Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 27 (1954)

Heft: 3

Artikel: Beitrag zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Darmkanals der Larve von Melolontha melolontha L.

Autor: Wildbolz, Theodor

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-401222

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 10.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
Band XXVII Heft 3 20. November 1954

Beitrag zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Darmkanals der Larve von Melolontha melolontha L.

von

THEODOR WILDBOLZ

Entomologischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG 194
II. ANATOMIE UND HISTOLOGIE:
1. Literaturübersicht 194
2. Material und Technik 195
3. Anatomische Übersicht 196
4. Vorderdarm
a) Anatomie 197
b) Histologie 198
5. Mitteldarm
a) Anatomie 200
b) Histologie 202
6. Hinterdarm
a) Anatomie 210
b) Histologie 211
c) Elektronenmikroskopische Untersuchung der Dickdarmintima . . 216
7. Peritrophische Membran
a) Anatomische und histologische Untersuchungen 220
b) Elektronenmikroskopische Untersuchungen 222
c) Chemische Zusammensetzung 225
d) Funktion 227
III. PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
1. Passagegeschwindigkeit der Nahrung 227
2. Wasserstoffionenkonzentration und Pufferung von Darmsaft und Haemolymphe
a) Wasserstoffionenkonzentration von Darmsaft und Haemolymphe . 229
b) Pufferung von Mitteldarmsaft und Haemolymphe 231
3. Funktion der Darmabschnitte 234
IV. ZUSAMMENFASSUNG 236
V. LITERATURVERZEICHNIS 237
ERKLÄRUNGEN ZU DEN ABBILDUNGEN 237

I. EINLEITUNG

Seit einigen Jahren werden am Entomologischen Institut und am Institut für landwirtschaftliche Bakteriologie und Gärungsbiologie der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich Untersuchungen über die mikrobiologische Bekämpfung der Larven von *Melolontha melolontha* L. durchgeführt. (Literatur bei WIKÉN, BOVEY, WILLE und WILDBOLZ, 1954.)

Für das Verständnis der pathologischen Veränderungen, die durch die verschiedenen in Untersuchung stehenden Mikroorganismen beim Engerling hervorgerufen werden, ist eine vertiefte Kenntnis des gesunden Tieres Voraussetzung. Besondere Wichtigkeit kommt dem Darmkanal zu, da dieser beim Zustandekommen einer Infektion durch die untersuchten Bakterien- und Rickettsienstämme in der Regel die Eintrittspforte darstellt. Bei der Durchsicht der Literatur ist man davon überrascht, dass auf diesem Gebiet nur spärliche Angaben vorliegen. Wohl haben verschiedene Autoren die Verhältnisse bei Scarabaeidenlarven studiert; aber über die wirtschaftlich wichtigste Art, die Larve des Maikäfers, *Melolontha melolontha* L., liegt bis jetzt keine Gesamtdarstellung vor.

Die vorliegende Arbeit entstand aus dem Bedürfnis, diese Lücke auszufüllen. Dabei wurde die Anatomie und Histologie des Darmes des gesunden Maikäferengerlings untersucht und im Rahmen der Möglichkeiten einige physiologische Fragen abgeklärt.

Unsere Untersuchungen wurden in den Jahren 1952 und 1953 am Entomologischen Institut der E.T.H. unter der verständnisvollen Leitung seines Vorstands, Herrn Prof. Dr. P. Bovey, durchgeführt. Herrn Prof. Bovey und Herrn Prof. T. Wikén, Vorstand des Instituts für landwirtschaftliche Bakteriologie und Gärungsbiologie, die gemeinsam die Forschungen über die mikrobiologische Engerlingsbekämpfung leiten, möchte ich für die wohlwollende Unterstützung meiner Arbeit herzlich danken. Besten Dank für seine wertvollen Anregungen schulde ich meinem lieben Freund Herrn Dr. H. P. Wille. Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyssling und seinen Mitarbeitern, die mir in liebenswürdiger Weise das Arbeiten im Laboratorium für Elektronenmikroskopie ermöglichten, möchte ich meinen lebhaften Dank aussprechen. Für die Benützung von pH-Messgeräten bin ich Herrn Dr. W. Ingold zu grossem Dank verpflichtet.

II. ANATOMIE UND HISTOLOGIE

1. Literaturübersicht

Der Darmkanal der Lamellicornierlarven weist Besonderheiten auf, die schon die Aufmerksamkeit der älteren Insektenanatomen auf sich gezogen haben. Als erster beschreibt SWAMMERDAM (1752) den Darm

von *Oryctes*, RAMDOHR (1811) denjenigen von *Melolontha*. Die frühen anatomischen und histologischen Arbeiten sind bei MINGAZZINI (1889) zusammengestellt, der selber die bisher ausführlichste Darstellung der Anatomie und Histologie des Darmes der Lamellicornierlarven gibt und zwar über *Oryctes*, *Phyllognathus*, *Cetonia*, *Anomala* und *Tropinota*. Vorwiegend anatomische Darstellungen des Darmkanals verdanken wir folgenden Autoren : GRANDI (1925) über *Amphimallus*, *Haplidia* und *Anoxia*, WERNER (1926) über *Potosia*, RITTERSHAUS (1927) über *Phyllopertha* und *Anomala*, WIEDEMANN (1930) über *Oryctes*, *Cetonia* und *Osmoderma*, SNODGRASS (1935) über *Popillia*, GÉRARD (1942) über *Oryctes* und KERN (1950) über *Amphimallus*. Die Innervation des Darmes der *Oryctes*- und *Melolontha*larve wurde von ORLOV (1924) näher untersucht.

2. Material und Technik

Die Versuchstiere (L^2 und L^3) wurden in den verschiedenen Maikäferfluggebieten der Schweiz gegraben. Ein Teil des Materials wurde sofort verarbeitet, der andere wurde zur späteren Verwendung in mit Erde gefüllten Holzkisten und Blumentöpfen im Freien aufbewahrt. Als Nahrung wurden Weizenkörner beigegeben. Für spezielle Zwecke wurden einzelne Tiere unter extremen Temperatur-, Feuchtigkeits- und Nahrungsbedingungen gehalten. Als Behälter dienten dabei runde Blechdosen (7 × 4,5 cm) mit perforiertem Deckel, die mit Erde oder mit angefeuchtetem Korkmehl gefüllt waren. Frischgeschlüpfte L^1 standen uns aus unsern Maikäferzuchten (WILLE und WILDBOLZ, 1953) zur Verfügung.

Der Darmkanal des Engerlings liess sich leicht herauspräparieren, nachdem das Tier mit Essigäther getötet und längs einer Stigmenreihe geöffnet worden war.

Für histologische Zwecke wurden einzelne Darmabschnitte in 0,7 % Natriumchloridlösung isoliert, mit feinen Dornen auf einer Korkscheibe festgesteckt und in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Nach dem Auswaschen des Fixierungsmittels konnten die nun starr gewordenen Objekte vom Kork gelöst und in Porzellansieben durch die Entwässerungsreihe weitergeführt werden. Diese Methode erlaubt eine rasche und gleichmässige Durchdringung der Fixierungs- und Entwässerungsmittel. Dies ist besonders wertvoll bei der Untersuchung des Mitteldarmes, dessen Epithel nur nach sorgfältiger Fixierung klare Bilder liefert. Ferner ist auf diese Weise eine Orientierung der Organe möglich. Zum Studium der Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Organen wurden Engerlinge in toto fixiert. Nach 2—3-stündigem Aufenthalt in der Fixierungsflüssigkeit wurden sie seitlich aufgeschnitten, gleichzeitig wurden die am schwersten schneidbaren oder nicht berücksichtigten Körperteile wie Kopf, Beine und die letzten Abdominalsegmente mit dem viel Erde enthaltenden Dickdarm abgetrenn

und die Fixierung fortgesetzt. Diese Eingriffe gewährleisten ein gutes Eindringen des Fixierungsmittels.

Zur Fixierung verwendeten wir nach orientierenden Versuchen mit den Gemischen nach Bouin und Carnoy das Gemisch nach van Leeuwen (LOTMAR, 1945). Dieses hat eine rasche Durchdringungsfähigkeit und liefert klare Übersichtsbilder. Es setzt sich aus folgenden Teilen zusammen: 12 Teile 1 % Lösung Pikrinsäure in absolutem Alkohol, 2 Teile Chloroform, 2 Teile Formol 40 %, 1 Teil Eisessig. Das Gemisch wird kurz vor Gebrauch hergestellt. Unsere verhältnismässig grossen Objekte waren nach 12—24 Stunden gut durchfixiert und wurden 5—7 Tage in mehrfach gewechseltem 80 % Alkohol ausgewaschen. Für feinere Untersuchungen fixierten wir Organstücke von 5—10 mm Kantenlänge im Gemisch nach Champy. Die Entwässerung erfolgte über Alkohol-Methylbenzoat-Benzol oder mit gleich gutem Erfolg über Dioxan. Nach Einschluss in Paraffin (Schmelzpunkt 51—53°) wurden Schnitte von 6—10 μ Dicke hergestellt. Von den einzelnen Darmabschnitten und von den ganzen Tieren wurden vorwiegend Längsschnitte angefertigt. Diese gestatten einen Gesamtüberblick anhand von relativ wenigen Präparaten. Zum Vergleich stellten wir auch Querschnitte her.

Die besten Färberesultate für Darmepithel und Muskulatur erzielten wir mit der Doppelfärbung mit Haemalaun Mayer und Erythrosin 1 %. Die Intima im Vorder- und Hinterdarm wurde durch die Giemsafärbung, die Basalmembran des Mitteldarmes durch Orcein deutlicher dargestellt. Das mit Champy fixierte Material wurde mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt. Die Vorschriften für Fixierung, Entwässerung und Färbung wurden aus ROMEIS (1948) entnommen.

Die Präparationstechnik für die elektronenmikroskopischen und physiologischen Untersuchungen wird in den betreffenden Abschnitten beschrieben werden.

Für histologische Untersuchungen wurden mehr als 200 Engerlinge verwendet. Die Zahl der für Spezialuntersuchungen gebrauchten Tiere wird jeweils vermerkt werden.

3. Anatomische Übersicht

Eine Übersicht über den Verlauf des Darmkanals im Maikäferengerling von lateral ist in Abb. 1 gegeben. Am Darm haftende dilatatorische Muskeln, Binde- und Fettgewebe, Tracheen und malpighische Gefässe sind entfernt.

Nach dem engen Vorderdarm geht der erweiterte Mitteldarm caudalwärts. Der anschliessende Hinterdarm, der aus dem engen Dünndarm, dem mächtigen Dickdarm und dem zylindrischen Rectum besteht, beschreibt in der Längsrichtung eine S-förmige Windung und endet im Anus.

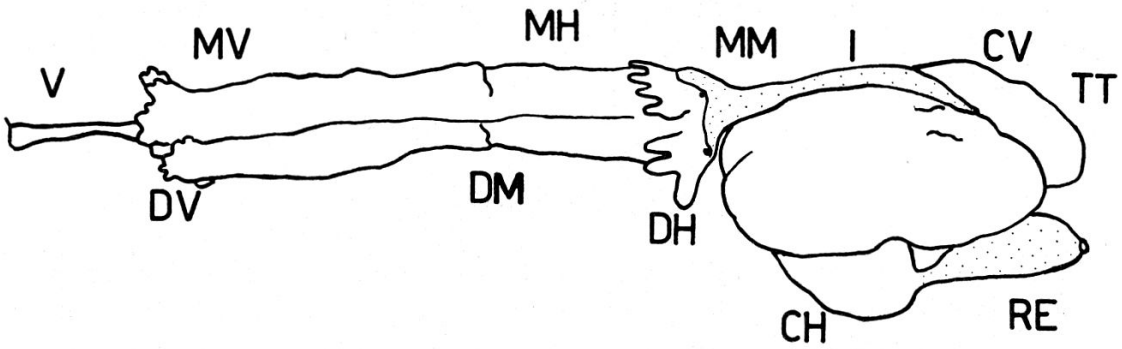


Abb. 1 — Übersichtsbild über den Darmkanal des Maikäferengerlings in seiner natürlichen Lage von lateral. (Erklärung der Abkürzungen Seite 237.)

4. Vorderdarm

a) *Anatomie*

Der Vorderdarm reicht als wenig gegliedertes Rohr von der Mundöffnung bis zum Mitteldarm (Abb. 1, 2). Im vordersten Viertel verengert er sich allmählich, um dann bei schwacher Darmfüllung zylindrisch bis zum Mitteldarmanfang zu führen. Bei der Mundöffnung setzt er ventral an dem zu einer Kauplatte ausgebildeten Hypopharynx, dorsal am häutigen Epipharynx an. Der vordere, sich verengernde Darmabschnitt muss als Pharynx bezeichnet werden. Er ist durch kräftige Dilatatoren dorsal und lateral mit der Kopfkapsel, ventral mit dem Tentorium verbunden. Am Vorderrand des Pharynx setzen zwei dorsalgerichtete Muskelstränge an stäbchenförmigen Apodemen an. Bei dem auf den Pharynx folgenden restlichen Teil des Darmes handelt es sich um den Oesophagus. Seine hintere Hälfte, vielleicht eine erste Differenzierung der Ingluvies, ist bei starker Füllung des Mitteldarmes auf das Zweifache bis Dreifache des Durchmessers in leerem Zustand gedehnt. Bei Nahrungsaufnahme ist auch der Pharynx stark erweitert (Abb. 2). Zwischen diesen Abschnitten bleibt der Darm meist leer. Die Wandmuskulatur gestattet hier nur ein portionenweises Übertreten von Darminhalt bei der Nahrungsaufnahme oder bei der Regurgitation. Wird der Vorderdarm bei frischsezierten Tieren in der Mitte durchgeschnitten, so fliesst an der Schnittstelle kein Darmsaft aus, auch wenn der hintere Darmteil periodisch vom Mitteldarm her gefüllt und wieder entleert wird. Frischaufgenommene Nahrung wird mit regurgitiertem Mitteldarmsaft vermischt, dadurch wird ihre Passage durch den Vorderdarm erleichtert. Engerlinge, die mechanisch oder chemisch (z. B. durch Aether) gereizt werden, lassen die dunkelbraune Flüssigkeit aus ihrer Mundöffnung austreten.

