

Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*.

Von

Paul Deegener

(Berlin).

Mit Tafel VIII—X.

Einleitung.

Seit SAVIGNY (1816) die Morphologie der Gliedmaßen bei den Arthropoden festgestellt hatte, wurde an seiner Auffassung der Mundgliedmaßen, wenigstens bei den Insekten mit kauenden Mundtheilen, im Allgemeinen bis heute festgehalten, zumal die neuere embryologische Forschung zu einem Resultat gelangte, das mit den Angaben des genannten Forschers sehr wohl übereinstimmt. Es ist eine der schönsten Errungenschaften der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, die mannigfachen Formen der Organe zur Nahrungsaufnahme, die gerade innerhalb der Insekten eine so weitgehende Verschiedenheit aufweisen, auf eine gemeinsame Grundform zurückgeführt zu haben. Diese Homologie der Mundwerkzeuge wird nun in einer neueren Abhandlung von MEINERT (97) in Abrede gestellt. Er ist der Ansicht, dass die Orthopteren einerseits und die Coleopteren, Neuropteren, Hymenopteren und Lepidopteren andererseits sich hinsichtlich ihres Mundbaues ganz verschieden verhalten, dass nämlich bei letzteren das erste Metamer mit seinen Appendices sich weiter entwickelt, und das vierte Metamer mit seinem Gliedmaßenpaar verschwindet, bei den Orthopteren dagegen das vorderste Metamer stets zurückbleibt in der Entwicklung und nur selten Appendices hervorbringt, während das vierte Metamer seine frühzeitig begonnene Entwicklung bis zu Ende fortsetzt. MEINERT (97) leugnet somit die Homologie des Labiums der Orthopteren mit dem der ge-

nannten vier Ordnungen und setzt sich damit in Widerspruch mit allen in der Litteratur bisher niedergelegten Angaben. Thatsächlich scheint aber MEINERT (97) seinen Untersuchungen selbst nicht das größte Vertrauen entgegen zu bringen; denn er betont ausdrücklich wiederholt, wie wünschenswerth weitere genaue Studien auf diesem Gebiet seien. Zu welchem Resultat meine Nachprüfung der MEINERT-schen Befunde geführt hat, ergibt sich aus dem ersten Theil der vorliegenden Arbeit.

Der zweite Theil beschäftigt sich mit der embryonalen und post-embryonalen Entwicklung des Darmkanals von *Hydrophilus*. Es sind wohl nur wenige Insekten so eingehend studirt worden, wie das vorliegende Objekt, und es könnte daher gewagt erscheinen, den schon vorhandenen Arbeiten noch eine hinzuzufügen zu wollen. Aber es ist zu bedenken, dass manche Punkte immer noch nicht klargestellt sind, und für die postembryonale Entwicklung des *Hydrophilus* überhaupt erst fragmentarische Angaben vorliegen. Zunächst würde die Frage nach dem Ursprung des Mitteldarmepithels zu beantworten sein, d. h. die Untersuchung hat festzustellen, ob dieses ein Derivat der Dotterzellen, des Mesoderms oder Ektoderms sei, da eine Einigung in dieser Frage trotz zahlreicher Forschungen an verschiedenen Insekten noch nicht erzielt worden ist. Vielmehr hat jede der angeführten Entstehungsarten eine größere Zahl von Vertheidigern gefunden, und bevor diese Frage endgültig entschieden werden kann, bedarf es einmal der genauen Nachprüfung der vorliegenden Arbeiten und andererseits neuer Forschungen, die sich auf alle Insektenordnungen erstrecken. Allerdings lässt sich schon jetzt mit einiger Sicherheit voraussehen, wie das endliche Resultat lauten wird, das HEYMONS (95) dem Inhalt nach zuerst dahin präcisirte, dass bei allen pterygoten Insekten das gesammte Mitteldarmepithel ektodermalen Ursprungs ist. In der That wurde die Gültigkeit dieses Satzes durch einige Arbeiten der neuesten Zeit für eine größere Anzahl von Insekten bereits bestätigt.

Ferner wird die Entwicklung des Darmes bei der Larve und Puppe bis zu seiner Gestalt bei dem jungen Käfer zu besprechen sein. Ich will aber gleich hier bemerken, dass der Zustand des Mitteldarmes während der Häutung nicht berücksichtigt wurde, da mein Material zu einer erschöpfenden Darstellung dieser Verhältnisse nicht ausreichte.

Material und Methoden der Konservirung.

Mein Material bestand für die embryologischen Untersuchungen in Eiern von *Hydrophilus* und *Dytiscus*. Was erstere betrifft, so könnte ich nur das wiederholen, was HEIDER (89) schon ausführlich berichtet hat, und ich verweise daher auf diesen Forscher.

Die Eier von *Dytiscus* gleichen in Form, Farbe und Größe den *Hydrophiluseiern* sehr. Die Art der Ablage ist indessen ganz anders, da das Weibchen die Eier einfach fallen lässt. Sie sinken auf den Grund, wo sie sich in einem Zeitraum, der zwischen 20 und 25 Tagen, je nach den Temperaturverhältnissen, schwankt, entwickeln. Weniger als 20 Tage beträgt die Dauer der Entwicklung, so weit meine Beobachtungen reichen, niemals. Das Weibchen beginnt schon im März mit der Eiablage, die im April ihren numerischen Höhepunkt erreicht, um in den letzten Tagen des Mai allmählich aufzuhören. Einige Thiere producirten noch den Juni hindurch vereinzelte Eier. Die Zahl der während der Nacht gelegten Eier beträgt nach Beobachtungen an isolirten Weibchen, sowie nach ungefährer Schätzung bei reichlicher Fleischnahrung fünf bis acht, während des Tages jedoch nur ein, höchstens drei Stück. Da die Thiere auch bei reichlichster Fütterung die eben gelegten Eier häufig sogleich verzehren, schützte ich diese durch ein nahe dem Grunde des Gefäßes angebrachtes weitmaschiges Drahtnetz, durch das sie hindurchfielen, ohne von den Käfern erreicht werden zu können. Eine weit größere Schwierigkeit ergab sich dadurch, dass ein ungeheurer Procentsatz der Eier durch Pilze vernichtet wurde. Trotz der verschiedensten Versuche, wie Aufbewahren in fließendem Wasser, auf sterilisirtem Grund, im Freien unter den natürlichsten Bedingungen und dergl. mehr, die in verschiedenster Weise kombinirt wurden, gelang es nur sehr unvollkommen, einen günstigeren Procentsatz an brauchbaren Eiern zu erzielen. Am geeignetsten erwies sich als Unterlage sterilisirter feiner Sand, auf den in verschiedenen Gefäßen eine geringe Anzahl frisch gelegter Eier gebracht wurde, nachdem frisches reines Wasser von derselben Temperatur, der die Eier beim Verlassen des mütterlichen Körpers ausgesetzt waren, eingefüllt wurde. Die Pflanzen entnahm ich einem Aquarium und spülte sie längere Zeit in reinem (Leitungs-)Wasser, bevor ich sie in die Brutgefäße legte. Das Wasser wurde täglich durch frisches von genau gleicher Temperatur ersetzt, und die verdorbenen Eier mittels Stechhebers sorgfältig entfernt. Die Eier standen in einem hellen warmen Raum der Sonne ausgesetzt.

Während die Versuche im Freien wider alles Erwarten durchaus fehlschlagen, ergab die beschriebene Methode vor allen sonst noch angewendeten das günstigste, wenn auch keineswegs ein vollbefriedigendes Resultat.

Zur Konservierung erwies sich für die jungen Stadien besonders günstig Chromsäure (0,5%) und Pikrinschwefelsäure. Dabei ist es gleichgültig, ob die Eier zuvor in auf 80–90° erwärmtem Wasser abgetötet oder sofort in die Konservierungsflüssigkeit von derselben Temperatur gebracht wurden. Nachdem sie in der heißen Flüssigkeit 2–3 Minuten belassen waren, wurden sie in die kalte Fixierungsflüssigkeit übergeführt und nach 12 Stunden deren Einwirkung ausgesetzt, dann in Wasser (Chromsäure) bezw. 63%igem Alkohol (Pikrinschwefelsäure) längere Zeit (2–6 Stunden) ausgewaschen und in 93%igem Alkohol aufbewahrt. Vorzügliche Bilder von jugendlichen Stadien erhielt ich auch durch Anwendung von schwach (bis zu 30°) erwärmtem 93%igem Alkohol. Doch gilt dies nur für *Hydrophilus*. Für die älteren Eier ergab Quecksilberchlorid in gesättigter wässriger Lösung, auf 80–90° erwärmt, mit 2–3 Minuten während der Einwirkung, sowie kalt angewendete gesättigte Lösung von Quecksilberchlorid in 63%igem Alkohol die brauchbarsten Präparate. Auch hier wurde das Material 6–12 Stunden in der Fixierungsflüssigkeit gelassen und mit Jod in 63%igem Alkohol ausgewaschen. Die sonst noch üblichen Konservierungsmethoden hatten geringere oder ganz unbefriedigende Erfolge. Ob die Eier vor der Konservierung nach dem Abtöden angestochen oder geschält wurden, oder dies zeitraubende Verfahren nicht in Anwendung kam, blieb ohne Einfluss auf den Konservierungszustand. Dagegen gelingt eine Totalfärbung nur an geschältem Material.

Für die Larven und Puppen von *Hydrophilus* benutzte ich mit bestem Erfolg eine gesättigte Lösung von Quecksilberchlorid in 63%igem Alkohol, die vor dem Gebrauch auf über 52° erwärmt wurde. Hierdurch wird die den Darm umgebende Körperflüssigkeit zum Gerinnen gebracht, was für die Präparation des Darmes, sowie für die Erhaltung der zarten umgebenden Gewebe von großer Bedeutung ist. Nach dem Abtöden wurden Larven und Puppen an einer beliebigen Stelle vorsichtig angeschnitten und 24 Stunden unter mehrfacher Erneuerung der Flüssigkeit deren Einwirkung ausgesetzt, um ihr vollständiges Eindringen in alle Theile der relativ großen Objekte zu sichern. Nach 24stündigem Auswaschen in 63%igem Alkohol mit Jod wurde der Darm möglichst mit allen umgebenden

Theilen herausgelöst. Die Schnitte wurden mit Alaunkarmin, Boraxkarmin und Hämatoxylin gefärbt. Für die Totalpräparate zum Studium der Mundwerkzeuge wurde Alaunkarmin benutzt. Die Aufhellung geschah durch Nelkenöl.

Entwicklung der Mundwerkzeuge.

Die Kopfgliedmaßen des *Hydrophilus* stellen in ihren ersten Anlagen, die schon auf einem relativ frühen Entwicklungsstadium erscheinen, vier kleine Höcker jederseits der ventralen Medianlinie dar, die Anfangs kaum irgend welche Verschiedenheit erkennen lassen. Bald aber ist die Entwicklung so weit vorgeschritten, dass der Unterschied zwischen den einzelnen Gliedmaßen augenfällig genug wird, um eine schon durch ihre wechselseitige Lage in zwei Längsreihen ausgeschlossene Verwechslung während der ganzen Folge der Entwicklung unmöglich zu machen. Auf diesem frühen Stadium liegen die Antennen (Fig. 1 *a*) mit ihrer Basis noch deutlich hinter der kreisförmigen Mundöffnung (Fig. 1 *o*), die von dem vorderen Pol des embryonalen Körpers, an dem sie später ihre definitive Stellung erhält, noch ziemlich weit entfernt ist. Die Antennenanlage ist hier einfach und eine Differenzirung in mehrere Glieder noch nicht durchgeführt, wenn auch durch den Unterschied in der Ausbildung der distalen schmalen und proximalen breiten Hälfte schon angedeutet. Was die ursprüngliche Lage der Antennen hinter der Mundöffnung betrifft, so ist sie nicht gleich richtig erkannt worden. KOWALEWSKY (71) verlegt ihren Ursprung vor den Mund, wogegen GRABER (90) Einspruch erhebt unter Hinweis auf die Befunde PATTEN's (88) an *Acilius*. HEIDER (89) giebt, freilich nicht ganz in Übereinstimmung mit seinen Figuren, auf denen die Antennenanlagen neben dem Munde dargestellt sind, an, dass die Fühler hinter dem Munde stehen. Unter, d. h. analwärts von den Antennen und gleich diesen schräg nach hinten und der Medianlinie konvergierend, liegen die Mandibeln (Fig. 1 *md*), an denen ein kleinerer vorderer und ein größerer hinterer Lappen unterschieden werden kann. Während ersterer schwach zugespitzt ist, erscheint der größere gerundet. Das auf die Mandibeln folgende erste Maxillenpaar (Fig. 1 *mx*₁) zeigt drei deutliche Lappen, von denen die beiden vorderen bei nahezu gleicher Größe schräg nach hinten und der Mittellinie weisen, während der dritte, aus dem, wie wir später sehen werden, die Maxillartaster hervorgehen, schräg nach hinten und außen liegt. Wenn HEIDER (89)

angiebt, dass die zweiten Maxillen (Fig. 1 mx_2) das Bild des ersten Paares en miniature wiederholen, so entspricht dies, genau genommen, den Thatsachen nicht völlig, da schon jetzt die verschiedene Entwicklungsrichtung angedeutet ist, die beide Maxillenpaare einschlagen. Einmal ist schon die Richtung zur Längsachse bei dem zweiten Maxillenpaar eine andere, wie bei dem ersten, indem beide Extremitätenanlagen fast gleichlaufend und nur schwach medianwärts konvergierend erscheinen; ferner liegt ihr Insertionspunkt in gleicher Linie mit den vorderen distalen Zipfeln der ersten Maxille, so dass sie also im Ganzen von vorn herein der Mittellinie schon näher gerückt sind, womit ihre spätere Verschmelzung in der Medianlinie zur Bildung des Labiums bereits angedeutet ist; endlich finden wir an der Anlage der zweiten Maxille nur zwei Zipfel, die sich mit solchen der ersten Maxille homologisiren lassen; denn der lange distale Zipfel der zweiten Maxille entspricht nicht, wie man zunächst glauben könnte, dem mittleren, sondern dem hintersten nach außen gerichteten Lappen der ersten Maxille, aus dem der Palpus maxillaris hervorgeht. Dementsprechend liefert das distale Glied der zweiten Maxille den Palpus labialis. Somit würde der kleine der Mitte zugekehrte Lappen der zweiten Maxille den beiden vorderen Lappen der ersten Maxille entsprechen. Wir sehen also schon auf diesem frühen Stadium das zweite Maxillenpaar hinter dem ersten in der Entwicklung zurückbleiben, indem dieser innere Lappen einfach bleibt.

Die Antennen, Mandibeln und ersten Maxillen stehen auf diesem Stadium noch etwa in der Mitte zwischen der Mittellinie und den Seitenrändern des Embryos, eine Stellung, die sich mit fortschreitender Entwicklung nach zwei Richtungen hin erheblich ändert.

Was die schon von HEIDER beschriebene erste Anlage der Oberlippe (Fig. 1 $cl + lr$) betrifft, so besteht diese in einer unpaaren Verdickung, die, am vorderen Pol des Embryos gelegen, von der vor ihr befindlichen Anlage des Clypeus durch eine schwache Furche getrennt ist. Der wiederholte Versuch, auch die Oberlippe gleich dem Labium aus zwei ursprünglich getrennten und später verschmolzenen Gliedmaßen abzuleiten, wie er neuerdings von GIARDINA (99) auf Grund von Untersuchungen an *Mantis religiosa* gemacht wurde, kann in dem vorliegenden Objekt weder eine Stütze, noch auch eine genügende Widerlegung finden; denn da die Anlage des Labrums von vorn herein unpaar ist, fällt die Hauptvoraussetzung von selbst fort, während diese unpaare Anlage andererseits eben so gut als ein primäres, wie als ein sekundäres Verhalten angesehen werden könnte,

je nach dem Standpunkt, auf den man sich zu dieser Frage stellt.

An einem fünf Stunden älteren Embryo (Fig. 2) ist die Art und Weise der Ortsveränderung, welche die Extremitäten des Kopfes erfahren, klar ersichtlich. Die Antennen (*a*) sind einerseits bedeutend nach vorn gerückt, so dass sie jetzt mit ihrer Basis vor der Mundöffnung liegen, die hier im Übergang von der runden zu der Form eines quergestellten Schlitzes semmelförmig erscheint, und haben sich andererseits dem Seitenrand des Kopfes stark genähert. Zugleich sind die Anfänge einer Gliederung in zwei Theile deutlich zu erkennen. Die Mandibeln haben dieselbe Bewegung nach vorn und nach der Seite ausgeführt, wenn auch nicht in demselben Maß, wie die Antennen. Bei der Beurtheilung dieses Stellungswechsels kann natürlich nur die Lage ihrer Insertion in Betracht kommen. Während diese dem Seitenrand hier mehr genähert erscheint, wie in dem früheren Stadium, sind die distalen Enden durch einen geringeren Zwischenraum medianwärts getrennt, wie es früher der Fall war. Dies hat einmal seinen Grund in dem Wachsthum der Mandibeln und ferner darin, dass sie sich der Querachse des Körpers parallel zu stellen begonnen haben. Statt der beiden Lappen sehen wir jetzt deren drei ausgebildet, da sich der vordere in zwei gespalten hat. Der hintere, der die beiden anderen um mehr als das Doppelte an Länge überragt, geht diesen von nun an im Wachsthum sehr bedeutend voraus und liefert das kräftige, sichelförmig gebogene distale Ende der fertigen Mandibel.

Vergleichen wir die beiden Maxillenpaare, so finden wir den Unterschied in der Ausbildung hier schon sehr augenfällig geworden. An der ersten Maxille sehen wir bereits alle Theile des ausgebildeten Kiefernpaares angelegt. Der basale Theil entspricht der späteren *Cardo* + *Stipes*, der distale vordere Lappen dem später als selbständiges Glied verloren gehenden *Lobus internus*. Schräg nach unten und außen gerichtet liegt der dreigliederige *Palpus maxillaris*, und nach innen und hinten weisend jener mittlere Lappen, der als Anlage des *Lobus externus* gedeutet werden dürfte, sich aber als solcher bei *Hydrophilus* nicht erhält, wie später gezeigt werden wird. Die zweiten Maxillen haben außer der angelegten Zweitheilung der Taster und einer geringen Größenzunahme keine nennenswerthen Veränderungen erlitten. Bemerkenswerth ist der Umstand, dass sie neben der Bewegung nach vorn auch die nach dem Seitenrand mitgemacht haben, während sie doch im Lauf der Entwicklung in der Median-

linie mit einander verwachsen. Man gewinnt hierdurch den Eindruck, als folgten sie damit noch der primären Tendenz gemäß ihrer ursprünglichen Bestimmung als Kiefern, während erst sekundär die Tendenz zur Vereinigung in der Mittellinie in Kraft tritt. Da vorläufig eine weitere Differenzierung des proximalen Gliedes der zweiten Maxillen nicht stattfindet, so lässt sich die Homologie mit den ersten Maxillen nur so weit feststellen, dass sich einerseits die Taster entsprechen, während andererseits das proximale Ende der zweiten Maxille der ganzen ersten Maxille mit Hinweglassung des Palpus maxillaris gleichwerthig ist.

Vergleichen wir das eben beschriebene Stadium mit einem wenige Stunden älteren (Fig. 3), so fallen die Veränderungen an den zweiten Maxillen am meisten ins Auge. Der äußere Lappen des proximalen Stückes der zweiten Maxille hat sich erheblich vergrößert, während der innere nicht im Wachstum zugenommen hat. Durch dieses zeitweise Stehenbleiben im Wachstum ist jedoch keineswegs ein gänzlicher Schwund eingeleitet. Vielmehr legen sich bei der Verschmelzung der zweiten Maxillen beide Lappchen an einander und ihr Verschmelzungsprodukt liefert diejenige distale Partie des Labiums, durch welche die Basen der Labialtaster breit getrennt sind. Aus ihr geht später ein medianes Zäpfchen hervor, auf das ich an anderer Stelle noch zurückkommen werde. Die Taster der zweiten Maxillen haben sich gegen das frühere Stadium nicht erheblich geändert.

Wir sehen jetzt schon die zweiten Maxillen, während sie in der Bewegungsrichtung nach vorn den übrigen Mundtheilen folgen, eine zweite, jenen entgegengesetzte Bewegung ausführen; denn während Mandibeln und erste Maxillen fortfahren, nach vorn und seitwärts zu rücken, wandern die zweiten Maxillen einander in der Richtung nach der Mittellinie entgegen.

Neben dem erwähnten Ortswechsel, durch den die Mandibeln den Seitenrand des Embryos schon fast erreicht haben, lassen sich an den Mandibeln und ersten Maxillen nur Wachsthumerscheinungen konstatiren. Der schon auf dem vorhergehenden Stadium dreigliederige Maxillartaster ist aus der gedrungenen in eine schlankere Form übergegangen und liegt mit seiner distalen Spitze auf der gleichen Querebene mit dem ersten Glied der Labialtaster. Zugleich hebt er sich schärfer von dem Basalstück ab, als es bisher der Fall war.

An den Mandibeln, die mit ihrem vorderen Lappen der nunmehr mondsichelförmigen Mundöffnung schon sehr nahe gerückt sind, und

deren Stellung jetzt fast der Querachse des embryonalen Körpers entspricht, hat sich der hintere Lappen stark vergrößert. Die Antennen haben den Vorderrand erreicht.

Indem sich die zweiten Maxillen im Fortgang der Entwicklung einander stetig nähern, kommt es schließlich zu einer medianen Vereinigung beider Glieder (Fig. 4 *bb*). Zuerst berühren sich ihre am weitesten oralwärts gelegenen Partien, so dass noch kurze Zeit hindurch eine schwache Trennungslinie von vorn nach hinten verläuft, die sich analwärts wenig verbreitert. Schließlich kommt unter vollständigem Verstreichen der Berührungslinie das Labium zu Stande, das, da sich die Taster unverändert erhalten, als Verschmelzungsprodukt der proximalen Hälften der zweiten Maxillen und somit als demselben Theil der ersten Maxillen gleichwerthig angesehen werden muss. Das so entstandene Labium, das, wie wir uns im Folgenden überzeugen werden, als solches, wenn auch in noch weiter veränderter Form, sich definitiv erhält, ist zunächst in seiner proximalen Platte noch vollkommen einheitlich, lässt also keine Gliederung erkennen.

