgl. Fig. 4) haben noch leidlich Raum, die an den Abhängen und im Thal stehenden dagegen werden auf einander gedrängt, von dem Boden, auf dem sie standen, abgehoben und durch einander geschoben. Die hohen, cylindrischen Palissadenzellen verlieren ihre Cylindergestalt und runden sich mehr und mehr ab. Im Querschnitte erscheinen die sich gegenseitig abplattenden Zellen polygonal. Einige Zellaggregate, und zwar diejenigen, welche am weitesten in das Darmlumen vorgeschoben worden sind, behalten noch etwas länger ihr epitheliales Gefüge bei. Aber auch bei ihnen tritt gerade wegen der konvexen Stützmembran eine Lockerung der Zellverbände ein. Die Zellen erhalten Raum zu einer Verbreiterung, die natürlich eine Verkürzung zur Folge hat. So beginnen auch diese sich der isodiametrischen, resp. polyedrischen Form zu nähern.

Die Membrana propria hat sich inzwischen immer weiter von der Muscularis losgelöst (Fig. 5). Sie erreicht dieselbe zwar noch an mehreren Stellen, jedoch ist der Kontakt ein ganz kurzer. Die Epithelzellen sind als solche bald gar nicht mehr wieder zu erkennen. Der Querschnitt zeigt uns ein krauses Gewirr polygonaler Zellen, die schon so stark deformiert und durch gegenseitigen Druck abgeplattet erscheinen, dass ihre Hauptausdehnung, wenn eine solche überhaupt hervortritt, in die tangentiale Richtung fällt. Das eigentliche alte Lumen des Darmes ist bereits sehr eng geworden; sein Querschnitt ist mehr oder weniger sternförmig.

Gehen wir zu einem etwas älteren Individuum über, so zeigt

sich an den Querschnitten, dass die Membrana propria vollständig von der Muscularis abgehoben und mehr und mehr nach der Mitte des Darmes zu gerückt ist. Sie bildet nunmehr um das Larvenepithel die abenteuerlichsten Windungen (vgl. Fig. 8 und 9). Trotzdem kann man in dieser die Trümmer des Larvenepithels einhüllenden Membran sofort die larvale Tunica propria wiedererkennen. Diese bildet bei der fressenden Larve kleine gegen das Darmlumen vorspringende, leistenförmige Fältchen. Wenn nun diese Fältchen einmal durch Zug geglättet sind, so wird die Membran, nachdem die Zugkraft zu wirken aufgehört hat, doch in Folge ihrer Elasticität die ursprüngliche Form wieder anzunehmen bestrebt sein. Sollten auch die Fältchen nachher nicht eben so scharf wie vorher hervortreten, so werden sich immerhin mehr oder weniger deutliche Rinnen in regelmäßigen Abständen als Spuren derselben einstellen. Das trifft in der That zu, und zwar häufig mit einer Klarheit, welche jeden Zweifel an der Identität beider Membranen auch dann ausschließt, wenn man die Zwischenstadien nicht kennt. Dieser Fall lag übrigens bei mir vor. Mein erstes Präparat aus der Periode der Metamorphose repräsentirte gerade das bezeichnete Stadium. Ich gewann sofort die Überzeugung, dass diese die Zelltrümmer umhüllende Membran, diese »Cyste«, nichts Anderes als die Tunica propria der Larve sein könne.

Die eingeschlossenen Epithelzellen der Larve haben inzwischen ihr zelliges Aussehen ganz verloren. Wir finden eine große Zahl Epithelzellenkerne in einer körnigen, protoplasmatischen Masse, die hier und da in tangentialer Richtung Strichelchen als die letzten Andeutungen der Zellgrenzen erkennen lässt.

Nun ist der Zeitpunkt erreicht, in welchem die letzte Larvenhaut gesprengt wird und die frische Puppe zum Vorschein kommt. Etwa um dieselbe Zeit erfährt der Mitteldarm in Folge der Zerstörung der larvalen Muscularis eine starke, radiale Erweiterung. Das neue Mitteldarmepithel, welches in diesem Augenblicke bereits fertig gestellt ist, wie weiter unten geschildert werden soll, bildet nun allein die Darmwandung und wird durch die radiale Dehnung des Darmes von den in der Darmachse liegenden Zelltrümmern weit abgerückt. Diese durch die abgestoßene Membrana propria zu einer soliden Masse zusammengehaltenen Zellreste bilden den »gelben Körper«. Ich möchte nicht unterlassen hierbei noch einmal ausdrücklich hervorzuheben, dass das Material, aus dem er besteht, einzig und allein von den Epithelzellen des Larvenmitteldarmes

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 37

herrührt. In den ersten Tagen des Puppenstadiums erhält nun der neue Mitteldarm seine neue Muscularis, welche bald peristaltische Bewegungen hervorzurufen im Stande ist. Durch diese Bewegungen wird der gelbe Körper oft etwas nach hinten geschoben und dabei mehrfach geknickt, etwa wie die Striche eines N, so dass ein Querschnitt ihn ein- oder zwei- oder dreimal treffen kann. Sein Volumen nimmt stetig ab; seine stark gefalteten Wandungen schließen immer enger an einander. Der größte Theil des Inhaltes wird zum Aufbau der neuen Organe verbraucht, so dass schließlich, kurz vor dem Ende der ganzen Verwandlung, nur noch dicht gedrängte Zellkerne von geringen Mengen protoplasmatischer Substanz umgeben innerhalb der Membrana propria der Larve vorgefunden werden.

Interessant ist, dass in diesem gelben Körper oft zahlreiche Gregarinen anzutreffen sind. Ich habe jedoch nicht entscheiden können, ob dieselben sämmtlich mit dem gelben Körper ausgestoßen werden, so dass es für die Imago einer besonderen Infektion bedarf, oder aber ob sie nach Fertigstellung des Imagodarmes die sie bergende Hülle, die Membrana propria der Larve, durchbrechen und im Darm Quartier machen, noch ehe der Käfer ausgeschlüpft ist. Ganz besonders interessant ist dabei, dass die Gregarinen, welche durch die peristaltischen Bewegungen nicht mit dem letzten Darminhalt der Larve ausgestoßen werden können, da sie sich meist im Epithel fest verankert haben, die der Mehlwurm also nicht willkürlich aus dem Körper zu entfernen im Stande ist, — dass diese während der chaotischen Wirren der postembryonalen Entwicklung durch den derben Schlauch der Membrana propria wie in einem Gefängnis festgehalten werden.

Noch ehe der Abbruch des Mitteldarmepithels der Larve, den wir soeben verfolgt haben, beendet war, ist mit dem Aufbau des neuen Darmepithels begonnen worden.

In dem normalen Larvendarme bieten die Epithelmutterzellen stets denselben Anblick dar. Häufchen kleiner Zellen liegen der Membrana propria dicht an und zwar meist in jenen rechteckigen Nischen, die von den normalen Fältchen der Membrana propria gebildet werden. Nun beginnt die Verwandlung. Die Membrana propria hat sich hier und da von der Muscularis abgehoben. Die bisher funktionirenden Epithelzellen zeigen bereits den beginnenden Zerfall. — Ganz anders die Epithelmutterzellen. Hier ist nicht eine Spur von Zerstörung bemerkbar. Karyokinesen sind zwar in diesem Entwicklungsstadium eine kurze Zeit nicht anzutreffen, aber man

sieht, dass aus dem Kreise der Epithelmutterzellen hier und da einzelne Zellen ein verändertes Aussehen bekommen. Auf jede zweite oder dritte Gruppe solcher Regenerationszellen des Larvenepithels mag eine derartig ausgezeichnete Zelle zu rechnen sein. Diese Zellen werden größer als ihre Nachbarinnen und zwar, wie ich glaube, auf Kosten der Nachbarinnen. Nicht nur der Zelleib, auch der Kern nimmt an dem plötzlichen Wachsthum Theil. Das bisher feinkörnige Protoplasma wird heller und heller. Die ganze Zelle hebt sich in ungefärbten Präparaten durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen deutlich von der Umgebung ab; in tingirten Schnitten tritt sie durch intensivere Färbung hervor.

Die so differenzierten Zellen sind die Urzellen des Mitteldarmepithels der Imago. In ihnen beginnt nun bald eine sehr rege Zelltheilung. Die Tochterzellen erreichen in kurzer Zeit die Größe der Mutterzelle. Karyokinetische Figuren aller Stadien sind nunmehr zahlreich anzutreffen; sie sind in dem vergrößerten Kerne entsprechend größer als in den Epithelmutterzellen fressender Larven. Die Richtung der Kernspindel ist nicht mehr die radiale. Irgend welche Regelmäßigkeit in der Orientirung ist nicht zu erkennen.

