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

Über die periodische Abstofsung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius.

Von

Dr. C. Rengel
(Potsdam).

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Berlin.)

Mit Tafel XXIII.

In den Jahren 1892/93 veröffentlichte Bizzozero eine Reihe werthvoller Aufsätze über das Epithel des Magendarmkanals einiger Wirbelthiere und Wirbellosen. In einem derselben[1] behandelte er die periodische Abstoßung und Neubildung des Mitteldarmepithels bei Hydrophilus piceus L. (Imago). Obgleich die normale Histologie des Mitteldarmes von Hydrophilus bereits vor Bizzozero wiederholt bearbeitet worden war (Frenzel[2], Vangel[3]), blieb es ihm doch vorbehalten, die eigenthümlichen histologischen Verhältnisse in der Hauptsache richtig zu deuten, die zum Theil überhaupt erst durch die Kenntnis der periodischen Degeneration und Regeneration des gesammten Epithelschlauches verständlich geworden sind.

Bizzozero hat den Process der Abstoßung und Neubildung des Mitteldarmepithels nicht im Einzelnen verfolgt. Er führt uns in seiner Abhandlung eigentlich nur zwei Stadien (*E* einerseits und *C*, *D*, *F*

[1] Bizzozero, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. (Dritte Mittheilung.) Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XLII. 1893. Taf. VII—X.

[2] Frenzel, Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXVI. 1885. Mit 3 Tafeln VII—IX.

[3] Vangel, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers Hydrophilus piceus L. Természetrajzi Füzetek. Vol. X. 1886. Taf. V.

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

andererseits) in Wort und Bild vor. Auf Grund dieser Präparate hat er »eine Anschauung gewonnen«, die, wie ich gleich vorweg bemerken will, den von mir durch alle Entwicklungsphasen beobachteten Verhältnissen ziemlich nahe kommt, so dass ich die Ergebnisse Bizzozero's in ihren Hauptzügen zu bestätigen, im Einzelnen aber manchen abweichenden Befund zu schildern haben werde.

Weit wichtiger jedoch als diese Erweiterung der Arbeit Bizzozero's scheint mir die Thatsache zu sein, dass eine derartige periodische Abstoßung des ganzen Mitteldarmepithels sich nicht auf Hydrophilus piceus L. und, was ohne Weiteres zu erwarten war, seine nächsten Verwandten: Hydrous caraboides und Hydrobius fuscipes L. beschränkt, die im Bau des Mitteldarmes mit Hydrophilus übereinstimmen, sondern auch bei einer Käfergattung mit ganz anders konstruirtem Mitteldarm von mir beobachtet worden ist, nämlich bei einigen Lamellicorniern. Durch die weitere Verbreitung der angedeuteten Vorgänge gewinnen diese aber wesentlich an Bedeutung[1].

Aus diesen Gründen schien mir eine erneute Behandlung des interessanten Stoffes geboten. — Zunächst wende ich mich zu den Hydrophiliden.

I.

Histologie des Mitteldarmes von Hydrophilus. Betrachtet man Querschnitte des Mitteldarmes von Hydrophilus aus einem gewissen, später noch näher zu bezeichnenden Stadium (Fig. 4; vgl. auch Frenzel's Abbildung a. a. O.), so findet man ein einschichtiges, das Darmlumen begrenzendes Cylinderepithel, und darunter die Membrana propria. Beide, Membrana propria und Epithelschicht, bilden in regelmäßigen Längs- und Querreihen Divertikel. Die Epithelzellen in den Divertikeln passen sich den vorhandenen Raumverhältnissen an, sie sind theils flach, theils kubisch, theils cylindrisch. Am distalen Ende jedes Divertikels findet sich ein Regenerationsherd. In diesem Stadium steht das Lumen der Blindsäckchen in direkter

[1] Eine Beobachtung, die hier noch erwähnt werden muss, machte A. Sommer 1885 (vgl. diese Zeitschr. Bd. XLI, p. 713—715). Er berichtet, dass bei einem Insekt aus der Ordnung der ametabolen Thysanuren, bei Macrotoma plumbea mit jeder Häutung des Thieres zugleich eine Abstoßung des Mitteldarmepithels stattfinde, ohne dass er näher darauf eingeht, wie die Abstoßung des alten Epithels und die Bildung des neuen Epithelschlauches vor sich gehen. Da bei Macrotoma nach Sommer weder Krypten noch subepitheliale Regenerationsherde im Mitteldarm vorhanden sind, ist die Art und Weise der Regeneration des Epithels nicht so ohne Weiteres klar, und liegen die Verhältnisse demnach hier wesentlich anders als bei den Hydrophiliden. — Vgl. auch Schlussnote.

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

Kommunikation mit dem eigentlichen Hohlraum des Darmrohres. Wir haben also das gewöhnliche Bild des Querschnittes durch einen Käferdarm, wie wir es bei Carabiden, Dytisciden, Tenebrioniden, Chrysomeliden und vielen Anderen vorfinden.

Dieser Befund entspricht aber bei Hydrophilus nur einem zeitlich sehr schnell wieder verschwindenden Übergangsstadium, nicht dem normalen Mitteldarm, d. h. dem Mitteldarm während seiner secernirenden und resorbirenden Thätigkeit.

Die verhältnismäßig enge Mündung jedes Divertikels wird durch Annäherung und Aneinanderlagerung der gegenüberliegenden Epithelzellen geschlossen, so dass nunmehr das Lumen des eigentlichen Darmrohres durch einen lückenlosen Cylinder palissadenförmiger Epithelzellen begrenzt wird. Die Lumina der zahlreichen Divertikel sind aber vom Darmlumen abgesperrt (Fig. 5). Nun sondern alle diejenigen Epithelzellen, welche den Darmhohlraum auskleiden, d. h. nicht auch die Epithelzellen in den Blindsäckchen, an ihrem zur Darmachse distalen Ende eine derbe Chitinmembran ab. Diese liegt also zwischen der Zellbasis und der Membrana propria. Auch die Epithelzellen, welche die Mündungen der Divertikel verlegen, nehmen an dieser Absonderung Theil, so dass dadurch ein doppelter Verschluss der Blindsäckchen gegen das Darmlumen herbeigeführt ist (Fig. 1).