Das Labium in der eben geschilderten Form wird von MEINERT als das »primäre« bezeichnet, und diese Bezeichnung beruht auf der Voraussetzung, dass das Labium, wie es uns am Ende der Embryonalentwicklung, also bei der Larve, entgegentritt, mit dem Labium in der früheren Entwicklungsstufe kurz nach seiner Entstehung aus den verschmolzenen zweiten Maxillen nicht identisch sei. Wie wir später noch klar erkennen werden, kann MEINERT's Irrthum nur darin seinen Grund haben, dass in seinem Untersuchungsmaterial eine Lücke war, die eine genaue Beobachtung der Weiterentwicklung des Labiums nicht zuließ. Alle weiteren Umformungen führen allmählich zu der entwickelten Form des larvalen Labiums und überbrücken die Kluft, die MEINERT zwischen der eben gebildeten und definitiven Unterlippe erblickte.

Auf einem späteren Stadium (Fig. 4) liegt das Labium, beträchtlich nach vorn gerückt, mit den ersten Maxillen auf etwa gleicher Höhe. Diese zeigen kaum eine nennenswerthe Veränderung, abgesehen von dem kontinuierlichen Ortswechsel. Die Mandibeln gehen mit ihrem Vorderrand schon direkt in den Seitenrand des Kopfes über. Die Antennen inseriren bereits auf der Dorsalseite und entsprechen in ihrer Längsachse der Querachse des Embryos. Wir sehen nun, wie der schon weit vorgeschchnittene dorsale Verschluss des Kopfes vollständig wird, und die Mundglieder ihren definitiven Platz allmählich einnehmen mit Ausnahme des Labiums, das bis zum

Hinterrand der Mundöffnung den weitesten Weg zurückzulegen hat. Auf einem älteren Stadium (Fig. 5) sehen wir das Labium der vom Labrum bedeckten Mundöffnung so nahe gerückt, dass es auf nahezu gleiche Höhe mit den Mandibeln zu liegen kommt. Da der Kopf gewölbt ist, ist der Zwischenraum zwischen der proximalen Kante des Labiums und der Mundöffnung in Wirklichkeit größer, wie es auf der Flächenansicht erscheint. Die Antennen inserieren dorsal, die Mandibeln an dem vorderen Rand des Kopfes, während die Maxillen und das Labium noch der Ventralseite angehören. Die laterale Einbuchtung der basalen Partie des Labiums hat sich vollständig verloren, um einer geringen Vorwölbung Platz zu machen. Dieser Formveränderung liegen rein mechanische Ursachen zu Grunde; denn während das Labium mit seiner basalen Partie den Engpass durchwandert, der zwischen den inneren Rändern der Maxillen frei bleibt, verkürzt sich seine Querachse so weit, bis der Durchtritt möglich wird, um dann ihre natürliche Ausdehnung wieder zu gewinnen. Dagegen liegt jetzt die distale Partie noch zwischen den Basen der Maxillen und erscheint daher gegen früher erheblich geschmälert. Daher kommt es, dass hier die distale Hälfte des Labiums die proximale an Breite übertrifft, ein den früheren Stadien gegenüber gerade umgekehrtes Verhalten. Gleichzeitig tritt oralwärts von der Basis der Labialtaster jederseits eine Einkerbung auf, die eine vollständige Gliederung des Labiums in zwei gelenkig verbundene Platten einleiten.

Die Maxillen (Fig. 5 *mx*₁) haben in ihrer proximalen Partie eine wesentlich schlankere Form angenommen, wobei der vordere stumpfe Lappen zu einem konischen Zapfen geworden ist, der als Anlage des Lobus internus gedeutet werden muss, während der neben ihm an der Basis der Taster gelegene Zapfen von gleicher Gestalt der Anlage des Lobus externus entspricht. Nun sehen wir auf einem späteren Stadium (Fig. 6) die bisher dreigliederigen Taster viergliedrig werden, wobei der letztgenannte Zapfen in die Bildung des basalen Tastergliedes mit einbezogen wird und als solcher verschwindet. Verfolgen wir die Entwicklung der Maxillen weiter, so sehen wir, wie mit dem Längenwachstum des proximalen Gliedes auch der als Anlage des Lobus externus gedeutete konische Zapfen mehr und mehr schwindet, bis er ohne jede Andeutung seiner früheren Existenz verloren geht (Fig. 7): In dieser Gestalt treten uns die Maxillen zu der Zeit entgegen, wo der Embryo im Begriff steht, das Ei zu verlassen.

Die Mandibeln, die wir am Vorder- und Seitenrand des Kopfes (Fig. 4) angelangt sahen, wachsen in ihrem distalen Theil kontinuierlich weiter und verschmälern sich gleichzeitig, ohne dass eine Spur von Gliederung bemerkbar wird. In Folge des starken Längenwachstums stoßen sie bald in der Mittellinie zusammen, und nun legt sich die rechte Sichel unter die linke, eine Lage, die bis zum Ausschlüpfen der jungen Larve beibehalten wird. Während sich auch die proximale Partie mehr in die Länge streckt, bleiben die noch relativ großen vorderen Lappen (Fig. 4) im Wachstum hinter den übrigen Theilen sehr zurück und liefern schließlich die stark chitinisirten, mehrfach stumpf gezackten Kauflächen (Fig. 8).

Die Antennen, die ihre definitive Stellung zuerst erreichen, unterliegen der geringsten Umformung. Sie sind am Schluss der Embryonalentwicklung dreigliederig.

Wir hatten die Entwicklung des Labiums bis zu dem Zeitpunkt verfolgt, in welchem es dem von MEINERT so genannten primären Labium entspricht, d. h. nur aus einer einheitlichen Platte mit den daran befestigten Labialtastern besteht (Fig. 4 *lb*). Es erübrigt nun noch, die Umformungen zu besprechen, deren Resultat eine Gestaltung ist, auf Grund deren MEINERT die Neubildung eines sekundären Labiums unter gleichzeitigem Schwund des primären befürworten zu müssen glaubt. Ich habe schon auf die beginnende Gliederung der das Labium in seiner Hauptmasse darstellenden Platte in zwei hinter einander gelegene Abschnitte hingewiesen. Da nun diese Platte mit Ausnahme der zwischen den Tastern gelegenen Partie der verschmolzenen gemeinsamen Anlage von Cardo und Stipes entspricht, so haben wir in dem sich abgliedernden basalen Theil (Fig. 6—8 *sm*) das Verschmelzungsprodukt der Cardines zu erblicken und müssen ihn homolog dem gleichen Abschnitt bei den Orthopteren als Submentum bezeichnen. Dass diese Gliederung erst nach stattgehabter Verschmelzung der zweiten Maxillen erfolgt, steht der obigen Deutung um so weniger im Wege, als auch bei den freibleibenden ersten Maxillen die Gliederung des basalen Stammes in Cardo und Stipes erst sehr spät stattfindet. Die distale Platte (Fig. 6—8 *m*) stellt die verwachsenen Stipites dar und ist demnach dem Mentum der Orthopteren homolog. Das Submentum schnürt sich oberhalb der Basis schwach ein und bildet an seinem distalen Ende jederseits einen Vorsprung, der das Mentum umgreift. Indem diese Vorsprünge ein wenig wachsen, zieht sich der zwischen ihnen und der mittleren Partie gelegene Rand basalwärts etwas zurück, und zwischen diesen

geringen Einbuchtungen liegt die Insertion des an der Basis sich etwas verschmälernden Mentums. Letzteres hat sich nach verschiedenen Richtungen hin ebenfalls verändert. Zugleich mit der Gliederung des Labiums in Mentum und Submentum sprosst ein Anfangs nur eine geringe Vorwölbung darstellender Zapfen (Fig. 6—8) zwischen den Labialtastern am distalen Rand des Mentums hervor, der ungegliedert bleibt. Die Labialtaster weichen bald nach dem ersten Auftreten dieses Zäpfchens allmählich immer mehr aus einander, um schließlich ihre definitive Stellung in dem Winkel zu finden, den Seiten- und Hinterrand (beim Embryo), bzw. Seiten- und Vorderrand (bei der Larve) des Mentums bilden. Es fragt sich nun, auf welche Theile der typischen zweiten Maxille sich das distale mediane Zäpfchen zurückführen lässt. Um dies zu entscheiden, greifen wir auf jenes Stadium (Fig. 3 *mx*₂) zurück, das der Verschmelzung der zweiten Maxillen zur Bildung des Labiums vorausgeht. Ein Vergleich mit den Maxillen des ersten Paares ergibt, dass sich die einzelnen Theile, wie folgt, entsprechen: Der Taster der zweiten Maxille dem Taster der ersten Maxille; der innere Lappen der zweiten Maxille den beiden inneren Lappen der ersten Maxille, die als Anlagen des Lobus externus und internus angesehen werden müssen. Danach entspricht der innere Lappen der zweiten Maxille entweder der gemeinsamen Anlage von Lobus externus und internus, die nicht mehr zur Sonderung kommen, oder der des Lobus externus allein unter der Voraussetzung, dass der Lobus internus überhaupt nicht mehr angelegt werde. Eine unbestreitbare Entscheidung beider möglicher Fälle wird kaum zu geben sein. Die übrig bleibende basale Partie der zweiten Maxillen ist homolog derselben Partie der ersten Maxillen, und also die gemeinsame, noch nicht differenzirte Anlage von Cardo und Stipes.

Wir haben nun gesehen, dass bei der Verschmelzung der zweiten Maxillen die medianen Zäpfchen diejenige Partie des Labiums darstellen, durch welche die Taster an ihrer Basis breit getrennt werden. Da es nun diese Partie ist, aus der das mediane distale Zäpfchen hervorwächst, so ergibt sich aus dem oben Gesagten, dass wir in ihm das Verschmelzungsprodukt der gemeinsamen Anlagen von Lobus externus und internus oder auch der beiden Externloben allein wiederfinden. Als solches aber ist er der Glossa der Orthopteren durchaus homolog und nicht, wie MEINERT (97) für wahrscheinlich hält, den Spinnwarzen der Lepidopterenlarven und wohl auch dem Hypopharynx der Dipteren.

Damit ist die vollkommene Homologie des Labiums von *Hydrophilus* als einem Vertreter der Coleopteren mit dem der Orthopteren klar erwiesen. Zugleich wird hiermit MEINERT's (97) Angabe über die genetische Verschiedenheit des »primären« und »sekundären« Labiums hinfällig. Gerade zwei der Hauptgründe, mit denen MEINERT seine Anschauung zu stützen versucht, dass nämlich das sekundäre Labium dem primären gegenüber zweitheilig ist und einen mittleren unpaaren Zapfen besitzt, machen es erst möglich, die Homologie des Coleopterenlabiums mit dem der Orthopteren in so hohem Grade deutlich festzustellen, wie es eben darum bei *Hydrophilus* gelingt.

Schließlich ist es noch die definitive Stellung des Labiums gegenüber der Anfangs zu den übrigen Mundgliedmaßen eingenommenen Lage, die MEINERT für seine Anschauung ins Feld führt.

Der Wechsel in der Stellung der Kopfgliedmaßen, den wir erst nach dem Freiwerden des Embryos vollendet sehen, beruht auf ziemlich complicirten Bewegungserscheinungen, die genauer zu betrachten schon deshalb von Interesse ist, weil mit ihnen andere Bildungen des Kopfes, z. B. die des Hypopharynx, in ursächlichem Zusammenhang stehen.

Wir sehen die Kopfgliedmaßen mit Ausnahme des Labiums vier verschiedene Bewegungen ausführen. Erstens rücken sie nach vorn, zweitens nach der Seite des Kopfes. Aus beiden Bewegungen resultirt eine Ortsveränderung in der Richtung nach vorn und dem Seitenrand. Die dritte Bewegung besteht in einer horizontalen Drehung, in Folge deren sich die Anfangs parallel zur Längsachse gelegenen Gliedmaßen senkrecht zu dieser ursprünglichen Lage stellen. Die vierte Bewegung endlich erfolgt in dem Augenblick, wo der Embryo das Ei verlässt, und besteht darin, dass die Extremitäten unter einer halben Drehung nach vorn umgeklappt werden, wodurch ihr bisheriger Hinterrand zum Vorderrand wird und umgekehrt.

Sehen wir einmal alle Mundtheile oralwärts wandern und die Mundöffnung sich dem vorderen Körperpol nähern, so muss die Zellproliferation in der hinter den zweiten Maxillen gelegenen Partie der ventralen Wand am stärksten sein. Hiermit soll natürlich nicht gesagt sein, dass die Zellenvermehrung, also das Wachsthum, in allen übrigen Theilen vollkommen aufgehört habe, was allerdings für die älteren Stadien Gültigkeit hat. Indem nun ein Theil des Anfangs ventral gelegenen Zellenstratum allmählich auf die Dorsalseite hinübrückt, gewissermaßen von hinten her geschoben, und den dorsalen

Verschluss der Mitte der Kopfwand bildet, folgen alle Mundtheile dieser Bewegung. So lässt sich die Bildung des Labrums mechanisch erklären; denn indem das dorsalwärts rückende Zellenmaterial an den in der dorsalen Mittellinie vereinigten Kopflappen einen Widerstand findet, kommt es zur Bildung einer Falte im Bereich der früher erwähnten Anlage des Labrums, welche nun als definitive Oberlippe die Mundöffnung von oben her bedeckt. Gleichzeitig findet ein Wachsthum der ventralen Wand in die Breite statt, das wahrscheinlich durch den nach vorn gerichteten Druck bedingt wird, der eine Verschmälerung der Sternite unter gleichzeitiger Verlängerung der Querachse zur Folge hat, durch die der schließliche dorsolaterale Verschluss des Kopfes bewirkt wird.

Eine von dem sie tragenden Zellenstratum unabhängige Bewegung der Mundtheile nach den genannten beiden Richtungen hin, lässt sich nicht annehmen. Abgesehen davon, dass der Modus einer solchen Bewegung keineswegs klar wäre, spricht auch die gleichmäßige Bewegung aller Kopfgliedmaßen (auf jüngeren Stadien mit Einschluss der zweiten Maxillen) gegen eine solche Annahme. Die Entfernung aller Mundgliedmaßen von einander bleibt nämlich für eine ideale Längsachse konstant, wenn sie sich auch scheinbar einander nähern. Diese Annäherung ist jedoch nicht stärker, als sich durch die progressive Verbreiterung der basalen Partien der Extremitäten erklären lässt.

Nun scheint sich aus dem Gesagten die Bewegung der zweiten Maxillen und des Labiums nicht erklären zu lassen. Indessen ist auch hier ein Wandern der Appendices unabhängig von dem Zellenstratum, dem sie angehören, nicht anzunehmen. Wir sahen früher, wie die zweiten Maxillen auf den jüngsten Stadien dieselbe Bewegung nach vorn und lateralwärts ausführen, welche die übrigen Mundtheile bis zu ihrer definitiven Stellung fortsetzen. Es ist nun auffällig, dass gleichzeitig mit dem Auftreten der von HEIDER (89) beschriebenen vorderen und hinteren Tentoriumanlage die zweiten Maxillen einander medianwärts nähern. Zugleich sehen wir ihre Basen stark nach vorn rücken. Wenn wir beachten, dass die ektodermalen Tentoriumestülpungen einen Theil des vorhandenen Zellenmaterials in Anspruch nehmen, so resultirt aus dieser Erscheinung ein beschleunigtes Vorrücken der hinteren Zellenpartie, der die zweiten Maxillen mit ihren Basen angehören. Da die Seitwärtsbewegung, durch nichts beschleunigt, mit der vermehrten Vorwärtsbewegung nicht Schritt hält, so müssen die zweiten Maxillen, der intensiveren Bewegung folgend, bald auf die ersten Maxillen stoßen. Weil diese

aber in ihrer ganzen Ausdehnung dem Embryo fest aufliegen, setzen sie den vorrückenden zweiten Maxillen einen Widerstand entgegen, und der einzige Weg, der diesen frei bleibt, führt durch die Mitte, die zwischen den ersten Maxillen frei bleibt. Indem nun der äußere Lappen der zweiten Maxillen um den an der Basis der Maxillartaster gelegenen Zapfen (Anlage des Lobus externus) herumrückt, müssen die Basen in der Mittellinie zusammentreffen, und wir sehen, dass in der That die Verwachsung der zweiten Maxillen an deren Basis beginnt, während ihre freien Enden sich erst allmählich an einander legen und verschmelzen.

Schließlich ist noch die Bewegung der Antennen zu erklären, die, hinter der Mundöffnung angelegt, später vor diese zu stehen kommen. Sicher hängt dies Verhalten mit der Bildung der Oberlippe zusammen; denn wenn deren Entstehung als Falte früher aus dem Widerstand abgeleitet wurde, den das nach vorn und dorsalwärts herüberrückende Zellenstratum mit dem vorderen, bzw. hinteren Rand des Clypeus an den median vereinigten Kopflappen findet, so ergibt sich daraus eine frühere Sistirung der Vorwärtsbewegung in der medianen Partie, in der die Mundöffnung liegt, als in den lateralen Theilen, denen die Antennen angehören. Während also die lateralen Partien ungehemmt vorwärts rücken, ist der Weg, den sie in derselben Zeit zurücklegen, weiter als in der medianen Partie. So müssen die Antennen die Mundöffnung überholen, noch bevor letztere ihre definitive Lage erreicht hat, was erst dadurch möglich wird, dass die Oberlippe eine Falte bildet. Diese Faltenbildung eben erfordert einen größeren Aufwand von Druckkraft, die nur unter gleichzeitiger Verlangsamung der Bewegung nach vorn gewonnen werden kann.

Es fragt sich nun, ob die dritte Bewegung, durch die sich die Längsachsen der Kopfgliedmaßen parallel zu der von rechts nach links laufenden Achse des Kopfes stellen, sich mit den bisher besprochenen Bewegungen in Zusammenhang bringen lassen. Wir erkennen aus der Betrachtung eines ganz jungen Embryos (Fig. 1), dass die Entfernung aller Kopfgliedmaßen vom Vorderrand des Kopfes größer ist als die vom Seitenrand. Soll nun das Ergebnis beider Bewegungen die Richtung nach den beiden Punkten des Kopfes haben, in denen Vorder- und Seitenrand in einander übergehen, so muss die Vorwärtsbewegung jene nach den Seiten gerichtete etwas übertreffen. Dadurch wird ein überwiegender Zug auf die nach innen gelegenen Punkte der Insertionslinie ausgeübt, die eben die Rich-

tungsveränderung der Längsachsen in dem genannten Sinn zur Folge haben muss. Dass übrigens die ersten Maxillen hiervon eine Ausnahme machen, hat darin seinen Grund, dass für sie das zwischen ihnen gelegene Labium eine solche Drehung unmöglich macht.

Die letzte Bewegung endlich ergibt sich daraus, dass am Schluss der Embryonalentwicklung die Mundgliedmaßen am vorderen Körperpol angelangt sind. Indem dadurch die Insertionsfläche mit der Querebene des Kopfes zusammenfällt, stellt sich das Glied parallel der Frontalebene ein.

Die definitive Stellung der Mundgliedmaßen lässt diejenige Reihenfolge erkennen, die SAVIGNY aufgestellt hat auf Grund morphologischer Studien. In derselben Reihenfolge werden sie auch in der Embryonalentwicklung angelegt. Dagegen tritt MEINERT mit folgenden Gründen auf: Das Labium entspricht nicht den verschmolzenen zweiten Maxillen, sondern wird nach deren Rückbildung am Intercalarsegment neu angelegt. Da nun das Intercalarsegment vor dem Mandibularsegment liegt, so ist das Labium als erste Mundextremität zu zählen. Diese Einwürfe MEINERT's sind zum Theil bereits früher widerlegt worden. Ich habe hier nur noch auf die definitive Stellung des Labiums näher einzugehen und kann mich dabei auf die Wiederholung dessen beschränken, was ich bereits an anderer Stelle gesagt habe. Nachdem die Mandibeln und Maxillen ihren definitiven Platz neben der Mundöffnung erreicht haben, stehen die Mandibeln etwas auswärts von und vor den Maxillen. Da die Sternite der Kopfmetamere hinter der Mundöffnung dicht gedrängt liegen und nicht weiter vorrücken können, ist auch das hinter ihnen gelegene Labium verhindert, seine Stellung unmittelbar am Hinterrand des Mundes einzunehmen. Nun wird es durch das Wachsthum der hinter ihm gelegenen Partien der ventralen Kopfwand beständig nach vorn gedrängt, wobei die Sternite, dem Druck nachgebend, unter Bildung einer Falte nach unten ausweichen. Durch diese Thatsache wird die von HEYMONS (95) zuerst nachgewiesene Abstammung des Hypopharynx (Fig. 8 *h*), der mit dieser Falte identisch ist, von den Sterniten der Metamere der Mundgliedmaßen durchaus bestätigt. Gegen MEINERT nun ergibt sich daraus, dass dem Labium nicht die erste, sondern die letzte Stelle unter den Mundgliedmaßen angewiesen werden muss, eine Stellung, die sich übrigens aus der Betrachtung der Larvenmundtheile schon von selbst ergibt. Das Beweisendste für MEINERT's Anschauung wäre die gleichzeitige Existenz zweier Labien gewesen, von der ich nicht die geringste Spur habe auffinden können.

Vergleichsthier.

Außer der normalen Larvenform von *Hydrophilus*, deren Entwicklung dem vorliegenden Theil meiner Arbeit zu Grunde gelegt ist, fand ich noch eine zweite, von jener verschiedene Larve vor, die sich aus Eiern entwickelte, welche nur die halbe Größe der normalen Eier erreichen. Anfangs als ich beide Eiformen in einem Kokon fand, der im Freien gebaut worden war, glaubte ich annehmen zu müssen, dass nicht alle Eier von derselben Mutter stammen könnten, um so mehr, als die verschiedenen Eier nicht nur der Größe nach, sondern auch sonst wesentlich verschiedene Larven ergaben. Aber ich konnte an der Fähigkeit eines *Hydrophilus*-Weibchens, verschiedene Formen von Nachkommen zu erzeugen, nicht länger zweifeln, als ein im Aquarium isolirt gehaltenes Weibchen beide Eiformen producirt, die in dem Kokon so angeordnet waren, dass sich die großen normalen Eier als die zuerst, die kleinen als die zuletzt gelegten erwiesen. Da es sich um eine Differenz beider Geschlechter nicht handelte, so glaube ich in der kleinen eine Degenerationsform erblicken zu müssen, die vielleicht als Folge einer Erschöpfung des Weibchens oder aus anderen anormalen Verhältnissen zu erklären ist. An eine Kreuzung mit den sehr viel kleineren Verwandten des *Hydrophilus* kann ich nur schwer glauben. Leider gelang es mir trotz sorgfältiger Pflege nicht, die kleinen Larven groß zu ziehen. Sie nahmen keine Nahrung auf und gingen daher nach wenigen Tagen ein. Das beschränkte Material dieser abnormen Form habe ich vergleichsweise zum Studium der Entwicklung der Mundwerkzeuge benutzt. Leider erwies es sich als nicht zureichend zur Untersuchung der gesammten Embryonalentwicklung. Die Ergebnisse waren folgende: Alle Kopfgliedmaßen mit Einschluss der Antennen legen sich hinter der Mundöffnung an, um dann, nach vorn und nach der Seite rückend, ihre definitive Stellung einzunehmen.