Eine kräftige Valvula cardiaca ragt wulstförmig in den Mitteldarm hinein und gewährleistet dessen vorderen Abschluss.

Speicheldrüsen konnten beim Engerling von *Melolontha* nicht nachgewiesen werden, eine Feststellung die schon bei anderen Scarabaeidenlarven gemacht wurde (MINGAZZINI, 1889).

b) Histologie

Eine sehr dünne bindegewebige Hülle umgibt aussen den ganzen Vorderdarm. Auf sie folgt nach innen Quer- und Längsmuskulatur. Die Quermuskelbündel liegen in mehrfacher Schicht, wobei im Pharynx 4—5 Schichten, im Oesophagus meist 2—3 vorhanden sind. Die Längsmuskelbündel sind zu Gruppen angeordnet und ähnlich wie die erwähnten dilatatorischen Muskeln im Epithel inseriert.

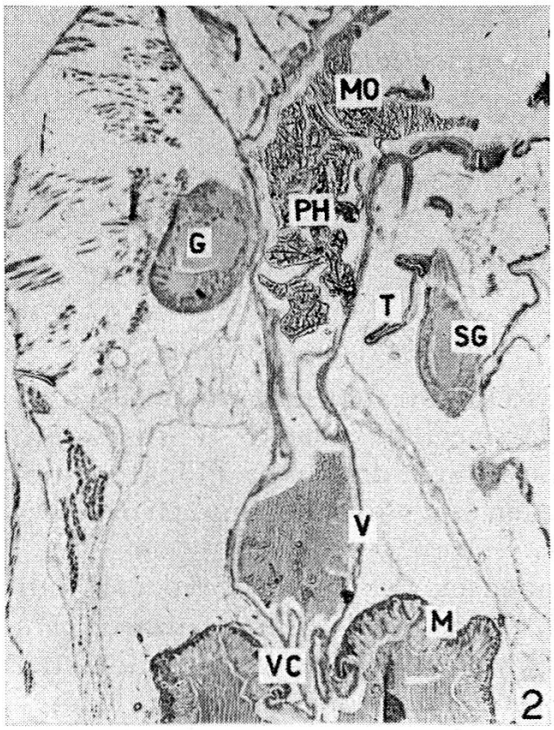
Der Vorderdarm zeigt einen ähnlichen Aufbau wie die äussere Körperdecke. Das flache Epithel ruht auf einer strukturlosen Basalmembran und wird von einer chitinhaltigen Intima überschichtet (Abb. 5, V). Die Darmwand ist in ihrem ganzen Verlauf in Längsfalten gelegt, deren Scheitel gegen das Zentrum des Darmlumens gerichtet sind. Die Zahl der Falten beträgt höchstens 8, stellenweise ist ein Teil davon verkleinert oder reduziert, seltener sind einzelne Falten zu Doppelfalten mit gemeinsamer Basis aufgeworfen.

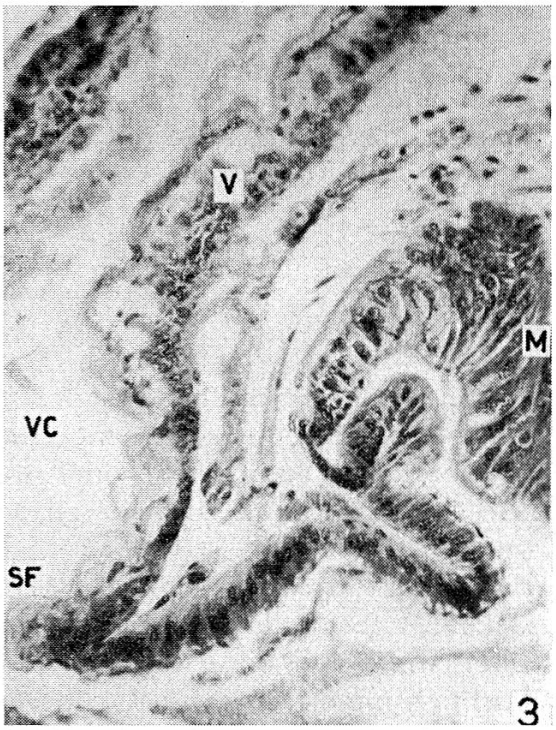
Das Epithel besteht im Schnitt aus quadratischen oder schwach hochrechteckigen Zellen. Der Durchmesser der runden bis schwachovalen Kerne beträgt etwa $^2/_3$ der Zellhöhe. Das Chromatin der Kerne ist körnig und locker. Das Plasma erscheint einheitlich gefärbt. Einzig am Zellscheitel ist oft eine Schicht ungefärbter, glänzender Granula sichtbar. Bei einigen Objekten ragt das Plasma spitzwinklig oder schlierenförmig in die Cuticula.

Auffällig ist die Ausbildung des Epithels in der Valvula cardiaca (Abb. 3). Die im Bild links unten sichtbare Epithelfalte wird bei Verschluss der Valvula gegen eine ähnliche Falte auf der Gegenseite (auf dem Bild nicht sichtbar, weiter links) gepresst. Die Höhe der Epithelzellen nimmt in der Valvula zu, während die Cuticula immer dünner wird und beim Übergang zum Mitteldarm kaum mehr erkennbar ist. Das Zellplasma ist gut färbbar und erinnert an dasjenige von Mitteldarmzellen. Zwischen den hohen Valvulazellen und dem Mitteldarmepithel sind 6—8 niedrige, pflasterartige Zellen eingeschoben, die fast völlig von ihren Kernen ausgefüllt werden.

Im übrigen Vorderdarm ist die Intima meist zwei- bis viermal dicker als das Epithel (bei L^3 20—180 μ). Im Pharynx erreicht ihre Stärke am Scheitel der Falten das Zehnfache der Epithelhöhe.

In ihrem Aufbau kann man an der Intima deutlich eine dünne Epicuticula erkennen, welche am Pharynx mit feinen Zähnchen versehen ist. Im hintern Oesophagus ist die Hauptschicht der Intima oft in zwei horizontale Bezirke geschieden. Während die locker gebaute innere Schicht bei der Präparation leicht den Zusammenhang mit dem





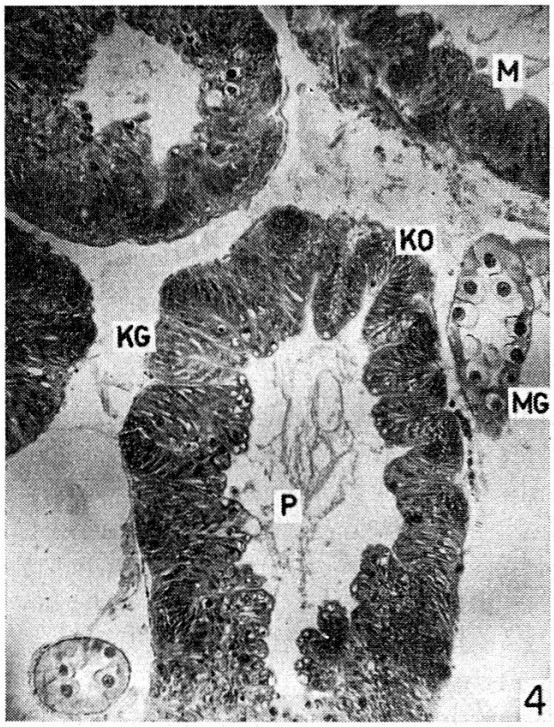


Abb. 2. — Längsschnitt durch den Vorderdarm und den Anfang des Mitteldarmes einer drei Tage alten L^1. Der Pharynx (PH) ist mit Nahrung gefüllt. (25 ×)

Abb. 3. — Längschnitt durch einen Teil der Valvula cardiaca (VC). Links oben ist das Ende des Vorderdarmes (V) sichtbar. Bei Verschluss der Valve wird die Schliessfalte (SF) gegen eine entsprechende Falte (weiter links, ausserhalb des Bildes) gepresst. (150 ×)

Abb. 4. — Längschnitt durch den vordern Mitteldarm (M). Drei vordere Blindsäcke sind schräg geschnitten. In ihnen sind Krypten mit enger (KG) und mit weiter Öffnung (KO) vorhanden. (60 ×)

Abb. 5. — Querschnitt durch einen Mitteldarmblindsack der vorderen Serie mit enger Krypte und Regenerationsnest (R). Oben ist ein Stück der Vorderdarmwand im Längsschnitt sichtbar (V). (230 ×)

Epithel verliert, bleibt aussen eine kompakte Decke erhalten. Eine eigentliche Sklerotisierung dieser Aussenschicht konnte nur bei drei Tieren im vorderen Oesophagus festgestellt werden.

5. Mitteldarm

a) *Anatomie*

Bei seinem Beginn setzt der Mitteldarm an der Valvula cardiaca an und bildet eine senkrecht zur Darmachse stehende Vorderwand. Er zieht sich dann mehr oder weniger zylindrisch nach hinten, um im letzten Abschnitt dünner zu werden und in den Dünndarm überzuleiten (Abb. 1).

Charakteristisch ist das Vorhandensein von drei Serien Blindsäcken, Caeca oder Divertikel. Die erste Serie steht kranzartig am Übergang von Vorderwand zu Seitenwand. Die oralwärts gerichteten Ausbuchtungen sind zu Gruppen vereinigt, wobei die vier Hauptgruppen median durch tiefe, lateral durch flachere Trennfurchen geschieden sind. Jede Gruppe umfasst zwei Blindsäcke, die bei starker Füllung des Mitteldarms je 4—5 Höckerchen tragen. Im Maximum sind also 32—40 solcher Höckerchen sichtbar ; bei geringer Darmfüllung sieht man dagegen nur die 4 Doppelgruppen von Blindsäcken. An der Vorderwand zwischen einmündendem Vorderdarm und den eigentlichen Blindsäcken treten bei starker Darmfüllung weitere einteilige oder mehrteilige, flache Ausbuchtungen auf.

Am gefüllten Mitteldarm ist wenig hinter seiner Mitte ein Kranz von 8 gleichartigen, flachen Höckern erkennbar. Es handelt sich dabei um die Rudimente der zweiten Blindsackserie.

Die hintere Serie hingegen besteht aus langen fingerförmig nach vorn gerichteten Säcken, die in einer ventralen und einer dorsalen Gruppe angeordnet sind. Die ventrale besitzt beidseits der Medianlinie je drei Säcke, deren Länge von aussen nach innen zunimmt. Weiter hinten am Mitteldarm setzt die dorsale Gruppe an. Beidseits der Medianlinie umfasst sie je vier Säcke, von denen die am meisten median gelegenen am kleinsten sind. Die Länge nimmt beim 2. und 3. zu, um beim äussersten wieder etwas abzunehmen.

Bei den früher untersuchten Scarabaeidenlarven (MINGAZZINI 1889, RITTERSHAUS 1927) sind die Blindsäcke ebenfalls in drei Serien angeordnet, wobei namentlich bei *Oryctes* die mittleren und die vorderen kräftiger ausgebildet sind als bei *Melolontha*.

Nach der äusseren Gestaltung der Darmwand zeigt der Mitteldarm eine Gliederung in zwei Abschnitte, deren Grenzlinie hinter der mittleren Blindsackserie verläuft. Vorn erscheint die Wand fein gefeldert, hinten dagegen ist sie strukturlos und glatt. Die Form des Mitteldarms ist recht variabel, doch ist sie in den meisten Fällen annähernd zylindrisch.

Bei einigen Tieren ist der Vorderteil kugelförmig aufgetrieben, während der hintere Teil leer und kontrahiert ist. Dieses unterschiedliche Verhalten kann mit der Beobachtung von ORLOV (1924) in Zusammenhang stehen, dass der vordere Mitteldarm im Gegensatz zum hinteren sensible Nervenzellen besitzt und allgemein stärker innerviert ist.

In Bezug auf ihren Inhalt weichen die beiden Darmhälften stark voneinander ab. Der vordere Teil enthält neben der peritrophischen Membran, die den ganzen Mitteldarm durchzieht (näheres darüber S. 220), vor allem dunkelbraunen Darmsaft. Dieser wird offenbar in diesem Abschnitt und besonders in den vordern Blindsäcken gebildet. Im hintern Teil dagegen ist nur wenig hellbrauner Darmsaft vorhanden ; das Lumen wird von festem Darminhalt ausgefüllt. Die vorderen Blindsäcke besitzen denselben Inhalt wie der angrenzende Bereich des Mitteldarmes ; in der hinteren dorsalen Serie findet sich hellbrauner Darmsaft wie im anschliessenden Darm ; ventral hingegen ist der Inhalt farblos.