Den vielen Fältchen der Membrana propria folgt auch die Chitinmembran und sichert dadurch trotz ihrer Dicke und Festigkeit dem Mitteldarme eine hinreichende Beweglichkeit. An der Mündung jedes Divertikels folgt die Chitinmembran nur eine ganz kurze Strecke der Stützlamelle, sie geht eben um den Zellpfropfen, der die Mündung des flaschenförmigen Divertikels verschließt, herum. Dadurch entsteht an dem Cylinder, den die Chitinmembran an sich bildet, jedes Mal da, wo ein Blindsäckchen aufsitzt, eine kleine kegelförmige Erhebung. Die Mantelfläche dieses kleinen, gerade abgestumpften Kegels zeigt zahlreiche von oben nach unten laufende Falten, die Bizzozero sehr passend mit den Falten einer spanischen Halskrause vergleicht. Die ganze Chitinmembran besitzt nirgends eine seitliche Öffnung, auch nicht vor den Blindsäckchen.

Damit haben wir das Epithel, die Chitinmembran und die Stützlamelle, wie wir alle drei in einem verdauenden Darm, d. h. für gewöhnlich antreffen.

An die Membrana propria schließt sich die Muscularis an, die

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

aus einer inneren, zarten Längsmuskelschicht, einer derben Lage von Ringmuskeln und einer etwas entfernt liegenden äußeren Längsmuskelschicht besteht. Die Muskelbündel können schon wegen der Darmdivertikel, zwischen denen sie sich hinziehen, keine geschlossene Muskelhaut bilden. Sie sind auch sonst nur lose an einander gereiht.

Eine den ganzen Mitteldarm einhüllende seröse Membran ist nicht vorhanden.

Ich wende mich nun kurz zu den drei in der Litteratur vorliegenden, bereits genannten Arbeiten über den Mitteldarm von Hydrophilus.

Vangel kennt die innere Längsmuskelschicht noch nicht; wohl aber beschreibt er sehr eingehend die Chitinmembran, die er für eine Intima hält. Die kleinen, kegelförmigen, den Blindsäckchen entsprechenden Erhebungen derselben sind bei ihm nach dem Lumen des Darmes vorspringende, kugelige Anschwellungen (Sphäroformationen), die Falten des Kegelmantels aber Chitinhäkchen. »Der auf diese Weise (d. h. durch die im Kreise stehenden Häkchen) begrenzte Flächenraum selbst ist von sehr feinen und nur bei 1000facher Vergrößerung wahrnehmbaren Poren durchzogen, welche mit Fuchsin behandelt in Form winziger, rother Punkte erscheinen und zur Diffundirung der Sekrete dienen, die von den einzelnen Drüsen abgeschieden werden« (a. a. O. p. 193). Nach Vangel umgiebt den Darm eine sich ihm dicht anschmiegende und an den Divertikeln der Membrana propria unmittelbar aufliegende Membrana externa, die »sehr zart und desshalb selten deutlich zu erkennen« ist. Den ganzen Darm umgiebt dann noch »eine Hüllmembran aus Bindegewebe«, welche die distalen Pole der Divertikel berührt. Eine ganz eigenartige Meinung hat sich Vangel über die Zellen gebildet, aus denen die Blindsäckchen aufgebaut sind: »Bei 300—450facher Vergrößerung erscheinen die Zellen ungefähr gleichförmig und gleichwerthig zu sein, bei 1000facher Vergrößerung kann man jedoch deutlich sehen, dass es deren eigentlich zweierlei gebe, nämlich äußere Zellen, die eine an der strukturlosen Membran sitzende Zellreihe bilden und den typischen Charakter der Epithelzellen an sich tragen, und innere Zellen, die eigentlich die ausscheidenden Drüsenzellen darstellen« (a. a. O. p. 199).

Durch einen eigenthümlichen Zufall ist Frenzel auf eine falsche Fährte gerathen. Er zeichnet, wie ich schon im Anfange meiner Abhandlung andeutete, einen Querschnitt nicht durch den normalen

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

Mitteldarm, sondern durch den Darm während der Epithelneubildung. Seine Abbildung entspricht etwa meiner Fig. 4. Eine Chitinmembran ist in diesem Stadium noch nicht wieder vorhanden. Frenzel leugnet die Existenz einer Stützlamelle als einer zusammenhängenden Membran; er spricht nur von einem Geflecht faserigen Bindegewebes. Die zarte Schicht innerer Längsmuskeln ist ihm ganz entgangen.

Bizzozero hat endlich Licht in diese Angelegenheit gebracht. Er schildert den histologischen Befund im Wesentlichen so, wie ich ihn oben kurz skizzirt habe. Ich verweise auf die eingehende Darstellung dieses Forschers. In folgenden Punkten kann ich mich seiner Ansicht jedoch nicht anschließen:

Die kleinen kegelförmigen Erhebungen der Chitinmembran hält Bizzozero für offen oben und nennt sie ganz folgerichtig dann auch Trichter. Doch scheint er selbst nicht so völlig sicher in dieser Hinsicht gewesen zu sein, denn er giebt gelegentlich selber zu: »mir erschienen diese Löcher der Chitinmembran gewöhnlich durch eine dünne Schicht feinkörniger Substanz geschlossen«. Das obere Plateau des abgestumpften Kegels ist jedoch vollständig geschlossen; und das wird sich später bei der Schilderung der Epithelabstoßung als sehr wichtig erweisen. Die Chitinmembran bildet hier indessen keine Ebene im geometrischen Sinne. Kleine Vertiefungen wechseln ab mit eben solchen Erhebungen, so dass es sehr wohl zu verstehen ist, dass Vangel durch die mikroskopischen Bilder zu der Meinung gelangte, diese kreisförmigen Areale der Chitinmembran seien siebartig durchbrochen.