Bald sehen wir Zellhaufen von etwa sechs bis zehn großen, großkernigen, meist kugeligen Zellen entstanden, die ihr Baumaterial dem zerfallenden Epithel verdanken. Von den übrigen Epithelmutterzellen ist nicht mehr viel zu bemerken. Sie sind, sofern nicht auch sie beim Aufbau der neuen großen Zellen verbraucht worden sind, der Degeneration anheimgefallen und von den Trümmern der eigentlichen Epithelzellen nicht mehr zu unterscheiden. Die so aus einer Anzahl Epithelmutterzellen der Larve hervorgegangenen Zellhaufen, welche zur Zeit noch von der Membrana propria eingeschlossen im Darmlumen liegen, bilden die Bausteine für das gesammte neue Mitteldarmepithel des Käfers (vgl. Fig. 5 b). Die Epithelzellen der Imago sind also direkte Abkömmlinge von jenen jugendlichen Zellen, die der Regeneration des Larvenepithels dienten.

Die Membrana propria bildet immer größere Falten; es kommt daher nicht selten vor, dass mehrere der soeben entstandenen Haufen ganz junger Zellen gegen einander geschoben werden und zu einem Zellkomplexe verschmelzen (Fig. 5). Die einzelnen Zellen heben sich in gefärbten Präparaten deutlich von einander ab, jedoch weniger durch scharf hervortretende, intensiv gefärbte Begrenzungslinien, als vielmehr durch hellere Zonen, welche die dunkler gefärbten protoplasmatischen Zelleiber von einander trennen.

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 39

Nunmehr sind wir zu dem Zeitpunkt gelangt, in dem die Membrana propria auf einem Querschnitte etwa zehn ziemlich weit in das Darmlumen hineinragende Falten zeigt, während die dazwischen liegenden Theile derselben noch Kontakt mit der Muscularis haben. Da der Mitteldarm nicht nur dünner, sondern auch kürzer geworden ist, so müssen neben den Längsfalten auch Ringfalten entstehen. Verfolgen wir einmal in einem Querschnitte die helle, stark Lichtbrechende Durchschnittslinie der Membrana propria, so zeigt sich, dass die bei der Faltung ins Innere vorgeschobenen Theile dieser Membran vielfach hin und her gehende Windungen mit zackigen und scharfen Ecken aufweisen, während die der Muscularis näher gelegenen Theile meist eine gleichmäßige Rundung ohne plötzliche Richtungsänderung besitzen. Die nach innen vorspringenden Falten müssen sich natürlich einander nähern, je mehr sie sich von der Muscularis entfernen.

Die Membrana propria bildet mithin in Folge der Ring- und Längsfaltung eine große Zahl von Divertikeln, welche mehr oder weniger die Form einer Flasche haben, deren Hals und Mündung nach innen gerichtet sind. Auch der Vergleich mit einem Sacke liegt nahe, der zum größten Theil prall gefüllt, während der obere leere Theil desselben nur lose und faltig zusammengerafft ist. Gerade in dem rundbauchigen Theil jedes Divertikels, der dem Flaschenhohlraum entspricht, liegen die erst vor Kurzem gebildeten großen Zellkomplexe.

Nach und nach hebt sich die Membrana propria immer mehr von der Muscularis ab. Gleichzeitig mit der Lösung der letzten Kontakte zwischen der Stützlamelle und der Muskulatur wird erstere an den distalen Enden der einzelnen sackförmigen Divertikel durchbrochen, und die geschilderten großen Zellen wandern nach außen, um sich an der Innenfläche des noch immer vollständig intakten Larvenmuskelschlauches zu einer einfachen, Anfangs noch lückenhaften Schicht auszubreiten (Fig. 6 und 7 c). Diese Schicht ist das neue Mitteldarmepithel der Imago. (Die durchbrechenden Zellen färben sich nach der Behandlung mit HERMANN'scher Lösung, Holzessig und Hämatoxylin intensiv, die großen Kerne dagegen nur schwach.) Der Durchbruch findet nicht immer mathematisch genau am distalen Pole statt, sondern bisweilen rechts oder links daneben, so dass der austretende Zellstrom nicht immer streng radial, sondern oft schräg gegen den Radius forschreitet. Dadurch verliert das Gesamtbild viel von der bisher bewahrten Regelmäßigkeit. Beim Durchwandern

der Zellen durch das Fenster hört jede Zellabgrenzung auf; auch nach der Ausbreitung auf der Muscularis ist Anfangs nichts von Zellgrenzen zu sehen.

Bei dieser Ortsveränderung hören in unseren Zellkomplexen die Kerntheilungen keineswegs auf. Man trifft zuweilen auf einem Querschnitte karyokinetische Figuren innerhalb und außerhalb der Membrana propria; ja, in einem Falle sah ich eine solche dicht hinter der Durchgangsöffnung, so dass die Passage während des Theilungsprocesses stattgefunden haben musste. Die auf dem Muskelschlauche der Larve ausgebreiteten Zellscheiben dehnen sich nun aus, berühren sich gegenseitig und verschmelzen mit einander. Der vollständigen Verschmelzung geht ein Stadium »netzförmig angeordneter Gruppen von Epithelzellen« voran.

Wie geschieht nun eigentlich der Durchbruch? — Es gibt zunächst zwei Möglichkeiten. Einmal können Theile der Membrana propria von den jungen Zellen resorbirt werden, so dass die gleichsam auf chemischem Wege entstandenen Fenster den Durchtritt der Zellen gestatten. Andererseits kann die Membran auch mechanisch zerrissen werden. Im ersten Falle sind die Öffnungen bleibende; im zweiten Falle werden sie je nach dem Grade der Elasticität der Membran in ihrer Größe erhalten bleiben oder aber sich mehr oder minder wieder verkleinern.

Der Durchgang lässt sich als ein Bewegungsvorgang nicht an konservirten Stücken unter dem Mikroskop direkt beobachten. Alle Anzeichen jedoch sprechen dafür, dass die Membran zerrissen wird.

Da die flaschenförmigen Divertikel der Membrana propria eine verhältnismäßig enge Öffnung haben, ist es nicht unwahrscheinlich, dass in diesen nahezu ganz abgeschlossenen Räumen in Folge der sehr lebhaften Zellvermehrung ein etwas größerer Druck herrscht als in dem umgebenden Darmlumen. Während die Stützlamelle in der Gegend des Flaschenhalses vielfach gewunden und schlaff zusammengefaltet ist, zeigt sie sich am Flaschenbauche ziemlich glatt; sogar die kleinen Fältchen, die sich im Darme der fressenden Larve bei derselben vorfanden, und welche sie, wenn weder Druck noch Zug wirken, stets wieder annimmt, fehlen vollständig. Es folgt hieraus, dass in der Stützlamelle, gerade in der Gegend des Flaschenbauches, eine gewisse Spannung herrschen muss. Zuweilen schien es mir auch, als wenn die Dicke der Membran nach dem Flaschenboden zu abnähme.

Vergegenwärtigen wir uns einmal folgendes Experiment: Auf

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 41

eine eben ausgespannte Gummimembran wird senkrecht dagegen mit einem Stabe ein Druck ausgeübt. Die Membran giebt zunächst nach, und mit der Vergrößerung der Fläche geht eine Verminderung der Dicke Hand in Hand. Am dünnsten wird die Membran an der Stelle sein, welche am weitesten von der Ruhelage entfernt ist. Verstärkt man allmählich den Druck, so wird die Membran schließlich an ihrer dünnsten Stelle, etwa an der Spitze des Stabes zerreißen. Hält man nun den Stab in seiner augenblicklichen Lage fest, so gleitet die Membran mit den Rändern der Rissöffnung an dem Stabe entlang bis nahezu in die ursprüngliche Lage, bis zwischen den Kohäsionskräften in der Membran und der Reibung am Stabe ein Gleichgewichtszustand eingetreten ist.

Etwas Ähnliches findet nun auch beim Durchgange der imaginären Epithelzellen durch die *Membrana propria* statt. Die mit jungen Zellen vollgepfropften Säckchen reichen bis dicht an die Larvenmuskulatur. Nun zerreißt die durch schnelle Zellvermehrung innerhalb der Säckchen stark gespannte Membran in der Nähe des distalen Poles. Die Ränder des entstandenen Fensters gleiten an dem ovalen Zellhaufen entlang nach innen. Regelmäßig finden wir auch die Lücken in der Membran, wenn der Durchzug durch sie soeben beendet ist, ziemlich weit in das Innere des gelben Körpers gerückt. Die Imaginalzellen bohren sich also nicht aktiv durch die sie umhüllende Membran hindurch, sondern gerathen durch Zurückziehung dieser sie einschließenden Lamelle nach außen. Gelegentlich kann man eine Kerntheilungsfigur gerade im Fenster oder dicht dahinter beobachten; auch das spricht für die Richtigkeit der soeben geschilderten Annahme.

Der Durchbruch der Zellen pflanzt sich im Mitteldarm von vorn nach hinten fort. Wie es scheint, geht dieser Process ziemlich schnell den Darm hinab, denn ich habe bei 250 bis 300 untersuchten Mehlwürmern, die zum allergrößten Theil den ersten Verwandlungsstadien angehörten, nur in drei Individuen das kritische Stadium selbst erhalten. Eine wahrscheinlich nur geringe räumliche Ausdehnung der wie eine Welle den Mitteldarm nach hinten durchlaufenden kritischen Region, sowie eine vielleicht sehr kurze zeitliche Dauer des Vorganges mögen das Auffinden, das Erhaschen dieses Entwicklungsphänomens so schwierig machen.