Bei starker Darmaktivität füllen weisse Kristalle die Basispartie der hinteren ventralen Blindsäcke und einen Teil ihres Lumens. Ob diese Kristalle allerdings aus den Blindsäcken oder aus den wenig hinter den Blindsäcken einmündenden « ventralen » Malpighigefässen stammen, liess sich nicht entscheiden. Die Kristalle können nur in sehr kleiner Menge gewonnen werden, so dass eine Umkristallisation und eine chemische Analyse unmöglich war. In Wasser ist der Stoff nur wenig löslich. Unsere erste Vermutung, es handle sich um Harnsäurekristalle, erwies sich als falsch. Papierchromatographische Parallelbestimmungen mit chemisch reiner Harnsäure und dem fraglichen Stoff wurden durchgeführt. Die Substanzen wurden in wässeriger Lösung auf das Papier gebracht und in Phenol-Wasser laufen gelassen. Entwickelt wurden die Flecken durch Aufsprühen von 1 % wässeriger Silbernitratlösung in Anwesenheit von Alkali. Die Harnsäure zeigte dunkelbraune Flecken, während die untersuchte Substanz hellbraune, aber immer noch deutliche Flecken ergab, die aber ca. dreimal weniger weit gewandert waren als Harnsäure. Weitere Vermutungen, es handle sich um Proteinkristalle, wie es für die in den Zellkernen des Mitteldarmepithels bei *Oryctes* beschriebenen Kristalle (MINGAZZINI, 1889) zutreffen wird, oder um Oxalate, konnten mangels Material nicht nachgeprüft werden.

Längs der Laterallinien und Medianlinien ziehen sich am Mitteldarm leistenartige, helle Muskelstränge. Der Dorsalstrang ist nur schwach, der ventrale doppelt. Bei *Oryctes* (MINGAZZINI) ist der Ventralstrang als kräftige Längsfurche ausgebildet.

Die Abgrenzung zwischen Mitteldarm und Hinterdarm ist durch einen nach aussen vorspringenden Wulst der Hinterdarmwand gekennzeichnet, der von der Basis der ventralen Blindsackgruppe schräg nach hinten zur Basis der dorsalen Gruppe verläuft.

Auf der erwähnten Grenzlinie liegt die Einmündungsstelle der zwei Paare malpighischer Gefässe (Abb. 1). Ein Paar setzt auf der Ventrallinie an der Basis der ventralen Blindsäcke und je ein Schlauch beidseits an der Basis der äussersten dorsalen Blindsäcke an.

Die beiden Malpighipaare unterscheiden sich schon äusserlich, indem die dünnen ventral mündenden weisslich, die gröberen lateral mündenden gelblich gefärbt sind.

Alle Schläuche beginnen dorsal vom Rectum als verschlungenes Flechtwerk. Je einer der ventralen und der lateralen Schläuche ziehen sich dem Dickdarm entlang und folgen in Windungen der Dorsalseite des Mitteldarms oralwärts. Die ventralen Gefässe kommen bis in die Region der mittleren Blindsäcke, die lateralen erreichen die vorderen Blindsäcke. In neuen Windungen führen die Schläuche dann wieder caudalwärts zur Mündungsstelle in den Darm.

LISON (1938) hat an der Imago von *Oryctes* und GÉRARD (1942) an deren Larve experimentell Unterschiede in der Funktion der lateralen und ventralen Gefässe aufgezeigt. Ihre Ergebnisse konnten bei *Melolontha*larven bestätigt werden. Engerlinge, denen 0,1 % wässerige Indigokarminlösung in die Haemolymphe injiziert wird, scheiden den Farbstoff in 10—20 Minuten durch die lateralen Malpighi aus, die ventralen bleiben ungefärbt. Diese Tatsache und das Fehlen von Uratkristallen in den ventralen Gefässen zeigen, dass diese bei der Exkretion von Farbstoffen und Harnsäure nicht mitwirken dürften. Die Frage bleibt offen, ob sie an der Bildung der Kristalle, die sich in den ventralen Blindsäcken ansammeln, beteiligt sind.

b) *Histologie*

Die Wand des Mitteldarms setzt sich von aussen nach innen aus folgenden Schichten zusammen :

Peritonealhülle
Längs- und Quermuskulatur
Basalmembran
Darmepithel (Abb. 4—10).

Die Peritonealhülle umgibt als dünne bindegewebige Schicht den ganzen Mitteldarm. Sie besteht aus einer wenig färbbaren Grundsubstanz, in der sich in unregelmässigen Abständen Zellkerne finden. An diesen Stellen werden die beiden die Hülle abgrenzenden Membranen, die sonst eng aneinander liegen, auseinandergetrieben. Zellgrenzen sind keine festzustellen.

Eine weitere Bindegewebsschicht ausserhalb der Peritonealhülle hält die malpighischen Schläuche mit dem Mitteldarm in Verbindung (Abb. 10).

LAZARENKO (1925), der an der Larve von *Oryctes* mit spezifischen Bindegewebsfärbungen gearbeitet hat, erwähnt eine Hülle um den

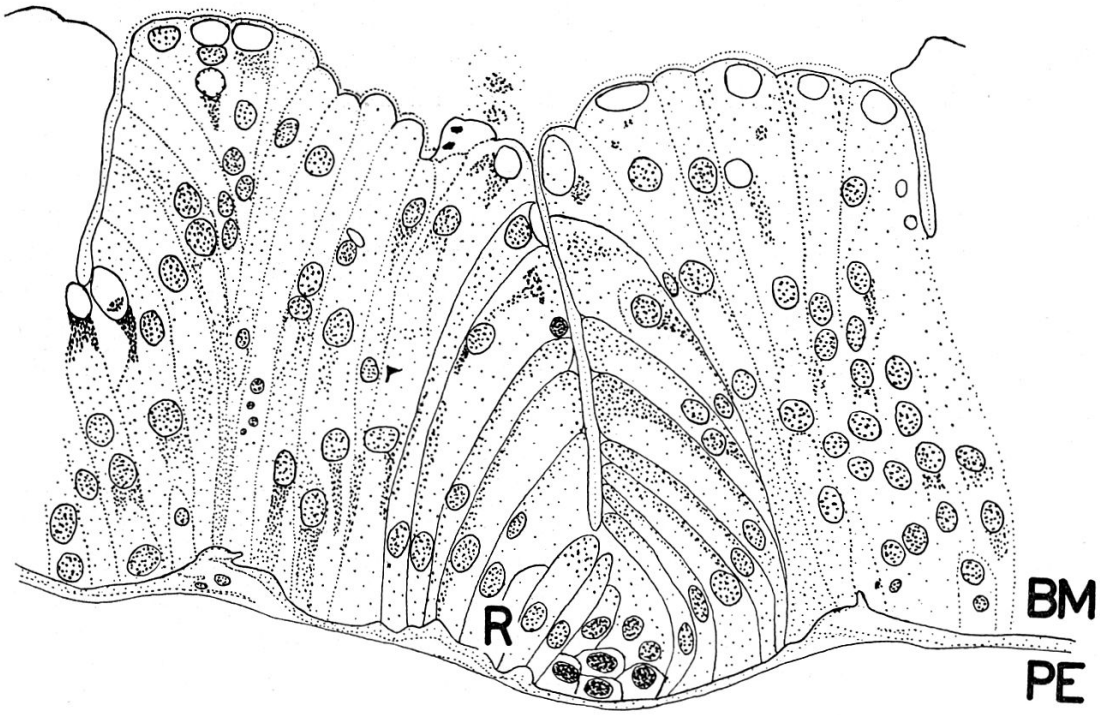


Abb. 6. — Längsschnitt durch den vordern Mitteldarm mit enger Epithelkrypte. An ihrer Basis liegt ein Regenerationsnest (R). (300 ×)

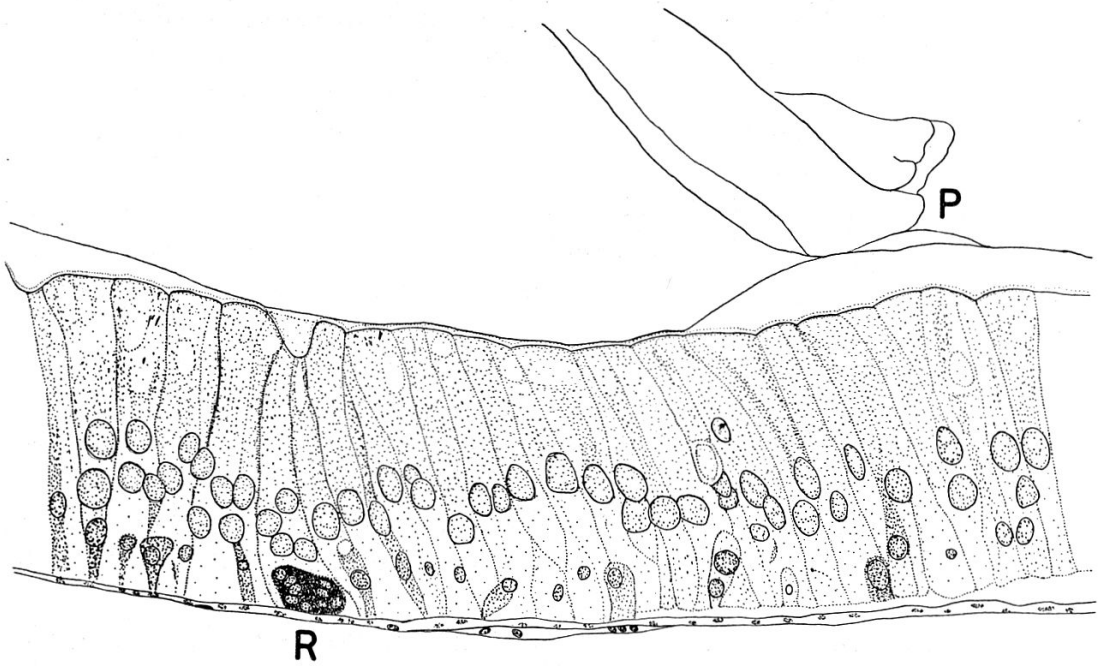


Abb. 7. — Längsschnitt durch den hinteren Mitteldarm mit flachem Epithel. Am Grunde der Zylinderzellen sitzt ein Regenerationsnest und mehrere einzelstehende, intensiver gefärbte, kleinere Zellen. Die peritrophische Membran (P) ist nach dem Darmlumen hin verzweigt und zeigt ein «Ablösungsbild» vom Stäbchensaum. (200 ×)

Mitteldarm, die der Peritonealhülle entsprechen wird. Von dieser Hülle gehen Fäserchen zur Leibeshöhle; die Tracheenenden und Nervenbahnen am Mitteldarm sind ebenfalls von Bindegewebe umgeben; dasselbe gilt für die Wandmuskulatur.

Der Mitteldarm besitzt eine auffällig dünne Muskulatur, die nur schwach kontrahiert und für sich allein die rasche Nahrungspassage nicht bewerkstelligen könnte. Bei einem frischsezierten Tier konnten wir in 0,7 % Natriumchloridlösung noch längere Zeit Kontraktionen der Muskulatur der ventralen hinteren Blindsäcke beobachten, welche zwischen den Blindsackgruppen beidseits der Medianlinie alternierten. Die Peristaltik des übrigen Mitteldarmes konnten wir dagegen in vitro nie verfolgen.

Die Längsmuskelbündel sind in grossen Abständen angeordnet, auf sie folgt innen eine Schicht dichter liegender Quermuskelbündel (Abb. 9, MQ). Im Schnitt tritt die Querstreifung der Mitteldarmmuskulatur nur schwach hervor im Gegensatz zur Muskulatur der übrigen Darmabschnitte. Schon früher haben wir auf die Muskelbündel auf den Lateral- und Medianlinien hingewiesen.

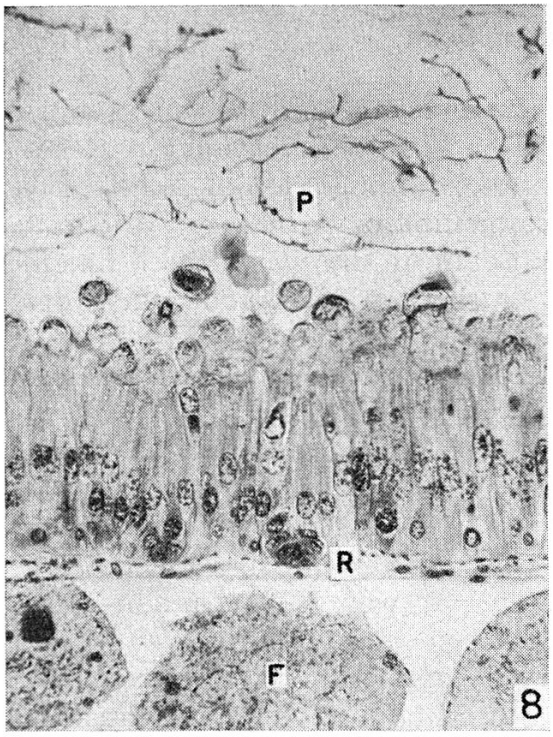
MINGAZZINI (1889) hat an seinem Untersuchungsmaterial an Totalpräparaten der Muskulatur den Verlauf der Muskelbündel eingehend studiert, weshalb wir diese Frage weniger verfolgten. Immerhin sei erwähnt, dass bei *Melolontha* die hinteren Blindsäcke eine starke, die vorderen Blindsäcke eine schwache, aber immer noch deutliche Muskulatur besitzen.