Sodann kann ich den Angaben Bizzozero's über die subepitheliale Bindegewebsschicht nicht zustimmen. Er spricht von einem homogenen Bindegewebsstroma und schildert es (a. a. O. p. 104) folgendermaßen: »Die obere (d. i. innere) Fläche dieser Schicht erscheint in gehärteten Stücken mit einer Menge unregelmäßiger Vorsprünge versehen, die den Falten der Chitinmembran entsprechen. Die untere (d. i. äußere) Fläche sendet Ausläufer ab, welche die Membrana propria der Drüsen ausmachen, und andere Ausläufer, welche zwischen die darunter liegenden Muskelfasern dringen.« In Bizzozero's Figuren erscheint dieses homogene Bindegewebsstroma von beträchtlicher Stärke; die inneren Längsmuskeln liegen ganz in ihm; sie sind »in die Bindegewebssubstanz eingetaucht«. — Das Alles kann ich nicht bestätigen. Wir finden eine geschlossene Membrana propria nicht nur an den Blindsäckchen, wo sie in jedem Stadium

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

ganz klar erkennbar ist, sondern im gesammten Mitteldarm. Sie liegt der Chitinmembran dicht an und macht die zahlreichen Falten derselben mit, so dass es allerdings den Anschein erwecken kann, als ob proximale Erhebungen darauf säßen. Nach außen von der Membrana propria liegt die zarte Schicht innerer Längsmuskeln. Auch zwischen diesen Muskelsträngen finden sich nach meinem Dafürhalten nicht mehrzellige oder faserige Bindegewebselemente, als sonst zwischen den Muskeln eines Insektendarmes anzutreffen sind. Alle diese Verhältnisse lassen sich am besten in dem Stadium überblicken, welches Fig. 3 veranschaulicht. Bizzozero hat offenbar dieses Entwicklungsstadium (auch an einer anderen Stelle seiner Abhandlung zeigt sich das) nicht gesehen.

II.

Die Abstoßung und Neubildung des Mitteldarmepithels und der Chitinmembran. Vor der Abstoßung des alten Epithels sind die Darmdivertikel sehr lang. Man kann, wie schon Bizzozero hervorhebt, morphologisch drei Zellgruppen erkennen (Fig. 1 *a*, *b*, *c*). An den distalen Polen der Divertikel liegt ein Regenerationsherd, ein Komplex von Zellen embryonalen Charakters, meist ohne deutlich bemerkbare Zellgrenzen (*a*), in welchen karyokinetische Kerntheilungsfiguren recht häufig anzutreffen sind. Neben diesen findet sich eine Zone langgestreckter Zellen (*b*), die bei einem Querschnitt durch den Divertikel radiale Anordnung zeigen und im Mittelpunkt des kreisförmigen Querschnitts zusammenstoßen, so dass ein Lumen hier noch nicht vorhanden ist. Die dritte, bei Weitem mächtigste Zone (*c*) bildet nun das Bekleidungsepithel des Lumens im Divertikel. Diese letztgenannten Zellen sind von wechselnder Form, je nachdem die Raumverhältnisse es bedingen. Sie gleichen sonst aber vollkommen den Epithelzellen im eigentlichen Darmtractus und sind auch dazu bestimmt, diese nach ihrer Abstoßung zu ersetzen.

Das ganze Blindsäckchen hat mehr oder weniger die Form einer Birne. Die äußeren Längsmuskeln liegen zwischen denselben etwa in halber Höhe. Die benachbarten Divertikel berühren sich meist nicht. Der Hohlraum in jedem Divertikel ist etwa eiförmig und in der Regel mit einem Sekrete angefüllt, welches den proximalen Zellen (Fig. 1 *c*) entstammt.

Nun beginnt die Abstoßung der Epithelzellen, welche das Darmlumen begrenzen: die äußeren Längsmuskeln befinden sich nicht mehr zwischen den Divertikeln, sondern liegen den distalen Polen auf,

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

sind zuweilen sogar noch ein Stück von den Divertikeln entfernt (Fig. 2 und 3). Die einzelnen Blindsäckchen, die vorher durch die Muskelbündel getrennt waren, berühren sich nun nicht nur, sondern sind fest auf einander gepresst, so dass die bisher birnenförmigen Divertikel jetzt im Großen und Ganzen cylindrisch erscheinen. Der offenbar große Druck, unter welchem die Darmdivertikel stehen, beeinflusst natürlich auch das Sekret in ihrem Lumen. Da die Wandung nur nach einer Seite, nämlich an der Basis des Blindsäckchens nachgeben kann, wird der in den unteren Theil desselben hineinragende Kegel der Chitinmembran durch den Druck der Inhaltsflüssigkeit herausgedrängt (Fig. 2) und oft geradezu umgestülpt. Hiermit beginnt unter jedem Divertikel die Abhebung der Chitinmembran von der Membrana propria. Durch die nachdrängende Flüssigkeit werden die Anfangs im Allgemeinen kreisförmigen Areale der Loslösung immer größer, bis schließlich der letzte Kontakt der Membranen schwindet und beide durch eine Sekretschicht getrennt sind. Damit ist die Abstoßung der Chitinmembran und des alten Mitteldarmepithels beendet. So sehen wir denn in den allermeisten Fällen die losgelöste alte Epithelschicht in den ersten Stadien der neuen lose aufliegen (vgl. Fig. 6 von Hydrobius fuscipes). Die Fig. 3, welche eine ungewöhnlich große Entfernung zwischen dem alten Epithel mit der Chitinmembran und der Membrana propria zeigt, wurde gewählt, weil hier gerade in Folge des größeren Abstandes der Eintritt der neuen Epithelzellen in das Darmlumen recht deutlich hervortritt.