Die Öffnungen in der *Membrana propria* erhalten sich nur kurze Zeit nach der Durchwanderung der Zellen. Bald darauf sind sie wieder verschwunden. Auch bei genauester Durchmusterung der

Schnittserien und bei stärkerer Vergrößerung habe ich später keine Lücke, auch nicht den kleinsten Porus mehr angetroffen.

Ich möchte hier noch eine Beobachtung erwähnen, welche ebenfalls die Richtigkeit meiner Ansicht über die Zellendurchwanderung bestätigt. Die größeren Zellaggregate in den Aussackungen der Membrana propria sind durch Verschmelzung kleinerer Zellhaufen entstanden. Nicht selten sieht man nun, dass sich derartige kleinere, aus je einer einzigen Epithelmutterzelle abzuleitende Zellhaufen bei den vielfachen und unregelmäßigen Krümmungen der Membrana propria schließlich an einer konvexen Stelle derselben befinden. Sie liegen lange Zeit unverändert am nämlichen Ort, auch dann noch, wenn die übrigen Imaginalzellen längst ausgewandert sind, aber sie durchbrechen nicht die Membrana propria, sondern gehen allmählich in dem Chaos der larvalen Epithzellentrümmer selbst zu Grunde. Ihnen scheint also gerade in Folge ihrer Lage die Möglichkeit eines Durchbruches zu mangeln. Sie verfehlten daher vollständig ihren Zweck (Fig. 7 d; Ähnliches liegt in Fig. 6 d vor).

Ein nicht unbeträchtlicher Theil der neugebildeten Imaginalzellen bleibt also innerhalb der abgestoßenen Membrana propria und geht hier zu Grunde; aber auch von den durchgewanderten Zellen fallen noch manche der Vernichtung anheim. Es werden mehr Zellen gebildet als nachher Platz finden. Wenn das Käferdarmepithel fertig ist, finden wir fast auf jedem Querschnitte an der Peripherie des gelben Körpers, außerhalb der Membrana propria neben später zu besprechenden kleinen Zellkernen große Kerne, die denen der Imaginalepithelzellen vollständig gleichen und solchen Zellen in der That auch einmal angehört haben. In Fig. 9 f sehen wir, wie einige überzählige, großkernige Epithelzellen aus dem Verbande des neuen Epithels wieder austreten und sich dem gelben Körper anschließen. Sie verfallen demselben Schicksal wie alle zelligen Elemente, die den gelben Körper bilden oder sich ihm außen anschließen: der Degeneration und Resorption (vgl. Fig. 9 g und auch Fig. 8).

Die Larvenmuscularis ist also der feste Boden, auf dem sich die jungen Zellen einschichtig ausbreiten; sie bleibt auch noch weiterhin die Stütze derselben. Nachdem das neue Epithel fertig ist, beginnen die Anfangs kubischen Zellen radial auszuwachsen. Bald sind sie doppelt so hoch wie breit. Der Kern bleibt stets der Basis näher. Das dem Darmlumen zugewandte Zellende zeigt mannigfach geformte lappige Vorsprünge (Fig. 9). Im Protoplasma sind zwei Zonen zu unterscheiden: An der Basis ist das Protoplasma

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 43

grobkörnig; in diesem Theile des Zelleibes befindet sich stets der Kern. Das Protoplasma der proximalen Lappen hat nur minimale oder gar keine Granula. Es ist aber meist von einem deutlich hervortretenden Balkengerüst durchsetzt. Die Färbbarkeit dieses Theiles ist nur gering. Nicht selten sind beide Zonen durch eine scharfe Grenze geschieden.

Zu der Zeit, in welcher sich die Zellen radial auszudehnen beginnen, bleiben einzelne Zellen (Fig. 8 *Kz*) im Wachsthum zurück, werden allmählich von den aufstrebenden Nachbarn überwachsen und bilden nun für das neue Epithel neue an der Basis gelegene Epithelmutterzellen. Einer jeden von ihnen entspricht später im Käfermitteldarm ein Blindsäckchen. Diese Zellen zerfallen bald (karyokinetische Kerntheilungen) in eine Anzahl kleinerer Zellen, welche den Grundstock für die »Kryptenzellen« in den blinden Enden der Mitteldarmdivertikel beim Käfer bilden. Die in radialer Richtung stark vergrößerten Hauptzellen sind später die funktionirenden Epithelzellen des Imagomitteldarmes; die in den Hintergrund gedrängten Zellen dagegen behalten ihren embryonalen Charakter, d. h. ihre unbegrenzte Theilungsfähigkeit bei und repräsentiren eben dann (als sog. Kryptenzellen) die Regenerationsherde des eigentlichen Epithels. Wir finden in Fig. 8 und 9 Bilder, wie sie der Mitteldarm des Embryo solcher Coleopteren darbietet, welche schon als Larven Krypten besitzen; z. B. *Hydrophilus piceus*. Herr Professor HEIDER hatte die Güte mir einige seiner Präparate von *Hydrophilus*-embryonen zu zeigen. Epithel und Kryptenanlagen der *Hydrophilus*-Larve sehen denen des Mehlkäfers außerordentlich ähnlich.

Die Fig. 8 zeigt uns drei Epithelmutterzellen, die sich bereits lebhaft zu theilen begonnen haben, noch ehe sie vollständig vom Darmlumen abgeschlossen sind. In Fig. 9 ist die Überwucherung durch die benachbarten Zellen schon beendet. Die einzelnen Zellhaufen wachsen wesentlich später, erst nachdem die Larvenmuscularis zerstört worden ist, zu Anfangs soliden Darmdivertikeln aus. Nehmen wir an, die äußeren Bedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit etc.) seien so geregelt, dass acht Tage nach dem Abschluss der Nahrungsaufnahme die Puppe aus der Larvenhülle ausschlüpft und nach weiteren acht Tagen der Käfer erscheint, so gehört das in Fig. 9 dargestellte Entwicklungsstadium etwa dem Anfang des siebten Tages der ersten Entwicklungshälfte an.

Wir haben gesehen, dass die Membrana propria des Larvendarmes sehr frühe sich von der Muscularis abzuheben anfängt, und

dass die partielle Loslösung bald in eine vollständige übergeht. Zwischen der Membrana propria und der Muscularis entstehen nun dadurch Anfangs kleine, ringsum abgegrenzte Hohlräume, die aber mit zunehmender Loslösung an Volumen gewinnen und schließlich in dem Augenblick, in welchem die Muscularis und die Membrana propria jeden Kontakt verloren haben, zwischen beiden einen Hohlzylinder bilden. Sobald die ersten derartigen winzigen Hohlräume entstehen, stellen sich auch zellige Elemente in ihnen ein, welche die Räume ganz ausfüllen (Fig. 4—7 *sz*). Es sind das mäßig große Zellen mit ziemlich homogenem Protoplasma und einem verhältnismäßig kleinen Kern. Die Form der Zellen ist außerordentlich mannigfaltig. Zellgrenzen sind meist nur schwach angedeutet. Die Kerne sind kugelig bis lang elliptisch und reich an chromatophiler Substanz. Der Zellleib dagegen besitzt nur geringes Färbungsvermögen. Die Zahl dieser Zellen wächst mit dem Raume, der ihnen zur Verfügung steht, ohne dass ich je eine Zelltheilung angetroffen hätte. Wenn die Membrana propria die letzten Berührungspunkte mit der Muscularis aufgibt, schließen die genannten Zellen den abgelösten gelben Körper ringsum ein und bilden einen vollständigen, mehrschichtigen Cylinder. Es handelt sich hierbei nicht um ein Gewebe, sondern um ein Konglomerat einzelner Zellen. Die nun aus ihren Nestern ausbrechenden Imaginalzellen schieben sich zwischen ihnen hindurch (Fig. 6), breiten sich auf der Larvenmuscularis aus und verdrängen dabei jene Zellen von hier. Nachdem die neue Epithelschicht geschlossen ist, hebt sich der gesammte Darminhalt von der Oberfläche der Epithelzellen ab und schrumpft stark zusammen, wird großenteils resorbirt. Mit dem von der Membrana propria umhüllten centralen Körper heben sich auch die soeben beschriebenen, kleinkernigen Zellen, welche nun im Querschnitte mehr oder weniger deutlich die Form tangential gerichteter Spindeln zeigen, ab und fallen wie jene der Zerstörung anheim (Fig. 8 und 9 *sz*). Der von der Membrana propria zu einem soliden Strange zusammengehaltene gelbe Körper wird also außen von einem protoplasmatischen Mantel umgeben, welcher aus den Trümmern der genannten Zellen besteht, und in welchen gelegentlich auch einzelne abgestoßene Epithelzellen des neuen Mitteldarmes gelangen (Fig. 8 und 9). Zwischen der Muscularis und der Membrana propria der fressenden Larve sind Zellen nicht anzutreffen; daher können die spindelförmigen Zellen nicht von bereits am Orte vorhandenen Zellen abstammen, sondern müssen von anderwärts in die sich bildenden Lücken hinein-

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 45

gekommen sein. Dafür spricht auch noch der Umstand, dass Zelltheilungen in diesem Gebiete trotz ihrer schnellen Vermehrung niemals wahrgenommen worden sind. Da nun andererseits diese Zellen dem Untergange geweiht sind, kann es sich wohl nicht gut um eine Neubildung handeln. Ich möchte meinerseits diese Zellen für eingewanderte Mesodermzellen halten und mich dabei einer Ansicht anschließen, die VAN REES¹ für ganz ähnlich liegende, ähnlich aussehende und eine ähnliche Rolle spielende Zellen bei *Musca* ausgesprochen hat. In einer Beziehung liegen bei *Tenebrio molitor* die Verhältnisse absolut klar: von den Imaginalzellen des Mitteldarmes können die spindelförmigen Zellen nicht herrühren, denn die Imaginalzellen entstehen mit diesen gleichzeitig, jene sind noch vollständig in der Membrana propria eingeschlossen, wenn diese schon in reicher Menge vorhanden sind². Aus dieser räumlichen Trennung folgt auch, dass sie nicht von denselben Zellen abstammen können, von denen die Imaginalzellen herzuleiten sind. Die spindelförmigen Zellen müssen bei *Tenebrio molitor* also notwendig von außen in den Binnenraum des Darmes hineingelangen. Das aber ist leicht möglich, da ja in und auf der *Muscularis* Mesodermzellen stets anzutreffen sind.