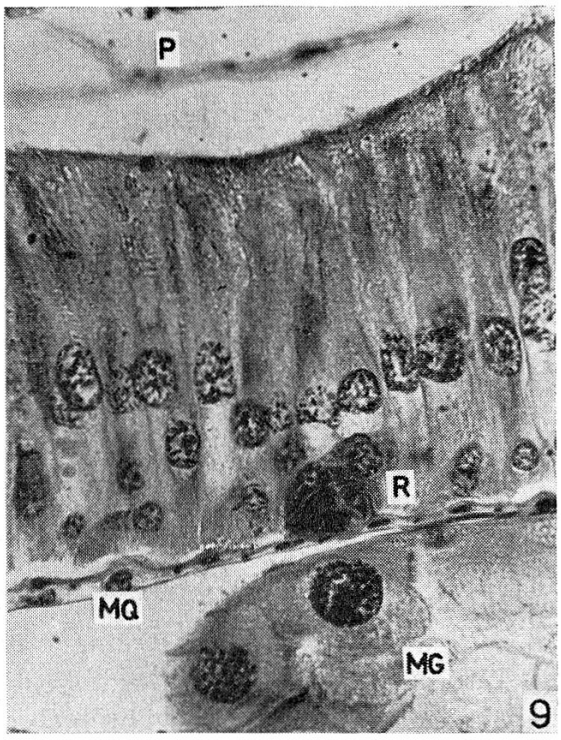
Das Darmepithel sitzt fest auf der strukturlosen Basalmembran. Diese wird durch Erythrosin und besonders deutlich durch Orcein gefärbt; gut sichtbar ist sie ferner in mit Champy fixiertem Material. Die Membran erscheint vollständig homogen ohne Andeutung von Fibrillen oder Zellbestandteilen.

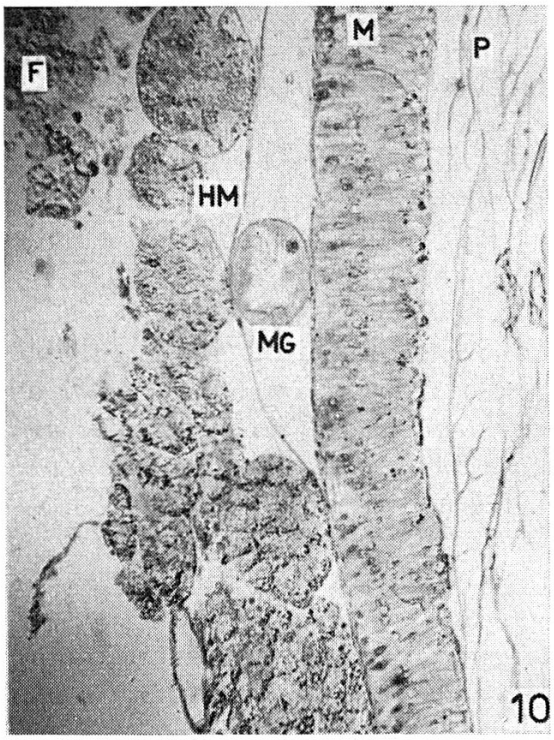
Die früher erwähnte Zweiteilung der Mitteldarmwand lässt sich auch histologisch am Darmepithel nachweisen. Unterschiede in der Ausbildung der Darmabschnitte wurden schon von MINGAZZINI erwähnt, aber bisher noch nie deutlich dargestellt.

Bei geöffnetem Darm erscheint die Innenseite des vorderen Teiles ähnlich gefeldert wie seine Aussenwand. Unter der Präparierlupe (50 ×) sind halbkugelig nach innen vorgewölbte Zotten erkennbar, die in Längs- und Querrichtung in Reihen angeordnet sind und die bei L^2 und L^3 einen Durchmesser von ca. 100 μ besitzen. Der hintere Darmteil ist dagegen auch von innen gleichförmig, seine Oberfläche erscheint wie mit Tröpfchen besetzt.

Im Schnittbild (Abb. 4—6) wechseln im vordern Teil vorspringende Zotten mit eingebuchteten Krypten. Im hintern Teil bleibt das Epithel eben und besitzt nur wenige Regenerationsnester (Abb. 7—10). Auffällig ist ferner, dass die Zellen im Vorderteil viel stärker färbbar sind als diejenigen im Hinterteil.







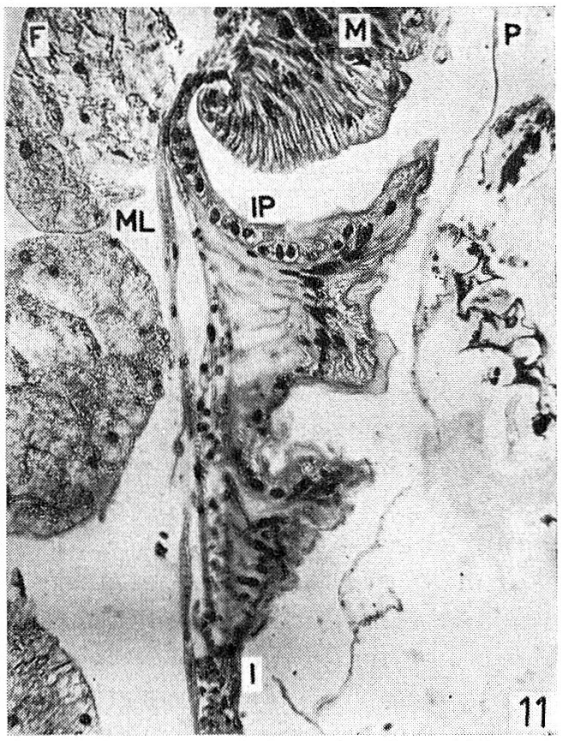


Abb. 8. — Längsschnitt durch den hintern Mitteldarm. Aus dem Epithel treten Plasmaschollen mit Kernbestandteilen aus ; mehrschichtige, verzweigte peritrophische Membran. (145 ×)

Abb. 9. — Längsschnitt durch den hintern Mitteldarm. Unten links und unten rechts ist das Epithel von der Basalmembran gelöst. Basalmembran und Peritonealhülle schliessen Quermuskelbündel ein. (290 ×)

Abb. 10. — Längsschnitt durch den hintern Mitteldarm. Eine Bindegewebeschicht (HM) hält ein malpighisches Gefäss (MG) mit dem Mitteldarm in Verbindung. Verzweigte peritrophische Membran (P) mit « Ablösungsfigur ». (60 ×)

Abb. 11. — Längsschnitt durch den Übergang vom Mitteldarm (M) zum Dünndarm mit dem Terminalwulst am Dünndarmanfang. Ein Plattenepithel (IP) führt bis an die Spitze dieses Wulstes. (145 ×)

Das Darmepithel besteht aus Zylinderzellen und Regenerationszellen. Im vorderen Darmteil sind die zu Gruppen vereinigten Regenerationszellen am Grund der Krypten zu finden (Abb. 4—6). Bei schwacher Darmfüllung ist die Basalmembran in diesem Abschnitt stärker gefaltet. Schmale Falten greifen dann in die Darmzotten hinein und die Regenerationsnester liegen in flachen Ausbuchtungen der Basalmembran. Es handelt sich aber nicht um eigentliche Ausstülpungen der Darmwand d. h. um Regenerationskrypten, wie sie bei *Dytiscus* auftreten (RUNGIUS, 1911).

MINGAZZINI hebt besonders bei *Oryctes* die falten- und ausbuchtungsreiche Aussenoberfläche im vorderen Darmabschnitt im Gegensatz zur glatten Wand des hinteren Abschnittes hervor. Nach seinen Angaben sind die Epithelkrypten aber unregelmässig angeordnet, wobei vorne eine grosse Anzahl, hinten nur wenige vorhanden sind. In seinen Abbildungen ist eine offene Krypte dargestellt.

Bei *Melolontha* sind die Krypten auf den vordern Darmteil und das Gebiet zwischen den hintern Blindsäcken und dem Dünndarmanfang beschränkt. Neben einigen Krypten, die weit gegen das Lumen geöffnet sind, ist der Kryptengrund in vielen Fällen nur durch einen engen Kanal mit dem Darmlumen in Verbindung (Abb. 5, 6). Besonders häufig findet man diese engen Krypten in den vordern Blindsäcken und bei starker Darmtätigkeit. Wahrscheinlich hängt dies mit einer vermehrten Zellregeneration zusammen, oder es wird dadurch ein besonderes Funktionsstadium wiedergespiegelt. Zwischen « offenen » und « geschlossenen » Krypten treten alle Übergänge auf.

Die Regenerationsnester sind rundlich (Abb. 5, 6). Im Zentrum enthalten sie ovale Zellen, die von beiden Seiten von langgezogenen Zellen knospenartig überdeckt werden. Das Plasma, das sich intensiv mit Haemalaun färbt, nimmt nur einen kleinen Teil des Zellvolumens ein. Der grösste Teil wird von runden Kernen ausgefüllt, deren Chromatin locker und relativ grobkörnig ist.

Einzig in den Regenerationszellen — und auch hier nur selten — treten Kernteilungsfiguren auf. Längsschnitte ganzer Därme zeigen meist überhaupt keine Mitosen, gelegentlich ist eine kleinere Zahl (1—5) festzustellen. Bei unserem grossen Untersuchungsmaterial haben wir bei einer älteren L^3 viele Kernteilungsfiguren angetroffen (bis 20 auf einem Längsschnitt). Auch Tiere kurz vor und nach der Häutung zeigten keine merkliche Vermehrung der Mitosen, ebensowenig konnte ein Unterschied in deren Häufigkeit zwischen aktivem Epithel und « Ruheepithel » gefunden werden. LUDWIG und ABERCROMBIE (1936) haben bei *Popillia* die Zahl der Mitosen im Mitteldarm in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht und eine deutliche Zunahme am Ende der einzelnen Larvenstadien gefunden. Ihre Zahlen liegen durchwegs höher als bei *Melolontha*. Dies mag mit der rascheren, 1-jährigen Entwicklungszeit von *Popillia* zusammenhängen.

Die den Regenerationszellen anliegenden Epithelzellen zeigen in ihrer Färbbarkeit und Gestalt einen Übergang zu den Zylinderzellen. Offenbar handelt es sich um frischgebildete Zellen, die sich vom Regenerationsnest ablösen, in die Länge strecken und sich zwischen die alten Zylinderzellen einschieben.

Die fertig ausgebildeten Zylinderzellen reichen von der Basalmembran bis zum Darmlumen. Ihre Kerne sind mehr als doppelt so gross wie diejenigen der Regenerationszellen und füllen die ganze Breite der Zellen aus (Durchmesser bei L^2 und L^3 10—16 μ). Das Chromatin ist feinkörnig und sehr locker verteilt. Die Färbbarkeit des Plasmas ist unterschiedlich. Während es an der Basis zwischen Basalmembran und Kern farblos bleibt oder mit Erythrosin leicht gefärbt wird, ist es im apicalen Zellteil stärker mit Haemalaun färbbar. Solche dunkle Stellen treten besonders in der Kryptengegend auf (Abb. 5).

In ihrer Form sind die Zylinderzellen sehr mannigfaltig. Regelmässig sind die den Regenerationsnestern anliegenden Zellen. Die Zellen, die bis an den Scheitel der Zotten reichen, sind dagegen oft gegen aussen erweitert und an der Basis zusammengedrückt. Dies ist hauptsächlich der Fall bei sehr aktivem Epithel, bei dem die Zottenzellen offenbar einem starken Druck durch die vom Kryptengrund nachstossenden jungen Zellen ausgesetzt sind.

An allen Berührungsstellen zwischen Lumen und Epithel, also auch an den engen Zugangskanälen zu den « geschlossenen » Krypten, findet sich ein Stäbchensaum. Dieser Saum ist gegen das Darmlumen und gegen die Epithelzellen durch deutliche Grenzmembranen abgegrenzt. Durch Zellausstossungen wird der Stäbchensaum oft überdeckt oder entfernt, an gewissen Stellen bleibt er aber stets erhalten.

Das Epithel der vorderen und der Rudimente der mittleren Blindsäcke zeigt dasselbe Aussehen wie dasjenige im angrenzenden vorderen Mitteldarm. Die vorderste Zellgruppe des Mitteldarmes, anschliessend an die Valvula cardiaca (Abb. 3), ist niedrig (ca. die Hälfte der normalen Zellhöhe) und weniger färbbar als das übrige Epithel ; ein Stäbchensaum konnte an ihr nicht festgestellt werden.

Das Epithel im hintern Mitteldarmabschnitt bietet ein verhältnismässig einfaches und einheitliches Bild (Abb. 7—10). Die Basalmembran ist gestreckt oder weist nur kleine Fältchen auf. Das Epithel ist kaum eingebuchtet, erst nach den hintern Blindsäcken sind manchmal wieder eigentliche Zotten ausgebildet.

Die Zylinderzellen sind in ihrer Form regelmässig mit fast parallelen Seitenwänden. Die Kerne liegen meist wenig unter der Zellmitte. Ihr Chromatin ist ähnlich locker ausgebildet wie im vorderen Darmteil. Das Zytoplasma dagegen ist im Gegensatz zu dort in seiner ganzen Ausdehnung sehr wenig färbbar. Der Hauptteil der Zelle erscheint hell, der Basisteil hingegen ist oft intensiv mit Erythrosin gefärbt.

Die Regenerationsnester fallen in dieser Umgebung durch die dunkle Färbung von Kernen und Plasma auf (Abb. 7—9). Sie sind

viel seltener als im vorderen Darmteil und unregelmässig angeordnet. Am Epithelgrund treten daneben kleine und mittelgrosse Zellen mit stark gefärbtem Plasma auf (Abb. 7, 8). Es scheint sich dabei um frischgebildete Zellen zu handeln, die zu Zylinderzellen heranwachsen. Ob sie allerdings von Regenerationsnestern oder von einzelstehenden Regenerationszellen stammen, liess sich nicht entscheiden. Mitosen wurden jedenfalls nur in Regenerationsnestern vorgefunden.

Das Epithel der hinteren Blindsäcke ist allgemein etwas flacher als in der benachbarten Mitteldarmpartie. In Bezug auf die Zelltypen und die Färbbarkeit fanden wir aber keine auffälligen Unterschiede. Intensiv mit Erythrosin gefärbte Schlieren im Lumen der ventralen Gruppe gehen auf die Auflösung der dort vorhanden gewesenen Kristalle zurück.