Mit diesen Veränderungen gehen andere morphologische Umbildungen Hand in Hand. Schon erwähnt habe ich, dass die äußeren Längsmuskeln, welche sich im normalen Darm zwischen den Divertikeln befinden, nun ganz außerhalb des Gebietes der Divertikel liegen, oder, wenn man das Verhältnis umkehrt: die Divertikel sind, aus den langgestreckten Maschen, welche die äußere Längsmuskulatur bildet, herausgezogen; sie sind proximal verschoben; ja sie sind sogar theilweise in den Binnenraum des Darmrohres hineingeschoben (Fig. 3) und zwar etwa so, wie man beim Ausziehen eines Handschuhes gelegentlich einen Handschuhfinger in den für die eigentliche Hand bestimmten Raum zum Theil hereinzieht.

Durch diese Umstülpung der Membrana propria wird der größte Theil der neuen Epithelzellen (Fig. 1 *c*) in das Darmlumen befördert und breitet sich hier auf der mesodermalen Grundlage als einschichtiges, Anfangs noch niedriges Epithel aus. Diese so gekennzeichnete

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

Umrollung der Membrana propria geht jedoch nicht so weit, dass alle für diesen Zweck verbreiteten Zellen in den Binnenraum des Darmes gelangen. Einen beträchtlichen Theil derselben sehen wir noch im Halse des Divertikels zurückbleiben (Fig. 4). Diese Zellen bilden alsdann den Verschluss, den Pfropfen in dem Halse des flaschenförmigen Blindsackes. Die Zellen, welche nunmehr das neue Epithel des Darmes darstellen, waren schon in dem Blindsacke sekretorisch thätig; sie hatten ja das Sekret bereitet, mit welchem der Hohlraum des noch geschlossenen Divertikels vorher angefüllt war. Sie heben sich wohl gerade desshalb in einem mit Hämatoxylin tingirten Präparat von den noch unthätigen Zellen (Fig. 4 *b*) durch eine wesentlich dunklere Färbung ab. — Das genannte Sekret ist nicht identisch mit dem Verdauungssekret. Es wird, nachdem es bei der Epithelabhebung in das Darmlumen gelangt ist, nicht mehr verändert, sondern bildet fernerhin eine dicke, der abgeschiedenen Chitinmembran aufliegende Schicht, die auch noch nach der Ausstoßung der Chitinmembran durch den After nachweisbar ist.

Fig. 5 von Hydrophilus piceus stellt ungefähr dasselbe Entwicklungsstadium dar, wie Fig. 6 von Hydrobius fuscipes. Beide Bilder zeigen uns, wie die letzten der auswandernden Zellen den Divertikelhals bereits wieder verschlossen haben. Die neue Epithelschicht ist damit fertig. Die Epithelzellen beginnen nunmehr mit der Ausscheidung einer neuen Chitinmembran. Die einzelnen Divertikel nehmen durch lebhafte Zellvermehrung an Länge bald zu. Durch diese Zelltheilung wird nun wieder die Zellgruppe *b* gebildet, denn die alte Zellgruppe *b* in Fig. 1 ist an die Stelle der ausgewanderten Zellen *c* getreten. Durch Auseinanderweichen der Zellen stellt sich auch bald wieder ein Lumen ein. So ist in kurzer Frist das Stadium der Fig. 1 wieder erreicht, und das Spiel beginnt von Neuem.

Welches sind nun die mechanischen Ursachen der Abstoßung des alten Epithels und der Einstülpung der Blindsäcke in das Lumen des Darmes?

Bizzozero sagt (a. a. O. p. 112 u. 113) anknüpfend an ein Präparat, welches ungefähr meiner Fig. 1 entspricht: »Es erfolgt nun die theilweise Ausscheidung des Drüseninhalts[1], und sie wird bewirkt sowohl durch den Druck des in den Drüsen befindlichen Schleimes als durch die Zusammenziehung der Muskeln, die in ungestümer

[1] Bizzozero ist noch der Meinung, dass die Divertikel Drüsen seien.

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

Weise wirken muss. Die Kontraktion der Muskeln bringt die Drüsen nahe an einander, derart, dass sie sich gegenseitig drücken. Betreffs der äußeren Längsmuskeln ist zu bemerken, dass sie ihren Druck, eben weil sie sich gewöhnlich gegen die Mitte der Drüsen inseriren, besonders auf den Inhalt der oberflächlichen Hälfte ausüben, d. h. auf jenen Theil, der herausgedrängt werden soll.« »Dieselbe Kontraktion, die das Schleimsekret aus den Drüsen gepresst hat, drängt auch die Drüsenzellen hinaus, die dieses letztere umgeben.«

Ich muss gestehen, dass ich mir aus diesen allgemeinen Wendungen eine klare Vorstellung von den mechanischen Vorgängen, um die es sich hier handelt, nicht zu bilden vermocht habe, bevor ich selbst die Untersuchung in die Hand nahm. Bizzozero nennt eben nur die beiden hier einzig und allein in Betracht kommenden, einzig möglichen Kräfte: den inneren hydrostatischen Druck des Sekretes in den Divertikeln und die Kontraktion der Muscularis und sagt, dass sie beide die Umwälzungen bewirken. Er hat aber nicht untersucht, wie diese beiden Kräfte überhaupt wirken können, wenn uns der Bau des normalen Darmes als Ausgangspunkt gegeben ist, und wie sie andererseits wieder wirken müssen, wenn das uns bekannte Ziel der Umwandlung erreicht werden soll.