Wenn sich der centrale Körper von dem neuen Epithel abhebt, stellt sich zwischen beiden eine homogene, wasserhelle Flüssigkeit ein, welche sowohl durch Wärme, als auch durch Reagentien zum Koaguliren gebracht werden kann.

Die Umwandlungen der letzten Gewebsschicht des Mitteldarmes, der *Muscularis*, liegen eigentlich außerhalb des Rahmens meiner Untersuchung. Ich will indessen doch über das Wenige kurz Bericht erstatten, was mir so nebenbei aufgefallen ist. Die *Muscularis* ist in den ersten Tagen der Metamorphose wesentlich dicker als in der fressenden Larve, da der Mitteldarm ja viel kürzer und dünner geworden ist. Die einzelnen Muskelbündel liegen in Folge dessen auch näher an einander. Äußerlich tritt in den Muskelfasern etwa bis zum sechsten Tage kaum eine merkliche Veränderung ein. Sie bilden mit einander nach wie vor eine feste, widerstandsfähige Schicht. In der Längsansicht finden wir noch eine deutliche Querstreifung. Ja, diese Querstreifung tritt oft besser hervor als in

¹ VAN REES, l. c. p. 70. »Der ganze innere Epithelschlauch sammt einer Anzahl von kleineren Zellen, die ich als Bindegewebe zu deuten geneigt bin, wird nach dem Lumen zu abgestoßen.«

² KOWALEVSKY meint, die spindelförmigen Zellen bei *Musca* scheinen von den Imaginalinseln abzustammen. a. a. O.

funktionirenden Muskeln; und das ist vielleicht ein äußerer Zeichen für den inneren Zerfall, denn dieser hat in der That schon begonnen, wie eine Betrachtung der Querschnittsbilder lehrt. Die in Querschnitten der normalen Darmmuskeln leicht erkennbaren COHN-HEIM'schen Felder, welche eine radiale Anordnung der Fibrillen zeigen, fangen etwa mit dem vierten oder fünften Tage an ihre Deutlichkeit zu verlieren und sind bald gar nicht mehr zu unterscheiden. Am siebenten Tage sind unregelmäßig vertheilte Granula an ihre Stelle getreten. An den relativ kleinen Muskelkernen ist keine Veränderung zu bemerken.

Etwa 40 Stunden vor dem Ausschlüpfen der Puppe ist das Imaginalepithel schon fertig. Die prismatischen Zellen sind ungefähr doppelt so hoch wie breit. An ihrer Basis befinden sich bereits die oben geschilderten Gruppen kleiner Zellen embryonalen Charakters, die Anlagen der Krypten des Käferdarmes. Noch immer bildet die Larvenmuskulatur eine zusammenhängende Schicht. Sie hat also als eine feste, schützende Hülle den zartesten Bestandtheil des Mitteldarmes, das Epithel, während der ganzen Zeit des Abbruchs und Wiederaufbaues umschlossen. Jetzt, nachdem das neue Epithel zu einer soliden Schicht herangewachsen ist, hat auch die Larvenmuskulatur ihre Rolle ausgespielt. Es beginnt nun der bereits innerlich vorbereitete Zerfall der Muscularis, als einer zusammenhängenden Gewebsschicht. Diese Zerstörung der gesammten Mitteldarmmuskeln ist in ungefähr $1\frac{1}{2}$ Tagen vollendet. Unmittelbar nach der Abstreifung der letzten Larvenhülle, also in der jungen Puppe, finden wir den lediglich durch das Epithel repräsentirten Mitteldarm, der nur von einer dünnen, granulösen, aber sonst strukturlosen Protoplasmazone mit eingemischten Muskelkernen umgeben ist. Wie diese Auflösung der Muscularis vor sich gegangen, habe ich nicht zu beobachten Gelegenheit gehabt. Typische Körnchenkugeln sind jedenfalls nicht vorhanden. In dieser körnigen Schicht treten auch nach etwa zwei Tagen die ersten Muskelfasern des Imagodarmes auf, ohne dass ich über ihre ersten Anfänge etwas Bestimmtes auszusagen vermöchte. Wahrscheinlich liegen hier, da die Muskelkerne erhalten bleiben, ähnliche Verhältnisse vor, wie sie KOROTNEFF bei *Tinea* vorgefunden und beschrieben¹ hat. Nach diesem Forscher gehen nur die Muskelfibrillen der Larve zu Grunde, nicht aber die

¹ KOROTNEFF, Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biologisches Centralblatt. Bd. XII. 1892.

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 47

Muskelzellen. Letztere überdauern die Umwandlung und bilden später die neuen Fibrillen der Imago.

Wir haben nun alle drei Gewebsschichten des Mitteldarmes bis zu dem Momente verfolgt, in dem die letzte Larvenhaut abgestoßen wird und die Puppe ans Tageslicht tritt. Die weiteren Veränderungen des Mitteldarmes sind im Vergleich zu den bereits überstandenen recht einfache, wennschon die Zeit der Metamorphose erst zur Hälfte verstrichen ist.

Obgleich wesentliche Veränderungen im Mitteldarmepithel überhaupt nicht mehr vorkommen können, da das Käferepithel bereits vollständig gebildet ist und die Krypten wenigstens angelegt sind, sieht dasselbe in der jungen Puppe doch ganz anders aus als wenige Stunden vorher in der Larve. Gleichzeitig mit der Abstoßung der letzten Larvenhaut scheint die schon durch und durch morsche Muscularis des Mitteldarmes ihren letzten Halt zu verlieren und in Trümmer zu zerfallen. Nicht ganz unwahrscheinlich ist es, dass dieser Effekt durch die heftigen Kontraktionen des Hautmuskel-schlauches herbeigeführt wird, welche die Puppe nothwendig ausführen muss, um sich der Larvenhaut zu entledigen. Die Folge der Beseitigung der zusammenhaltenden Larvenmuskulatur ist, dass die nunmehr freien, bisher prismatischen Epithelzellen den Gesetzen der Elasticität folgend die isodiametrische Form anstreben, kürzer und breiter werden, bis sie mehr oder weniger kubische Gestalt erlangt haben. Das Darmlumen wird dadurch beträchtlich erweitert. Die winzigen, jungen Kryptenzellen schmiegen sich dem Epithel möglichst dicht an und breiten sich als einschichtige kleine Inseln auf dem Epitheleylinder aus, ohne indess eine zusammenhängende Schicht zu bilden, so dass das Epithel an vielen Stellen zweischichtig zu sein scheint (Fig. 10). Dem vergrößerten Darmumfange entsprechend ist die periphere, von der Larvenmuscularis herrührende, körnige Proto-plasmaschicht bedeutend dünner geworden.

In den Kryptenzellen finden unausgesetzt Zelltheilungen statt. Bald bilden diese Zellnester kleine solide Zellhaufen, die Anfangs wie Knöpfchen dem Epitheleylinder aufsitzen und in kurzer Zeit beträchtliche, noch immer solide Erhebungen darstellen. Bald, nachdem sie als Erhebungen auf der Darmoberfläche sichtbar geworden sind, wird der Mitteldarm mit Muskelfasern übersponnen, und zwar so, dass die Stränge zwischen den ziemlich genau in Längs- und Querreihen angeordneten Divertikeln hinziehen. Die eigentlichen Epithelzellen wachsen schnell zu einem hohen Palissadenepithel aus

und weichen dabei ganz allmählich unter jedem Häufchen junger Zellen etwas aus einander, so dass wir nunmehr wirkliche Ausstülpungen des Darmhohlraumes antreffen, an deren blinden Enden die »Kryptenzellen« liegen. Diese Aussackungen werden noch beträchtlich größer. Ihre Länge kommt beim Käfer etwa dem sechsten Theile des Darmdurchmessers gleich, wenn der Darm leer ist. Die Zellen, welche schließlich die seitlichen Wandungen jedes Blindsackes bekleiden, gleichen den Epithelzellen des Darmlumens, während jene kleinen Zellen jugendlichen Charakters lediglich auf das äußerste Ende desselben beschränkt bleiben und hier Zellkomplexe von wechselnder Form bilden (Fig. 11).