Schon auf einem ziemlich frühen Stadium (Fig. 9), wenn die zweiten Maxillen noch nicht zur Formirung des Labiums zusammengetreten sind, werden die Unterschiede zwischen den normalen und anormalen Embryonen deutlich. Erstere soll der Kürze halber als Form I, letztere als Form II bezeichnet werden. Wir finden abweichend von I bei II die Oberlippe (Fig. 9 *Ubr*) deutlich zweitheilig, was sich durch einen nach hinten gerichteten Kerb ausspricht, der sich ziemlich lange erhält und erst spät verschwindet. Die Antennen und Mandibeln stellen langgestreckte Anlagen dar, die aber durchaus

ungegliedert sind. An den ersten Maxillen sind bereits Lobus externus und internus, sowie der Palpus als gesonderte Anlagen deutlich zu erkennen. Während bei I die Anlagen des Lobus externus und internus im Lauf der Entwicklung verschwinden, bleiben sie hier deutlich erhalten und finden sich bei der Larve wieder. Der Stipes nimmt eine stark verbreiterte Form an, und so kommt schließlich die typische Maxille (Fig. 10 *mx*₁) zur Vollendung, die bei I ein ganz anderes, tasterartiges Aussehen gewinnt. Da der Lobus externus hier nicht zur Bildung des basalen Tastergliedes verwendet wird, sondern sich als solcher erhält, ist auch der Palpus maxillaris bei der anormalen Form im Gegensatz zu I nur dreigliederig. Wir fanden bei der Besprechung der normalen Form, dass die ersten Maxillen eine weitgehende Reduktion ihrer Gliederung erfuhren, während die zweiten Maxillen, nachdem sie das Labium gebildet haben, eine weitere Gliederung in höherem Grade erkennen ließen, als sich mit Rücksicht auf ihre Verschmelzung von vorn herein annehmen ließ. Die kleine Form zeigt nun gerade das umgekehrte Verhalten. Während die ersten Maxillen alle Theile des typischen zweiten Kiefernpaares erkennen lassen, ist dem fertigen Labium seine Abstammung von den zweiten Maxillen nicht mehr ohne Weiteres anzusehen.

Die zweiten Maxillen, deren Taster schon zwei Glieder aufweisen, während der Taster der ersten Maxillen noch eingliedrig ist (Fig. 9), stellen in ihrer basalen Partie eine Anlage dar, die eine Beziehung zu weiteren Differenzirungen der Form nach nicht erkennen lässt. Wenn wir auch der Lage nach ungefähr angeben könnten, wo Cardo, Stipes, Lobus externus und internus sich im gegebenen Fall entwickeln würden, so kann man doch von einer Anlage der genannten Glieder im Einzelnen überhaupt nicht mehr sprechen, während dies bei Form I mit geringer Einschränkung sehr gut möglich war. Die Bildung des Labiums erfolgt hier in genau derselben Weise, wie sie für die normale Form beschrieben wurde. Auch hier werden die zweiten Maxillen beim Vorwärtsrücken gezwungen, den Engpass zwischen den inneren Rändern der ersten Maxillen zu durchwandern, wobei sie sich in der Medianlinie bis zum Verschmelzen einander nähern. Wenn wir nun auch von einer Anlage des Lobus externus und internus nicht mehr sprechen können, so unterliegt es doch keinem Zweifel, dass der später zwischen den Labialtastern hervorwachsende unpaare Zapfen (Fig. 10 *lb*), der hier eine bedeutende Länge erreicht, in demselben Sinn zu deuten ist, wie das gleiche Gebilde bei den normalen Larven; denn auch hier

entspricht die Partie zwischen den Tastern, allerdings nur in der Gegend ihrer vor dem Auftreten des Zäpfchens median gelegenen Einkerbung (Fig. 9a, b), der Stelle, an der wir die Anlage der Loben zu suchen hätten. Es ist merkwürdig, dass das Labium trotz seiner relativ bedeutenden Längenausdehnung keine Gliederung erfährt. Die Hauptmasse bleibt durchaus einheitlich und ist als solche der *Cardo* + *Stipes* der ersten Maxillen homolog. Denkt man sich (in Fig. 10) die ersten Maxillen in derselben Weise zusammengelegt, wie die zweiten, so ist aus dem so entstandenen Bild leicht ersichtlich, wie die definitive Form des Labiums zu Stande gekommen ist, die sich namentlich auch durch die seitliche Insertion der Taster von dem Labium der normalen Form unterscheidet. Obgleich also eine Gliederung des Labiums in *Mentum* und *Submentum* hier nicht vorliegt, lässt sich seine Homologie mit den Maxillen zur Genüge feststellen. Hieraus und aus dem Umstand, dass sich das zuerst angelegte Labium allmählich zu der definitiven Form umbildet, ohne dass sich ein neues Labium unter Reduktion des ursprünglichen anlegt, erweist sich auch dies Objekt nicht als Stütze für die MEINERT'sche Hypothese.

Bemerkt sei ferner noch, dass die Mundöffnung ihre ursprüngliche Lage beibehält, und dass es zu einer Abknickung der Längsachse des Kopfes gegen die Körperlängsachse kommt, wobei der Kopf mit dem Thorax einen spitzen Winkel bildet. Daher ist der Weg der Mundgliedmaßen zum Hinterrand des Mundes sehr viel kürzer als bei der normalen Form, d. h. die Sternite der Kopfgliedmaßen sind schmäler und stoßen beim Vorwärtsrücken unter gleichzeitiger Reduktion früher auf die Mundöffnung. Daraus erklärt sich die sehr geringe rudimentäre Entwicklung des Hypopharynx gegenüber der normalen Form. Es ist klar, dass bei der abgknickten Lage des Kopfes dessen Gliedmaßen beim Ausschlüpfen aus dem Ei sich nicht nach vorn umschlagen können, da sie schon beim Embryo in der Frontalebene liegen. Weil aber die Larve orthognath ist, der Embryo jedoch hypognath, klappt sich der ganze Kopf unter halber Drehung nach oben und vorn. Dabei bleibt jedoch, eben so wie wir es bei *Dytiscus* sehen werden, bei der jungen Larve der Kopf stets etwas nach unten geneigt, während er sich bei der normalen *Hydrophilus*-Larve derart nach oben wendet, dass er wie verrenkt erscheint.

Dytiscus. Bei *Dytiscus* finden sich ganz ähnliche Verhältnisse hinsichtlich der Stellung des Kopfes, wie bei der eben beschriebenen Form von *Hydrophilus*, d. h. der ältere Embryo ist hypognath, wäh-

rend die junge Larve orthognath wird durch die oben besprochene halbe Drehung des Kopfes, der stets unter Bildung eines stumpfen Winkels nach unten geneigt bleibt. Wir finden ferner, dass auch hier die Mundöffnung nicht nach vorn im Sinn des Embryos rückt, sondern mehr und mehr sich nach hinten verschiebt, also schließlich am Vorderrand des Kopfes zu liegen kommt, der beim älteren Embryo (Fig. 13) nach hinten gerichtet ist. Die Kopfgliedmaßen werden hinter der Mundöffnung angelegt, die sehr früh von der Anfangs an ihrem Hinterrand gespaltenen Oberlippe bedeckt wird. Wir sehen, dass der Zwischenraum, der die Mundgliedmaßen von dem Munde trennt, relativ gering ist gegenüber dem Abstand vom Seitenrand des Kopfes. Da nun die einzelnen Glieder dicht hinter einander stehen, sind auch die Sternite, denen sie anhängen, sehr schmal und erfahren, bevor das Labium an seine definitive Stelle rückt, eine zu weitgehende Reduktion, um genügendes Material für den Hypopharynx abzugeben, der daher der Larve vollständig fehlt. Wir sehen auch hier die Mundgliedmaßen ihre ursprüngliche Reihenfolge beibehalten, wenn auch die Mandibeln schließlich nach außen und seitwärts von den ersten Maxillen zu stehen kommen (Fig. 13 u. 14). Die ersten Maxillen zeigen ein ganz ähnliches Verhalten, wie bei *Hydrophilus*, indem sie tasterförmig werden. Zu der Zeit, wo das Labium noch nicht gebildet ist (Fig. 12), finden wir dem Palpus maxillaris an seiner Basis zwei kleine innere Läppchen anhängen, die als Lobus externus und internus gedeutet werden können. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird der Taster viergliedrig, indem die Anlage des Lobus externus zur Bildung des basalen Tastergliedes verwendet wird. Ein anderes Schicksal hat die Anlage des Lobus internus. Er streckt sich unter Annahme einer schlankeren Gestalt etwas in die Länge und erhält sich bei der Larve (Fig. 13 u. 14 *mx*₁) als ein kleiner Anhang des distalen Endes des Stipes an der Innenseite zwischen diesem und dem ersten Tasterglied. Dieser Anhang ist also als Rudiment des Lobus internus anzusehen. Besonderes Interesse bietet das Labium dar, weil ihm in seinem Bau alle die Charaktere fehlen, die nach MEINERT das definitive oder »sekundäre« Labium von dem primären unterscheiden. Hätte MEINERT dieses Objekt zuerst seinen Forschungen zu Grunde gelegt, so wäre er wohl kaum darauf gekommen, dass unter Schwund des zuerst gebildeten das definitive Labium als etwas Neues sich anlege. Indessen spricht er auch für *Dytiscus* diese Vermuthung aus, wenn auch sein Material in keiner Weise eine sichere Beurtheilung zulässt. Die zweiten Maxillen treten zur

Bildung des Labiums (Fig. 13 *lb*) zusammen, das nur ganz unwesentliche Umformungen zu erleiden hat. Nur die zweigliederigen Taster erreichen eine bedeutende Länge und inseriren an den Seiten des Labiums (Fig. 14 *lb*), das an seinem distalen Rand konkav ist, also durchaus keinen Zapfen besitzt, wie ihn MEINERT als Neuerwerbung des sekundären Labiums ansieht. Auch eine Gliederung in Mentum und Submentum erfolgt nicht. Natürlich rückt auch hier das zuerst angelegte Labium an den Hinterrand der Mundöffnung. Danach giebt das Verhalten der Unterlippe auch bei *Dytiscus* nicht den geringsten Anhalt zu MEINERT's Gunsten.

Wir können also das Resultat vorliegender Untersuchungen dahin zusammenfassen, dass bei den Coleopteren die Reihenfolge der Mundwerkzeuge genau so besteht, wie bei den Orthopteren, und wie sie SAVIGNY zuerst festgestellt hat, dass ferner das Labium der Coleopteren dem der Orthopteren vollkommen homolog ist und nicht als Appendix des Intercalarsegments ein neues, dem der Orthopteren nicht homologes Labium angelegt wird. Es ist demnach die Kluft zwischen den heteromorphen und homomorphen Insekten nicht so groß, wie MEINERT annimmt.

Entwicklung des Darmkanals.

Wie Eingangs schon erwähnt wurde, liegen bisher hinsichtlich der Genese des Mitteldarmepithels bei den Insekten drei verschiedene Ansichten vor, während die ektodermale Herkunft des Vorder- und Enddarmes von allen Forschern übereinstimmend anerkannt wird.

Aus den Dotterschollen entsteht das Mitteldarmepithel nach DOHRN (66), P. MAYER (76), BOBRETZKY (78), BALFOUR (80), HERTWIG (81), PATTEN (84), AYERS (84), WILL (88), TICHOMIROVA (90, 92). Dagegen nehmen HATSCHEK (77), GRASSI (84), KOROTNEFF (85), HEIDER (89), KOWALEWSKY (71), NUSBAUM (88), CHOŁODKOWSKY (91), WHEELER (89) und RITTER (90) für das Darmdrüsenblatt mesodermalen Ursprung an, für dessen ektodermale Herkunft endlich GANIN (74), WITLACZIL (84), VOELTZKOW (89), HEYMONS (95), LÉCAILLON (98), RABITO (98) und SCHWARTZE (99) eintreten. TICHOMIROFF (79, 82) beobachtete die beiden ersten, GRABER (88, 89, 90, 91) alle drei Entstehungsarten.

Da die Ergebnisse der genannten Forscher im Einzelnen schon einer vergleichenden Betrachtung in der Litteratur mehrfach unterzogen worden sind, will ich nur kurz auf die Angaben eingehen, die über die Bildung des Mitteldarmes der Coleopteren gemacht worden sind.

KOWALEWSKY (71), der zuerst bei *Hydrophilus* die Genese des Mitteldarmes studirte, fand, dass dessen Epithel aus einer dem Dotter dicht anliegenden Schicht von Mesodermzellen entstehe, die als zwei vom End- und Vorderdarm ausgehende Streifen den Dotter umfassen. Ganz ähnliche Verhältnisse konstatierte NUSBAUM (88) bei *Meloë*, wo aus dem »Entoderm«, das die Gestalt zweier mächtiger Seitenstränge besitze, sowohl das Darmmuskelblatt als auch das Darmepithel hervorgehe. Auch HEIDER (89) schreibt dem Mitteldarm noch mesodermale Herkunft zu. Das Prokto- und Stomodäum keilen sich der Art in die unterliegende Mesodermmasse ein, dass ein Theil der Mesodermzellen mit dem Ektoderm fest verschmilzt. In der so entstandenen vorderen und hinteren uhrglasförmigen Anlage, deren Zellen eine nur schwer erkennbare Differenzirung gegenüber dem Ektoderm aufweisen, findet HEIDER (89) den Ursprung des Mitteldarmepithels. Gegen diese Auffassung HEIDER's (89) glaubt GRABER (90) Einspruch erheben zu müssen. Nachdem er die Angaben der übrigen Forscher im Vergleich mit seinen eigenen Ergebnissen einer eingehenden Besprechung unterzogen hat, sagt er schließlich: »Bei Berücksichtigung aller dieser fremden und eigenen Beobachtungen ist es nun wohl nicht sehr wahrscheinlich, dass die lateralen Drüsenblattstreifen bei *Hydrophilus* nach HEIDER's zum Theil allerdings nur vermuthungsweise hingestellten Anschauungen wenigstens zum Theil aus der inneren Leibeswandschicht, d. i. der paralecithalen Schicht hervorgehen sollen.« Später (91) spricht er sich dann positiv dahin aus, dass »die Elemente der beiden Entodermanlagen eine völlige Übereinstimmung sowohl mit den prokto-, als auch den stomodäalen Epithelzellen zeigen, während sie sich . . . schon frühzeitig sehr wesentlich von den Mesodermzellen unterscheiden«.

Auch ich kann mich mit KOWALEWSKY's (71) und HEIDER's (89) Darstellung nicht einverstanden erklären und stimme vielmehr mit VOELTZKOW (89) und LÉCAILLON (98) überein. Beide Forscher finden, dass bei *Melolontha* bzw. einer Anzahl untersuchter Chrysomeliden der Ursprung des Mitteldarmepithels in zwei vorderen und zwei hinteren, vom Vorder- bzw. vom Enddarm auswachsenden ventrolateralen ektodermalen Lamellen zu suchen ist, die durch ihre Vereinigung in der Mitte, sowie in der ventralen und später in der dorsalen Medianlinie das Mitteldarmrohr entstehen lassen.

Vorderdarm und vordere Mitteldarmanlage.

Etwa zu derselben Zeit, in welcher an dem Keimstreif die Extremitätenanlagen hervorzuspriessen beginnen, tritt eine Anfangs seichte und allmählich sich vertiefende Einstülpung des Ektoderms (Fig. 15 *st*) an dem hinteren Ende derjenigen Verdickung auf, die wir mit HEIDER (89) als gemeinsame Anlage von Clypeus und Labrum (Fig. 15 *lbr*) bezeichnen wollen. Diese erste Anlage des Stomodäums, die durchaus der Ventralseite angehört, hat die Richtung nach der späteren Rückenseite des Embryos und nach hinten. Da nun das Mesoderm (Fig. 15 *mb*) mit seinen mehr oder minder lose an einander gereihten Zellen dem Ektoderm dicht aufliegt, ohne jedoch mit diesem eine gemeinsame Zellenmasse zu bilden, so schiebt die Vorderdarneinstülpung die in ihren Bereich fallenden Zellen des unteren Blattes eine Zeit lang vor sich her, ohne dass jedoch deren Kontinuität erheblich gestört würde. Durch den Widerstand, den der Dotter dem vorrückenden Fundus des Stomodäums mit seiner ihm wie eine Kalotte aufsitzenden Mesodermbekleidung entgegenstellt, wird diese dem Ende des Stomodäums fest angedrückt. So ist das wichtige Stadium (Fig. 15) erreicht, von dessen genauer Betrachtung die Entscheidung abhängt, ob das Mitteldarmepithel sich von dem Mesoderm oder dem Ektoderm ableitet. Zu der ersteren Auffassung ist HEIDER, wie ich glaube, dadurch gelangt, dass er sich zu sehr auf das Studium von Querschnitten verlegte, die, wie ich mich selbst überzeugen konnte, keine sichere Deutung möglich machen oder sie doch sehr erschweren. Aber auch bei den Sagittalschnitten bedarf es einer gesteigerten Aufmerksamkeit, um die Grenze zu erkennen, die trotz der innigen Anlagerung zwischen Ektodermeinstülpung und Mesodermbekleidung stets noch mit hinreichender Deutlichkeit aufzufinden ist. Der augenfälligste Unterschied zwischen dem Ektoderm und Mesoderm besteht darin, dass letzteres ein mehr oder minder lockeres Gefüge zeigt, während das erstere, dessen in dicht geschlossenen, deutlich nach außen und innen abgegrenzten Zellenreihen angeordneten Elemente ein einheitliches Band darstellt, auch durch die Form seiner Kerne unschwer zu erkennen ist. Die Ektodermkerne sind ziemlich lang gestreckt und stärker färbbar als die rundlichen Mesodermkerne. Ist nun auf dem beschriebenen Stadium eine Verwechslung beider Zellarten nicht möglich, so fragt es sich doch, ob nicht in späterer Zeit die Mesodermzellen am Fundus der Stomodäumeinstülpung sich in ihrer Form durch allmähliche Differenzierung der Gestalt des Ektoderms

so weit nähern, dass eine Unterscheidung nicht mehr möglich wird. Ich vermochte eine dahin gehende Differenzierung niemals zu beobachten, vielmehr behalten die Mesodermzellen ihre ursprüngliche Gestalt sehr lange unverändert bei, so weit sie in Beziehungen zur Bildung des Darmes stehen. Verfolgen wir nun die Entwicklung des Stomodäums weiter, so sehen wir, wie dessen Mesodermbekleidung in Folge des weiteren Wachstums der Einstülpung zwischen deren hinterer Wand und dem Dotter nach allen Seiten hin centrifugal ausweicht, bis nur noch die Seitenwände der ektodermalen Einstülpung von einem Mesodermeylinder bekleidet werden, dessen vordere Wand bedeutend mächtiger entwickelt ist wie die hintere. Zugleich flacht sich durch den Gegendruck des Dotters die hintere Wand des Stomodäums (Fig. 16 *st*) immer mehr ab, bis es zum Durchbruch einer Öffnung kommt, gegen die der Dotter frei vorliegt. Eine vordere Grenzlamelle, wie sie für viele Insekten beschrieben wurde, fehlt also bei *Hydrophilus* zunächst. Wir werden später sehen, dass ihre Existenz nicht während der ganzen Embryonalentwicklung gezeugnet werden kann. Noch bevor es zum Durchbruch der Öffnung kommt, beginnt der Mitteldarm sich anzulegen (Fig. 16 *vl*). Wir finden an Sagittalschnitten zwei zunächst noch wenige Zellen umfassende Lamellen rechts und links von der ventralen Medianlinie direkt aus dem Ektoderm der Proctodäumeinstülpung auswachsen, die eine einschichtige Lage etwas abgeflachter Epithelzellen darstellen. Eine ganz ähnliche Bildung sehen wir an der Dorsalseite auftreten; nur handelt es sich hier nicht um zwei Lamellen, sondern um einen halbkreisförmigen Wall (Fig. 16 *rw*), dessen Kerne parallel zu seiner Oberfläche stehen. Dieser Wall, der gleich den Lamellen dem Dotter eng anliegt, ist nur eine vorübergehende Bildung, die sich aus dem Gegendruck des Dotters erklären lässt. Ganz ähnliche Verhältnisse wurden von SCHWARTZE (99) bei den Lepidopteren gefunden. Während die Anlagen des Mitteldarmes nun kontinuierlich und ohne Beteiligung von Mesodermzellen weiter nach hinten vordringen, nehmen sie zugleich an ihrer Basis an Breite zu und werden mehrschichtig, d. h. es treten mehrere über einander gelegene Kerne auf. Schließlich berühren sich die Basen der Lamellen und verschmelzen in der ventralen Medianlinie. Ein Sagittalschnitt in der Mittelebene (Fig. 17 *vl*) zeigt die mittlere Wand des so entstandenen Ringwalls angeschnitten, der sich in seinen Seitentheilen in Gestalt der beiden nach hinten sich immer mehr verschmälernden ektodermalen Lamellen fortsetzt. Den früher beschriebenen dorsalen

Ringwall sehen wir jetzt nach dem Durchbruch der Öffnung vollständig verschwunden. Die gleichsam herausgepressten Zellen, die ihn bildeten, haben sich wieder in ihre ursprüngliche Lage zurückgezogen. Nachdem dies geschehen ist, bildet sich an der vorderen (später dorsalen) Wand des Vorderdarmes eine Einstülpung, welche die erste Anlage des später sich abschnürenden Ganglion frontale darstellt (Fig. 17 *gf*). Bevor ich die Art und Weise beschreibe, wie sich schließlich der Mitteldarm zu einem Rohr schließt, soll zunächst die hintere Mitteldarmanlage und die Einstülpung des Proctodäums näher betrachtet werden.

Enddarm und hintere Mitteldarmanlage.