Zelleinschlüsse, Vakuolen, sowie das Austreten und die Abschnürung von Zellbestandteilen können in mannigfacher Ausbildung beobachtet werden (Abb. 5, 7, 8). Allgemein sind diese Bildungen im Vorderteil häufiger als im Hinterteil. Meist wechseln Zonen mit regelmässigen Zellen mit solchen, die in voller Umwandlung begriffen scheinen. Die Lokalisierung dieser Bezirke wechselt aber von einem Individuum zum andern. Dies könnte ein Indiz für eine zyklische Funktionsänderung oder für eine Zellerneuerung in bestimmten Epithelabschnitten sein.

Die Deutung all dieser Bildungen ist aber äusserst heikel (WIGGLESWORTH 1950, DAY und WATERHOUSE 1953). Bis heute ist ja der Einfluss der Präparation auf das histologische Bild nur ungenügend bekannt. Zudem war es uns nicht möglich, Paralleluntersuchungen mit histologischen und histochemischen Methoden in grossen Reihen durchzuführen. Damit konnten wir zu der noch wenig geklärten Frage der Bildung und Absonderung von Sekreten durch das Darmepithel keine wesentlichen Beiträge leisten. Nach dem Vorschlag von WEBER (1951) beschränkten wir uns deshalb auf die Registrierung gewisser häufiger Bilder, ohne aus ihnen zuweit reichende und ungenügend fundierte Schlüsse ziehen zu wollen.

Zur Abklärung von Regelmässigkeiten verschafften wir uns Tiere in verschiedenem physiologischem Zustand. Es wurden Tiere, die während der Vegetationsperiode und im Winter im Freiland gesammelt worden waren, verglichen. Gewiss wurden Unterschiede festgestellt, es traten dabei aber so viele Übergänge auf, das keine sichere Grenze gezogen werden konnte.

Um ein klareres Bild zu erhalten, hielten wir deshalb Engerlinge während 8 Wochen unter extremen Bedingungen. Auf diese Weise konnten wir einerseits Tiere, die in feuchter und in sehr trockener Erde gelebt hatten, untersuchen und andererseits normalgefütterte und hungernde Tiere. (Die Engerlinge der zweiten Versuchsreihe wurden in feuchter Kammer ohne Erde gehalten, um die Aufnahme von verdaulichen Stoffen aus der Erde auszuschalten; den Kontrolltieren

wurden Karotten vorgelegt.) Bei grosser Trockenheit fressen die Engerlinge nicht mehr. Das histologische Bild ist denn auch bei « Trockenheitstieren » und « Hungertieren » sehr ähnlich. Wir haben ein Ruheepithel vor uns, das demjenigen von im Winter gesammelten Tieren nahekommt. Die geringe oder fehlende Nahrungsaufnahme durch die « Ruhetiere » wirkt sich natürlich in einer schwachen Füllung des Mitteldarmes aus. Die Darmwand ist stark gefaltet ; dunkelbrauner Darmsaft ist meist nur in geringer Menge vorhanden, an seiner Stelle findet sich manchmal eine farblose Flüssigkeit. Im Schnittbild liegen die Muskelbündel eng aneinander und täuschen eine stärkere Muskulatur vor. Das Epithel ist auffällig klar differenziert ; die Zellgrenzen sind gut sichtbar. Die Zylinderzellen erscheinen meist recht schmal, in einzelnen Partien sind sie in ihrer Höhe reduziert. In solch dünnen Epithelbezirken grenzen Regenerationsnester nach Wegfall der sie bedeckenden Zylinderzellen direkt ans Lumen. In abgegrenzten Regionen kommt es zur eigentlichen Auflösung des Epithels, deren Ursache aber pathogen ist. Bei der Haltung von Engerlingen unter extremen Bedingungen werden bakterielle und pilzliche Infektionen begünstigt. Besonders bei hoher Feuchtigkeit und Temperaturen über 25° C muss man deshalb krankhafte Veränderungen sorgfältig von haltungsbedingten unterscheiden (vgl. WIKÉN et al. 1954). Ein sehr deutlicher Stäbchensaum bedeckt das Epithel und zwar auch an jenen Stellen, an welchen die Zellen in ihrer Höhe reduziert oder durch Mikroorganismen teilweise aufgelöst wurden. Es bewahrheitet sich also, dass dieser Saum allgemein an Grenzstellen des Epithels gegen das Lumen vorhanden ist und regeneriert werden kann.

Vakuolenbildung und die Abstossung von ungefärbten Bläschen finden sich bei Material von den verschiedensten Herkünften im vordern und hintern Mitteldarm, ohne dass sich eine Regelmässigkeit ableiten liess. Dagegen ist die Absonderung von Plasmaschollen, die oft Kernbestandteile enthalten (Abb. 8), im vorderen Abschnitt und bei aktiven Tieren häufig, im « Ruheepithel » aber selten. Wir versuchten nun, den Beginn der verstärkten Schollenbildung festzustellen. Tieren, welche 4 Wochen gehungert hatten, wurde in feuchter Kammer Nahrung vorgelegt. 1, 2, 8 und 24 Stunden nach beobachteter Nahrungsaufnahme wurden je 4 Tiere fixiert und geschnitten. Auch 24 Stunden nach Beginn der Nahrungsaufnahme konnte noch keine deutliche Zunahme der Schollenbildung festgestellt werden. Es scheint also, dass diese nicht direkt mit dem Verdauungsvorgang in Zusammenhang steht. Eher wird es sich dabei um eine Folge der Epitheleerneuerung handeln, die bei grosser Darmaktivität intensiver erfolgen muss als in Ruhe.

Aus unserem Versuchsmaterial wurden Engerlinge verschiedenen Alters miteinander verglichen. Neben vielen Übergangsformen fanden wir als typische Bilder wieder das aktive und das « ruhende » Epithel. Untersucht wurden frischgeschlüpfte L^1, 1—4-tägige und 2—6-wöchige

L^1, ferner L^2 und L^3 verschiedenen Alters. Um den Einfluss der Häutung abzuklären, wählten wir Larven kurz vor und nach der 2. Häutung. Vergleichsweise schnitten wir einige Vorpuppen.

Die frischgeschlüpfte Junglarve hat ein sehr regelmässiges Epithel (Abb. 2, M), auch wenn schon einige Nahrungsbestandteile aufgenommen worden sind. Das Plasma des ganzen Mitteldarms ist sehr wenig färbbar und zeigt keine Einschlüsse. Wenige Tage nach dem Schlüpfen findet man schon das typische Bild eines arbeitenden Epithels. Besonders im vordern Abschnitt werden Plasmaschollen abgestossen. Dieses Bild haben wir schon für L^2 und L^3 beschrieben. Die Ausgestaltung des Epithels in den verschiedenen Larvenstadien ist also gleichartig.

Die Deutung der histologischen Veränderungen während der Häutung ist wiederum nur an einer grösseren Anzahl von untersuchten Tieren möglich. Engerlinge, die äusserlich Anzeichen baldiger Häutung zeigen, haben häufig die Nahrungsaufnahme noch nicht eingestellt und besitzen immer noch ein aktives Epithel, das erst kurz vor der Häutung zu einem « Ruheepithel » wird. Frisch gehäutete Tiere zeigen denselben Epitheltypus. Wie schon früher erwähnt, tritt während der Häutungszeit keine vermehrte Zellregeneration und auch keine totale Erneuerung des Epithels ein. Wir stellten fest, dass auch im frühen Vorpuppenstadium ein relativ einförmiges « Ruheepithel » anzutreffen ist. Die spätere Umwandlung des Darmes während der Verpuppung wurde nicht untersucht.

6. Hinterdarm

a) *Anatomie*

Der Hinterdarm des Engerlings ist in drei deutlich voneinander abgegrenzte Abschnitte gegliedert, die wir als Dünndarm, Dickdarm und Rectum bezeichnen (Abb. 1).

Der Dünndarm setzt am schräg verlaufenden Hinterrand des Mitteldarmes an. In seinem ersten Teil, bei dem es sich nach der Terminologie von Weber (1933) um den Pylorus handelt, verengert er sich konisch, um dann als dünnes Rohr caudalwärts zur Mündungsstelle in den Dickdarm zu führen. Der erste Teil ist meist gefüllt mit Nahrung, der zweite dient als Schliessmechanismus und lässt Darminhalt nur in Portionen passieren. Dieser Vorgang kann in frischsezierten Tieren beobachtet werden. Die starke Wandmuskulatur lässt den Dünndarm aussen matt weiss erscheinen, während die Darmwand innen glänzend weiss ist.

Der Dickdarm zieht sich als erweiterte Blase vom Körperende bis ins Gebiet ventral vom Mitteldarmende (Abb. 1, CV). Nach einer scharfen Wendung geht er wieder caudalwärts, wobei er sich allmählich verjüngt (CH). Zwei taschenartige Ausbuchtungen grenzen den Dickdarm gegen das Körperende ab (TT). Die beiden Taschen sind durch

Bindegewebe und Fettkörper mit dem Integument verbunden. Ihre kräftige Muskulatur konnte bei frischsezierten Tieren noch in Tätigkeit beobachtet werden, während die übrige Muskulatur ruhte (vgl. S. 228). Die Aussenwand des vorderen Dickdarms weist vertiefte, ca. 0,2 mm messende, kreisförmige Bezirke auf und ist bei schwacher Darmfüllung in kurze, wenig tiefe Längsfalten gelegt, bei starker Darmfüllung erscheint sie gestreckt. Auf ihrer Ventrallinie ist eine Muskelleiste sichtbar. Der Hinterteil des Dickdarms, der an der Umbiegungsstelle beginnt, besitzt eine glatte, helle Aussenwand, an der nur Längs- und Quermuskelbündel auffallen. Nach Öffnung des Dickdarms tritt ein dick- oder dünnflüssiger Brei von Nahrungs- und Erdbestandteilen aus, der oft einen jaucheartigen Geruch besitzt. Im Bau der Innenwand des vordern und hintern Darmabschnittes lassen sich auffällige Unterschiede erkennen. Der Vorderteil erscheint dicht besetzt mit Ausstülpungen, an denen heller oder dunkler, verdichteter Darminhalt und bei manchen Tieren helle Kristalle haften. Diese bis 0,4 mm grossen Kristalle sind in Wasser unlöslich, lösen sich dagegen leicht in 1 % Salzsäure. Auf weitere Bildungen der Darmwand im Übergang von Dünndarm zu Dickdarm werden wir im histologischen Teil eintreten. Die Innenwand des hinteren Dickdarms ist glatt und weiss glänzend und beginnt an einer scharfen Trennlinie.

Das Rectum bildet mit seinem stark muskulösen, zylindrischen Vorderteil den Abschluss des mächtigen Dickdarms. Der hintere Teil des Rectums ist etwas erweitert und enthält meist Kot, der bei gesunden Tieren von fester Konsistenz ist. Die Aussenwand des ganzen Darmabschnitts ist glatt und lässt nur Muskelstränge erkennen. Vom hinteren Teil gehen 4—5 dilatatorische Muskelbündel lateral und ventral zum Integument. Von innen erscheint die Darmwand hell glänzend.

b) *Histologie*

Die Wand des Dünndarms zeigt in ihrem Aufbau Ähnlichkeit mit derjenigen des Vorderdarms, was sich aus der gleichen ektodermalen Abkunft erklärt (Abb. 12).

Eine dünne Bindegewebeschicht umgibt die kräftige Muskulatur, die meist aus einer Schicht Längsmuskelbündel und 2—4 Schichten Quermuskelbündel besteht. Bei den Ansatzpunkten der Längsmuskeln im Epithel kommen diese unter und zwischen die Quermuskeln zu liegen. Das Epithel sitzt auf einer Basalmembran, die weniger deutlich ausgebildet ist als diejenige des Mitteldarmes und sich mit Erythrosin und Orcein nicht auffallend färbt. Die Epithelzellen sind niedrig und besitzen flachovale Kerne und ein wenig färbbares Plasma. Mitosen konnten wir nur selten beobachten und zwar im Kern von normalen Epithelzellen. Die Intima ist gleich dick bis dreimal so dick wie das Epithel. Ausser ihrer mit Erythrosin färbbaren Epicuticula (Abb. 12)

bleibt sie ungefärbt und zeigt selten eine horizontale Schichtung. An der Epicuticula finden sich spärliche Dörnchen.

Am Anfang des Dünndarms ist die Darmwand zu einem kräftigen Querwulst aufgeworfen (Abb. 11). Das Mitteldarmepithel nimmt gegen sein Ende an Höhe ab, seine letzten Zellen bilden eine rundliche Gruppe. Die nun folgende Epithelkerbe wird von einem niedrigen Pflasterepithel bedeckt, das sich bis an die Vorderseite des Terminalwulstes hinzieht (Abb. 11, IP). Im eigentlichen Wulst sind die Epithelzellen hochzylindrisch mit schmalen Kernen und langgestrecktem Zelleib und reichen mit ihren fadenförmigen Fortsätzen bis an dessen Grund. Quermuskeln sind selten, hingegen sind vom Mitteldarm herkommende Längsmuskeln im hintern Teil des Wulstes inseriert.