Wir sahen, dass die Anlage der Krypten bei *Tenebrio molitor* in der Puppe genau eben so erfolgt wie bei *Hydrophilus piceus* in der Embryonalentwicklung. Wenn die junge *Hydrophilus*-larve die Eischale verlässt, sind die Mitteldarmdivertikel auch noch solide Zellkügelchen, die dem Darme außen aufsitzen. Das eigentliche Mitteldarmepithel bildet dann noch einen geschlossenen Cylinder. Das Lumen des Darmes ist mit Dottermassen angefüllt. Wenn diese Nahrungsvorräthe am zweiten oder dritten Tage auf die Neige gehen, weichen die Epithelzellen unter den Keimzentren aus einander, und der nun vorhandene Blindsack wächst in die Länge.

Die Membrana propria des Mehlkäfers ist im Vergleich zu derjenigen der Larve sehr dünn. Sie tritt auch ziemlich spät deutlich erkennbar hervor. Ich habe sie erst wahrnehmen können, als die Divertikel nahezu ihre definitive Länge erreicht hatten, und dann auch nur an zerriissen Divertikeln, wo sie frei gelegt worden war.

Etwa drei Tage vor dem Ausschlüpfen des Käfers (unter der Voraussetzung einer 16tägigen Verwandlungszeit) ist der Mitteldarm vollständig fertig.

Den entsprechenden Vorgängen im Vorder- und im Enddarm habe ich nur gelegentlich meine Aufmerksamkeit zugewandt. Die postembryonalen Umwälzungen sind in den ektodermalen Darmabschnitten wesentlich geringer als im entodermalen. Die Ablösung der chitinösen Intima von der Matrix ist das erste Anzeichen der beginnenden Revolution. Die leistenförmigen Längsfalten des Epithels flachen sich ab, und bald zeigt sich die Epithelschicht im Querschnitte mehr oder weniger kreisrund. Nur ganz vorn, wo der Ösophagus der Larve in Folge einer ins Lumen vorspringenden, breiten, prismatischen Längsfalte einen U-förmigen Querschnitt darbietet, bleibt auch während der Verwandlung der Querschnitt lang-

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 49

elliptisch. Ich habe den Vorderdarm nie ohne Epithel gesehen. Die Neubildung des Vorderdarmepithels geschieht von hinten nach vorn. Wiederholte ich Bilder angetroffen, die dem von KOWALEVSKY für den Vorderdarm der Musciden wiedergegebenen vollständig ähnlich sind. In KOWALEVSKY's Abbildung sieht man, wie das neue Epithel vom vorderen Imaginalring ausgeht und die alte Matrix gleichsam überfluthend sich im Ösophagus allmählich vorschreibt. Die jungen Zellen heben sich in gefärbten Präparaten durch die intensivere Färbung deutlich von den larvalen ab. Ein so starker Größenunterschied zwischen beiden wie bei *Musca* besteht indess bei *Tenebrio* nicht. Die alten Zellen scheinen von den jungen resorbirt zu werden, denn ich habe nirgends wesentliche Überreste der immerhin beträchtlichen Epithellage des Larvenvorderdarmes bemerkt.

Obwohl ich nun ganz sicher erkennen konnte, dass die Neubildung des Vorderdarmepithels von seinem hinteren Ende ausgeht, war es mir jedoch unmöglich bei Larven in Längsschnitten einen deutlich differenzierten Imaginalring aufzufinden, wie ihn für *Musca* und deren Verwandte GANIN, KOWALEVSKY und VAN REES geschildert haben. Die Einstülpung des Vorderdarmes in den Anfang des Mitteldarmes, welche bei *Musca* bei Beginn der Verpuppung ausgelenkt wird, bleibt bei *Tenebrio* zeitlebens bestehen. Wir finden also bei ihm jederzeit an der Grenze von Vorder- und Mitteldarm eine Strecke, welche (um mit GANIN's Worten zu reden) drei Wandungen hat. Während nun bei der Larve von *Musca* an der Übergangsstelle von der mittleren in die äußere Wandung eine scharf abgehobene Zone jugendlicher Zellen, ein Imaginalring, liegt, ist etwas Ähnliches bei dem noch fressenden Mehlwurm nicht sichtbar. Dagegen finden wir auch bei *Tenebrio* in der Zeit der Bildung des Vorderdarmepithels an der hinteren Grenze des Vorderdarmes sehr zahlreiche Karyokinesen, also eine Zone lebhafter Zelltheilung. Der Ort, wo man die Mehrheit der Kerntheilungsfiguren erblickt, ist aber nicht die Übergangsstelle von der mittleren in die äußere Wandung (wie bei *Musca*), sondern diejenige von der inneren in die mittlere. Von hier aus nehmen die karyokinetischen Figuren nach vorn zu sehr bald an Häufigkeit ab. Ein ringförmiger Regenerationsherd ist also auch bei *Tenebrio* an der Grenze von Vorder- und Mitteldarm vorhanden, nur tritt er morphologisch, selbst an gefärbten Schnitten, nicht deutlich hervor.

Vom Enddarm habe ich nur die Verwandlung des ersten Theiles

verfolgt; für sie gilt das über den Ösophagus, namentlich über den Imaginalring Gesagte fast wörtlich.

VI. Vergleichsthiere.

Wenn schon mein besonderes Interesse dem Mehlwurm zugewandt war, so habe ich doch auch von anderen Käfern einige Stadien aus der Verwandlungsperiode studiren können, und zwar bei *Tribolium ferrugineum*, *Hydrophilus piceus*, *Cetonia aurata* und *Crioceris lili*. Zwar handelt es sich bei diesen Käfern nicht um lückenlose Reihen von Präparaten, die den Darm durch alle Entwicklungsphasen verfolgen, wie ich sie für *Tenebrio* hergestellt habe, sondern meist nur um isolirte Stadien, wie sie der Zufall mir in die Hände gespielt, die für sich allein fast werthlos sind, als Illustrationen zu der *Tenebrio*-entwicklung jedoch großen Werth haben, in so fern sie das bei *Tenebrio* Gesehene eben bestätigen oder nicht bestätigen. Die betrachteten Präparate der genannten Käfer lassen es als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass die Regeneration des Mitteldarmes bei ihnen eben so vor sich geht wie bei *Tenebrio molitor*.

Tribolium. Gerade als ich mit der Herstellung der Präparate über den Mehlwurm (Herbst 1893) beschäftigt war, siedelten sich in einem der großen Töpfe, welche der Kultur des Mehlwurms im zoologischen Institute zu Berlin dienen, einige Exemplare des nahe verwandten *Tribolium ferrugineum* F. an. Die Aufstellungen der Kulturen im warmen Zimmer und noch dazu in der Nähe des Ofens machte die Thiere von der äußeren Temperatur ziemlich unabhängig, so dass ich im Frühjahr 1894, als die *Tenebrio*-untersuchungen bereits abgeschlossen waren, Larven, Puppen und Käfer in hinreichen- der Zahl vorfand. *Tribolium* ist in allen drei Lebensabschnitten eine Miniaturausgabe des *Tenebrio*. Die Ähnlichkeit ist so groß, dass man junge Mehlwürmer nur schwer von halb erwachsenen *Tribolium*-larven unterscheiden kann. Das beste Kennzeichen bilden die vereinzelten Haare, mit denen die letzteren besetzt sind. Das Mitteldarmepithel der Larve von *Tribolium* ist im Verhältnis zur Größe des Thieres nicht ganz so hoch wie bei *Tenebrio*; es bildet auch hier ein typisches PalissadenepitheL Die jungen Zellen sind wie beim Mehlwurm zwischen den Basen der funktionirenden Darmzellen eingekleilt. Die Tunica propria hat dieselben nach innen vor- springenden Leisten wie bei *Tenebrio*. Die Epithelzellen und auch die Keimzellen (Epithelmutterzellen) sind bei dem nur 3 mm messenden *Tribolium* absolut genommen viel kleiner als bei *Tenebrio*, im

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 51

Verhältnis zum Darmdurchmesser jedoch viel größer zu nennen, so dass die Zahl der Zellen, die man auf einem Querschnitt erblickt, bei *Tribolium* außerordentlich klein ist gegenüber derjenigen bei *Tenebrio*. Dessenhalb haben die relativ großen Epithelmutterzellen bei *Tribolium* auch nicht mehr Platz in den winzigen Buchten, die die *Membrana propria* bildet. Sie liegen in kugeligen Nestern von vier bis sechs Zellen zwischen den Basen der Epithelzellen. — Ein zweites Präparat zeigt einen Schnitt durch die in der Verwandlung begriffene Larve kurz vor dem Erscheinen der Puppe. Das neue Mitteldarmepithel ist bereits fertig und wird von schönen, großen, intensiv färbbaren Zellen gebildet. Im Lumen des Darmes findet sich der von einer stark lichtbrechenden Membran eingehüllte gelbe Körper. An den Falten dieser noch deutlicher als bei *Tenebrio* hervortretenden Membran erkennt man ohne Weiteres die *Tunica propria* der Larve. Das geschilderte Stadium entspricht der Abbildung Fig. 8 von *Tenebrio*.