Die Einstülpung des Enddarmes, die in ganz ähnlicher Weise, jedoch etwas früher stattfindet, wie die des Vorderdarmes, weicht nach Lage und Form von der Anlage des Stomodäums in geringem Grade ab. Ihre Lage entspricht vielmehr dem hinteren Pol des Embryos, als die des Vorderdarmes dem vorderen, von dem wir sie durch die Anlage der Oberlippe getrennt sahen. Die Anfangs flache Einstülpung schiebt sich sehr schnell unter erheblichem Wachsthum in den Dotter ein, während das darunter liegende mesodermale Zellenmaterial gegen die Ventralseite zu verschoben wird. Hier lässt sich sehr viel klarer als am Vorderdarm erkennen, dass die von HEIDER (89) beschriebene innige Apposition der dem Fundus der Einstülpung anliegenden Mesodermzellen an das proctodäale Ektoderm in der That nicht stattfindet; denn es kommt kaum zu einer oberflächlichen Berührung beider Zellschichten, und das Mesoderm zeigt gerade in dieser hinteren Partie gegenüber der vorderen ein so lockeres Gefüge, dass von einem zusammenhängenden Zellenstratum kaum die Rede sein kann. Die hintere Wand bleibt zunächst vollkommen frei von Mesodermzellen (Fig. 18). Der Enddarm verliert sehr bald die Form eines gleichlumigen Rohres und nimmt unter starker Erweiterung seines schief nach vorn und dorsalwärts gelegenen Endes die Gestalt einer weitbauchigen Kochflasche an, deren Hals dem ausführenden Abschnitt mit der Afteröffnung entspricht (Fig. 18 *pr*). Im Umkreis dieses Halses sehen wir die zellige Wand bald stärker verdickt unter gleichzeitiger Abplattung und Verdünnung der dem Dotter eng anliegenden Wand. Diese Verdünnung nimmt so lange ihren Fortgang, bis unter gleichzeitigem Dickenzuwachs der distalen Partien eine Öffnung durchbricht (Fig. 19 *pr*). Obwohl also, wie wir schon beim Stomodäum feststellen konnten, auch hier eine Grenzlamelle

vollständig fehlt, konnte ich doch nie das Einwandern von Dotterschollen weder in den Enddarm, noch in den Ösophagus bemerken. Ein dorsaler Ringwall wurde am Enddarm nicht gefunden, wo nur eine geringe vorübergehende Verdickung der für den Vorderdarm beschriebenen Bildung entsprechen dürfte, die auch hier in mechanischen Druckverhältnissen ihre Erklärung findet. Nach Durchbruch der Öffnung gegen den Dotter ist keine Spur von ihr mehr zu finden. Noch bevor der Schwund der proximalen Wand des Proctodäums ganz vollendet ist, treten die Anlagen des Mitteldarmepithels in genau derselben Weise auf, wie sie für den Vorderdarm beschrieben wurden. Bei ihrem ersten Auftreten hat sich der Dotter schon mehr von dem Mesoderm des Keimstreifs abgehoben, und ihm legen sich die ektodermalen Lamellen (Fig. 19 *hl*) von unten her an. Ist dies zweifellos das normale Verhalten, so lässt sich doch gelegentlich beobachten (Fig. 19), dass sich die Lamelle zwischen die Dotterschollen selbst einschleibt und so einen kleinen Theil derselben abspaltet, der in die Leibeshöhle gelangt und dort aufgelöst wird. Da, wo die Lamellen in die ventrale Wand des Enddarmes direkt übergehen, sehen wir auf einem mehr lateral geführten Schnitte (Fig. 20 *mp*) die Anlagen der MALPIGHI'schen Gefäße, die jedoch nicht alle auf demselben Schnitt angetroffen werden können, da sie in zwei jederseits drei Ausstülpungen umfassenden, etwas divergirenden Reihen hinter einander stehen, also keinen gemeinsamen Stamm besitzen. Für die Beobachtung des weiteren Wachstums der Lamellen sind Querschnitte instruktiver. An einem solchen, der noch den Enddarm im Bereich der Mitteldarmanlagen trifft (Fig. 21 *pr*), sehen wir, dass die Grenze zwischen Enddarm und Mitteldarmanlage keineswegs scharf ist. Vielmehr gehen beide Zellschichten kontinuierlich in einander über. Eine histologische Differenzirung ist jedoch nicht zu verkennen. Bei den Lamellen ist der am Enddarm deutlich ausgesprochene epitheliale Charakter stark verwischt. Die Kerne, die eine kugelige Gestalt angenommen haben, liegen unregelmäßig angeordnet in mehreren Lagen über einander. Auf dem erwähnten, noch in den Bereich der Enddarmeinstülpung fallenden Querschnitt stellen die Mitteldarmanlagen jederseits ein breites Band dar, das sich, je weiter wir es auf den Schnitten nach hinten verfolgen, immer mehr verschmälert (Fig. 22 *hl*). Daraus gewinnen wir das Bild der U-förmigen Anlage, wie sie HEIDER (89) beschreibt, deren rechter und linker Schenkel nun so lange nach vorn wachsen, bis sie auf die vom Vorderdarm auswachsenden Lamellen stoßen, um mit diesen in der Gegend der

Körpermitte zu verschmelzen. Die so entstandenen lateralen Bänder, die sich KOWALEWSKY (71) als aus einer Abspaltung des dem Dotter anliegenden Mesoderms hervorgegangen dachte, zeigen nun ein Wachstum in doppelter Richtung. Indem sie sich an ihrer vorderen und hinteren Basis bis zur Verschmelzung verbreitern, kommt es zu einem von beiden Enden ausgehenden centripetalen ventralen Verschluss des Darmes, der sich nun als eine den Dotter von unten umfassende Halbrinne darstellt. Gleichzeitig findet ein dorsalwärts gerichtetes Wachstum der Lamellen statt, das in derselben Weise erfolgt, wie eben geschildert wurde. Dabei wird der gesammte Dotter in den Mitteldarm aufgenommen, dessen letzte Reste mit dem Verschluss der letzten längsovalen dorsalen Öffnung, des »Rückennabels«, in sein Lumen gelangen. Das Wachstum der ektodermalen Lamellen geschieht überall ohne Beteiligung der Zellen des unteren Blattes, so dass an dem ektodermalen Charakter des gesammten Mitteldarmepithels kein Zweifel herrschen kann. Ich habe den Eindruck gewonnen, als ob bei dem dorsalen Verschluss Theilungen der Epithelzellen kaum noch mitwirkten. Mir scheint vielmehr, als ob der Verschluss dadurch zu Stande komme, dass das mehrschichtige Zellenmaterial in dem Bestreben, sich einschichtig anzuordnen, einen größeren Raum als bisher in Anspruch nimmt, und sich aus diesem Grunde über den Dotter dorsal ausbreitet. Hierdurch erklärt sich zugleich die mit dem Verschluss des Rückennabels eintretende Bildung der Epithelmutterzellen oder Regenerationsherde. Es sind dies überschüssige embryonale Zellen, die keine Gelegenheit finden, sich dem epithelialen Verbands der übrigen Zellen einzuordnen aus Mangel an Raum. Sie bleiben daher an der Basis der Mitteldarmepithelzellen liegen, wo sie kleine Zellhäufchen bilden, deren Schicksal wir später näher kennen lernen werden. Nachdem der Darm in seiner ganzen Länge einen von den Ursegmenten stammenden einschichtigen Belag von Mesodermzellen erhalten hat, ist er auf einem Stadium angelangt, das den Ausgangspunkt für weitere Differenzirungen seiner Abschnitte und deren Elemente abgiebt, die wir im Folgenden bis zur Bildung des fertigen Larvendarmes verfolgen wollen.

Vorderdarm.

Der Vorderdarm gliedert sich mit Rücksicht auf seinen histologischen Bau in drei differente Abschnitte, die sich beim alten Embryo schon deutlich erkennen lassen. Der vordere, der noch der Mundhöhle angehört, besitzt ein aus nahezu kubischen Zellen zusammen-

gesetztes, einschichtiges Epithel mit blassen centralen Kernen. Dieses Epithel ist nach innen von einer glatten mächtigen Chitinlamelle ausgekleidet, nach außen liegt es einer dunkel erscheinenden, zarten, strukturlosen Membran auf, an welche sich, eben so wie am folgenden Abschnitt, die mächtig entwickelte Schlingmuskulatur ansetzt. Der zweite Abschnitt differenziert sich frühzeitig gegen den ersten durch außerordentlich starke Längsfaltenbildung. Die Zellen seines einschichtigen Epithels sind würfelförmig und enthalten runde oder schwach oblonge Kerne. Jede Zelle beginnt schon ziemlich frühzeitig einen nach hinten gerichteten Chitinzahn zu bilden, während später das Chitin sämtlicher Zellen zu einer einheitlichen starken Lamelle zusammenfließt. Da die Längsfalten an ihrem Ursprung nach hinten liegen, mit ihrem Ende dagegen nach vorn gerichtet sind, so werden beim Zug der Längsmuskulatur, die, in die Falten eindringend, sich an deren basal gelegener strukturloser Membran ansetzen, die Längsfalten mit ihren rückwärts gewendeten Chitinzähnen nach hinten gezogen, und dadurch erlangt der ganze Apparat die Bedeutung einer Schling- und Zerkleinerungsvorrichtung. Die Anfangs zarten und glashellen Chitinhäkchen erhalten bei der älteren Larve mit zunehmender Stärke eine bräunliche Farbe. Die in diesem Abschnitt äußerst mächtige Muskulatur differenziert sich sehr viel früher, als am Mitteldarm, in Ring- und Längsfasern, wozu noch starke, am Chitin der äußeren Körperbedeckung befestigte Muskelstämme hinzutreten.

Der letzte Abschnitt des Vorderdarmes (Fig. 26) erhält wieder eine wesentlich andere Gestalt, als die beiden vorderen. Das Epithel besteht hier aus hohen Cylinderzellen, deren langgestreckte Kerne dem Darmlumen zugewendet sind und an die kräftige glatte Chitinauskleidung (*chl*) angrenzen. Die Epithelzellen ruhen auf einer homogenen, ziemlich kräftigen Basalmembran (Fig. 26 *bm*), die nicht chitinos ist, vielmehr durch Hämatoxylin etwas weniger stark als das Plasma gefärbt wird. Die Muskulatur, die besonders an der Grenze zwischen Vorder- und Enddarm kräftig entwickelt ist, besteht aus einer inneren Ring- und einer mehrfachen äußeren Längsmuskellage. Wir haben früher gesehen, dass eine vordere Grenzlamelle dem jungen Embryo vollständig fehlt. Eine solche tritt aber zugleich mit dem vollständigen Verschluss des Mitteldarmes nachträglich auf, um erst nach vollendeter Resorption des Dotters bei der jungen Larve etwa am dritten Tage nach dem Verlassen des Eies wieder verloren zu gehen. Mittlerweile hat sich am Ende des Vorderdarmes eine Einrichtung gebildet, die diesen gegen den Mitteldarm abzuschließen

bestimmt ist. Unter den Querfalten, die der Endabschnitt des Vorderdarmes bildet, beginnt bald die an der Grenze gelegene Ringfalte (Fig. 26) sich besonders stark zu entwickeln. Zwischen die Basalmembranen ihrer einander sehr genäherten Wände dringt die Ringmuskulatur (*rm*) ein, durch deren Kontraktion die Ringfalte fest verschlossen werden kann.

Dieser Klappenapparat ist besonders noch dadurch von hohem Interesse, dass wir an seiner Basis einige Zellen bemerken, die ihren embryonalen Charakter bewahren (Fig. 26 *ez*). Diese stellen später bei der Larve einen Ring dar, dessen eine Hälfte an der Basis der Falte dem Mitteldarm zugekehrt liegt, während seine andere Hälfte von der Basis etwas nach vorn gerückt erscheint, so dass er zwischen die Wände der in dieser Hälfte sehr niedrigen Ringfalte eingeschoben ist. Dieser Ring embryonaler Zellen, welche weder Chitin, noch eine Basalmembran ausscheiden und rundliche Kerne enthalten, lassen keine Specialisirung nach irgend einer Richtung hin erkennen. Sie vermehren sich, Anfangs beim alten Embryo nur in geringer Zahl vorhanden, bei der Larve langsam, bis sie bei der erwachsenen Larve eine ziemlich bedeutende Ausdehnung gewinnen und dann durch den gegenseitigen Druck ihre ursprüngliche Kugelform mehr oder minder einbüßen. Diese embryonalen Zellen sind nun nichts weiter, als die Mutterzellen für das gesammte Vorderdarmepithel, das während der Puppenruhe abgestoßen und neu gebildet wird, wie wir später noch sehen werden.

Mitteldarm.

Bald nachdem der Mitteldarm sich geschlossen hat, beginnen diejenigen Differenzirungen seiner Elemente einzutreten, die zu seiner definitiven Form führen. Betrachten wir zunächst die mesodermale Auskleidung, so finden wir, wie die einzelnen Zellen spindelförmig werden und sich nach zwei Richtungen hin zu Muskelfasern umgestalten. An einem alten Embryo (Fig. 23) erkennen wir schon eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskellage, die jedoch noch zu wenig kräftig erscheinen, um eine Peristaltik zu bewirken. Noch bei der 24—48 Stunden alten Larve (Fig. 25) bemerken wir keinen großen Fortschritt in der Ausbildung der Muskulatur, die erst bei der fressenden Larve zur vollen Entwicklung kommt (Fig. 27). Hier sieht man eine in ihren einzelnen Elementen zarte, aber aus sehr dicht gelegenen Muskelfasern zusammengesetzte innere Ringmuskelschicht, eine nach außen vor dieser gelegene lockere, von sehr starken

Fasern gebildete äußere Ringmuskellage und endlich eine kräftige, am weitesten auswärts gelegene Längsmuskellage, die mit den äußeren Ringmuskeln ein lockeres Maschenwerk bildet. Alle Muskeln sind deutlich quergestreift.

Das Epithel gewinnt schon frühzeitig eine hochcylindrische Gestalt. Es wurde schon oben erwähnt, dass bei dem Bestreben der Anfangs kubischen Zellen, sich reihenweise zu einem einschichtigen Epithel anzuordnen, eine Anzahl der embryonalen Zellen an die Basis der Epithelzellen gedrängt werden und dort einstweilen unverändert in Häufchen von drei bis vier Zellen liegen bleiben (Fig. 23 und 25 *em*). Inzwischen nehmen die Epithelzellen cylindrische Gestalt an, wie sich annehmen lässt, in Folge des mechanischen Druckes. Anfangs ist nämlich der Mitteldarm in seiner ganzen Ausdehnung noch prall mit Dotter gefüllt; gleichzeitig sind der End- und Vorderdarm in die Länge gewachsen, und eben so übt das eigene Wachsthum einen Druck auf die Epithelzellen aus, die diesem nicht anders, als durch Verkürzung ihrer in seiner Richtung gelegenen Querachse ausweichen können und daher die Gestalt eines hexagonalen Prismas annehmen, nach Art der Bienenwaben. Zugleich übernimmt nun das Mitteldarmepithel die Verdauung des Dotters, der zuerst am vorderen Ende des Mitteldarmes verschwindet. Im Zusammenhang mit der Resorption, die erst drei Tage nach dem Ausschlüpfen der Larve vollendet ist, treten am inneren Rande der Epithelzellen kleine Vacuolen auf, die besonders da, wo ihnen der Dotter dicht anliegt, zu großen Blasen zusammenfließen, welche das Plasma derart aneinander drängen, dass es nur noch ein wabiges Netzwerk in der Umgebung der Vacuolen bildet (Fig. 25). Nachdem der Dotter im vorderen Mitteldarmabschnitt resorbirt ist, legt sich das Epithel in Falten und nach und nach schreitet diese Faltenbildung von vorn nach hinten fort. Zu derselben Zeit tritt etwa in der Mitte des Darmes eine Ringfalte auf, welche die erste Bildung einer Windung einleitet, deren der Larvendarm mehrere aufweist. Noch während der Embryonalzeit kommt es an der Basis der Epithelzellen zur Bildung einer äußerst zarten Basalmembran (Fig. 27 *bm*). Diese folgt den Falten des Epithels nicht, sondern hebt sich mehr und mehr von jenem ab, um über der inneren Ringmuskellage hinzulaufen. Die Regenerationsherde, die noch bei der mehrere Tage alten Larve keine Veränderungen erlitten haben, beginnen nun an Volumen zuzunehmen. Sie senken sich unter Vermehrung ihrer Zellen zwischen die Maschen der Muskulatur ein und treiben dabei die Basalmembran vor sich her,

die also den Inhalt der Krypten wie ein zartwandiger Sack umhüllt. Ich werde bei der Besprechung der postembryonalen Entwicklung des Darmes auf diese Krypten zurückzukommen haben. Erwähnt seien noch der Härchensaum des Epithels (Fig. 27 *hs*) und die strukturlose Membran (*smb*), die den ganzen Mitteldarm umhüllt und die Regenerationsherde an ihrer distalen Wand berührt. Letzere ist eine hyaline strukturlose Haut, die in später embryonaler Zeit gebildet wird und, wie es scheint, nur einer sehr beschränkten Anzahl von Insekten zukommt. Wenigstens glaube ich als ihre ersten Anfänge kleine bindegewebige Zellen ansprechen zu dürfen, die sich zu einem hyalinen Strang ausziehen und unter Schwund ihrer Kerne die Membran liefern. Es gelang mir jedoch nicht, deren Bildung in allen Stadien genau zu verfolgen, und ich enthalte mich aus diesem Grund jedes positiven Urtheils.

Der Härchensaum ist in der Litteratur einigermassen Gegenstand des Streites, da er seiner wahren Natur nach nicht von allen Forschern erkannt wurde. LEYDIG (57) fand ihn zuerst bei der Raupe von *Noctua* (*Acronycta*) *aceris* und hielt ihn für eine von Poren durchsetzte Cuticula, eine Ansicht, der sich u. A. auch SCHIEMENZ (83) anschließt. Erst FRENZEL (86) gelang es, den Härchensaum als solchen bei zahlreichen Insekten in stärkerer oder geringerer Ausbildung nachzuweisen. In der That bestätigen meine Untersuchungen an der Larve von *Hydrophilus* FRENZEL's Beobachtung vollkommen. Es kann bei dem genannten Objekt gar kein Zweifel darüber herrschen, dass die von VAN GEHUCHTEN (90) bei einigen Dipteren und von BIZZAZERO (93) bei der Imago von *Hydrophilus*, noch nachdem FRENZEL (86) sich ausdrücklich gegen eine dahingehende Deutung ausgesprochen hatte, als Stäbchen, bezw. gestrichelter Saum bezeichnete Bildung, wie auch RENGEL (97) bei *Tenebrio* konstatierte, aus feinen Härchen besteht, die allerdings gelegentlich in Folge ihrer Verklebung mit einander eine von Poren durchsetzte Cuticula vortäuschen können. Auch hinsichtlich der Funktion dieser Härchen darf man sich wohl mit Recht FRENZEL's (86) Deutung anschließen, die in jenen eine Vorrichtung sieht, harte und scharfe Nahrungsbestandtheile von der Oberfläche des Epithels fernzuhalten und es auf diese Weise vor Verletzungen zu schützen.

Enddarm.

Der Enddarm beginnt sich noch während der Embryonalzeit in zwei differente Abschnitte zu sondern, nachdem er an Länge be-

trächtlich zugenommen und eine dem Mitteldarme dorsal aufliegende Schlinge gebildet hat. Hand in Hand mit dem Längenwachstum des Enddarmes geht zunächst eine immer mehr an Komplikation zunehmende Faltenbildung des Epithels, das schließlich bei der jungen Larve eine Form erhält, die uns erst wieder bei dem Käfer entgegentritt, der die Puppe soeben verlassen hat. Wie wir bei der Betrachtung des Vorderdarmes oben konstatirt haben, so bildet sich auch an der Grenze zwischen End- und Mitteldarm erst nachträglich eine Grenzlamelle (Fig. 25 *gl*) aus, die erst dann verschwindet, wenn die gesammte Dottermasse resorbirt ist, und die junge Larve mit der Nahrungsaufnahme begonnen hat. Diese Grenzlamelle (*gl*) ist wie ein Trommelfell zwischen einem Ring von Zellen ausgespannt, die ihren embryonalen Charakter bewahren und sich als Imaginalring (*ime*, Fig. 25) erhalten, um später bei der Histolyse zur Neubildung des Enddarmepithels beizutragen. Es bedarf hier nicht mehr einer genauen Beschreibung dieser Zellen, die wir schon in derselben Gestalt am Vorderdarm kennen gelernt haben. In der Nachbarschaft dieser Imaginalscheibe bildet sich ein Klappenapparat aus, der jedoch an Mächtigkeit und feinerer Architektur hinter der Ringklappe des Vorderdarmes bedeutend zurücksteht. Betrachten wir nun zunächst das Epithel des vorderen Enddarmabschnittes etwas genauer. Es ist dies deshalb von Interesse, weil dies Epithel später während der Larvenzeit eine wesentliche Umgestaltung erfährt. Das Epithel der noch nicht fressenden jungen Larve (Fig. 25 *eep*) ist einmal durch seine reiche Faltenbildung ausgezeichnet und ferner dadurch, dass die einzelnen Zellen außerordentlich lang gezogen sind unter starker Verkürzung ihres Querdurchmessers. Eben so haben die Kerne eine lang ausgezogene Gestalt und stehen dicht gedrängt an der zur Darmachse proximalen Wand ihrer Zellen. Nach dem Darmlumen zu differenzirt sich eine äußerst zarte Chitinauskleidung (Fig. 24 *chl*), während die Epithelzellen basalwärts auf einer haarfeinen stark lichtbrechenden Membran ruhen (Fig. 24 *bm*). Die Muskulatur differenzirt sich zuerst in eine innere Ring- und äußere Längsmuskellage, die sich während der Larvenzeit weiter entwickelt. Wir finden dann bei einer Larve in mittlerem Alter eine in die Epithelfalten eindringende lockere Längsmuskelschicht, die sich nach hinten mehr und mehr verliert und eine eben solche äußere Längsmuskellage (Fig. 24 *il*, *al*). Zwischen beiden liegt eine doppelte Ringmuskelschicht (*rm*). Untersuchen wir eine fast ausgewachsene Larve, so finden wir das Epithel gegen früher im vorderen Enddarmabschnitt

erheblich geändert (Fig. 30 *ep*). Übrigens zeigen die Schnitte durch den Enddarm bei einer jugendlichen Larve den allmählichen Übergang von dem hohen embryonalen Epithel zu dessen späterer Form (Fig. 24 und 30), der sich von hinten nach vorn vorschreitend vollzieht, sehr deutlich. Das Larvenepithel (Fig. 31 *ep*) besteht aus großen Zellen von geringer Höhe, deren Kern central gelegen, also nicht mehr nach dem Lumen zu gedrängt ist, und gegen die früher langgestreckte eine häufig nahezu kugelige Form angenommen hat. Das Plasma der Epithelzellen zeigt ein eigenthümlich streifiges Gefüge.

Der größere, d. h. längere und weitere zweite Abschnitt des Enddarmes, der als Afterdarm bezeichnet werden mag, trägt einen durchaus anderen Charakter, als der eben beschriebene vordere Theil, der gegen jenen durch eine ziemlich kräftige Klappe abgegrenzt wird. Während die Struktur des die jederseits drei Vasa Malpighi aufnehmenden vorderen Enddarmabschnittes darauf schließen lässt, dass ihm noch ein Teil der Verdauung, wahrscheinlich der Resorption zufällt, kann der Afterdarm mit Sicherheit nur als Leitungsrohr und Aufspeicherungsraum für die Fäces bis zu deren Entleerung angesehen werden.