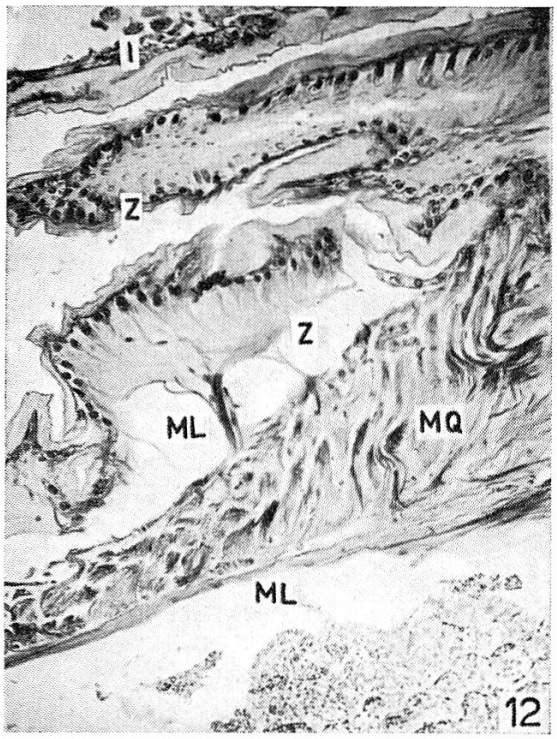
Die Dünndarmwand ist in Längsfalten gelegt, die nach hinten an Mächtigkeit zunehmen. Das Epithel dieser Falten schliesst eine hyaline, ungefärbte Masse ein, in der einzelne Zellkerne, aber keine Zellgrenzen festzustellen sind und an der Längsmuskeln ansetzen. Oft sind nun fibrilläre Elemente erkennbar, die Epithel und Muskelansätze verbinden (Abb. 12). Die gallertig-fibrilläre Masse kann zwischen den Epithelzellen bis an die Intima reichen. Die Zellen erscheinen dann nischenartig in die Zwischenmasse eingefügt. MINGAZZINI (1889) hat bei *Anomala* den Ansatz von Längsmuskeln an den eine Füllmasse enthaltenden Epithelfalten beobachtet. BARTH (1945) fand im Integument von *Catocala*-Arten Fibrillen und Kerne zwischen Epidermis und Muskelansatz und deutete dies als Austreten von Tonofibrillen aus dem Epithel. Diese Ansicht dürfte auch in unserem Fall zutreffen.

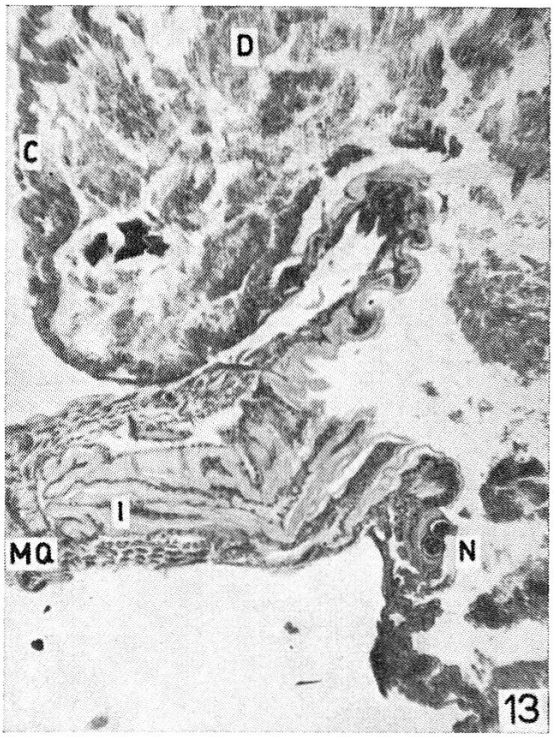
Der Dünndarm ist an seinem Ende in den Dickdarm hinein gewölbt (Abb. 13). Dieser Wulst ist von kräftiger Muskulatur umgeben und stellt einen guten Verschuss des meist prall gefüllten Dickdarms her. Im Gegensatz zur Valvula cardiaca handelt es sich um eine blosse Fortsetzung der Darmwand, ohne dass diese stark verdickt wäre.

Der Dickdarm ist auch histologisch scharf in zwei Abschnitte geschieden. Die Wand des vorderen, blasenförmigen Teils besitzt ein unregelmässiges Epithel mit vielgestaltigen Vorsprüngen (Abb. 15, 16), diejenige des sich verengernden, hinteren Teils ist einförmig.

Eine sehr dünne Bindegewebeschicht umgibt die Muscularis, welche aus einer äusseren Schicht Längsmuskelbündel und einer einfachen oder seltener doppelten Schicht Quermuskelbündel besteht. Längsmuskeln setzen oft bei den bäumchenförmigen Fortsätzen der Darmwand an und kommen dann unter die Quermuskeln zu liegen. Die einzelnen Muskelbündel sind kräftig und stehen in der Nähe der Dünndarmeinmündung dicht aneinander. Im hintern Dickdarm hat es zwischen den einzelnen Bündeln Zwischenräume von der Grössenordnung ihres Durchmessers. Auf der Dorsalseite dieses Abschnitts sind die Muskelbündel stark abgeflacht.

Wie erwähnt, bildet der Dünndarm den wulstartigen vorderen Abschluss des Dickdarms. Er faltet sich ins Lumen des Dickdarms hinein





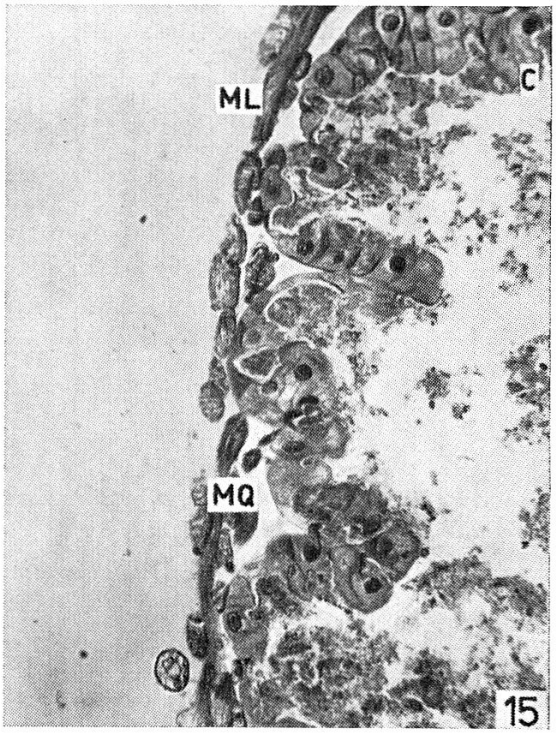


Abb. 12. — Dünndarmwand schräg geschnitten. Oben im Bild ist ein Abschnitt der gestreckten Darmwand (I) mit deutlicher Endo- und Epicuticula erkennbar. In der Mitte und unten sind zwei Längsfalten der Darmwand angeschnitten, die von einer strukturlosen Zwischenmasse (Z), einzelnen Zellkernen und von Tonofibrillen ausgefüllt sind. An der untern Falte setzen Längsmuskeln (ML) an. Die vielschichtige Quermuskulatur (MQ) ist schräg geschnitten. (90 ×)

Abb. 13. — Längsschnitt durch die Einmündung des Dünndarms (I) in den Dickdarm (C), oral davon eine napfförmige Bildung der Darmwand (N). (35 ×)

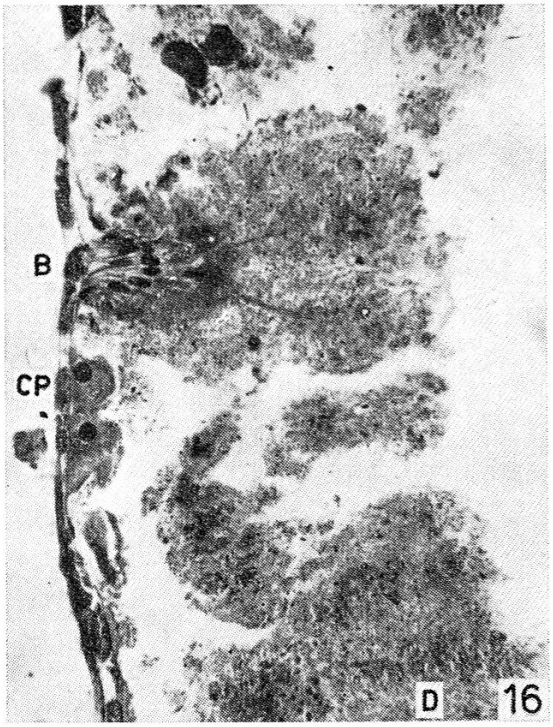
Abb. 14. — Längsschnitt durch eine napfförmige Bildung (N) mit starker Intima. Der an den Dornen des « Napfes » hängende, verkittete Darminhalt ist durch die Präparation zerrissen. (120 ×)

Abb. 15. — Längsschnitt durch die Wand des vordern Dickdarms. Die Darmwand ist in Falten geworfen ; die Epithelzellen sind von ungleicher Höhe ; die dünne Intima ist kaum sichtbar. (145 ×)

(Abb. 15) und greift zungenförmig zwischen die Terminaltaschen des Dickdarms. Caudalwärts dieser Zunge und oralwärts der Dünndarmeinmündung sind in einer Reihe angeordnete, napfartig vertiefte Warzen sichtbar, deren Durchmesser bei L^3 100—150 μ beträgt. An ihnen haftet eine dunkle Masse, die aus Nahrungsbestandteilen besteht, die durch eine Kittsubstanz verhärtet sind. In der caudalen Reihe sind 6—8, in der oralen 12—16 solcher Bildungen festzustellen. Abb. 13 zeigt die Lage eines dieser « Näpfe » aus der oralen Reihe, in Abb. 14 ist ein solcher stärker vergrössert dargestellt. Die in den Dornen der napfförmigen Höhlung hängende Masse erscheint im Bild als Folge der Präparation zerrissen. Sie färbt sich mit Haemalaun bedeutend stärker als diejenige, die sich an den bäumchenartigen Bildungen der Dickdarmwand verfängt. Dies deutet darauf hin, dass die « Näpfe » eine unterschiedliche Funktion besitzen, die im Moment allerdings rätselhaft bleibt. Ihr Epithel besteht aus pflasterartigen Zellen mit runden Zellkernen. Es wird von einer meist dicken Intima (bis 50 μ) überschichtet, die eine deutliche Epicuticula besitzt. Die napfartigen Bildungen liegen am Übergang von Dünndarmwand zu Dickdarmwand. Die Stärke der Intima spricht dafür, dass sie noch Bildungen der ersten sind. Solche « Näpfe » wurden bisher bei Lamellicornierlarven nicht beschrieben. MINGAZZINI erwähnt allerdings das Vorkommen von Borstenbüscheln im Vorderteil des Dickdarms von *Oryctes*. Es ist aber nicht klar, ob es sich um ähnliche Erscheinungen handelt wie bei *Melolontha*.

Das Dickdarmepithel, das auf einer sehr feinen Basalmembran ruht, ist im vorderen Darmabschnitt uneinheitlich. Abgeplattete Epithelzellen wechseln ab mit pflasterartigen Zellen, die gegen das Lumen halbkugelig abgegrenzt sind (Abb. 15). Die Kerne der flachen Zellen sind schlank, die der erhöhten Zellen rund bis queroval. Ihr Chromatin ist dichtkörnig ; Mitosen wurden keine beobachtet. Das Zellplasma ist intensiv mit Erythrosin färbbar und im Scheitel der erhöhten Zellen sammelt sich oft ein Band glänzender, farbloser Granula an. Bei frischgehäuteten Larven sind diese Zellen an ihrem Scheitel fast durchwegs pilzförmig verbreitert, enthalten sehr intensiv gefärbtes Plasma und die erwähnten Granula. Offenbar hängt dies mit der erhöhten Aktivität der Zellen bei der Bildung der neuen Intima zusammen (RICHARDS 1951).

Bei schwacher Füllung des Dickdarms ist das Epithel nach innen gefaltet, wobei die beiden Schenkel einer Falte mit ihrer Basalmembran eng aneinander liegen (Abb. 15). Die bäumchenartigen Fortsätze, über die MINGAZZINI und auch WERNER (1926) von ihrem Tiermaterial berichten, sind auch bei *Melolontha* Bildungen der Intima und des Epithels (Abb. 16). In ihrem Stamm sind Gruppen länglicher Epithelzellen zusammengedrängt, deren Plasma hell glänzende Granula enthält und das scheinbar bis in die feinen Dorne der « Bäumchen » hinein reicht. Die Intima ist am Stamm sehr dünn, an den Verzwei-



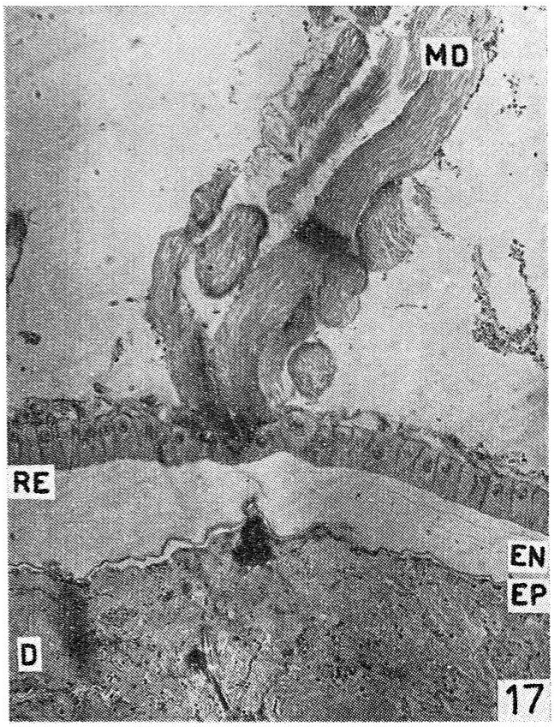


Abb. 16. — Längsschnitt durch die Wand des vorderen Dickdarms. Sehr flaches Epithel wechselt mit einzelnen pflasterförmigen Zellen (CP). Oben ist eine bäumchenartige Ausstülpung der Darmwand abgebildet (B). Von ihrem Stamm gehen zwei Hauptäste gegen das Lumen zu, von welchen feine Dornen abzweigen; diese sind quergeschnitten und als dunkle Punkte im anhaftenden Darminhalt erkennbar. (145 ×)

Abb. 17. — Längsschnitt durch die Wand des Rectum (RE) mit dem Ansatz von dilatatorischen Muskeln (MD). (105 ×)

gungen stärker. Im Bild sind zwei Hauptäste des « Bäumchens » sichtbar, von denen viele Dorne abzweigen. Diese sind nur als feine dunkle Punkte zu erkennen. Sie besitzen ein mit einer färbbaren Masse gefülltes Lumen. Auch auf dem Schnitt ist der erhärtete Darminhalt sichtbar, der sich in ihnen verfängt. Am Ende des vorderen Dickdarmabschnitts sind makroskopisch zwei dunkle Felder von 0,3—0,5 mm Durchmesser erkennbar. Bei Lupenvergrösserung (50 ×) stellt man fest, dass es sich um Gruppen von ca. 30 kölbchenförmig nach aussen gestülpten Vorsprüngen der Darmwand handelt, die am Ende umgebogen und mit einer dunklen Masse gefüllt sind. Im Schnitt erscheint die Intima dieser Röhrchen verdickt; ihr Inhalt färbt sich intensiv mit Haemalaun. Solche Bildungen, deren Funktion unbekannt ist, kommen nach MINGAZZINI auch bei *Anomala*, nicht aber bei *Oryctes* und *Phyllognathus* vor.