Hydrophilus. Der Mitteldarm der carnivoren Larve von *Hydrophilus piceus* weicht in seinem gesamten Bau wesentlich von dem Mitteldarm des Mehlwurms ab. Er ist in seiner ganzen Länge mit großen Blindsäcken besetzt, die in ihrem distalen Ende ein Aggregat jugendlicher Zellen einschließen. Der größere Theil der Blindsackwandungen ist mit Zellen bekleidet, die den Epithelzellen im Mitteldarm selbst vollständig gleichen. Das Epithel ist einschichtig. Zwischen den Basen der Epithelzellen gelegene Mutterzellen, wie solche bei *Tenebrio* und *Tribolium* anzutreffen waren, fehlen ganz; hier sind eben die jungen Zellen, deren Beruf ist im Larvenleben die Epithelzellen des Darmes zu ergänzen und in der Zeit der postembryonalen Verwandlung ein ganz neues *Imagoepithel* zu bilden, auf eine nicht sehr große Zahl von Keimezentren, auf jene Darmdivertikel, die sogenannten »Krypten« beschränkt. Die *Tunica propria*, welche bei dem *Hydrophilus*-Käfer eine ansehnliche Dicke erlangt, ist in der Larve sehr zart. Die Ring- und Längsmuskulatur bildet keine so feste Schicht wie die *Muscularis* der *Tenebrioniden*-larven. Wir finden vielmehr ein ziemlich lockeres Geflecht von Muskelsträngen vor, dessen Lücken durch Bindegewebe ausgefüllt sind. Den ganzen Mitteldarm umgibt eine strukturlose Membran, welche die einzelnen Divertikel distan berührt. Dem *Hydrophilus*-Käfer fehlt diese Membran.

Bei Beginn der Verwandlung gelangen die im Blindsack befindlichen Epithelzellen durch die Mündung desselben in das Lumen des

Darmes und verlegen hier den bisher trichterförmigen Eingang zu dem Blindsack. Gelegentlich findet man auch noch in dem Theile des Blindsackes, welcher dem Darme zugewandt ist, derartige Zellen angehäuft. Die elliptischen Nester junger Zellen liegen dann außen auf der Muskulatur; sie erscheinen nunmehr ziemlich weit vom eigentlichen Darmepithel entfernt, obgleich sie in Wirklichkeit ihm ein wenig näher gerückt sind. Etwas später sehen wir die Keimzentren im Schoße der Muscularis; der leere Schlauch der sehr zarten Membrana propria, welcher vom Epithel zu ihnen führt und auch sie umhüllt, zeigt noch ihre frühere enge Beziehung zum zerfallenden Larvenepithel an. Bald darauf beginnt der gesammte Epithelcylinder nebst den an den Eingängen der Divertikel versammelten Belagzellen der Blindsackwandung sich von der Muscularis abzuheben. Wir sind damit bei einer Entwicklungsstufe angelangt, die etwa der Fig. 5 bei *Tenebrio* entspricht. Bis hierher reichen die Präparate von Larven, welche ich mir im Sommer 1894 selbst herangezogen hatte. Es folgt nun in der Reihe meiner *Hydrophilus*-präparate der bedeutende Sprung bis zu dem Mitteldarme der soeben ausgeschlüpften Puppe.

Schon im Sommer 1893 hatte das zoologische Institut von der Linnaea in Berlin für mich drei *Hydrophilus*-puppen behufs Untersuchung des Darmes erworben. Histologisch waren dieselben leidlich gut erhalten. Sie hatten nur den einen Mangel, dass sie nämlich alle drei ein und dasselbe Entwicklungsstadium repräsentirten, denn sie waren sämmtlich unmittelbar nach der Abstreifung der Larvenhaut konservirt¹ worden. Der Befund macht es sehr wahrscheinlich, dass die Verhältnisse hier denen bei *Tenebrio* gleichen, dass also die Membrana propria am distalen Ende der Blindsäcke reißt und über die Krypten hinweggleitet, so dass auf diese Weise die Komplexe der jungen, theilungsfähigen Zellen, die Keimzentren, nach außen gelangen. Das Eine aber kann man nach der Betrachtung der Histologie des Larvendarmes a priori behaupten: wenn auch jedenfalls ein Durchbruch der jugendlichen Zellen durch die Membrana propria wie bei *Tenebrio molitor* stattfindet, die begleitenden Umstände müssen ganz andere sein. Bei dem Mehlwurm hatte der feste Muskelcylinder in letzter Linie den Zweck, die Entstehung jener

¹ Von Herrn Dr. MÜLLER, dem Leiter der Linnaea, erfuhr ich, dass die Puppen in heißem Alkohol getötet, in allmählich verstärktem Alkohol nachgehärtet und in etwa 80%igem Alkohol aufgehoben worden waren.

flaschenartigen Säckchen der Membrana propria, in denen die neuen Keimzentren sich bildeten, zu ermöglichen. Bei *Hydrophilus* ist er nicht vorhanden, aber auch nicht nöthig. Die flaschenförmigen Diver-
tikel bringt die Larve mit Inhalt bereits mit. Bei *Tenebrio* kann man also drei verschiedene Generationen von Keimzentren unterscheiden: 1) die der Regeneration des Larvenepithels dienenden, 2) die bei der postembryonalen Entwicklungsperiode die Membrana propria durchbrechenden und 3) die im Käfer die Regeneration des Epithels besorgenden Keimzentren. Bei *Hydrophilus* sind die beiden ersten Generationen zu einer einzigen zusammengefasst.

In dem Mitteldarm der frischen Puppe von *Hydrophilus* finden wir im Wesentlichen dasselbe wie in der Mehlkäferpuppe: Das junge Epithel ist etwa kubisch, die Kryptenzellen schmiegen sich flach dem Epitheleyylinder an; die alte Muscularis ist bereits wie dort zerfallen, und nur eine Trümmerzone umgibt noch den in der Neubildung begriffenen Darm. Der gelbe Körper erscheint aber etwas anders als bei *Tenebrio*. Zwar sehen wir auch hier die Membrana propria des Larvendarmes abgestoßen im Lumen liegen, aber sie besitzt wegen ihrer geringen Dicke auch nur eine geringe Festigkeit. Man kann nicht einmal recht erkennen, ob sie Löcher behalten hat oder nicht. Sie zieht als eine unregelmäßig zusammengeknitterte dünne Membran unweit des jungen Epithels hin, so dass ihr Binnenraum sehr groß bleibt. Dieser ist angefüllt mit einer schwach färbbaren protoplasmatischen Masse, die jedenfalls von den larvalen Epithelzellen herrührt, welche aber nur vereinzelte Kerntrümmer enthält. — Andere Entwicklungsstadien von *Hydrophilus* habe ich nicht untersucht.

Crioceris. In Präparaten von der Puppe des auf *Lilium bulbiferum* so häufigen Lilienhähnchens *Crioceris lilii* fand ich im Lumen des Mitteldarmes einen von der derben Membrana propria der Larve umhüllten gelben Körper.

Cetonia. Die Membrana propria der Larve ist wellig. Die Keimezentren liegen in kugeligen Säckchen, die die Membrana propria bildet, unterhalb des Epithels. Bei Beginn der Verwandlung wird der Darm entleert und ziehen sich die Muskeln des Darmes stark zusammen. Die Membrana propria bildet nun nicht große, nach innen vorspringende Falten wie bei *Tenebrio*, sondern die flach wellige Haut schiebt sich unter Beibehaltung ihrer Lage so zusammen, wie etwa die Wandung eines gefüllten und darauf entleerten Blasebalges oder einer Harmonika. Schnitte zeigen uns dann eine

Schlangenlinie mit eng an einander liegenden Windungen. In der Puppe findet sich neues Epithel und ein von dieser Membran umgebener gelber Körper. Da bei *Cetonia*, eben so wie bei *Hydrophilus* der Imagodarm sehr viel länger als der Larvendarm ist, so ist die noch dazu stark zusammengezogene Stützmembran des Larvendarmes auch nur in einem relativ kleinen Theile des Imagomitteldarmes anzutreffen.

Ich möchte hier noch einmal ganz ausdrücklich hervorheben, dass ich von den vier zuletzt genannten Käfern nur einzelne Entwicklungsstadien gesehen habe. Wenn ich nun sage, es scheine bei diesen Thieren der besprochene Vorgang der Epithelneubildung ein ganz ähnlicher wie bei *Tenebrio* zu sein, so ist das eben lediglich ein Schluss nach Analogie.

Die untersuchten Käfer gehören recht verschiedenen Familien an: *Tenebrioniden*, *Hydrophiliden*, *Lamellicorniern* und *Chrysomeliden*. Die geschilderte Art der Neubildung des Mitteldarmepithels scheint also eine gewisse Verbreitung zu haben. Die Abstoßung der Membrana propria und die Durchwanderung der Epithelzellen sind immerhin auffallende Vorgänge, die erst durch die Erkenntnis ihrer Nothwendigkeit das Befremdende, welches ihnen anhaftet, verlieren können.

Warum wird nun die larvale Membrana propria abgestoßen und eine neue imaginale gebildet?