Der Afterdarm beginnt noch während der embryonalen Zeit sich stark umzubilden. Die Chitinmembran erhält eine außerordentlich mächtige Ausbildung, während zugleich das Epithel stark reduziert wird. Schließlich bildet es nur noch einen schwachen plasmatischen Überzug an der Außenseite des Chitinschlauches, der bei seiner starken Faltung eine weitgehende Erweiterung und Verengung seines Lumens durch die Muskulatur zulässt. In der plasmatischen Bekleidung findet man hier und da in ziemlich weiten Abständen kleine Kerne liegen, die ich nicht als Reste von Epithelkernen ansehen möchte. Vielmehr glaube ich aus später zu erörternden Gründen diese Kerne als zu embryonalen Zellen gehörig bezeichnen zu dürfen, die das Afterdarmepithel des Käfers liefern. Die aus inneren Ring- und äußeren Längsmuskeln gebildete Muscularis umgiebt den gefüllten Afterdarm in Form eines weitmaschigen Netzes mit rechteckigen Lücken etwa wie das Ballonnetz den Ballon.

Die postembryonale Entwicklung.

Vorderdarm.

Der Umbildungsprocess wird wie beim Mittel- und Enddarm auch bei dem Vorderdarm durch eine energische Kontraktion der

Ring- und Längsmuskulatur eingeleitet. Deren Folge ist eine bedeutende Abnahme des Lumens und der Länge des Darmschlauches, die eine geringe Einstülpung des Vorderdarmes in den Mitteldarm bewirkt. Nun beginnt das Epithel sich zu lockern, und durch die Muskulatur dringen Blutzellen in das Innere des Vorderdarmes ein, durch welche das Epithel allmählich von vorn nach hinten fortschreitend aufgelöst wird. Dabei wird die Chitinbekleidung und der Hakenapparat frei und rückt langsam der Mundöffnung entgegen. Die Epithelfalten und die Ringklappe an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm glätten sich, und letztere verschwindet als solche erst dann, wenn die vordere Partie des Ösophagus bereits vollständig zerstört ist. Etwas später bildet das alte Epithel eine wabig körnige Masse, in der hier und da noch Reste der in Verfall begriffenen Kerne angetroffen werden. Im Umkreis der zusammengeknitterten Chitinlamelle, die noch im Inneren des Ösophagus liegt, treten nach und nach an Zahl zunehmende Körnchenkugeln auf. Noch während ein Rest des Larvenepithels sich am Ende des Vorderdarmes erhalten hat, beginnt innerhalb des oben beschriebenen Imaginalringes (Fig. 26 *ez*) eine lebhafte Zellenvermehrung. Karyokinetische Figuren in allen Stadien lassen sich mehr oder weniger deutlich vielfach erkennen. Diese starke Vermehrung seiner Zellen verleiht auf Längsschnitten dem Anfangs nur einen geringen Raum einnehmenden Imaginalring das Aussehen einer mehrschichtigen, ziemlich mächtigen Ringklappe. Nachdem nun das Larvenepithel vollkommen aufgelöst ist, sehen wir, wie sich die Zellen des Ringes progressiv nach vorn schieben, ohne jedoch zunächst eine bestimmte Anordnung erkennen zu lassen. Während dieser Vorgänge bleibt die Muskulatur zunächst vollständig intakt, wenigstens vermochte ich keine Unterschiede gegen ihren normalen Zustand ausfindig zu machen. Aber ihr Verfall wird schon vorbereitet durch die in ihre Maschen überall eindringenden Phagoocyten, die alsbald ihre Thätigkeit beginnen. Fast zu derselben Zeit erscheinen in der Umgebung der Muskulatur sehr kleine Zellen, deren helles Plasma sich in der Längsrichtung des wenig gestreckten Kernes jederseits auszieht und so eine echte Spindelzelle darstellt. Es soll besonders hervorgehoben werden, dass ich nur die eben beschriebenen Formelemente als Spindelzellen in der weiteren Darstellung bezeichne, ein Name, unter dem in der Litteratur die verschiedensten Zellen verstanden werden. Leider war es mir gleich den übrigen Forschern, die diese Spindelzellen sahen, nicht möglich, etwas über ihren Ursprung zu erfahren,

da sie außerordentlich plötzlich in großer Zahl auftreten, ohne dass sich Theilungen konstatiren lassen. Jedenfalls sind sie nicht innerhalb der Larvenmuskulatur vorgebildet, denn ich finde sie stets zuerst in größerem Abstand vom Darm, dem sie sich dann allmählich nähern. So viel steht aber jedenfalls fest, dass sie ihrer Bestimmung nach Mutterzellen für die Neubildung der Muskulatur sind. Nach der vollständigen Zerstörung des Vorderdarmepithels zeigen auch die Muskeln die ersten Spuren des Verfalls. Man findet hier und da eine Körnchenkugel, d. h. eine Phagocytenzelle, welche außer deutlich als solche erkennbaren Muskelfragmenten zwei bis drei Kerne enthält, die ebenfalls den Muskeln entstammen und sich noch deutlich durch intensive Aufnahme von Farbstoffen markiren.

So weit ist die Umwandlung vorgeschritten, noch bevor das Thier die Larvenhaut verlassen hat und zur Puppe geworden ist.

Untersucht man den Darm einer Puppe, die sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Larvenhaut getödtet und konservirt wurde, so findet man Folgendes: Der Vorderdarm ist gegenüber seiner früheren Ausdehnung sehr eng geworden. Es hängt dies möglicher Weise damit zusammen, dass ein Theil seines Inhalts vor dem Verschluss der Mundöffnung durch diese entfernt worden ist. Von der Chitinhaut und dem Hakengerüst ist nämlich keine Spur mehr vorhanden. Anfangs glaubte ich dies Verschwinden auf Rechnung der Körnchenkugeln schreiben zu müssen, die zuletzt die Chitinreste in größerer Zahl umgaben. Später aber fand ich, wie schon WEISMANN (64) seiner Zeit bei Musciden, den Hakenapparat in der abgeworfenen Exuvie des Kopfes der Larve. Das neue Epithel hat sich aus den vorrückenden Imaginalzellen zu einem vollständigen Schlauch geschlossen, stellt jedoch zunächst noch eine mehrschichtige Lage dar, deren einzelne Zellen keine scharfen Grenzen erkennen lassen. Je weiter man aber in der Betrachtung des Bildes nach vorn geht, um so mehr sieht man die Zellen und deren Kerne sich in die Länge strecken und sich in den Darmradius einstellen, während die zahlreichen kleinen Kerne ihre kugelige Form noch längere Zeit beibehalten. Bei einer nur wenig älteren Puppe beginnt das in immer größerer Ausdehnung sich einschichtig anordnende Epithel bereits kleine Falten zu bilden. Die Reste des Larvenepithels liegen als aufgelöste gewundene Masse im Darmlumen und zeigen nur noch ganz vereinzelt und fast vollständig zerstörte Kernreste. Die Körnchenkugeln haben sich nicht unerheblich vermindert; wahrscheinlich hat sie dasselbe Schicksal ereilt, wie das Epithel. Am zwölften

Tage der Puppenruhe sieht man den Vorderdarm mit einem überall einschichtigen, mäßig hohen Cylinderepithel versehen, das schon eine starke Chitinauskleidung besitzt, die jedoch gegen das Ende des Vorderdarmes sehr zart wird. An der Grenze zwischen diesem und dem Mitteldarm beginnt nun die Bildung einer Pylorusklappe, wie sie auch die Larve besaß, und gleichzeitig treten sich bald stark in die Länge streckende Falten auf, die der Darmachse parallel stehen. Endlich bei der 20—24 Tage alten Puppe gewinnt der Vorderdarm die Gestalt, die er bei dem jungen Käfer besitzt. Bei ihm finden wir den Vorderdarm in zwei verschiedene Abschnitte zerlegt. Der hintere erweitert sich etwas und ist gegen den vorderen durch eine weniger mächtige Ringfalte abgegrenzt, als gegen den Mitteldarm. Die Pylorusklappe besteht aus einer in ihrem Umkreis überall gleich entwickelten Ringfalte, die sich oralwärts umschlägt, und ziemlich weit in das Lumen des Endabschnittes hineinragt. In diesem erweiterten Theil, der durch mächtigen Muskelbelag ausgezeichnet ist, aber ein mäßig gefaltetes Epithel aufweist, fand ich bei der Puppe kurz vor dem Ausschlüpfen die verflüssigten Reste des larvalen Epithels, die noch eine geringe Anzahl von degenerirten Körnchenkugeln enthielten. Der Ösophagus ist sehr eng, die Muskulatur tritt nicht, wie wir es bei der Larve fanden, bis an die distalen Zipfel der Längszotten. Auf diese nur zum Theil übergreifend, bilden sich die von VANGEL (86) beim Käfer beschriebenen Chitinzähnen als Bekleidung der Mundhöhle und der vorderen Partie des Ösophagus.

Die Muskulatur ist bei der ganz jungen Puppe (am ersten Tage) nur noch in Resten vorhanden, zwischen denen die Phagoocyten in voller Thätigkeit sind. Hier kann man mit großer Klarheit erkennen, wie die Phagoocyten die Muskeln und deren Kerne buchstäblich aufessen, ein Verhalten, das KOWALEWSKY (87) zuerst bei den Musciden richtig erkannte und genau beschrieb. Körnchenkugeln, die eine dunkle Farbe angenommen haben und deren Inhalt sich nicht mehr tingirt, sind in relativ geringer Anzahl aufzufinden. Bei einer älteren Puppe haben sie sich erheblich vermehrt. Auf diesem Stadium sind die mikroskopischen Bilder ziemlich unklar, in so fern die einzelnen Formelemente in der Umgebung des Ösophagus sich nur schwer ihrer Natur nach erkennen lassen, weil sie zwischen den Resten der zerfallenen Muskulatur, einander zum Theil bedeckend, dicht gedrängt liegen. Außer den vollgefressenen und theilweise degenerirten Phagoocyten trifft man normale Blutzellen und die früher erwähnten Spindelzellen in der ungeordneten Masse an, in welcher

letztere nur bei günstiger Lage aufgefunden werden können. Allmählich verschwinden nun die Körnchenkugeln ganz, und auch die Blutzellen ziehen sich mehr und mehr vor der sich neubildenden Muskulatur zurück. Diese setzt sich am zwölften Tage aus langgestreckten zarten Spindelfasern zusammen, die noch keine bestimmte Anordnung besitzen und keine Streifung erkennen lassen. Etwas später macht die *Muscularis* den Eindruck einer einheitlichen Masse, in der sich aber hier und da schon in bestimmter Richtung verlaufende Züge unterscheiden lassen, zu denen die zahlreichen Kerne parallel stehen. Erst relativ spät differenziert sich aus der Muskelmasse eine doppelte innere Ring- und mehrfache äußere Längsmuskellage, von der einzelne Stränge unter spitzen Winkel von hinten her durch die Ringmuskeln an die Wand des Ösophagus herantreten. In solcher Gestalt treffen wir die nun deutlich quergestreifte Muskulatur noch bei dem jungen Käfer an.

Mitteldarm.

Die Neubildung des Mitteldarmepithels nimmt ihren Ursprung aus den von älteren Forschern als Drüsen angesehenen Regenerationskrypten, die, wie wir gesehen haben, schon in embryonaler Zeit angelegt werden und bei der Larve ihre eigenthümliche flaschenförmige Gestalt annehmen. Nach außen sind die Blindsäcke von einer dünnen homogenen Haut überzogen (Fig. 27 *bm*), die eine Ausstülpung der Basalmembran des Epithels darstellt und hier und da sich etwas von den Zellen abhebt, die sie umschließt. In dem distalen Fundus des Blindsackes finden sich kleine, gegen einander nicht überall scharf abgegrenzte Zellen mit rundlichen Kernen, an denen sich Theilungsfiguren unschwer nachweisen lassen (Fig. 27 *em*). Sie entsprechen den Zellen des Imaginalringes am Vorderdarm und müssen gleich diesen als Embryonalzellen aufgefasst werden. Als solche bilden sie den wichtigsten Bestandtheil des Blindsackes; denn sie sind die eigentlichen Mutterzellen für das neue Epithel. Proximal von diesen Zellen treffen wir echte Epithelzellen, die sich von den Darmepithelzellen nur durch das Fehlen des Härchensaumes unterscheiden. Wenigstens gelang es mir nie, diesen Saum aufzufinden und sein Fehlen erklärt sich wohl hinlänglich durch die geschützte Lage dieses Kryptenepithels (Fig. 27 *cep*), das mit der aufgenommenen Nahrung niemals in Berührung kommt. Nach seiner Anordnung lassen sich zwei Formen von Kryptenschläuchen unterscheiden, von denen die eine jedoch häufiger vorkommt und typisch zu sein scheint, wesshalb sie auch

von BIZZOZERO (93) und RENGEL (98) allein beschrieben werden, deren Untersuchungen sich allerdings nur auf den imaginalen Darm von *Hydrophilus* erstrecken. Bei dieser Form (Fig. 27 a) steht das Epithel senkrecht zur Oberfläche des Blindsackes, und die proximalen, den Regenerationsherden anliegenden Zellen berühren sich in der Achse des Schlauches, wo sie ohne scharfe Grenze in einander übergehen. In der Richtung der Darmachse aber wird das Epithel niedriger, so dass ein mit Sekret gefülltes Lumen zwischen ihm frei bleibt. Das Darmepithel läuft vollkommen geschlossen über die bald sehr enge, bald ziemlich weite proximale Öffnung des Blindsackes dahin, dessen Lumen daher mit dem Darmlumen in durchaus keiner Kommunikation steht. In dem zweiten, weniger oft zur Beobachtung gelangenden Fall setzt das Kryptenepithel sich gleichmäßig über die Epithelmutterzellen fort (Fig. 27 b), so dass die am meisten distal stehenden Zellen der Längsachse des Kryptenschlauches parallel laufen. In diesem Fall ist also der vom Sekret erfüllte Hohlraum zwischen dem Kryptenepithel weiter, als bei der ersterwähnten Form. Die Krypten finden sich am ganzen Mitteldarm in gleicher Menge und stehen in Längs- und Querreihen angeordnet.

Der Verfall des Larvenepithels beginnt in seinen ersten Anfängen schon bei der Larve, die noch damit beschäftigt ist, sich die Puppenhöhle in der Erde anzufertigen. Der Darm wird seines gesammten Inhaltes entleert und mit Luft gefüllt, Letzteres wahrscheinlich, um zu verhindern, dass bei der Kontraktion der Darmmuskulatur sich die Wände gegen einander pressen. Bevor jedoch diese Kontraktion der Darmmuskulatur eintritt, sehen wir zwischen diese und das ältere Epithel, sowie zwischen die Blindsäcke Blut- und Fettkörperzellen in großer Zahl eindringen. Gegen eine plötzliche Kontraktion der Darmmuskulatur scheint mir Mancherlei zu sprechen. Fände sie statt, so hätte ich kaum alle Phasen der Epithelabhebung in so schöner und allmählich sich abstufender Reihenfolge auffinden können, wie es thatsächlich der Fall war. Ich bin der Ansicht, dass die Zusammenziehung der Darmmuskulatur ungefähr gleichen Schritt hält mit der relativ langsam fortschreitenden Verkürzung des gesammten Larvenkörpers.

Nachdem die Fettkörper- und Blutzellen in die Muskulatur eingewandert sind, sehen wir das Epithel stellenweise in seiner Kontinuität etwas gelockert und die Zellen unregelmäßig gegen einander verschoben. Gleichzeitig hebt es sich immer mehr von der Basalmembran ab, und die Blindsäcke beginnen sich gegen das Darmlumen

vorzustülpen, wobei ihr Sekret sich unter dem alten Epithel ansammelt und dies vollends abhebt und nach innen schiebt. Auf diesem Stadium (Fig. 28) sehen wir durch die Lücken, welche zwischen dem als solchem noch nicht gebildeten jungen Epithel bestehen, eine Anzahl von Blutzellen und Fettkörperzellen (Fig. 29 *vz*) einwandern, die frei oder in Häufchen an die Basis des alten Epithels gelangen. Ihre Hauptmasse wird jedoch durch das schnell sich über die Muscularis und das Lager der Bindegewebszellen ausbreitende und lückenlos zusammenschließende junge Epithel (Fig. 28 u. 29 *iep*) gehindert, in das Darmlumen einzutreten. Die strukturlose Membran ist (Fig. 28 *smb*) an vielen Stellen zerrissen und hat den Blutzellen (*blz*) den Durchtritt gestattet. Die Basalmembran ist nur noch deutlich an den distalen Enden der Blindsäcke, wo sie auch schnell vollkommen verschwindet.

Die eingewanderten Blutzellen beginnen zunächst damit, das alte Epithel zu zerstören. Auf einem Stadium (Fig. 28), wo das neue Epithel (*iep*) noch in der Bildung begriffen ist, treten in dem larvalen Epithel (*ep*) bereits große Körnchenkugeln (*kk*) auf. Von diesem durch das Sekret der Krypten getrennt, liegt auswärts das junge Epithel (*iep*), das freilich diesen Namen noch kaum verdient. Die kleinen Regenerationszellen laufen in Lagen von wechselnder Stärke und in ganz unregelmäßiger Lagerung über die Bindegewebszellen (*lsp*) dahin, und man kann deutlich erkennen, wie die noch in den Blindschläuchen liegenden Zellen (*em*) sich gegen das Darmlumen vor- und über die schon herausgelangten herüberschieben. Dabei werden die schon bei der Larve als Kryptenepithel beschriebenen Cylinderzellen unter Verlust ihrer bisherigen Form, der zu einer Abrundung führt, fortgeschoben und gelangen z. Th. zwischen das larvale und imaginale Epithel (*cep*) oder bleiben an letzterem, kleine Häufchen (*vz*) bildend, haften. Schließlich gleichen sich die durch die Krypten bedingten Vertiefungen vollkommen aus, und das junge Epithel stellt einen allseitig geschlossenen Schlauch dar, der auf Längsschnitten (Fig. 29 *iep*) das Aussehen eines breiten protoplasmatischen Bandes hat, in das zahlreiche runde Kerne unregelmäßig eingestreut sind. Zellgrenzen lassen sich nicht erkennen, und das Ganze trägt den typischen Charakter embryonalen Ektoderms. Am weitesten nach innen finden wir jetzt das alte Epithel, dessen Kerne sich auffallend schwach färben, aber ihre epitheliale Anordnung meist noch deutlich bewahrt haben (Fig. 29 *ep*). Die Zahl der Körnchenkugeln in seiner Umgebung hat sich nur wenig gesteigert. Dagegen hat die Zahl der Zellen sich

vermehrt, die zwischen dem larvalen und imaginalen Epithel liegen (*vz.*). Einen Theil derselben hatten wir schon als degenerirendes Kryptenepithel erkannt. Die übrigen können nur von den Regenerationszellen herrühren, da ein Eindringen von außen durch das junge, schon geschlossene Epithel nicht mehr möglich war. Hier und da findet man auch noch Blutzellen und Fettzellenkerne. Alle diese Elemente zeigen, in das Sekret der Krypten eingebettet, Spuren des Verfalls und legen sich mehr und mehr dem larvalen Epithel zur Bildung eines wurstförmigen Körpers an, dessen Zerfallprodukt den gelben Körper darstellt, der den Pupp Darm erfüllt. Die Reste des Epithels sind als Kernfragmente noch bei der alten Puppe und zuweilen noch bei dem jungen Käfer aufzufinden und liegen in den gelben Körper eingeschlossen.

Nach außen von dem jungen Epithel liegt ein Konglomerat von Zellen (*isp*), die in der Litteratur unter dem Namen »Spindelzellen« bekannt sind, ohne dieser Bezeichnung irgendwie gerecht zu werden; es müssten denn diese Zellen etwa bei *Hydrophilus* etwas Anderes sein, als bei den übrigen Insekten, bei denen sie beobachtet wurden. Bei *Hydrophilus* stellen sie ein mindestens eben so breites Band dar, wie das neugebildete Epithel, zeichnen sich vor diesem aber durch geringeren Kernreichthum und blasse Färbung aus. Ganz geeignet, auf den ersten Blick ein mehrschichtiges in Bildung begriffenes Epithel vorzutäuschen, stellen sie doch nichts weiter dar, als die zusammengedrängten Mesodermkerne, die wir schon frühzeitig zwischen die Muskulatur eindringen sahen, und deren Zellplasma, durch zarte Grenzen, jedoch keineswegs durchweg deutlich von einander getrennt, dicht gegen einander gelagert erscheint. Diese wirken, wie es scheint, zunächst chemisch zersetzend auf die Muskulatur ein, die bisher intakt blieb. Wenigstens machen die Streifen und netzförmigen Figuren, die zwischen den einzelnen Kernen deutlich sich abheben, den Eindruck eines geronnenen Sekrets, dem ähnlich, das wir im Inneren des Darmes unter dem larvalen Epithel antreffen. Möglich bleibt es jedoch, dass diese Figuren von eingedrungener Blutflüssigkeit herrühren, die in den Lücken zwischen den Zellen die eigenthümliche Gestalt anzunehmen gezwungen ist, während die im freien Raum befindliche Körperflüssigkeit ein ganz anderes Aussehen hat. Erst nachdem die Krypten durchaus verschwunden sind, sehen wir in der Muskulatur die ersten Körnchenkugeln auftreten, die nicht nur diese, sondern auch die Fettzellenkerne verzehren. So weit vollzieht sich die Umwandlung noch in der Larve.

Während der Puppenruhe hat das Epithel nur noch geringe Veränderungen durchzumachen. Bei der ganz jungen Puppe bildet es eine dünne Lage mit noch ungeordneten Kernen und zeigt eine beginnende, von vorn nach hinten fortschreitende vorübergehende Faltung. Sahen wir bei der fressenden Larve den Darm fünf Windungen machen, die sich bis zum Eintritt ins Puppenstadium allmählich strecken, so finden wir ihn jetzt in seiner geringsten Ausdehnung; denn er hat die Gestalt eines gerade gestreckten, sich hinten erweiternden Rohres angenommen. Das Epithel bildet, so lange der Darm durch die noch genügend haltbare Muskulatur gezwungen, seine Gestalt beibehalten muss und sich nicht in Windungen legen kann, bei dem Bestreben, sich einschichtig anzuordnen, provisorische Falten, da eine andere Möglichkeit bei der geringen Oberflächenausdehnung der Darmwand nicht gegeben ist. Zugleich tritt an dem Epithel nach dem Darmlumen zu ein dunkler bräunlicher Saum auf, der mit dem späteren Härchensaum nichts zu thun hat. Er hebt sich gelegentlich von den unterliegenden Zellen als homogene Haut ab, die später nicht mehr anzutreffen ist, aber Anfangs mit großer Konstanz auftritt und aus diesem Grund nicht als ein Kunstprodukt angesehen werden kann. Die Muskulatur ist sehr blass geworden und zerfällt unter Zunahme der Körnchenkugeln sehr schnell, die auch die Fettkörperzellen mehr und mehr verzehren. Auffällig ist die schließlich erreichte, relativ geringe Zahl der Körnchenkugeln im Bereich der Muskulatur. Ein starkes Einwandern derselben in die Körperflüssigkeit war nicht zu konstatiren, während andererseits ihre Menge in gar keinem Verhältnis zu der Muskulatur steht, die sie in sich aufnehmen sollen. Es ist darum sehr wahrscheinlich, dass zunächst, wie NÖTZEL (98) scharf unterschieden wissen will, eine chemische Auflösung der Muskeln statthat, bevor die Reste von den Phagocyten aufgenommen werden.