Die Anordnung der Muskeln ist im Mitteldarm des Hydrophilus piceus eine ganz eigenartige. Wir finden eine der Membrana propria dicht anliegende Schicht von Längsmuskeln und unmittelbar darüber eine derbe Schicht Ringmuskeln; aber erst in beträchtlicher Entfernung von diesen Lagen folgt die äußere Längsmuskelschicht. Frenzel macht schon auf diese sonderbare Lagerung der äußeren Längsmuskeln aufmerksam (a. a. O. p. 242). Er sagt: »Hydrophilus piceus bietet eine Menge höchst interessanter Befunde dar. Auch in Betreff der Längsmuskulatur zeigt er eine merkwürdige Eigenthümlichkeit. Während sie nämlich nach dem allgemeinen Schema der inneren Muskelschicht dicht aufliegt, ist sie hier weit davon nach außen gerückt.«

Ich will gleich hier bemerken, dass ich so reichliches, faseriges Bindegewebe, wie Frenzel[1] es abbildet, nie und in keinem Stadium angetroffen habe. Zwischen den äußeren Längsmuskeln und den beiden anderen Muskelschichten sind verbindende Elemente nicht vorhanden. Eben so wenig ist es zutreffend, wenn Bizzozero (a. a. O. p. 113) sagt, dass die äußeren Längsmuskeln sich gewöhnlich gegen

[1] Frenzel, a. a. O. Taf. IX.

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

die Mitte der Drüsen inseriren. Eine Insertion der Muskeln an den Divertikeln giebt es nicht. Ein Blick auf die Fig. 2 und 3 zeigt uns, dass die Divertikel vollständig aus den Maschen der Längsmuskelschicht herausgezogen werden können. Durchmustern wir die einzelnen Schnitte größerer Serien aus dem Stadium der Fig. 2 und 3, so finden wir überall dasselbe Bild; nirgends sehen wir einen innigeren Kontakt der Längsmuskelbündel oder ihrer Verzweigungen mit der Wandung eines Blindsäckchens, wie man ihn doch dem Begriffe der Insertion unterlegen muss. Im Gegentheil, die Muskelstränge ziehen in gleich bleibender Entfernung von den distalen Polen der Divertikel parallel der Darmachse hin. Übrigens würden auch die ziemlich langen, nur an einem Ende festsitzenden Divertikel einer so starken Muskulatur, wie der in Rede stehenden, bei einer mittleren Insertion nur einen ganz ungenügenden Halt bieten können.

Bei dem normalen Darm finden wir die äußeren Längsmuskelstränge zu zwei bis sechs zwischen den Divertikeln. Die so bei einander liegenden Muskelbündel sind durch bandartige Bindegewebselemente unter einander verbunden. Diese Bänder kann man am besten in den Stadien der Fig. 2 und 3 verfolgen.

Vangel muss wohl das Stadium der Fig. 2 oder 3 gesehen haben, aus seiner Abbildung ist das eben nicht zu entscheiden. Bei ihm liegen die Längsmuskeln außerhalb des Bereichs der Divertikel und sind durch eine kontinuirliche Membran verbunden. Er spricht daher auch von einer äußeren bindegewebigen Hüllmembran.

Wir haben also bei Hydrophilus piceus den recht merkwürdigen Fall, dass der Mitteldarm von einem Muskelsystem umsponnen wird, welches, abgesehen von den beiden Enden des Mitteldarmes, in keiner festen Verbindung mit diesem steht.

Die beiden inneren Muskelschichten besorgen die peristaltischen Bewegungen des Darmes. Die äußeren Längsmuskeln können schon wegen ihres Abstandes vom eigentlichen Darmrohr für die Peristaltik nicht in Betracht kommen; sie müssen also nothwendig ein anderes Arbeitsfeld haben.

Es will mir scheinen, als ob die ganze Aufgabe des äußeren Längsmukelsystems darin bestehe, dass es berufen ist, bei der periodischen Abstoßung des Mitteldarmepithels und der Hereinschiebung der Divertikel in das Darmlumen behufs Auskleidung des Mitteldarmes mit neuem Epithel eine hervorragende Rolle zu spielen. Wenn man bedenkt, dass die Erneuerung des gesammten Mitteldarmepithels in der Zeit des lebhaftesten Stoffwechsels, in der Zeit der Fortpflanzung

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

in Abständen von nur 36 Stunden erfolgt, so ist damit diesem Muskelsystem auch eine umfangreiche Thätigkeit zugewiesen.

Wir wollen nun versuchen, uns eine Vorstellung von den mechanischen Vorgängen zu machen, die zur Abstoßung des alten Mitteldarmepithels und zur Bildung eines neuen Epithelschlauches führen können.

Eine Betrachtung der Fig. 1 und 2 lehrt, dass bei dem ersten Beginn der Ablösung des Epithels die äußeren Längsmuskeln aus ihrer ursprünglichen Lage zwischen den Divertikeln herausgehoben werden, und dass die vorher lose an einander gereihten Divertikel nunmehr fest gegen einander gepresst sind.

Beide Veränderungen werden durch Kontraktion der Ringmuskeln bewirkt.

Durch die Kontraktion der Ringmuskeln werden die Divertikel in proximaler Richtung fortgeführt und so stark einander genähert, dass sie sich gegenseitig pressen. In Fig. 2 ist der Chitinkegel durch das Sekret bereits ins Darmlumen hinausgedrängt worden. In Folge des hydrostatischen Druckes, der in dem Hohlraum des Divertikels herrscht, dringt das Sekret zwischen Membrana propria und Chitinmembran immer weiter ein. Damit beginnt eben die Abhebung des alten Mitteldarmepithels. Dieser letzte Erfolg wäre aber ein höchst unsicherer, wenn die Chitinkegel oben offen wären, wenn sie Trichter im Sinne Bizzozero's bildeten. Zwei Membranen wie die Chitinmembran und die Membrana propria haften durch Adhäsion sehr fest an einander, so dass es vom Standpunkte Bizzozero's unverständlich bleibt, warum die Chitinmembran abgestoßen wird, und warum nicht das Sekret durch die Öffnung des Trichters hindurchfließt und die Epithelzellen allein abhebt oder sich gar zwischen den Epithelzellen hindurch einen Weg bahnt. Und selbst wenn man die Darstellung Bizzozero's für möglich halten wollte, welchen Zweck könnten dann die Trichteröffnungen haben, da an eine sekretorische Thätigkeit der Divertikel im Sinne der Darmdrüsen höherer Thiere gar nicht zu denken ist.