In den folgenden Zeilen soll wenigstens einmal der Versuch, eine Antwort auf diese Frage zu geben, gemacht werden. Bei den holometabolen Insekten ist häufig der Darm der Imago vom Darme der Larve wesentlich verschieden sowohl hinsichtlich des allgemeinen Bauplans, wie der Länge. Ich will hierbei nur auf die *Hydrophiliden* und *Lamellicornier* hinweisen. Bei *Hydrophilus piceus* ist der Käfermitteldarm sechs- bis achtmal so lang wie der Larvenmitteldarm und überdies von ganz anderem Bau. Derartige Umbildungen müssen bei der Metamorphose der Insekten binnen kurzer Zeit bewerkstelligt werden. Die Membrana propria wächst zwar mit der heranwachsenden Larve auch mit; es ist das ein gleichmäßig fortschreitendes, allmähliches Wachsthum; aber die verhältnismäßig feste und oft auch recht dicke Membrana propria mancher Insektenlarven lässt solche starken und fast plötzlich eintretenden Umgestaltungen, wie Divertikelbildungen und Vergrößerungen, welche während der Metamorphose nothwendig werden, nicht gut zu. Sie wird daher als ein Entwicklungshindernis kurzer

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 55

Hand eliminiert und durch eine den neuen Verhältnissen angepasste neue Membran ersetzt.

VII. Einige Bemerkungen über die Histologie des Käferdarmes.

Vorder- und Enddarm des Mehlkäfers sind den beiden entsprechenden Abschnitten des Larvendarmes so ähnlich in ihrem histologischen Aufbau und zeigen nur so geringe Abweichungen, z. B. in der Form und Größe der Längswülste, dem Aussehen der Intima und dergleichen, dass ich von einer eingehenden Schilderung Abstand nehme. LEUCKART spricht bei *Tenebrio* von einem rudimentären Vormagen¹ und meint damit einen kugeligen Hohlraum gegen das Ende des Ösophagus, wie wir ihn bei der Larve dicht hinter dem nervösen Schlundring vorgefunden haben. In diesem Theile des Ösophagus zeichnet sich beim Käfer die Intima durch eine stärkere Bewaffnung mit Chitinzähnen aus, als wir sie sonst irgend wo im Ösophagus antreffen.

Im Mitteldarm finden wir ein einschichtiges Palissadenepithel, welches auf einer sehr zarten Membrana propria steht. Die einzelnen Epithelzellen sind eben so hoch wie bei der Larve. Der Mitteldarm ist durch den Besitz zahlreicher Divertikel ausgezeichnet, welche in Längs- und Querreihen angeordnet sind. Die an der Mündung solcher Seitentaschen stehenden Epithelzellen werden in ihrer unteren Hälfte stark zusammengedrängt, so dass dieselben mehr oder weniger die Form einer Retorte erhalten. Die Epithelzellen, welche innerhalb der Divertikel die Wandungen derselben bekleiden, passen sich natürlich den vorhandenen Raumverhältnissen an, so dass man kaum von einer konstanten Form reden kann. Über die Formen des Porensaumes gilt das bei der Larve Gesagte auch hier. Der Kern liegt stets der Basis näher als dem proximalen Zellpole. Die regenerativen Zellen, welche an den blinden Enden der Divertikel liegen, bilden umfangreiche Nester von wechselnder Form.

Die Muscularis wird von zwei weitmaschigen, lockeren Systemen von Muskelfasern gebildet: Ringmuskeln und Längsmuskeln. Manchmal wird es dem Beobachter schwer an einem einzelnen Querschnitt zu entscheiden, welches beider Systeme außen, und welches innen liegt. Unsere Fig. 11 zeigt z. B. solch ein unklares Bild der

¹ LEUCKART in WAGNER's Zootomie. 1843. Bd. II. p. 65: »Ein rudimentärer Vormagen ist viel verbreiteter als man gewöhnlich annimmt. Er findet sich z. B. bei *Coccinella*, *Tenebrio*, *Lucanus* a. A.«

Muscularis. Die Längsmuskeln scheinen in diesem Querschnitte dem Epithelcylinder näher zu liegen als die Ringmuskeln, was in Wirklichkeit nicht der Fall ist, wie eine Betrachtung mehrerer Querschnitte, vor Allem aber ein Blick auf die ganz junge Muscularis in der Puppe zeigt. In dem abgebildeten Darm sind offenbar die Längsmuskeln stark kontrahirt und die Ringmuskeln schlaff.

Bei der Betrachtung der Nester junger Zellen in den Mitteldarmdivertikeln ergiebt sich unmittelbar die Frage nach dem Zwecke derselben. So möchte ich denn bei dieser Gelegenheit ganz leicht das Kapitel der Epithelregeneration streifen, ohne mich jedoch auf mehr als eine Skizze des objektiven Befundes einzulassen. Mir scheinen die von BASCH¹ bei Blatta und später von FRENZEL bei den Insekten ganz allgemein »Kryptenzellen« genannten Zellennester lediglich Regenerationsherde des Epithels darzustellen, sei es, dass sie der successiven Ergänzung des secernirenden Epithels dienen, sei es, dass sie einen Bestand jugendlicher, theilungsfähiger Zellen bilden, die aus der Zeit des embryonalen Lebens für spätere Entwicklungsperioden aufgespart wurden. Ich habe in den funktionirenden Epithelzellen bei der Larve von *Tenebrio molitor*, wie bei dem Käfer niemals eine indirekte oder direkte Kerntheilung bemerkt. Zellenvermehrung fand nur in den Krypten statt. Die Zellen, welche bei der Larve an der Basis der Epithelzellen liegen, deren vollständiger Zweck und nicht etwa nur eine einzelne Eigenschaft durch FRENZEL's Namen: »Epithelmutterzellen« charakterisiert ist, sind in jeder Beziehung den Zellen gleichwerthig, welche an den blinden Enden der Darmdivertikel des Käfers als Kryptenzellen gelegen sind. Der genetische Zusammenhang beider ist bereits geschildert: aus der Reihe der Epithelmutterzellen der Larve treten einige, die Urzellen des Käferdarmepithels, hervor und bilden durch fortgesetzte Theilung das erste Mitteldarmepithel des Käfers. Während diese Zellen selbst noch embryonalen Charakter besitzen, ziehen sich einzelne von ihnen in den Hintergrund zurück und bewahren hier eben als Kryptenzellen diesen Charakter. Die Komplexe der Kryptenzellen haben nun beim Mehlkäfer sehr mannigfaches Aussehen. Kalottenartig, wie sie beim *Hydrophilus*-käfer stets sind, finden wir sie sehr selten. In der Fig. 11 sind drei solcher Zellhaufen

¹ BASCH, Untersuchungen über das chylopoetische und uropoetische System der Blatta orientalis. Sitzungsber. der math.-naturw. Klasse der Akad. Wien. XXXIII. 1858.

abgebildet; aber keiner gleicht dem anderen. In jedem derartigen Zellenneste finden wir ein Gebiet, welches meist dem distalen Pole des Blindsäckchens nahe liegt, in dessen Umgebung karyokinetische Figuren häufig anzutreffen sind; in den übrigen Theilen desselben Nestes werden sie seltener oder fehlen gänzlich. In diesem Mittelpunkte der Zellvermehrung und seiner nächsten Nachbarschaft sind Zellgrenzen gar nicht sichtbar. Wir bemerken ziemlich dicht liegende Kerne in einer protoplasmatischen Grundsubstanz. Je mehr wir uns der Peripherie dieser Zellkomplexe nähern, um so mehr werden die einzelnen Zellen als solche erkennbar. Die Grenze zwischen den Epithelzellen an der seitlichen Wandung der Divertikel und dem Keimplatz ist zuweilen auf ganze Strecken vollständig verwischt. Es sieht so aus, als ob von Zeit zu Zeit Sektionen junger Zellen aus der Keimregion in die Reihen der eigentlichen Epithelzellen überreten. Dafür spricht auch die wunderbare Form mancher Keimplatz. Werfen wir einen Blick auf Fig. 11, die keineswegs in der Absicht gezeichnet worden ist, bei dieser Betrachtung als Belegstück zu dienen, so scheint es doch, als ob auf der linken Seite des mittleren Blindsackes die Grenze des Keimzentrums vor gar nicht langer Zeit zurückgewichen ist, und als ob sich dadurch eine Gruppe junger Zellen zu den Epithelzellen gesellt hat. Auf der linken Seite des linken Divertikels scheint ein solcher Übertritt vorbereitet zu werden. Jedenfalls zeigen die Kerne an dieser Stelle verglichen mit den übrigen Kernen des Zellennestes gewisse Unterschiede in der Größe, in der Färbbarkeit und dergleichen. H. E. ZIEGLER und vom RATH¹ haben bei *Periplaneta* deutlich den Übergang von den kleinen dunkel tingirten Zellen der Krypten zu den großen sekrethaltigen Zellen des übrigen Epithels beobachtet.

Mit H. E. ZIEGLER, VOM RATH, OUDEMANS², BIZZOZERO³ u. A. möchte ich die Krypten nicht als Drüsen ansehen, sondern sie einzig und allein für Regenerationsherde des Epithels halten.