Was die Neubildung der Muskulatur betrifft, so konnte ich zu einem sicheren Schluss nicht kommen, weil es mir nicht gelang, im Bereich des Mitteldarmes Spindelzellen mit Sicherheit nachzuweisen. Doch scheinen sie auch hier als Muskelbildner in Betracht zu kommen; denn man findet zwischen den sogenannten »Spindelzellen« mancher Autoren nicht selten länger gestreckte Kerne, als sonst angetroffen werden. Die Schwierigkeit des genauen Nachweises besteht nur darin, dass in dem ordnungslosen Durch- und Übereinander dieser Zellenlage bestimmte Formelemente nicht mehr ihrem Wesen nach klar erkannt werden können.

Nachdem die Muskulatur zerstört ist, beginnt der Darm unter vollständiger Glättung seines Epithels stark in die Länge zu wachsen. Er rollt sich hierbei zu einer Spirale auf, die fast den ganzen Mitteldarm und einen Theil des Enddarmes in sich fasst. Mit dem Schwund der oben erwähnten inneren Haut geht die Bildung einer chitinösen, in ihren ersten Anfängen schon deutlich sichtbaren Basalmembran Hand in Hand. Zugleich treten die ersten zarten und hyalinen Muskeln auf, die sich unter Vermehrung ihrer Kerne in die Länge strecken. Ring- und Längsmuskeln sind von vorn herein als solche kenntlich. Das Lager bindegewebiger Zellen ist bis auf geringe Reste verschwunden. Nachdem der Darm zu wachsen aufgehört hat, beginnt die Faltenbildung des Epithels wieder. Dies zeigt noch durchaus embryonalen Charakter, wenn es auch bereits überall einschichtig ist. Nun beginnt die Bildung der Regenerationskrypten. Sie vollzieht sich in etwas anderer Weise, als beim Embryo. Die von der Darmachse distal gelegenen Falten oder Zotten keilen sich zwischen die Muskulatur ein und verlieren an ihrem proximalen Ende den Zusammenhang mit dem Epithel, das sich über ihren Öffnungen schließt. Dabei legen sich einige Bindegewebszellen, die BIZZOZERO (93) bei der Imago beschrieben hat und den HENLE'schen Zellen der schlauchförmigen Magendarmdrüsen der Säugethiere vergleicht, kappenartig den Kryptenschläuchen an. Auf Längsschnitten trifft man deren gewöhnlich drei, seltener zwei. Nun nimmt das vorher schwach cylindrische Epithel eine kubische Form an; die Falten verschwinden stellenweise vollständig. Der Härchensaum tritt in bedeutender Ausbildung auf.

Bei der Puppe, die die imaginale Färbung schon sehr deutlich erkennen lässt, also kurz vor dem Freiwerden des jungen Käfers, finden wir den Darm schon in der Gestalt, die er bei der Imago aufweist, d. h. alle Theile sind bereits vorhanden, wenn auch ihrer Form nach noch nicht voll entwickelt. Letzteres bezieht sich namentlich auf das beim Käfer cylindrische Epithel. Es ist nahezu kubisch, und die Falten fehlen fast ganz. Seine Kerne sind wenig gestreckt und liegen dann der Längsachse des Darmes parallel, oder rundlich. Der Kern liegt stets central. Zellgrenzen treten deutlich hervor. Härchensaum und Chitinmembran sind gebildet. Die Krypten reichen noch nicht über die äußere Längsmuskellage hinaus und ihr Inhalt hat sich noch nicht differenzirt. Die Muskulatur besteht aus einer sehr zarten inneren und kräftigen äußeren Längsmuskellage. Zwischen beiden liegt eine doppelte wohlentwickelte Ringmuskelschicht. Eine

strukturlose Haut, die bei der Larve den ganzen Mitteldarm umhüllt, fehlt ganz. Bindegewebe ist nur schwach entwickelt. In dieser Gestalt finden wir den Mitteldarm im Wesentlichen noch bei dem jungen Käfer. Der Darm während der Verdauung und seine weitere Spezialisierung fällt nicht mehr in den Rahmen meiner Untersuchungen.

Enddarm.

Da dem Enddarm gleich dem Vorderdarm ein an der Ringklappe gelegener Imaginalring an der Grenze zum Mitteldarm zukommt (Fig. 25 *ime*), konnte man von vorn herein annehmen, dass die Erneuerung seines Epithels in derselben Weise von statten gehe, wie bei jenem gezeigt wurde. Thatsächlich aber verhält sich der Enddarm in dieser Hinsicht wesentlich anders und in seinen früher als End- und Afterdarm unterschiedenen Abschnitten ebenfalls wieder verschieden.

Betrachten wir zunächst den vorderen Abschnitt des Enddarmes, so finden wir während der Abstoßung des Mitteldarmepithels die embryonalen Zellen des Imaginalringes in lebhafter Vermehrung begriffen, während gleichzeitig das larvale Epithel in der Umgebung der Ringfalte und an dieser deutliche Spuren des Verfalls zeigt. An der Grenze zwischen den larvalen und embryonalen Zellen dringen Phagozyten in geringer Zahl in das alte Epithel ein, mit dessen Verfall die Bildung von Körnchenkugeln Hand in Hand geht. Die embryonalen Zellen ersetzen nun das alte Epithel in der Weise, dass sie sich unter dieses schieben und dessen Architektur genau wiederholen. Die Phagozyten ebnen ihnen dabei den Weg, indem sie das alte Epithel zerstören. Man findet stets an der Grenze zwischen neuem und altem Epithel Körnchenkugeln in um so größerer Zahl, je weiter die Zerstörung des Larvenepithels vorgeschritten ist. Diese erfolgt natürlich in der Richtung von vorn nach hinten. Das alte Epithel liegt dann dem jungen noch ungeordneten und mehrschichtigen Zellenstratum als ein fast gar nicht gefärbter Saum auf, der eine feinkörnige, dem gelben Körper ähnliche Masse darstellt, die das Lumen des Enddarmes jedoch nicht ausfüllt und die Struktur des alten Epithels in seinen Umrissen noch längere Zeit deutlich erkennen lässt. Kernreste sind in ihm niemals anzutreffen, da das alte Epithel stets erst dann durch das neue ersetzt wird, wenn seine Zellen den Kern verloren haben. So schreitet die Erneuerung unter fortwährender Zunahme der Körnchenkugeln, die schließlich in ungewöhnlich großer Zahl im Darmlumen, jedoch immer hinter dem neuen Epithel

angehäuft liegen, kontinuierlich bis zur Grenze nach dem Afterdarm hin vor, ohne dass ein Zustand erreicht würde, auf dem der Zusammenhang des Epithels unterbrochen ist. Die Falte (Fig. 31 *flt*), die bei der Larve in den Bereich des Enddarmes fiel, wird vollständig zerstört und nicht ersetzt. Ein solcher Ersatz ist von Seiten dieses Abschnitts auch nicht mehr nöthig, da der Afterdarm ihn bereits geliefert hat, noch bevor die Erneuerung des Enddarmes vollendet war.

Wenden wir uns nun zunächst zu den Umbildungen, die der Afterdarm während der eben geschilderten Vorgänge erfahren hat. Zu derselben Zeit, wo der Imaginalring seine Zellen gegen das alte Epithel vorzuschieben beginnt, finden wir am Afterdarm kleine Zellennester, deren Ausdehnung nach hinten zu allmählich abnimmt. Über die Herkunft dieser Nester kann kaum ein Zweifel bestehen, da sie ihrer Lage nach genau den Kernen entsprechen, die, wie oben angegeben, dem zarten protoplasmatischen Überzug der starken Chitinlamelle eingelagert sind (Fig. 31 *k*). Letztere hat sich von dem dünnen Protoplasmaschlauch vollständig abgehoben und liegt zerknittert und zerrissen im Darmlumen (*chl*). Hier bildet es später eine dunkle, äußerst harte Masse, die hauptsächlich aus Chitintrümmern besteht und das Schneiden des Darmes außerordentlich erschwert. In der Puppe findet man diese Trümmer nicht mehr vor, aber eine zarte Chitinmembran hat sich erhalten, die die Windungen und Falten der aus dem Körper entfernten genau wiederholt. Zweifellos stammt diese nicht von den Zellnestern (*emz*) ab, die sie gar nicht berührt. Wahrscheinlich aber bestand die larvale Chitinintima aus einer starken inneren und der genannten zarten äußeren Schicht. Am Larvendarm ließ sich jedoch diese Duplicität bei der festen Apposition beider Lagen nicht erkennen. Diese Chitinhaut der Puppe wird später resorbirt und verschwindet.

Die Inseln embryonaler Zellen (Fig. 31 *emz*) springen unter Vermehrung ihrer kleinen kugligen Kerne zunächst in das Lumen des Darmes vor, um sich erst später auf dem Wege mit einander in Verbindung zu setzen, der durch die protoplasmatische Verbindungsbrücke vorgezeichnet ist. So kommt es zur Bildung eines mehrschichtigen embryonalen Epithels, das zuletzt in der Nähe des Afters perfekt wird. Ich will hier gleich bemerken, dass eine vom After ausgehende Regeneration des Epithels nicht beobachtet wurde.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass es ein Stadium geben muss, auf dem der vordere Abschnitt in seiner ersten Hälfte gleich dem Afterdarm schon die Anlage des neuen Epithels aufweist,

während sich in seiner zweiten Hälfte das larvale Epithel noch erhält, und im entsprechenden Theil des Afterdarmes die Zellinseln erst ohne Kontinuität auftreten. Dieser eigenartige Zustand wird in der jungen Puppe beobachtet und lässt sich am schönsten auf Längsschnitten nachweisen. Bei der späteren Anordnung des Epithels bildet sich die Klappe (Fig. 32 *kl*) zwischen den beiden Enddarmabschnitten am Anfang des Afterdarmes, während sie bei der Larve dem vorderen Abschnitt angehörte.

Betrachten wir nun den Enddarm bei einer alten Puppe, wo er schon genau dieselbe Ausbildung zeigt, wie beim jungen Käfer, so finden wir, dass sich die Grenze zwischen den beiden Abschnitten äußerst scharf markirt (Fig. 32). Diese verschiedene Ausbildung des Epithels kann nicht befremden, wenn wir seine verschiedene Entstehung berücksichtigen. Das vom Imaginalring stammende Epithel, das dem vorderen Abschnitt angehört (*vep*), ist durch die ganz enorme Vergrößerung seiner Oberfläche ausgezeichnet, die durch eine weitgehende Zerschlitzung seiner Falten erreicht ist. Sie lässt sich durch Beschreibung und Abbildung nur unvollkommen wiedergeben, noch am besten mit der complicirten Lobenlinie gewisser Ammoniten vergleichen. Die Kerne dieses Epithels sind sehr groß und haben die Neigung, sich nicht senkrecht zu der Oberfläche, sondern mehr parallel zur Längsachse ihrer Zotten einzustellen. Sehr viel kleiner und blasser sind die Kerne des Epithels, das dem hinteren Abschnitt des Enddarmes angehört (*hep*). Sie stehen fast durchweg senkrecht zur Oberfläche, die bei Weitem nicht so stark vergrößert ist, wie vorn. Den ganzen Enddarm kleidet eine beim jungen Käfer noch nicht sehr mächtige Chitinlamelle aus. Eine Basalmembran fehlt.

Die Muskulatur des Enddarmes verhält sich eben so, wie für den Vorderdarm angegeben wurde. Auch hier treten gegen Ende ihres Zerfalls, der nur relativ wenige Körnchenkugeln hervorbringt, Spindelzellen auf, die man zuweilen in größerer Anhäufung innerhalb der Körperflüssigkeit antrifft. Auch hier macht es die Lage der Spindelzellen unwahrscheinlich, dass sie von den Muskelkernen herzuleiten sind, wenn auch eine solche Auffassung mit Sicherheit nicht bestritten werden kann.

Schließlich sei noch über das Verhalten der *Vasa Malpighii*, die in den vorderen Enddarmabschnitt kurz vor dessen Übergang zum Mitteldarm einmünden, gesagt, dass sie während der Puppenruhe zwar einer Neubildung unterliegen, aber niemals ganz fehlen. Es scheint hier die Neubildung in dem Maße vorzuschreiten, als das

alte Zellenmaterial aufgelöst wird. Sicher findet die Neubildung nicht vom Epithel des Mitteldarmes aus statt, d. h. dessen Zellen sind nicht daran betheiligt. Die regenerirten Zellen unterscheiden sich von den alten durch höhere Färbbarkeit besonders ihres Kernes und Anfangs geringere Größe. Das regenerirte Gefäß zeigt fast immer mehr als fünf Zellen im Querschnitt, während beim alten selten mehr, sehr häufig aber weniger, als fünf Zellen angetroffen werden. Nach KARAWAIEW (98) haben die neuen MALPIGH'schen Gefäße mit den imaginalen bei *Lasius* nichts zu thun, sondern bilden sich unter äußerst langsam vorschreitender Degeneration durchaus neu.

Zum Schluss sollen die Anschauungen einer kurzen Besprechung unterzogen werden, die sich andere Autoren über gewisse Erscheinungen während der Metamorphose des Darmes gebildet haben. Der Erste, der sich — abgesehen von älteren Forschern, die einzelne Erscheinungen, ohne sie näher erklären zu können, schon beobachtet und in Zusammenhang mit den inneren Umwälzungen während der Puppenruhe gebracht haben — mit der postembryonalen Entwicklung der Insekten eingehend und mit Erfolg beschäftigte, war WEISMANN (64). Der Gegenstand seiner Untersuchungen waren die Musciden. Da WEISMANN'S (64) Arbeit grundlegend für alle folgenden Untersuchungen geworden ist, die sich mit diesem Gegenstand abgaben, verdient sie auch hier an erster Stelle berücksichtigt zu werden. Die Regeneration des gesammten Darmtractus während der Metamorphose ist dem genannten Forscher bekannt, wenn es ihm auch hinsichtlich der feineren Vorgänge besonders im Bereich des Mitteldarmes nicht gelang, näheren Aufschluss zu geben. So sind auch seine Deutungen manchen Irrthümern unterworfen und das kann nicht befremden, wenn man die unvollkommenen technischen Hilfsmittel jener Zeit in Betracht zieht. Es ist trotz widersprechender späterer Angaben, wie mir scheint, vollkommen richtig, wenn WEISMANN (64) angiebt, dass der Schlundkopf und Ösophagus zu einer molekularen Masse zerfallen, wobei nur das Hakengestell erhalten bleibt und mit der Larvenhaut abgeworfen wird. Wenigstens finde ich dies Verhalten auch bei *Hydrophilus*. Der gelbe Körper wurde irrthümlich für den Rest des Ösophagus und Proventriculus gehalten. Diese Deutung lag sehr nahe, weil WEISMANN (64) von der eigenthümlichen Abstoßung des Mitteldarmepithels noch keine Kenntnis hatte. Auch die Körnchenkügelchen sind ihrem Wesen nach von ihm nicht erkannt worden; denn er vermuthete, dass es sich innerhalb derselben um eine freie Kern-

bildung handle. KOWALEWSKY (87) war es vorbehalten, im Anschluss an METSCHNIKOFF's Entdeckung, dass alle wandernden Mesodermzellen Nahrung aufzunehmen und zu verdauen im Stande seien, die Rolle klar zu erkennen, die die Körnchenkugeln bei der Histolyse übernehmen. Wenn WEISMANN (64) den Satz aufstellt, dass aus den Trümmern des Nahrungskanals, welche die Gestalt desselben im Allgemeinen beibehalten, sich der neue Darm aufbaut, so ist das, streng genommen, nach dem jetzigen Stande unseres Wissens nicht mehr richtig; denn nicht die Trümmer liefern die wiederaufbauenden Elemente, sondern diese überdauern den Zerstörungsprocess, um freilich die Reste der zerfallenen Zellen zum Aufbau ihres eigenen Körpers mit zu verwenden.

Das größte Verdienst der WEISMANN'schen Arbeit besteht sicher darin, die Aufmerksamkeit anderer Forscher auf das interessante Gebiet der postembryonalen Entwicklung gelenkt zu haben. Viele Erscheinungen sind seitdem klar erkannt worden, andere noch Gegenstand des Streites oder in ihrem Wesen noch immer räthselhaft.

Der Erste, der auf Grund weitgehender Untersuchungen an Dipteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Coleopteren allgemeine Sätze über die inneren Umgestaltungen bei der Metamorphose aufstellte, war GANIN (76), dessen Arbeit im Original, weil russisch verfasst, leider noch nicht genugsam bekannt geworden ist. So viel steht aber fest, dass GANIN (76) die Neubildung des Darmes in allen wesentlichen Zügen schon richtig erkannt hat, wenn auch im Einzelnen manche seiner Angaben Berichtigungen erfahren haben.

Beginnen wir mit dem Vorderdarm, der nach WEISMANN (64) in seiner ganzen Ausdehnung der Zerstörung anheimfällt, wie auch GANIN (76) angiebt; doch sind letzterem Forscher die Imaginalzellen an der Grenze zum Mitteldarm schon bekannt und werden von ihm mit Recht als Neubildner für das Vorderdarmepithel angesehen. Während aber GANIN (76) diesen Imaginalring erst zu der Zeit sich bilden lässt, wo die Larve sich zur Verpuppung anschickt, findet ihn KOWALEWSKY (87) bereits an ganz jungen Larven. Mit seiner Beschreibung des vorderen und hinteren Imaginalringes stimmen auch meine Befunde an der Larve von *Hydrophilus* im Wesentlichen überein, wenn ich auch den hinteren Ring, den KOWALEWSKY (87) hinter der Einmündung der Vasa Malpighii fand, vor dieser und an der vorderen Enddarmklappe liegen sah. VAN REES (89) bestätigte das Vorhandensein der von KOWALEWSKY (87) entdeckten Imaginalringe, schrieb ihnen jedoch nicht eine so große Bedeutung bei, wie der

russische Forscher. Während nämlich KOWALEWSKY (87) den ganzen Ösophagus aus den imaginalen Zellen hervorgehen lässt, glaubt VAN REES (89), dass dessen Wandung zum größten Theil von dem alten Epithel gebildet werde, indem dessen Zellen durch wiederholte Theilungen zum kleinzelligen Theil des Ösophagus umgewandelt werden. Es scheint, als habe VAN REES (89) sich in diesem Punkt geirrt; wenigstens finde ich bei *Hydrophilus* dasselbe Verhalten, das KOWALEWSKY (87) bei *Musca* konstatirt. KARAWAIEW (98), dem genauere Daten über die Regeneration des Vorderdarmes fehlen, stellt das Vorhandensein eines vorderen Imaginalringes für *Lasius flavus* in Abrede. Thatsächlich scheinen für dessen Nachweis nicht überall so günstige Bedingungen vorzuliegen, wie für *Musca* und *Hydrophilus*: So spricht sich RENGEL (97) für *Tenebrio molitor* dahin aus, dass ein ringförmiger Regenerationsherd an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm, sowie zwischen diesem und dem Enddarm zwar vorhanden sei, aber morphologisch nicht scharf hervortrete. Von den Auffassungen, die sich die genannten Forscher über die Thätigkeit der Imaginalzellen gebildet haben, weicht Verson (98) etwas ab: er betrachtet den vorderen und hinteren Imaginalring als einfache »Proliferationsstellen«, deren durch Theilung entstandene Zellen sich zu den vor ihnen gelegenen Schwesterzellen gleicher Abstammung gesellen, ohne sie jedoch zu verdrängen. Demnach bleiben also die alten Epithelzellen erhalten und die Zellen des Imaginalringes dienen nur dazu, Material für das Wachsthum des Ösophagus zu liefern. Folgerichtig hält nun auch Verson (98) die Bezeichnung »Imaginalring« nicht für berechtigt, da dieser bei der Larve sich schon in derselben Weise thätig erweise, wie während der Metamorphose. Es bleibt dahingestellt, ob diese Auffassung Verson's (98), die der von VAN REES (89) noch am nächsten kommt, ihre Bestätigung finden wird.

Auch über die Neubildung des Enddarmes lauten die Angaben verschieden. Nach KOWALEWSKY (87) wächst die imaginale Hinterdarmfalte erst dann nach hinten aus, wenn der ganze Enddarm der Zerstörung anheimgefallen ist. Die Vermuthung liegt nahe, dass KOWALEWSKY (87), in der Erwartung, beim Enddarm denselben Bildungsmodus vorzufinden, wie beim Vorderdarm, sich zu einem Irrthum habe verleiten lassen. Ich neige mich mehr der von VAN REES (89) ausgesprochenen Anschauung zu, der einen plötzlichen Zerfall in Abrede stellt. Vielmehr halte dieser mit dem Vorwärtswachsen der vom imaginalen Ring stammenden Zellen vollkommen gleichen Schritt, ohne dass eine Trennung der Kontinuität stattfindet.

Genau so verhält sich der Enddarm auch bei *Hydrophilus*. Wie sich die Phagocyten dabei verhalten, bleibt zweifelhaft. Während sie sich bei *Hydrophilus* stets an der Grenze zwischen dem alten und neuen Epithel vorfinden und, wie es scheint, nur die Kerne des alten Epithels oder doch nur geringe Bruchstücke derselben in sich aufnehmen, findet KARAWAJEW (98) bei *Lasius* überhaupt hier keine Phagocyten. Nach VERTON (98) behält der Enddarm von *Bombyx mori* zum größten Theil sein larvales Epithel bei; doch erfährt dies im Lauf der Metamorphose eine tiefe Umgestaltung. Er hält — und dies dürfte allgemein der Fall sein — die Betheiligung circumoraler und circumanaler Imaginalringe an der Regeneration für ausgeschlossen. Wenn VAN REES (89) eine solche für das Rectum in Anspruch nimmt, die von hinten nach vorn vorschreite, so wird eine derartige Angabe mit Vorsicht aufgenommen werden müssen. Darin aber muss ihm Recht gegeben werden, dass nicht der Imaginalring allein das gesammte Enddarmepithel in allen Fällen liefert. Für die Art der Neubildung des Rectum, wie ich sie an *Hydrophilus* feststellen konnte, scheint bisher kein Analogon bekannt zu sein. Alles in Allem kann man wohl annehmen, dass sich sowohl im Enddarm, wie im Vorderdarm in allen Fällen embryonale Zellen vorfinden, die als Mutterzellen für das imaginale Epithel fungiren, wenn sie auch nicht immer leicht nachzuweisen sind. Die Annahme, dass larvale Zellen, d. h. Zellen, die schon während der Larvenperiode einer bestimmten Funktion angepasst und dem entsprechend specialisirt waren, ohne vorherige Auflösung, sei es chemisch oder durch Phagocyten, in den Verband der imaginalen Zellen aufgenommen werden, nachdem sie nur eine morphologische Umgestaltung erfahren haben, ist meiner Ansicht nach verfehlt und dem wahren Sachverhalt nicht entsprechend.