Der hintere Abschnitt des Dickdarms besitzt ein einfaches Plattenepithel ohne jegliche Ausbuchtungen. Auffällig ist der Dickenunterschied der Epithelzellen zwischen dorsal und ventral. Auf der

Dorsalseite, die mit ihrer Rückseite an den vordern Dickdarmteil gepresst ist, messen die Zellen bei L^3 bloss 2—5 μ, ventral dagegen 15—25 μ. Die Intima ist durchwegs sehr dünn.

Der Übergang vom Dickdarm zum Rectum wird gekennzeichnet durch ein plötzliches Dickerwerden der Intima und eine stärkere Muskulatur (Abb. 17). Die Muskelbündel sind im Schnitt rundlich und besitzen eine doppelte Querschnittfläche im Vergleich zu den flachen Muskelbündeln im hintern Dickdarm. Statt einer einfachen ist hier eine 3—4-fache Quermuskelschicht anzutreffen, Längsmuskeln sind dagegen selten. Im hintern Rectum nimmt die Stärke der Muskulatur wieder ab. Nur wenige Quermuskelbündel sind noch sichtbar; die erwähnten Dilatatoren setzen am Epithel an (Abb. 15). Auf einem Präparat konnte festgestellt werden, dass von derselben Ansatzstelle am Epithel ein Muskelbündel schräg oralwärts, ein anderes schräg caudalwärts gehen kann, wobei das Sarcolemma beider ineinander übergeht.

Die Darmwand im vorderen Teil des Rectum ist in Längsfalten gelegt. Die Intima und die Epithelzellen sind am Scheitel der Falten beträchtlich dicker als an deren Grund. Als Folge dieser Grössenunterschiede treten am Faltenscheitel Gruppen erhöhter Zellen hervor. Bei diesen wird es sich aber kaum um Rectalpapillen handeln. Die sie bedeckende, starke Intima müsste einen Stoffaustausch erschweren. Ein solcher wäre eher an den dünnen Intimapartien am Faltengrund denkbar.

Im hintersten Teil des Rectum bekommt die Darmwand ein ähnliches Aussehen wie die äussere Körperdecke. Das Epithel ist sehr dünn und von einer mächtigen Intima überlagert. ORLOV (1924) hat bei *Oryctes* und *Melolontha* in diesem Abschnitt Tastorgane festgestellt, die denjenigen des äusseren Integuments entsprechen und im übrigen Darm nicht vorkommen.

c) *Elektronenmikroskopische Untersuchung der Dickdarmintima*

Dank der elektronenmikroskopischen Untersuchungstechnik sind unsere Kenntnisse über den Feinbau der Cuticula der Insekten und besonders ihres Chitinanteils stark gefördert worden. Allerdings lassen sich mit dieser Methode nur dünne Membranen direkt untersuchen. RICHARDS und KORDA (1948) konnten in der Intima der Tracheolen von *Periplaneta*, die mit eiweisslösenden Mitteln behandelt worden waren, fibrilläre Chitinstrukturen nachweisen. In der Längsrichtung der Gefässe und rechtwinklig dazu verlaufen 70—300 Å dicke Fibrillen. In der Intima des Kropfes wurde dagegen nach derselben Vorbehandlung nur ein undeutliches und ungerichtetes Netzwerk vorgefunden. In der Cuticula von Crustaceen stellte RIBI (1951) parallel liegende Chitinfibrillen von ca. 100 Å Dicke fest. Die bei der Untersuchung der peritrophischen Membran von Insekten erzielten

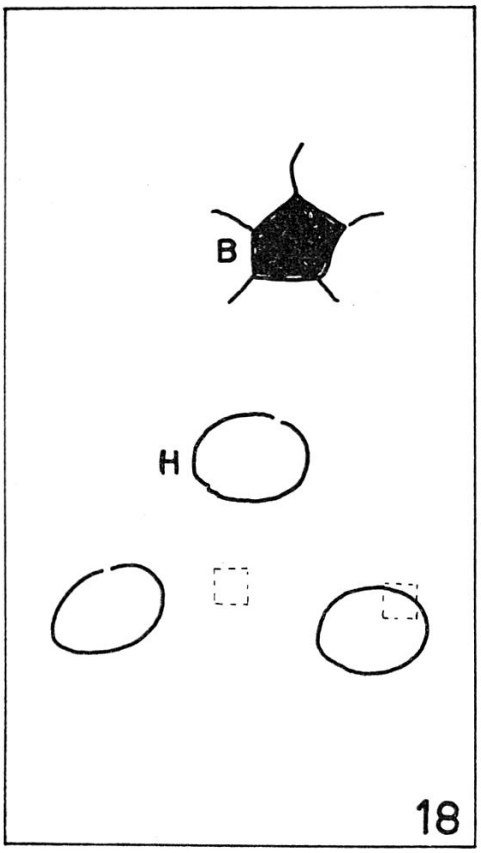
Ergebnisse werden wir später besprechen (S. 222). In Zellwänden von Pilzen fanden FREY-WYSSLING und MUEHLETHALER (1950) 150—300 Å dicke Chitinfibrillen, die ungerichtet oder parallel angeordnet sind.

Die Intima des Dickdarms von *Melolontha*larven ist sehr dünn, im histologischen Schnitt misst sie weniger als 0,2 μ. Nach ihrer Trennung von der übrigen Darmwand durch chemische Behandlung stellt sie ein günstiges Objekt für elektronenmikroskopische Untersuchungen dar.

Zu diesem Zweck wurden Hinterdärme von L^3 zwei verschiedenen Behandlungsarten durch Kalilauge unterworfen. Einerseits wurden sechs Därme in 10 % Kalilauge im Wasserbad während 40 Minuten erwärmt und nachher in mehrfach gewechseltem destilliertem Wasser ausgewaschen. Acht Därme wurden abwechslungsweise in 10 % Kalilauge und Wasser gekocht, bis das Wasser nicht mehr getrübt wurde. Die gesamte Einwirkungszeit der Lauge betrug 3 Stunden, die des Wassers 1 Stunde. Anschliessend wurden die Objekte bei Zimmertemperatur 5 Minuten in Wasser gebracht, das mit einigen Tropfen 1 % Salzsäure angesäuert worden war, und mit mehrfach gewechseltem destilliertem Wasser nachgespült. Dadurch konnten anhaftende Stoffe, die zum grossen Teil von der Eiweissauflösung stammen, weitgehend entfernt werden. Kleine Stücke der Intima wurden auf Objektträgernetzchen aufgezogen. Eine Verwendung von Trägerfolien erwies sich wegen der Stärke der Membranen als überflüssig. Die Präparate wurden im Laboratorium für Elektronenmikroskopie der ETH mit Chrom beschattet und im Trüb-Täuber EM bei 40 kV untersucht.

Im vorderen Dickdarmteil sind an Gesamtpräparaten der Intima im Lichtmikroskop ovale Höfe mit einem Durchmesser von 25—35 μ sichtbar (Abb. 18). Sie werden von ca. 3 μ breiten, ein- oder zweimal unterbrochenen Bändern umschlossen. Der Abstand zwischen zwei Höfen beträgt mindestens 20 μ, oft sind sie aber bedeutend weiter voneinander entfernt. Der Durchmesser und der Abstand dieser Höfe stimmt ungefähr mit demjenigen der einzeln vorragenden Pflasterzellen überein (Abb. 16, CP). Man kann also vermuten, dass jede Pflasterzelle an ihrem Scheitel einen « Hof » trägt. MINGAZZINI bezeichnete diese Höfe als « areole di assorbimento » ; bei starker Vergrösserung fand er in der Intima im Gebiet zwischen den Höfen Gruppen von grösseren Poren, während die Höfe feine Porenkanäle besitzen sollen.

Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung von schwach behandeltem Material erscheint die Intima ausserhalb der hofförmigen Bezirke dicht und homogen. An wenigen Stellen wird sie von gruppenartig angeordneten Poren von 0,2—0,3 μ Durchmesser durchbrochen. Diese stimmen offenbar mit den von MINGAZZINI im Lichtmikroskop beobachteten Erscheinungen überein. Die die Höfe umschliessenden Bänder sind gegen das Darmlumen leistenartig erhöht. Die Höfe selber besitzen — ebenfalls gegen das Lumen zu — eine durchbrochene Oberfläche. Poren von 0,10—0,15 μ Durchmesser mit erhöhten Rändern sind in Reihen angeordnet. Die Abstände zwischen diesen Poren



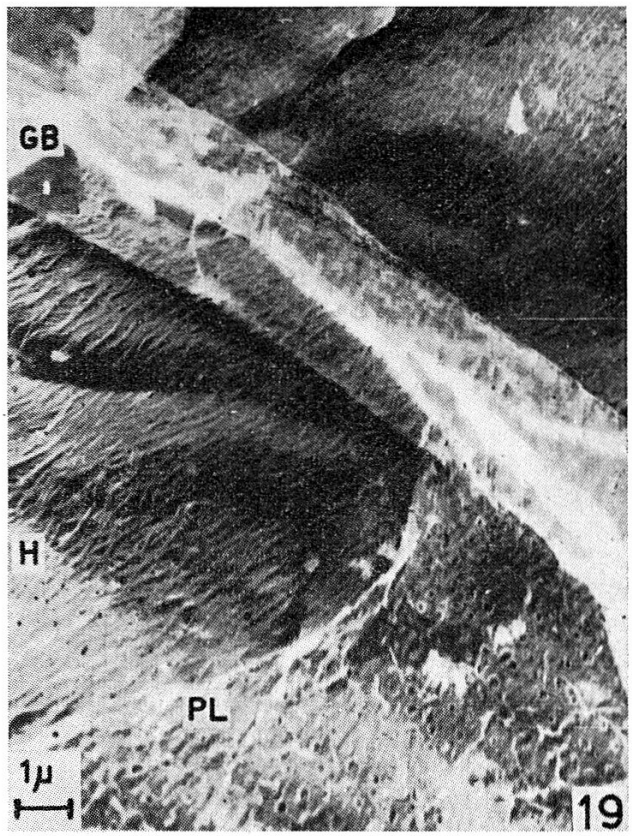


Abb. 18. — Schematische Übersicht über die Intima des vordern Dickdarms. Oben ist ein bäumchenförmiges Gebilde (B) und unten sind drei hofförmige Bezirke (H) dargestellt. Eingezeichnet sind die Bildausschnitte von Abb. 19 und 20. (ca. 350 ×)

Abb. 19. — Intima des vordern Dickdarms nach 4-stündiger Vorbehandlung in kochender 10 % Kalilauge. Der hofförmige Bezirk (H) wird durch ein erhöhtes Band (GB) nach aussen abgegrenzt. Rechts unten ist ein Teil der « perforierten Lamelle » sichtbar, die das darunterliegende fibrilläre Netzwerk teilweise verdeckt. Die Fibrillen innerhalb und ausserhalb des Hofes sind parallel zueinander angeordnet. (4800 ×)

sind wenig kleiner als ihr Durchmesser. Bei starker Vorbehandlung verschwinden diese perforierten Lamellen. Auf der ganzen Intima, innerhalb und ausserhalb der Höfe, wird ein fibrilläres Netzwerk sichtbar, das offenbar von Chitinfibrillen gebildet wird. Bei einem Präparat blieb eine der perforierten Lamellen teilweise erhalten (Abb. 19). Es zeigt sich hier klar, dass diese über der netzartigen Schicht liegt und selber keinen fibrillären Bau besitzt. Die 200—250 Å dicken, sehr langen Fibrillen verlaufen vorwiegend in einer Richtung. Links im Bild ist eine tiefer liegende Schicht erkennbar, in der die Richtung der Fibrillen um 40° gedreht ist. Abb. 20 gibt ein genaueres Bild vom Bau des fibrillären Netzwerks. Auch hier zeigt sich eine deutliche Tendenz zur parallelen Anordnung der Fibrillen, wobei in den übereinanderliegenden Schichten 2—3 bevorzugte Richtungen festzustellen

sind. In der Mitte des Bildes findet sich eine der erwähnten Porengruppen (PG). Ihrer regelmässigen Form und ihrer Grösse nach muss es sich dabei um ursprüngliche Poren im Chitingerüst handeln, die sich deutlich von kleinen Löchern unterscheiden, die bei starker Vorbehandlung innerhalb und ausserhalb der Höfe zwischen den Fibrillen auftreten.