Eben so wird durch die Kontraktion der Ringmuskeln die relative Lage der äußeren Längsmuskeln verändert. Wäre das äußere Längsmuskelsystem ein starres Netzwerk, so würden die Divertikel durch die Kontraktion der Ringmuskulatur einfach aus den Maschen herausgezogen. In der That finden wir, dass die äußere Längsmuskulatur an ihrem Orte bleibt, während die Divertikel proximal bewegt werden. Da nun die äußeren Längsmuskeln kein starres

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

System darstellen, so muss eine Kraft vorhanden sein, die sie in ihrer Lage festhält, die sie daran hindert, sich von den proximal fortgezogenen Divertikeln mitreißen zu lassen.

In den Lücken der Muscularis und zwischen den Darmdivertikeln findet sich Leibesflüssigkeit, Blut. Wird nun die Ringmuskulatur plötzlich stark kontrahirt, so werden eben so plötzlich die Lücken zwischen den Muskelbündeln und zwischen den Divertikeln stark verkleinert. Es muss also im Augenblick der Kontraktion zwischen den Divertikeln ein distaler Blutstrom entstehen, dem sich die zwischen den Divertikeln liegenden äußeren Längsmuskeln in den Weg stellen und ihm ein um so größeres Hindernis bereiten, als zwischen ihnen auch noch bandartige Bindegewebselemente ausgespannt sind. Durch diesen nothwendiger Weise eintretenden Blutstrom werden die äußeren Längsmuskeln daran gehindert, mit den axial sich bewegenden Divertikeln mitzugehen. Sie bleiben ungefähr an ihrem ursprünglichen Platz. Die Divertikel gleiten aus den Muskelmaschen heraus.

Zunächst glaubte ich, dass sich die Richtigkeit dieser auf Grund der normalen Histologie des Mitteldarmes a priori konstruirten Vorstellung durch direkte Messung würde beweisen lassen. Der Darm muss ja doch bei der Kontraktion der Ringmuskeln dünner werden. Doch zeigte sich dieser Weg bald als wenig aussichtsvoll, da sich ja an einem Individuum nur ein Entwicklungsstadium beobachten lässt, und da die ganzen Käfer eben so wie ihre einzelnen Organe in Bezug auf die Größe außerordentlichen Schwankungen unterworfen sind. Es sei denn, dass man von jedem Stadium die Schnitte so vieler Individuen besäße, dass man mit Mittelwerthen operiren könnte. Doch das ist sicherlich schwer zu erreichen.

Die Messung des Durchmessers der Schnitte, die auf der Tafel wiedergegeben sind, ergab folgende Resultate:

In Fig.	1	war der	Darmdurchmesser	1,86	mm,
»	»	4 »	»	»	1,22	» ,
»	»	5 »	»	»	1,50	» .

Diese drei Werthe würden sehr gut zu Obigem passen. Aber die zwei verschiedene Stellen desselben Darmes darstellenden Fig. 2 und 3, welche bei der starken Kontraktion der Ringmuskeln den kleinsten Durchmesser besitzen sollten, ergaben 2,20 mm. Das erklärt sich indess sehr einfach dadurch, dass diese beiden Schnitte in der That von dem Darme eines außergewöhnlich großen Käfers herrühren.

Ich möchte nicht unerwähnt lassen, dass noch auf einem anderen Wege die Heraushebung der zwischen den Divertikeln liegenden

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

Muskelbündel möglich ist. Wird nämlich durch einseitige Kontraktion der inneren Längsmuskeln der Darm an einer Stelle gekrümmt, so können sich auf der konkaven Seite die äußeren Längsmuskeln leicht durch eigene Kontraktion aus den Spalten zwischen den Divertikeln herausziehen. Obgleich man thatsächlich zuweilen Schnitte antrifft, bei welchen die äußeren Längsmuskeln auf der einen Seite noch zwischen den Divertikeln, auf der anderen Seite schon auf diesen liegen, scheint mir dieser an sich mögliche Weg doch wenig Wahrscheinlichkeit für sich zu haben.

Sind nun die äußeren Längsmuskeln herausgehoben aus ihrer Lage zwischen den Divertikeln, so beginnen auch sie eine Rolle bei den ferneren Veränderungen zu spielen. Zunächst haben sich die vorher zwischen den Divertikeln eng zusammengedrängten Muskelstränge mehr oder weniger so neben einander gelagert, dass sie alle in einer zum Darme konaxialen Cylinderfläche liegen. Durch diese Lagerung ist die Öffnung der einzelnen langgestreckten Maschen, welche die äußere Muskulatur bildet, beträchtlich schmaler, ist das Muskelnetz an sich also dichter geworden. Die Längsausdehnung der Maschen dieses Netzes ist die bei Weitem größere; eben so stark überwiegt auch die longitudinale Komponente der Muskelkraft die cirkulare. Aber eine cirkulare Komponente ist bei diesem Längsmuskelsystem doch immer vorhanden, mag sie nun so gering sein, wie sie wolle. Das ganze System ist also sehr wohl in der Lage bei seiner Kontraktion ein festes, dicht maschiges Netz um den Darm und seine Divertikel zu bilden. Wenn auch der Druck, der dabei in proximaler Richtung auf die distalen Pole der Divertikel ausgeübt wird, wohl ein mäßiger ist, so ist doch nun die Möglichkeit vorhanden, ihn zu einem immerhin beträchtlichen zu steigern und zwar dadurch, dass die bisherige scharfe Kontraktion der Ringmuskulatur jetzt etwas nachlässt. Die Folge davon ist, dass der Darm wegen der inneren elastischen Kräfte sich wieder dehnt, dicker wird. Die einzelnen Theile der Darmwandung entfernen sich von der Darmachse. Die Divertikel aber werden durch das äußere Längsmuskelnetz festgehalten. Da giebt es keinen anderen Ausweg, als dass sich die Membrana propria mit dem sie bekleidenden neuen Epithel an der Basis der Divertikel umrollt; oder, wenn man sich das Verhältnis umgekehrt denkt, dass die Divertikel in das Darmlumen hineingeschoben werden.