Die Art der Abstoßung des Mitteldarmepithels während der Metamorphose ist weniger Gegenstand der Kontroverse. Im Einzelnen weichen jedoch die Autoren zuweilen von einander ab. Es wird von Niemand bestritten, dass der Mitteldarm sein Epithel als Ganzes abwirft, und auch über die einleitenden Vorgänge, wie Kontraktion der Muskulatur etc. herrscht kaum eine Meinungsverschiedenheit. Anders liegt die Sache schon hinsichtlich der Epithelmutterzellen. WEISMANN (64) noch unbekannt und wenigstens da, wo sie die Gestalt von Blindsäcken haben, von vielen älteren Forschern für Drüsen gehalten, so noch von FRENZEL (86), wies zuerst GANIN (76) ihre Beziehungen zu dem jungen Epithel nach. Indessen lautet sein Urtheil dahin, dass die Epithelmutterzellen erst beim Beginn der Abstoßung

des Larvenepithels gebildet werden, dasselbe Verhalten, das er auch für die Imaginalringe der anderen Darmabschnitte konstatierte. KARAWAIEW (98) fand dagegen bei *Lasius*, und das Gleiche gilt für *Hydrophilus* und wahrscheinlich alle Insekten, diese Imaginalzellen schon bei dem älteren Embryo. So sahen Verson (98) und RENGEL (97) die imaginalen Zellen schon bei der Larve vorgebildet, und ich bin sicher, dass sie sich, wenn vielleicht noch nicht beim alten Embryo, doch schon bei der jüngsten Larve nachweisen lassen. An ihrer ektodermalen Natur kann nicht gezweifelt werden, wenn man überhaupt die Abstammung des Mitteldarmepithels von diesem Keimblatt anerkennt. Wenn KOROTNEFF (85) zu einer abweichenden Anschauung gelangt, indem er die Kryptenzellen als Mutterzellen der »eigenartigen Drüsen« ansieht und das neue Epithel von einwandernden amöboiden Zellen herleitet, so kann dies nicht sehr befremden, wenn man die Ansicht dieses Forschers über die Natur des larvalen Darmepithels als »Dotterschollen« kennt. Weniger verständlich erscheint es und fordert zur Kritik heraus, wenn ANGLAS (98) in neuester Zeit das imaginale Epithel des Mitteldarmes nicht vom embryonalen Entoderm, sondern vom Mesoderm abstammen lässt.

Hinsichtlich jener Zellenmasse, welche nach KOWALEWSKY (87), VAN REES (89), RENGEL (97) und meinen Studien an *Hydrophilus* zuerst zwischen dem alten Epithel und der Muskulatur auftritt und später ganz oder zum Theil ins Lumen des Darmes gelangt und verdaut wird, lässt sich mit RENGEL (97) behaupten, dass sie aus mesodermalen Zellen besteht, die theils dem Fettkörper, theils dem Blut entstammen. Bei *Hydrophilus* geräth aber nur ein geringer Theil dieser Zellen zwischen das alte und neue Epithel. Dass bei *Tenebrio molitor* hierin ein abweichendes Verhalten vorliegt, erklärt sich zur Genüge aus der verschiedenen Art der Epithelneubildung bei beiden Thieren. Im Übrigen bilden bei *Hydrophilus* wohl dieselben Elemente die Umhüllung des einer Cystenhülle entbehrenden gelben Körpers, wie bei *Tenebrio*.

Die Zerstörung und der Wiederaufbau der Muskulatur ist verschieden beurtheilt worden. KOWALEWSKY (87) stellt die Zerstörung allein auf Rechnung der Phagoocyten, deren Thätigkeit er sehr genau und richtig beschreibt. VAN REES (89) schreibt den Phagoocyten dieselbe Rolle zu. Dagegen findet RENGEL (97) in der Muskulatur keine typischen Körnchenkugeln, sondern schreibt den Verfall derselben chemischen Processen zu. DE BRUYNE (98) sieht (nicht für *Tenebrio*, aber) für *Musca*, *Bombyx*, *Forficula*, *Phryganea*, *Notonecta* und *Nepa*

das Sarkoplasma als Sitz der Hauptthätigkeit an. Erst wenn diese Fibrillen in sich aufgenommen habe, schafften die Leukocyten die Reste fort. Die erste Erscheinung bezeichnet er als »autophagocytose musculaire«, während letztere als die gewöhnliche Phagocytose betrachtet werden müsse. Auch NÖTZEL (98) unterscheidet einen chemischen Process von dem darauf folgenden der Verdauung durch Phagocytosen. Letzterer Process sei bei den Musciden als nebensächliche Erscheinung aufzufassen. Nach VERSON (98) ist vornehmlich die fibrilläre Substanz dem Zerfall ausgesetzt, die von einer frühen granulösen Plasmamasse mit zahlreichen Kernen umgeben ist. Dies scheint DE BRUYNE (98) bis zu einem gewissen Grade zu bestätigen, um so mehr, als auch er (VERSON) das erst spätere Eingreifen der Phagocyten beobachtet. Welchen Antheil das Sarkoplasma oder die Leibessflüssigkeit an der Zerstörung der Muskeln haben, muss zunächst dahingestellt bleiben. Dass ein chemischer Vorgang aber die Thätigkeit der Phagocyten vorbereitet oder auch letztere nach RENGEL (97) ganz fortfällt, lässt sich nicht gut in Abrede stellen. Auch bei *Hydrophilus* kommt dies Verhalten zur Beobachtung.

Die Herkunft der Zellen, aus denen sich die Muskulatur neu bildet, ist noch ein ungelöstes Räthsel. GANIN (76) nimmt an, dass die Kerne des alten Sarkolemmas erhalten bleiben. VAN REES (89) glaubt die Muskeln des neuen Mitteldarmes »von Zellen herleiten zu müssen, die zeitweilig den imaginalen Inselchen von außen angeschmiegt liegen und sich zu der Zeit von den Epithelzellen nicht oder kaum unterscheiden lassen«. DE BRUYNE (98) schließt sich in so fern an GANIN (76) an, als er von *Bombyx* angiebt, dass sich die Muskeln, wie er wörtlich sagt, »au dépens de résidus nucléés« aufbauen. Auch RENGEL (97) meint, dass die Muskelkerne erhalten bleiben. Ich kann mich dieser Anschauung nicht anschließen; denn bei *Hydrophilus* werden die Kerne theils, wie sich deutlich nachweisen lässt, in derselben Weise von Phagocyten verzehrt, wie KOWALEWSKY (87) angiebt, theils verschwinden sie unter Verlust ihrer Tinktionsfähigkeit allmählich. VERSON (98) beobachtete dieselben Spindelzellen, die ich deutlich nur in der Umgebung des Vorder- und Enddarmes nachweisen konnte und die während des Zerfalls der alten Muskulatur erscheinen. Gleich ihm halte ich es für am wahrscheinlichsten, dass ein genetischer Zusammenhang vorliegt zwischen den Kernen der alten und der imaginalen Muskulatur, wengleich ihr eigenthümliches Auftreten am Vorderdarm dagegen zu sprechen scheint. Dabei handelt es sich aber möglicherweise um

eine sekundäre Verschiebung, die sich aus den energischen Bewegungen während der Abtötung erklären dürfte. Gegen die Möglichkeit, dass sich zwischen der Muskulatur vereinzelt Embryonalzellen erhalten, lässt sich nichts einwenden, wenn auch der direkte Nachweis nicht geführt werden konnte.

Berlin, im März 1900.

Litteraturverzeichnis.

- J. ANGLAS, Sur l'histolyse et l'histogénèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol. Paris (10). Tome V. 1898.
- AYERS, On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite *Teleas*. Mem. Boston Soc. nat. Hist. Vol. III. No. 7. 1884.
- BALFOUR, Handbuch der vergl. Embryologie. Übers. von Dr. B. VETTER. Jena 1880.
- BIZZOZERO, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. Mikr. Anat. 1893. Bd. XLII.
- BOBREZKY, Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.
- CHOLODKOWSKY, Die Embryonalentwicklung von *Phylldromia (Blatta) germanica*. Mém. Acad. St. Pétersbourg. (7). Tome XXXVIII. Nr. 5. 1891.
- C. DE BRUYNE, Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. Arch. Biol. Tome XV. p. 181—300. Tome VII—XI.
- DOHRN, Zur Embryologie [der Arthropoden. Centralbl. für d. med. Wissensch. Nr. 54. Berlin 1866.
- DOHRN, Notizen zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1. Heft. 1876.
- J. FRENZEL, Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Arch. Mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.
- GANIN, Über das Darmdrüsenblatt der Arthropoden. Warschauer Universitätsberichte. Bd. I. 1884. (Russisch.)
- GANIN, Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Insekten. Warschau 1876. — Arbeiten der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte.
- GIARDINA, Sul significato morfologico del labro superiore degli insetti. Estratto dal Monitore Zoologico Italiano. Anno X. No. 7. 1899.
- GRABER, Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung bei Insekten. Denkschr. Akad. d. Wiss. Bd. LV. Wien 1888.
- GRABER, Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Akad. d. Wiss. Bd. LVI. Wien 1889.
- GRABER, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Ebenda. Bd. LVII. Wien 1890.

Entwickl. der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. 165

- GRABER, Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Denkschr. Akad. d. Wiss. Bd. LVIII. Wien 1891.
- GRASSI, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Acad. Gioen. Scienz. Nat. Catania (3). Vol. XVIII. 1884.
- HATSCHKE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XI. 1877.
- HEIDER, Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L. I. Theil. Jena 1889.
- O. u. R. HERTWIG, Die Cölothorie. Jena 1881.
- HEYMONS, Die Segmentirung des Insektenkörpers. 1895.
- HEYMONS, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena 1895.
- KARAWAIEW, Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1898.
- KOROTNEFF, Die Embryologie der *Gryllotalpa*. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
- KOROTNEFF, Zur Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biolog. Centralbl. Bd. XIV. Nr. 12. 1894.
- KOWALEWSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7). Bd. XVI. Nr. 12. 1871.
- KOWALEWSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.
- LÉCAILLON, Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.
- LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.
- MAYER, Über die Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. X. 1876.
- MEINERT, Om Mundbygningen hos Insecterne. Saertryk af oversigt over det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling 1897.
- NÖTZEL, Zur Kenntnis der Histolyse. Arch. Path. Anat. Bd. CLI. 1898.
- NUSBAUM, Die Entwicklung der Keimblätter bei *Meloe proscarabaeus*. Marsham. Biol. Centralblatt. Bd. VIII. Nr. 15. 1888.
- PATTEN, The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of *Blatta germanica*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. 1884.
- PATTEN, Studies on the Eyes of Arthropods. Journ. of Morphol. Vol. II. 1888.
- RABITO, Sull' origine dell' intestino medio nella *Mantis religiosa*. Palermo 1898.
- RENGEL, Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.
- RENGEL, Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.
- RITTER, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei *Chironomus*. Diese Zeitschr. Bd. L. 3. Heft. 1890.
- SAVIGNY, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. 2. Mém. p. 40—41. 1816.
- SCHIEMENTZ, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883.
- SCHWARTZE, Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 3. Heft. 1899.
- TICHOMIROFF, Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. Nr. 20. 1879.
- TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte von *Bombyx mori*. Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau 1882. (Russisch.)

- TICHOMIROWA, Zur Embryologie von *Chrysopa*. VIII. russ. Naturf.-Vers. St. Petersburg 1890. Ref. im Biol. Centralbl. Bd. X. Nr. 13, 14. 1890.
- TICHOMIROWA, Sur l'histoire du développement de *Chrysopa perla*. Congr. intern. d. Zool. 2. Session à Moscou. Part. I. 1892.
- VANGEL, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers *Hydrophilus piceus*. 1886.
- VAN REES, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. SPENGLER's zoolog. Jahrbücher. Abth. für Anat. Bd. III. 1889.
- VAN GEHUCHTEN, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata*. La Cellule. Tome VI. 1890.
- VERSON, Zur Entwicklung des Verdauungskanal beim Seidenspinner. Zool. Anz. Bd. XXI. 1898.
- VOELTZKOW, Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. IX. 1889.
- VOELTZKOW, *Melolontha vulgaris*. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Ebenda. Bd. IX. 1889.
- WEISMANN, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. Diese Zeitschr. Bd. XIV. 1864.
- WHEELER, The Embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journ. of Morph. Vol. III. No. 2. 1889.
- WILL, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Abth. für Anat. und Ontog. Bd. III. 1888.
- WITLACZIL, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL. 4. Heft. 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

- | | |
|--|---|
| <i>a</i> , Antenne; | <i>emz</i> , Epithelmutterzellen des Afterdarmes; |
| <i>al</i> , <i>alm</i> , äußere Längsmuskellage; | <i>ep</i> , Epithel; |
| <i>am</i> , Amnion; | <i>ez</i> , Vorderdarmimaginalring; |
| <i>arm</i> , äußere Ringmuskellage; | <i>fbg</i> , faseriges Bindegewebe; |
| <i>a</i> und <i>b</i> , zwei Formen von Regenerationskrypten des Mitteldarmes; | <i>flt</i> , hintere Enddarmklappe; |
| <i>blz</i> , Blutzellen, Leukoeyten; | <i>gf</i> , Anlage des Ganglion frontale; |
| <i>bm</i> , Basalmembran; | <i>gl</i> , Grenzlamelle; |
| <i>cl</i> + <i>br</i> , Anlage von Clypeus und Labrum; | <i>h</i> , Hypopharynx; |
| <i>cep</i> , Kryptenepithel; | <i>hl</i> , hintere Mitteldarmlamelle; |
| <i>chl</i> , Chitinlamelle; | <i>hs</i> , Härchensaum; |
| <i>dk</i> , Dotterkerne; | <i>iep</i> , junges Epithel; |
| <i>ec</i> , Ektoderm; | <i>il</i> , innere Längsmuskellage; |
| <i>ed</i> , Enddarm; | <i>ime</i> , proctodäaler Imaginalring; |
| <i>eep</i> , Enddarmepithel; | <i>irm</i> , innere Ringmuskellage; |
| <i>em</i> , Epithelmutterzellen; | <i>k</i> , embryonaler Kern des Afterdarmes; |
| | <i>kk</i> , Körnchenkugeln; |

<i>hl</i> , hintere Enddarmklappe;	<i>o</i> , Mund;
<i>lb</i> , Labium;	<i>pl</i> , vordere Klappe des Enddarmes;
<i>lbr</i> , <i>lr</i> , Labrum;	<i>pr</i> , Anlage des Proctodäums;
<i>lm</i> , Längsmuskulatur;	<i>rm</i> , Ringmuskulatur;
<i>lsp</i> , Lage der eingewanderten Mesodermzellen;	<i>rw</i> , vorübergehende Ringwallbildung;
<i>m</i> , Mentum;	<i>se</i> , Serosa;
<i>mb</i> , Mesoderm;	<i>smb</i> , strukturlose Membran;
<i>md</i> , Mandibel;	<i>sm</i> , Submentum;
<i>mda</i> , Mitteldarm;	<i>st</i> , Stomodäum;
<i>mep</i> , Mitteldarmepithel;	<i>tp</i> , Tunica propria Basalmembran;
<i>mp</i> , Vas Malpighii;	<i>tr</i> , Tracheen;
<i>mx₁</i> , Maxille des ersten Paares;	<i>vl</i> , vordere Mitteldarmlamelle;
<i>mx₂</i> , Maxille des zweiten Paares;	<i>vz</i> , Zellen verschiedener Herkunft.

Tafel VIII—X.

Fig. 1—10 beziehen sich auf *Hydrophilus*. Fig. 1—8 auf die normale. Fig. 9 bis 10 auf die Nebenform.

Fig. 1—7 stellen auf einander folgende Entwicklungsstadien dar von der Anlage der Mundwerkzeuge bis zu deren Entwicklung beim Embryo vor dem Ausschlüpfen.

Fig. 8. Kopf einer jungen Larve, die Mundgliedmaßen in ihrer definitiven Ausbildung zeigend.

Fig. 9 und 9a stellen zwei verschiedene embryonale Köpfe der Nebenform von *Hydrophilus* dar. Fig. 9 entspricht der Fig. 2 dem Alter nach. Fig. 9a der Fig. 4.

Fig. 10. Kopf einer jungen Larve der Nebenform von *Hydrophilus*.

Fig. 11—14 beziehen sich auf *Dytiscus*.

Fig. 11—13. Auf einander folgende Embryonalstadien bis zur Bildung des Labiums.

Fig. 14. Junge Larve von *Dytiscus*.

Alle weiteren Figuren beziehen sich auf *Hydrophilus*.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch das vordere Ende eines Embryos zur Zeit der ersten Anlage der VorderdarmEinstülpung (*st*), die sich in das darunter liegende Mesoderm (*mb*) einschiebt.

Fig. 16. Sagittalschnitt lateral von der Medianen durch den vorderen Theil eines älteren Embryos. An dem vertieften Stomodäum sieht man die auswachsende Mitteldarmlamelle (*vl*) und den mechanisch verursachten Ringwall (*rw*) angeschnitten. Das Mesoderm hat sich von der hinteren Wand des Stomodäums (*st*) zurückgezogen.

Fig. 17. Die Öffnung des Vorderdarmes liegt frei ohne Grenzlamelle gegen den Dotter vor. Medianer Sagittalschnitt, auf dem schon die ventrale Vereinigung der Mitteldarmlamellen getroffen ist.

Fig. 18. Sagittalschnitt in der Medianebene eines jugendlichen Embryos. Die Anlage des Proctodäums ist frei von Mesoderm und noch gegen den Dotter geschlossen.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch das hintere Ende eines älteren Embryos, etwas lateral. Die Mitteldarmlamelle ist bei *hl* angeschnitten: eine Grenzlamelle gegen den Dotter fehlt.

Fig. 20. Älterer Embryo als Fig. 19. Der Schnitt ist noch mehr lateral geführt, so dass die Vasa Malpighii getroffen sind (*mp*). Die hintere Mitteldarm-lamelle lässt zwei Reihen von Kernen erkennen.

Fig. 21. Querschnitt eines noch mehr vorgeschrittenen Stadiums. Das Proctodäum ist noch getroffen (*pr*) und zeigt seinen Zusammenhang mit den beiden Lamellen (*hl*, *hl*).

Fig. 22. Querschnitt durch dasselbe Stadium, nur weiter nach vorn. Das Proctodäum ist nicht mehr getroffen, nur noch die schmalen Enden der beiden Lamellen (*hl*, *hl*).

Fig. 23. Längsschnitt durch die Wand des Mitteldarmes eines alten Embryos. Die Epithelmutterzellen sind bereits gebildet (*em*).

Fig. 24. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Enddarmes einer Larve nach der zweiten Häutung. Das Epithel gleicht dem der jungen Larve noch sehr.

Fig. 25. Sagittalschnitt durch die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm bei einer ganz jungen Larve. Der Dotter (gelb) ist noch nicht resorbiert. Der Imaginalring für den Enddarm ist (bei *ime*) deutlich zu erkennen.

Fig. 26. Schnitt durch die Ringklappe am Ende des Vorderdarmes einer halb erwachsenen Larve. Der Imaginalring (*ez*) ist sehr deutlich.

Fig. 27. Längsschnitt durch den Mitteldarm einer fressenden Larve in normalem Zustand. Die Epithelmutterzellen haben zur Bildung von Blindsäckchen (*a* und *b*) Veranlassung gegeben, in deren Tiefe sie liegen.

Fig. 28. Längsschnitt durch den Darm einer Larve vor der Verpuppung während der Epithelregeneration. Das junge Epithel (*iep*) ist in der Bildung begriffen, das alte (*ep*) ist abgeworfen.

Fig. 29. Längsschnitt durch den Darm einer alten Larve kurze Zeit vor dem Eintritt ins Puppenstadium. Das neue Epithel bildet eine Lage dicht gedrängter Kerne (*iep*), die keine regelmäßige Anordnung erkennen lassen.

Fig. 30. Querschnitt durch den Enddarm desselben Thieres, wie Fig. 24. etwas weiter nach hinten. Das Epithel ist schon erheblich verändert.

Fig. 31. Längsschnitt im Bereich der hinteren Klappe an der Grenze zwischen vorderem und hinterem Enddarmabschnitt. Der vordere hat noch sein altes Epithel (*ep*), der Afterdarm zeigt die Anfänge der Imaginalinseln (*emz*).

Fig. 32. Längsschnitt durch dieselbe Region, wie Fig. 31, nach der Neubildung des gesammten Epithels und der Muskulatur bei der Puppe am 20. Tage. *v* bedeutet vorn, *h* hinten.

Fig. 1.

Fig. 2.

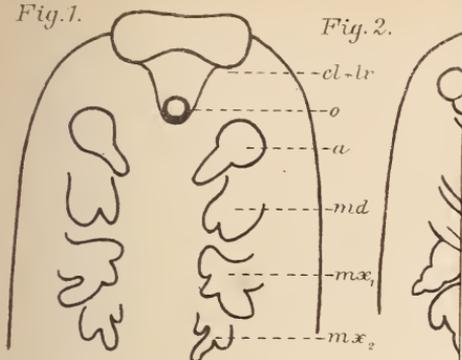


Fig. 5.

Fig. 6.

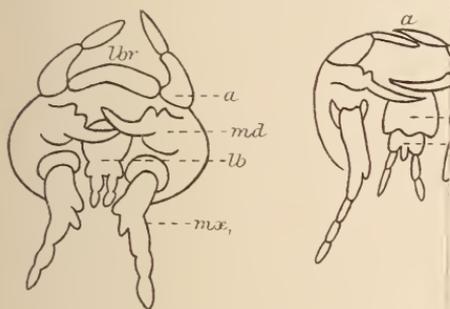


Fig. 9.