VIII. Schluss.

Es liegt für uns nun nahe, hier einen Vergleich der beobachteten Daten aus der postembryonalen Entwicklung des *Tenebrio* und der

¹ H. E. ZIEGLER und O. vom RATH, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.

² OUDEMANS, Beiträge zur Kenntnis der Thysanura u. Collembola. Amsterdam.

³ a. a. O.

wiederholt bestätigten Thatsachen aus derselben Entwicklungsperiode der Musciden anzustellen. Die Ähnlichkeit in den Bildern, welche das Mikroskop uns zeigt, ist eine überraschende. Es scheint fast, als ob sich erst in der Deutung des Gesehenen manche Divergenzen eingestellt haben. Ich will indess hierüber mein Urtheil noch aussetzen, bis einigermaßen hinreichendes Beobachtungsmaterial vorliegt, und hier lediglich die übereinstimmenden und die abweichenden Momente aus der Metamorphose des Mitteldarmes bei den Musciden und dem Tenebrio in aller Kürze hervorheben.

Nach KOWALEVSKY sind im Mitteldarme der Muscidenlarven von frühester Jugend an kleine subepitheliale Inseln embryonaler Zellen, welche später das Käferepithel bilden, vorhanden; nach GANIN treten diese Zellen erst kurze Zeit vor der Verpuppung auf. Im Darme der Larve von Tenebrio sind die regenerativen Zellen, von welchen auch das Käferepithel in letzter Linie abstammt, ebenfalls in ganz jungen Larven schon zu finden. Aber diese regenerativen Zellen bilden nicht ohne Weiteres selbst später das imaginale Epithel, sondern aus ihnen gehen erst bei Beginn der Verwandlung als differente Gebilde die definitiven Epithelzellen des Käfers hervor.

Die Umwälzungen beginnen in beiden Fällen mit einer energetischen Kontraktion der Muscularis, deren mechanische Folge die Abhebung des alten Mitteldarmepithels ist. WEISMANN und GANIN sahen, dass der gelbe Körper von einer hyalinen Membran umgeben ist, und meinten, dass die abgestoßenen, alten Epithelzellen, die ohne irgend welchen Gewebscharakter im Lumen des Darmes einzeln und durch einander gewürfelt liegen, als ein gemeinsames Werk diese »Cyste« abscheiden. GANIN giebt in seiner Abhandlung sogar den Zeitpunkt an, in dem diese Ausscheidung fertig ist. KOWALEVSKY und LOWNE erwähnen, wenn ich mich recht erinnere, die Cyste überhaupt nicht. VAN REES spricht einmal von einer solchen, ohne irgend wie auf dieses doch immerhin merkwürdige Gebilde weiter einzugehen.

Wie bei den Musciden ist auch bei Tenebrio der gelbe Körper von eigenthümlichen, kleinen, spindelförmigen Zellen umgeben. KOWALEVSKY leitet sie von den Imaginalinseln ab; VAN REES hält diese Herkunft nicht für wahrscheinlich, sieht die Zellen vielmehr für Mesodermzellen an. Bei Tenebrio liegt die Unmöglichkeit ihrer Abstammung von den Imaginalzentren klar auf der Hand. In beiden Fällen gehen diese Zellen der Zerstörung entgegen.

Bei den Musciden wird die Larvenmuscularis in ganz kurzer

Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* etc. 59

Zeit durch Phagocyten abgebrochen; bei *Tinea* (KOROTNEFF) und *Tenebrio* unterliegen die Muskeln einem allmählichen Verfall, ohne dass dabei ein aktives Eingreifen beweglicher Zellen nötig wird. Der erste Weg kann als ein mechanischer bezeichnet werden; die Muskelfibrillen werden durch die Phagocyten zerstückelt und die Sticke (Sarkolyten) fortgetragen. Vom Sarkolemma vermuten auch KOWALEVSKY und VAN REES, »dass es sich nachher einfach auflöse«. Im zweiten Falle bleiben die gesamten Muskeln an Ort und Stelle, werden aber zum größten Theil zu einer ungeformten, protoplasmatischen Masse aufgelöst. Hier werden wir von einer Zerstörung der Muscularis auf chemischem Wege reden können. KOROTNEFF, der diese Gedanken zuerst angeregt hat, vergleicht, — und ich meine mit Glück, — beide Arten der Muskelvernichtung mit gewissen akuten und chronischen Krankheitsprozessen.

Eine zunächst noch offene Frage ist die nach dem Ursprung der Muskeln des Imagodarmes. Nach GANIN und KOROTNEFF überdauern die Muskelzellen die Umwälzungen und bilden nachher neue Fibrillen. KOWALEVSKY dagegen glaubt auch die neuen Muskelzellen von den Imaginalinseln ableiten zu können. Das tatsächlich Beobachtete ist aber auch hier so ziemlich das Gleiche bei allen Autoren: Sobald die larvale Muscularis verschwunden ist, bemerkt man in der Umgebung des Epithelcylinders Kerne, deren Zugehörigkeit zu kleinen Zellen bald deutlicher wird. Von diesen kleinen Zellen werden die Fibrillen gebildet. Der strittige Punkt ist also nur der: sind jene Kerne alte oder neue Gebilde.

Meiner Meinung nach überdauert eine größere Zahl von Muskelzellen die allgemeine Revolution; eben so wie eine größere Zahl von Epithelregenerationszellen erhalten bleibt. Aus diesen bildet sich der Epithelcylinder der Imago, aus jenen die Muscularis.

Zum Schlusse möchte ich der angenehmen Pflicht nachkommen, Herrn Geh. Reg.-Rath Prof. F. E. SCHULZE in Berlin, welcher mich auf diese Untersuchung hingelenkt und dieselbe durch Rath und That gefördert hat, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Eben so bin ich Herrn Prof. Dr. C. HEIDER in Innsbruck für das lebhafte Interesse, welches er meinen Arbeiten entgegengebracht hat, zu dauerndem Danke verpflichtet.

Berlin, im April 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

M, geometrischer Mittelpunkt des Darmquerschnittes; *e*, Epithel der Larve, *E*, des Käfers; *mp*, Membrana propria der Larve, *Mp*, des Käfers; *rm*, *lm*, Ring- und Längsmuskeln der Larve, *Rm*, *Lm*, des Käfers; *kz*, Keimzellen, Epithelmutterzellen der Larve; *Kz*, Keimzellen, Kryptenzellen des Käfers; *sz*, spindelförmige Zellen.

Tafel I.

Fig. 1. Membrana propria der Larve.

Fig. 2. Mitteldarmstück eines 7 mm messenden Mehlwurms.

Fig. 3. Mitteldarmstück einer fast ausgewachsenen Larve. Der Darm war der Länge nach aufgeschnitten und nach außen umgeklappt. Vergr. 365.

Fig. 4. Schnitt durch den Mitteldarm bei Beginn der Verwandlung. Die Membrana propria hat sich abgehoben. *a*, Keimzellen des Larvenepithels, die sich differenzieren und in Urzellen des Imagoepithels übergehen. Das Larvenepithel *e* zeigt schon Spuren des Verfalls. Zwischen der Muscularis und der abgehobenen Membrana propria treten spindelförmige Zellen (*sz*) auf. Vergr. 365.

Fig. 5. Aus den Urzellen *a* sind durch Theilung die Zellhaufen *b* hervorgegangen. Die Zahl der spindelförmigen Zellen *sz* ist größer geworden. Das Larvenepithel ist als solches nicht mehr zu erkennen. Vergr. 365.

Fig. 6. *c* bezeichnet die soeben entstandenen Zellhaufen (*b*) während des Durchbruches durch die Membrana propria. *d* sind solche aus den Urzellen *a* durch Theilung hervorgegangenen Zellen, die nicht zum Durchbruch gelangen. Vergr. 365.

Fig. 7 zeigt die Durchwanderung der Zellen an einer anderen Stelle in vergrößertem Maßstabe. Vergr. 1050.

Fig. 8. Das Mitteldarmepithel des Käfers (*E*) ist fertig. Die Keimzellen *Kz* sind noch nicht ganz überwachsen, haben sich aber schon wiederholt getheilt. Der gelbe Körper und die spindelförmigen Zellen haben sich vom neuen Epithel abgehoben. *O* ist der Mittelpunkt des exzentrisch liegenden gelben Körpers. Der ganze Querschnitt ist elliptisch. Vergr. 365.

Fig. 9. Die Keimzentren *Kz* sind vom Epithel überwölbt. Bei *f* sehen wir einige neue Epithelzellen aus dem Verbande des Epithels wieder austreten und dem gelben Körper sich anschließen. Bei *g* sehen wir solche abgestoßene Epithelzellen bereits im starken Verfall (auch in Fig. 8 sind mehrere Kerne derartiger Zellen zu sehen). Noch bildet die Larvenmuscularis einen festen Cylinder. Vergr. 365.

Fig. 10. Ein Stück Mitteldarm aus der frischen Puppe. Die Larvenmuscularis ist zerstört. Der Darm hat sich stark gedehnt. Dem Epitheleyylinder schmiegen sich die Keimzellen flach an. Vergr. 390.

Fig. 11. Stück eines Käfermitteldarmes. Vergr. 390.