So sind wir denn zu dem Stadium der Fig. 3 gelangt und wohl auch noch etwas darüber hinaus.

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

Fig. 4 zeigt uns die äußeren Längsmuskeln schon wieder zwischen den Divertikeln. Die vollständige Erschlaffung der gesammten Muskulatur hat den Divertikeln eine distale Bewegung möglich gemacht. Sie sind wieder in die Maschen des longitudinalen Muskelsystems »hineingewachsen«. Man sieht es in Fig. 4 den Divertikeln an, dass die zwischen ihnen liegenden Muskelstränge sie einschnüren. Dieser seitliche Druck auf den Flaschenhals drängt auch noch die letzten der Zellen, welche zur neuen Bekleidung des Darmrohres bestimmt sind, zu einem Pfropfen zusammen, so dass wir bald ein Bild wie Fig. 5 erhalten.

Damit sind die mechanischen Vorgänge abgeschlossen.

Ich wende mich nun kurz zu Hydrous caraboides und Hydrobius fuscipes, zwei Formen, die dem Hydrophilus piceus nahe verwandt sind. Der histologische Aufbau des Mitteldarmes ist für alle drei Arten der gleiche. Beachtenswerth scheint mir der Umstand zu sein, dass bei Hydrobius fuscipes im Gegensatze zu Hydrophilus piceus die innere Längsmuskulatur des Mitteldarmes sehr kräftig entwickelt ist, und dass die äußere Längsmuskelschicht im Vergleiche zu ihr schwach erscheint.

Die Vorgänge, welche die Abstoßung und Neubildung des Epithelschlauches einleiten und begleiten, sind ebenfalls für alle drei Arten dieselben.

Es erscheint genügend, wenn für einen der drei Käfer diese Periode durch Abbildung der einzelnen Entwicklungsphasen veranschaulicht wird. Von den beiden anderen Käfern steht Hydrous an Größe und Aussehen dem Hydrophilus viel näher als Hydrobius. Desshalb wählte ich für die Abbildung 6 den ferner stehenden Hydrobius. Die große Ähnlichkeit zwischen den Fig. 5 (Hydrophilus) und 6 (Hydrobius) ist evident. Die vorhandenen Unterschiede dagegen sind belanglos.

Über die Konservirungsmethoden, welche bei der Untersuchung zur Anwendung gelangten, genügen wenige Worte. Ich benutzte dieselben Reagentien wie bei meiner Arbeit über Tenebrio molitor[1]. In der Fixirung der Epithelzellen aller Entwicklungsstadien steht die Hermann'sche Lösung in der Reihe der Konservirungsmittel oben an und ist jedem anderen durchaus vorzuziehen. Leider gilt von ihr nicht das Gleiche in Bezug auf die Muskeln.

Wie bei allen Osmiumpräparaten machte auch hier die Färbung

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.

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

der Schnitte erhebliche Schwierigkeiten. Es ist zwar bekannt, dass derartig gehärtete Stücke mit Pikrokarmin färbbar sind. Die auf diesem Wege erzielten Ergebnisse wollten mich jedoch nicht recht befriedigen. Da die Pikrinsäure das in den Präparaten niedergeschlagene Osmium theilweise beseitigt, machte ich den Versuch, die Schnitte vor der Färbung $^1/_2$ bis 1 Stunde mit koncentrirter, wässeriger Pikrinsäurelösung zu behandeln, und fand, dass dadurch thatsächlich die Färbbarkeit, namentlich der Kerne, ganz beträchtlich erhöht wurde.

Potsdam, am 1. Oktober 1897.

Während der Drucklegung der vorstehenden Arbeit erschien: A. Möbusz, Über den Darmkanal der Anthrenus-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. (Inaug.-Dissertation, Leipzig.) Der Verfasser hat gefunden, dass die Larven von Anthrenus verbasci L. und Dermestes lardarius L. bei jeder Häutung auch das Mitteldarmepithel in toto abwerfen.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

a, Regenerationsherd;
b u. *c*, zwei Generationen jugendlicher Epithelzellen;
E, Epithelzellen der Darmwand;
e, abgestoßenes Epithel;
ch.m, Chitinmembran;
m.p, Membrana propria;
il, innere Längsmuskeln;
r, Ringmuskeln;
al, äußere Längsmuskeln;
s, das in den noch geschlossenen Divertikeln bereitete Sekret.

Tafel XXIII.

Fig. 1—5 Schnitte durch den Mitteldarm von Hydrophilus piceus (Imago).

Fig. 1. Querschnitt durch den Käferdarm, wie dieser bei seiner verdauenden Thätigkeit, also für gewöhnlich angetroffen wird. Das Lumen jedes Divertikels ist gegen das Darmlumen erstens durch eine kontinuirliche Epithelschicht, zweitens durch eine unter jedem Divertikel sich kegelförmig erhebende Chitinmembran verschlossen.

Fig. 2. Die Abstoßung des alten Epithelcylinders und der Chitinmembran hat begonnen. Der Chitinkegel ist aus dem Halse des Dikertikels hinausgedrängt. Die äußere Längsmuskulatur, welche vorher zwischen den Divertikeln gelegen war, findet sich jetzt außerhalb des Gebietes derselben.

Fig. 3. Die Abstoßung des alten Epithels und der Chitinmembran ist vollendet. Die einzelnen Divertikel sind theilweise in das Darmlumen hineingeschoben

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

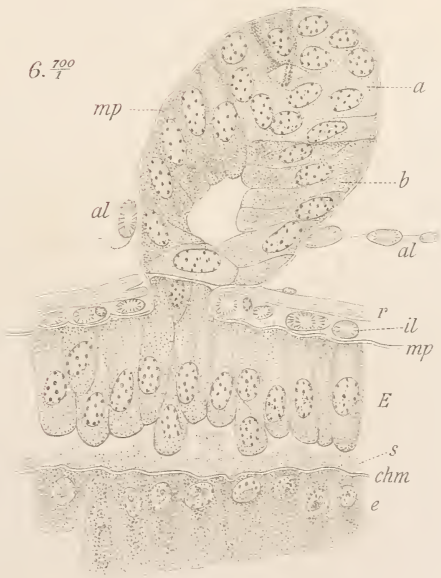
worden. Dadurch ist der größere Theil der neuen Epithelzellen (vgl. Fig. 1 *c*) in das Darmlumen gelangt.