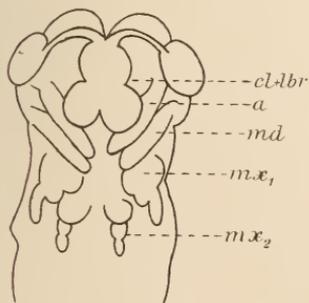
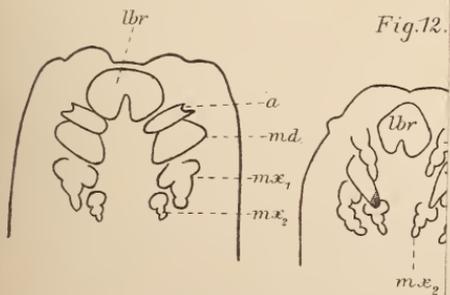


Fig. 11.

Fig. 12.



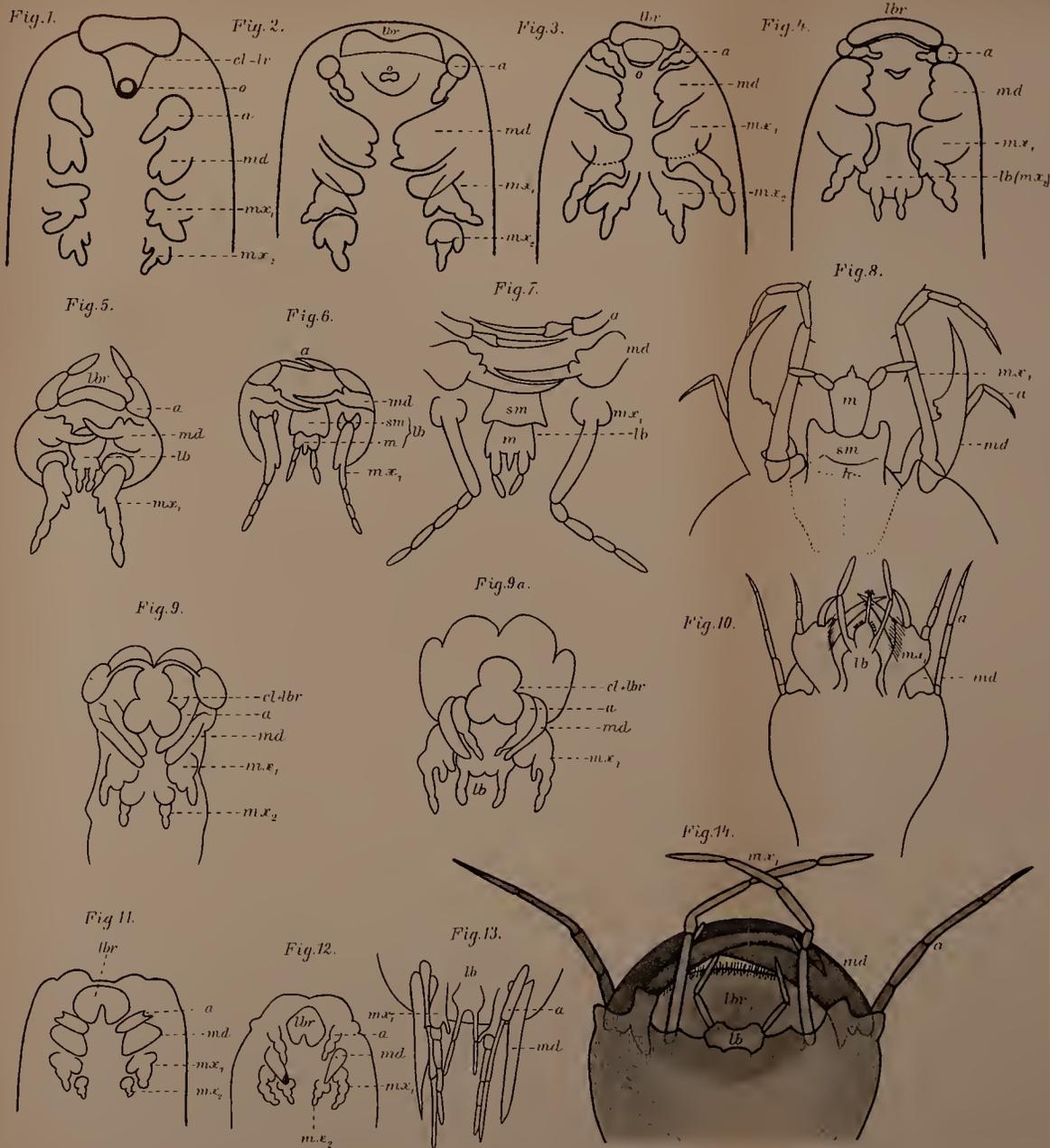


Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 19.

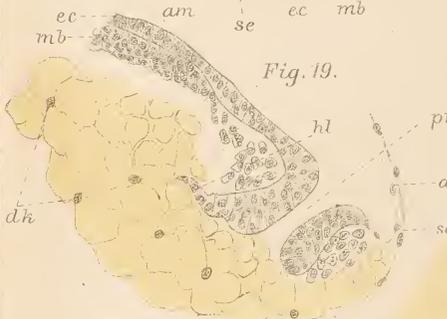


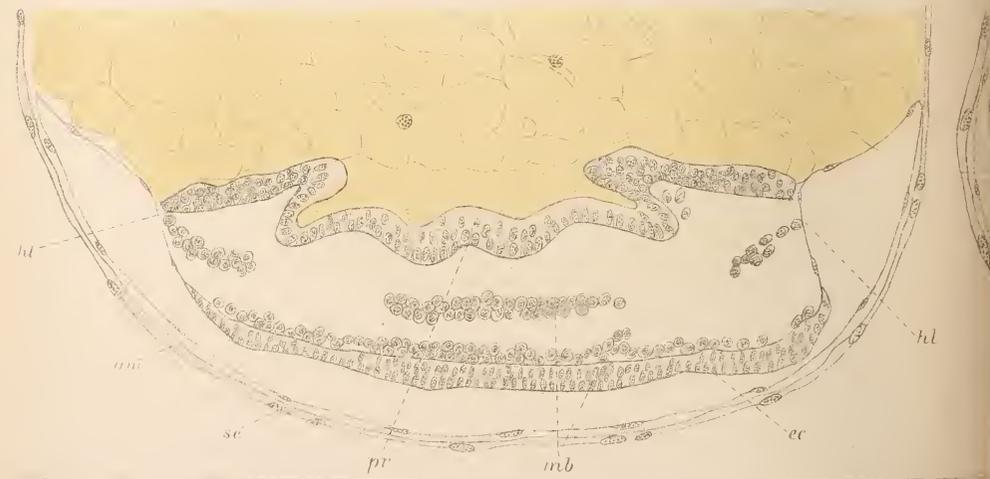
Fig. 20.



Fig. 23.



Fig. 21.



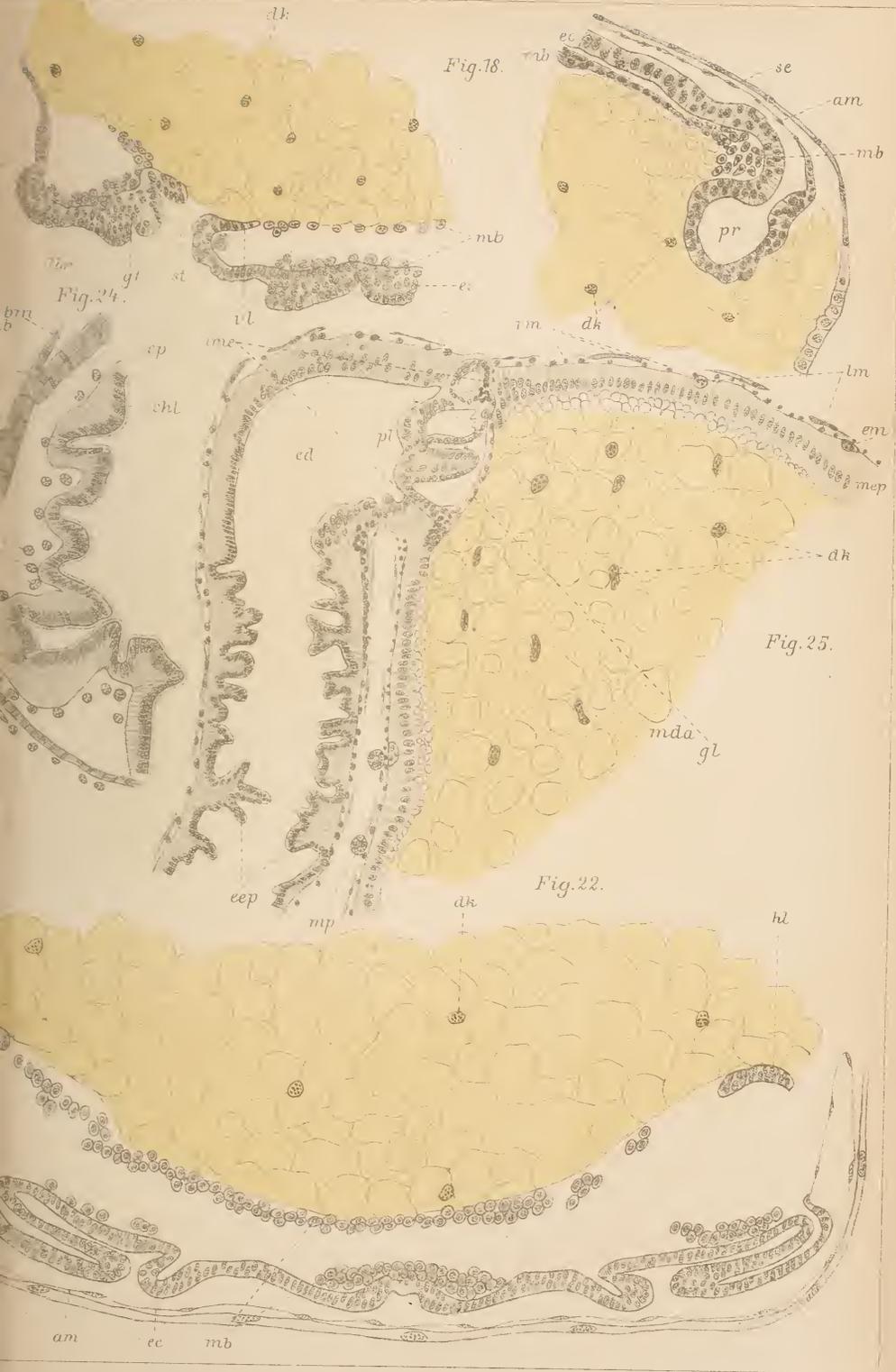


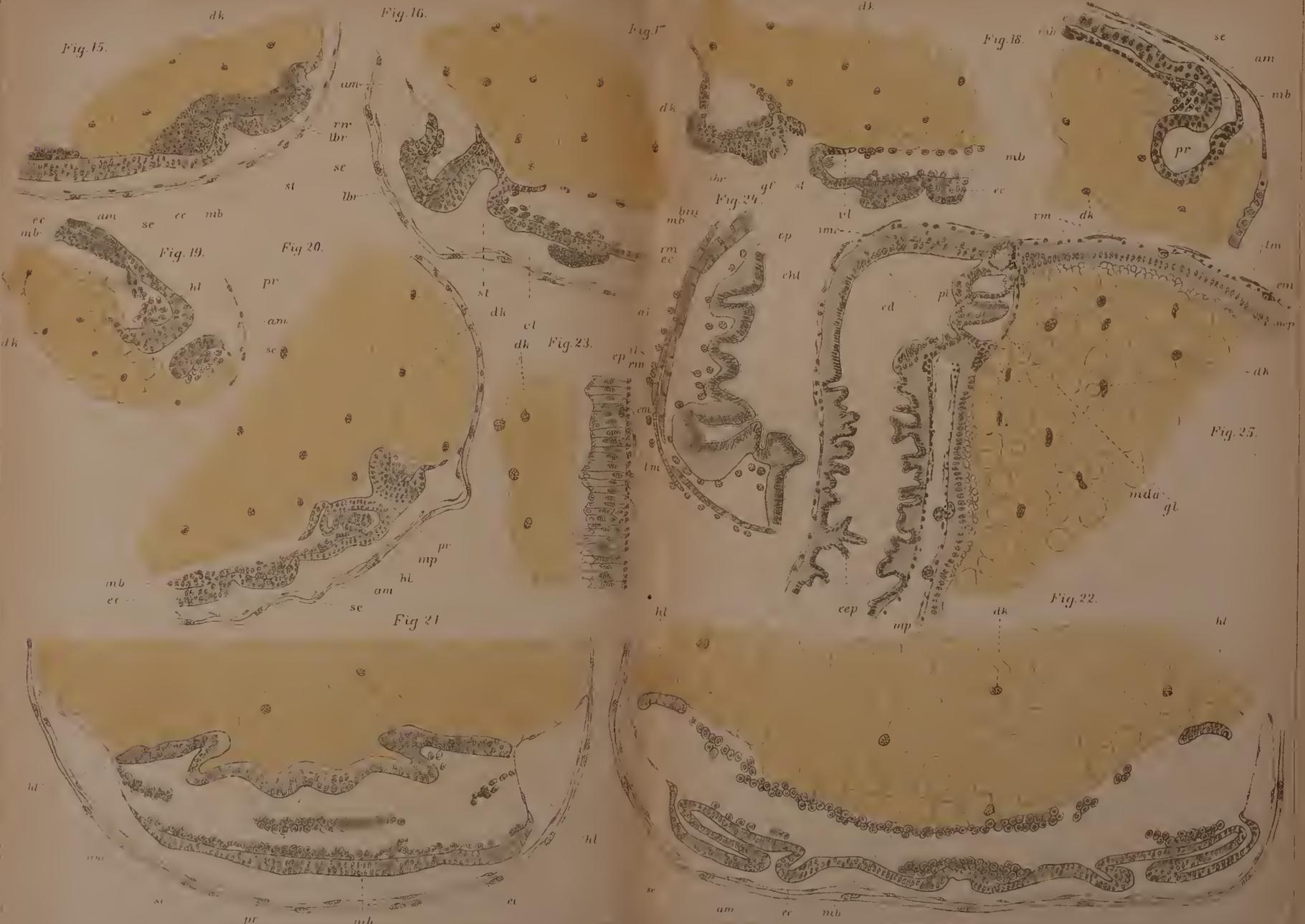
Fig. 18.

Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 22.

am ec mb



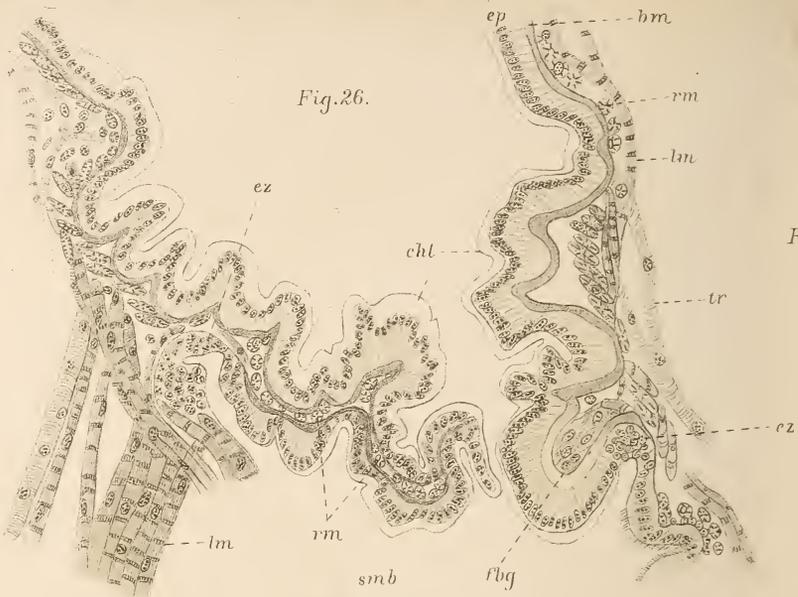


Fig. 26.

Fig. 30.

Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 29.

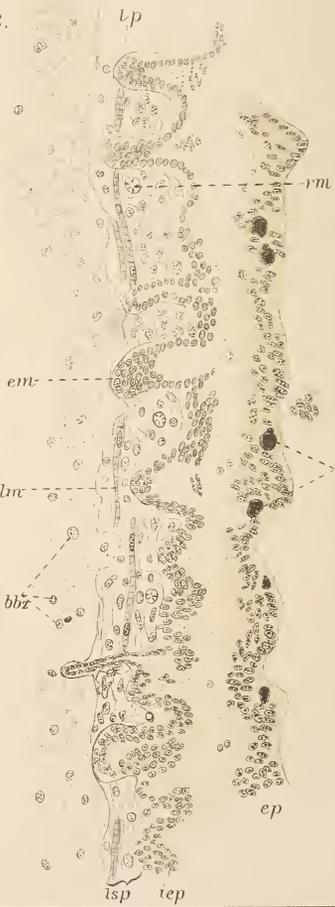
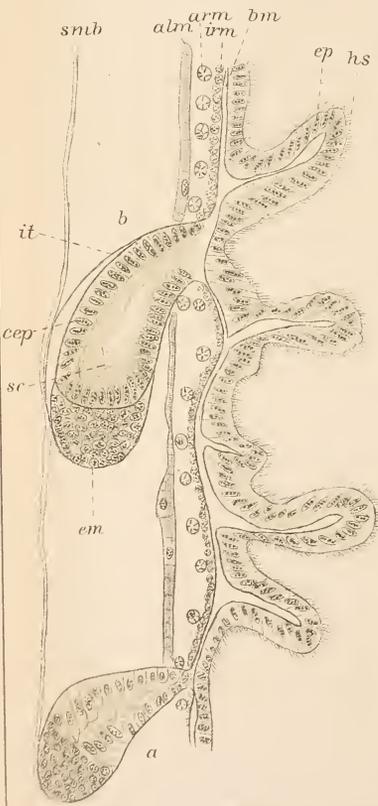


Fig. 31.

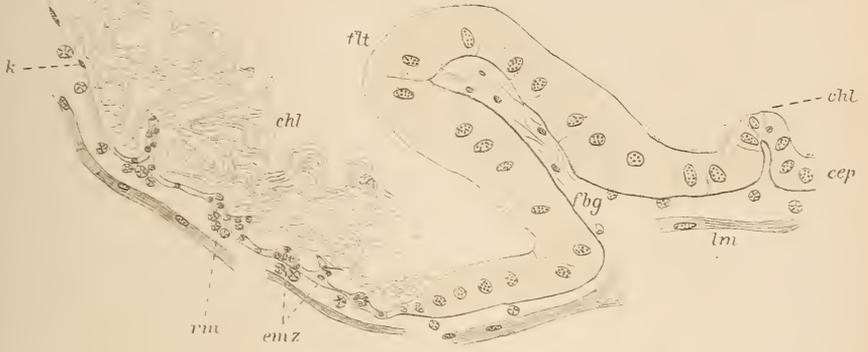
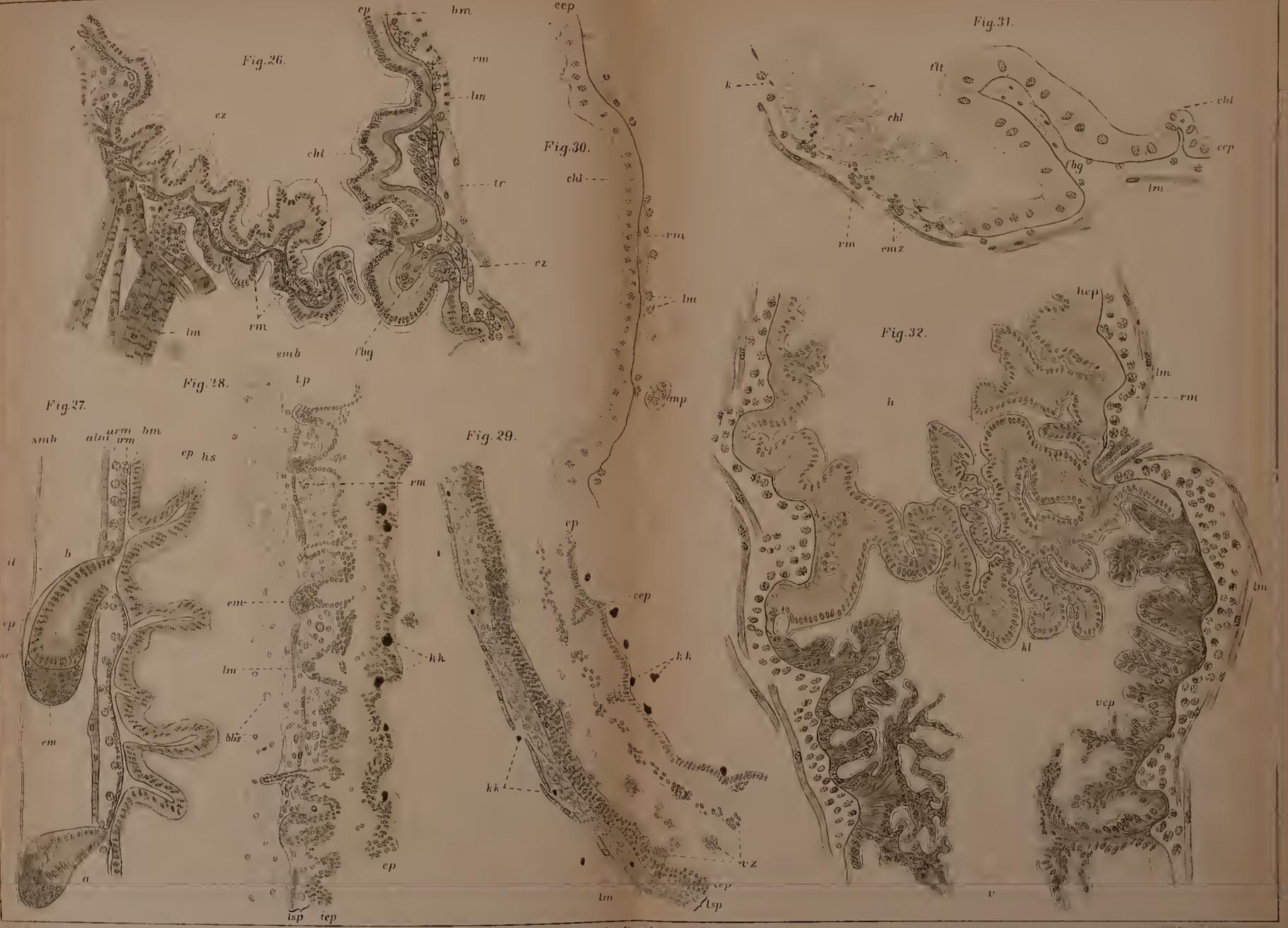


Fig. 32.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [68](#)

Autor(en)/Author(s): Deegener Paul

Artikel/Article: [Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. 113-168](#)