Fig. 4. Die in das Darmlumen beförderten jungen Zellen haben sich bereits zu einem einschichtigen Palissadenepithel angeordnet. Die letzten dieser Zellen finden sich noch im Halse der flaschenförmigen Divertikel. Sie heben sich in tingirten Präparaten von den jungen Zellen der nächsten Generation (vgl. Fig. 1 *b*) durch dunklere Färbung ab. Die äußere Längsmuskulatur liegt schon wieder zwischen den Divertikeln. Bei diesem Schnitte, welcher durch den vorderen Theil des Mitteldarmes geführt wurde, ist der abgehobene Strang des alten Epithels nicht getroffen, weil dieser bald nach seiner Loslösung durch peristaltische Bewegungen des Darmes nach hinten geschoben, oft auch geknickt wird.

Fig. 5. Die letzten Zellen, welche zur Auskleidung des Darmrohres bestimmt sind, haben sich in der Divertikelmündung zu einem Pfropfen zusammengedrängt. Damit sind die Lumina der Divertikel wieder von dem eigentlichen Darmlumen abgesperrt. Das alte Epithel, welches allmählich resorbirt wird, ist auf diesem Schnitte getroffen.

Fig. 6. Querschnitt durch den Mitteldarm von Hydrobius fuscipes (Imago). Die hier wiedergegebene Entwicklungsphase entspricht vollständig derjenigen von Hydrophilus in Fig. 5.

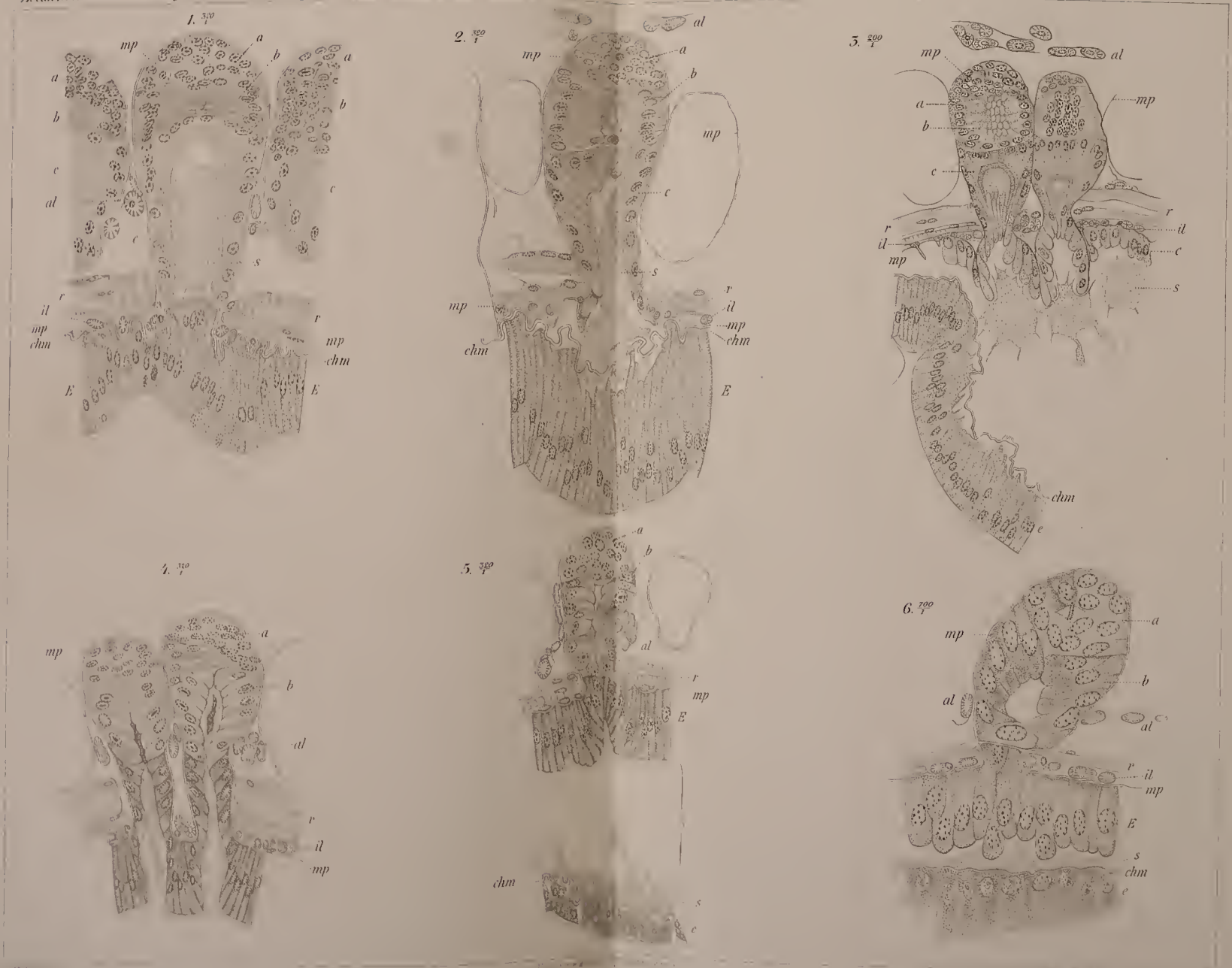
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

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



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1897-1898

Band/Volume: 63

Autor(en)/Author(s): Rengel C.

Artikel/Article: Über die periodische Abstofsung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. 440-455