Die Intima des hinteren Dickdarms erscheint bei schwacher Vorbehandlung gleichförmig und besitzt weder Höfe noch grössere Poren. Bei starker Behandlung tritt auch hier ein fibrilläres Netzwerk derselben Art wie im Vorderteil in Erscheinung.

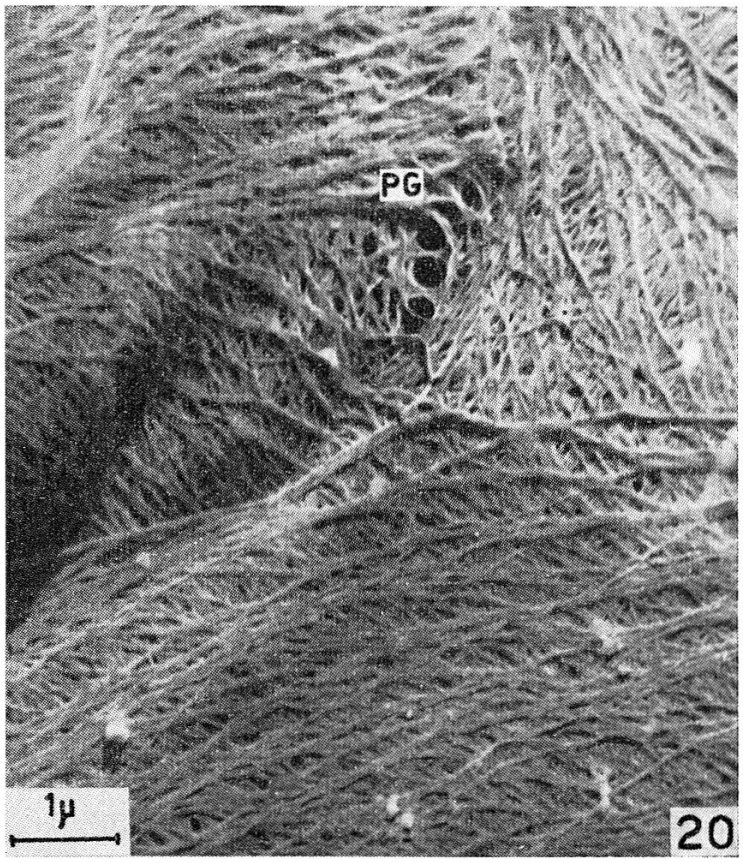


Abb. 20. — Intima des vordern Dickdarms (gleich behandelt wie 19) im Gebiet ausserhalb der Höfe. Die parallellaufenden Chitinfibrillen sind in den verschiedenen Schichebenen in 2—3 bevorzugten Richtungen angeordnet. Die grossen Porenöffnungen (PG) werden von gebogenen Fibrillen eingefasst. (10 500 ×)

Vergleichsweise wurden Präparate mit der Intima von Dünndarm und Rectum untersucht. Diese ist allerdings zur direkten Untersuchung zu dick. Nur an Risstellen ist der fibrilläre Feinbau zu erkennen.

Die beobachtete Anordnung der Chitinfibrillen ist vergleichbar mit derjenigen von Zellulosefibrillen in pflanzlichen Zellwänden. So verlaufen in den Übergangslamellen zwischen primärer und sekundärer Zellwand die Fibrillen ebenfalls in mehreren bevorzugten Richtungen (STEWARD und MUEHLETHALER 1953).

7. Peritrophische Membran

a) *Anatomische und histologische Untersuchungen*

Auf das Vorhandensein einer die Nahrung umhüllenden Membran im Mitteldarm von Lamellicornierlarven hat als erster MINGAZZINI (1889) hingewiesen. AUBERTOT (1934) erwähnt die peritrophische Membran der Larve von *Melolontha*. Er gibt an, dass eine weiche Membran an der Basis der Valvula cardiaca ansetzt und in ihrem weiteren Verlauf durch den Mitteldarm den Durchmesser dieses Zellrings beibehält.

Über den Bildungsmechanismus der peritrophischen Membran bei Insekten existiert eine ausgedehnte Literatur (Übersicht bei WIGGLESWORTH 1950, RICHARDS 1951, DAY und WATERHOUSE 1953). Für Dipteren wird eine kontinuierliche Bildung durch den vordersten Zellring im Mitteldarm angenommen, bei andern Insekten eine Delamination von Membranlamellen durch das Mitteldarmepithel oder eine Kombination beider Vorgänge.

Wird der Mitteldarm des Maikäferengerlings der Länge nach geöffnet, so ist in der Regel in seinem Innern eine deutlich ausgebildete peritrophische Membran sichtbar. Diese umschliesst den Darminhalt und verhindert ihn im hintern Darmteil am Ausfliessen. Im vorderen Abschnitt bricht die Membran bei Öffnung der Darmwand meist auf und lässt dunklen Darmsaft austreten. Nach diesem Druckausgleich ist auch in diesem Abschnitt die Form der Membran erkennbar. Die peritrophische Membran tapeziert nämlich den vorderen Mitteldarm als deren genauer « Abguss » aus und besitzt genau dieselbe Form mit allen Ausbuchtungen der vorderen Blindsäcke. Im vordersten Darmteil ist die Membran einschichtig und sehr zart. Sie setzt am vordersten Zellring des Mitteldarmes, der auf die Valvula cardiaca folgt, an. Im hintern Darmabschnitt wird sie mehrschichtig und zylindrisch, sie scheint nicht in die hinteren Blindsäcke hineinzugreifen.

Die peritrophische Membran besteht aus einem Komplex von konzentrischen Lamellen, deren Zahl nach hinten zunimmt. Bei Öffnung der Membran findet man oft in ihrem Innern 3—8 hintereinander gestaffelte Serien von Membransäcken, die alle genaue « Abgüsse » der vordern Blindsäcke sind (Abb. 21). Die einzelnen Säcke umschliessen Nahrungspartikel und behalten dadurch ihre Form. Von jeder solchen Serie geht eine « Aussenlamelle » der peritrophischen Membran nach hinten und umschliesst den hinten liegenden Membrankomplex. Aus diesem Grund sind die vorne in der peritrophischen Membran gelegenen Serien von aussen gut sichtbar, während die hinteren durch 6—9 Aussenlamellen verdeckt und ohne Präparation kaum zu erkennen sind. Bei diesen Komplexen handelt es sich offenbar um das Resultat einer periodischen Lamellenbildung durch das Mitteldarmepithel. Frisch aufgenommene Nahrung wird sofort mit einer Membran umgeben. Diese wandert mit ihrem Inhalt nach hinten. Die nachher

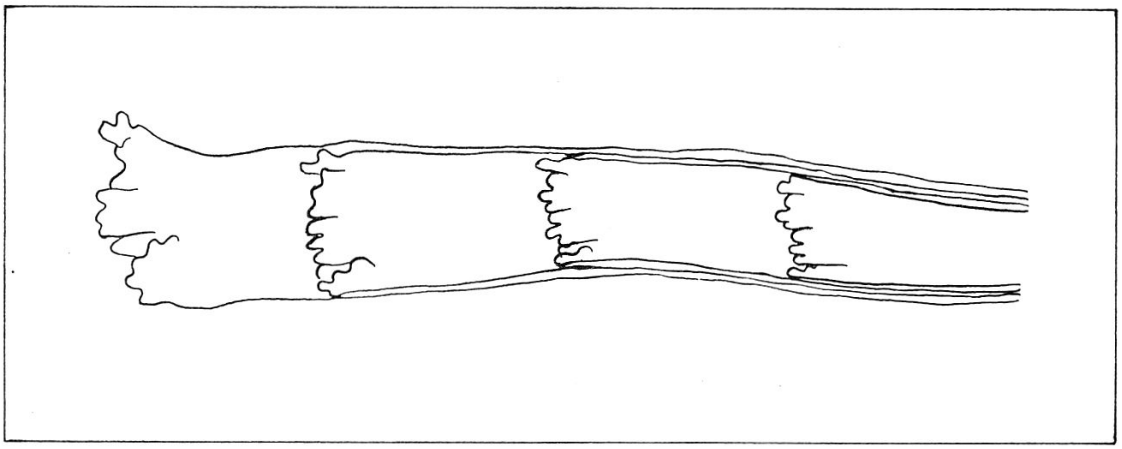


Abb. 21. — Schematische Darstellung des Baues der peritrophischen Membran (Längsschnitt). Die serienweise angeordneten, blindsackartigen Ausbuchtungen sind bei der Präparation deutlich erkennbar; die Aussenwand der peritrophischen Membran erscheint oft kompakt, da ihre Einzelschichten miteinander verklebt sind.

gebildete Lamelle umhüllt neue Nahrung und die noch im Darm befindliche alte Lamelle. Wiederholt sich dieser Vorgang, so entstehen die beschriebenen Komplexe, an denen viele nacheinander abgestossene Membranschübe erkennbar sind. In vielen Fällen sind die einzelnen Schübe allerdings nicht mehr so deutlich. Öffnet man eine solche peritrophische Membran, so findet man an deren Innenfläche ringförmig ansetzende, hintereinander gestaffelte Membranfetzen, die gegen das Innere zu reichen. Bei näherer Untersuchung zeigt es sich, dass es sich dabei um die beschriebenen Membranserien handelt. Die blindsackartigen Membransäcke sind allerdings entleert, in sich zusammengefallen und teilweise zerrissen.

Im histologischen Schnitt ist die peritrophische Membran als einfache oder mehrfache Begrenzungsschicht zwischen Epithel und Nahrung sichtbar. Im vorderen Mitteldarm, der meist mit koaguliertem Darmsaft erfüllt ist, sind die dünnen Membranen kaum erkennbar. Weiter hinten stellt man mehrere dem Darmepithel parallel laufende Schichten fest, von denen Membranteile gegen das Darmlumen hin abzweigen (Abb. 7, 8, 10). Dieses Bild kann leicht aus dem komplexen Bau der ganzen Membran erklärt werden. Bei hungernden Tieren ist der Mitteldarm gefüllt mit einem unregelmässigen Netzwerk von gefalteten und untereinander verbundenen Membranen. Diese Auffaltung erklärt sich daraus, dass die Membran, die durch Nahrung nicht angefüllt ist, nur langsam weggeführt wird. Ablösungsbilder der Membran vom Epithel, die als Bildungsfiguren gedeutet werden können (v. DEHN 1933), finden sich im ganzen Verlauf des Mitteldarmes (Abb. 10). Im Gebiet der vordern Blindsäcke sind sie allerdings nicht angetroffen worden, obwohl gerade hier eine starke Membranbildung stattfinden muss.

Die peritrophische Membran reicht oft weit in den Dünndarm hinein (Abb. 11). Der Bau des Dünndarmepithels, dessen Falten mit feinen Dörnchen besetzt ist, und die starke Wandmuskulatur sprechen dafür, dass der Mechanismus des Membrantransports im Dünndarm liegt. Im Dickdarm sind 1—20 cm lange, abgerissene Membranstücke vorzufinden. Diese besitzen keinen Inhalt mehr und sind im Gegensatz zur Membran im Mitteldarm sehr brüchig. Dies wird auf die Wirkung von Verdauungs- oder Bakterienfermenten zurückzuführen sein.

Es fällt auf, dass Tiere in voller Nahrungsaufnahme viel dunklen Darmsaft bilden und eine kräftige peritrophische Membran besitzen. Andererseits ist bei inaktiven Tieren, deren Mitteldarm geschrumpft ist, kaum eine peritrophische Membran nachzuweisen. Zur Abklärung der Zusammenhänge zwischen Membranbildung und Aktivitätszustand wurden je 10 Engerlinge im Brückenthermostat bei 5, 12, 18, 24 und 30° C einzeln in erdgefüllten Dosen gehalten; dabei wurde nur der Hälfte der Tiere Futter vorgelegt. Nach 1 Monat wurden die Tiere seziert. Die bei 18 und 24° gehaltenen Tiere besassen im Mitteldarm deutliche Membranen mit Ausnahme eines Tieres, das eine offensichtlich frisch abgestossene Membran im Dickdarm hatte. Bei den Tieren, die unter höherer und tieferer Temperatur gelebt hatten, war stets eine deutliche — wenn auch schwächere — Membran vorhanden. Zwischen gefütterten und hungernden Tieren waren keine deutlichen Unterschiede festzustellen. Im Dezember 1952/53 untersuchten wir 10 L^3, die direkt aus dem Freiland stammten und sehr deutliche Membranen besassen. Diese Tiere hatten mit Darmsaft prall gefüllte Därme und waren in besserem Ernährungszustand als die Tiere aus unseren Zuchten. Unsere Beobachtungen zeigen, dass die Membranbildung ständig erfolgt, dass sie aber verstärkt ist, wenn die Larven sich in einem günstigen physiologischen Zustand befinden.

Wie erwähnt, wird die peritrophische Membran vom Mitteldarmepithel durch Delamination gebildet. Der valvulanahe Zellring, an dem die frischgebildete Lamelle haftet, dürfte an der Membranbildung mitbeteiligt sein. Das Epithel der vordern Blindsäcke wirkt an der Sekretion mit, eine Tatsache, die bisher einzig bei *Anacridium* (BERRETTA 1937) bekannt war.

b) *Elektronenmikroskopische Untersuchungen*

Die peritrophische Membran ist wegen der geringen Dicke ihrer einzelnen Lamellen ein geeignetes Objekt für direkte elektronenmikroskopische Untersuchungen. RICHARDS und KORDA (1948) stellten an der Membran von *Periplaneta* eine undeutliche Struktur fest. HUBER und HAASER (1950) fanden an derjenigen von *Dixippus* ein ziemlich regelmässiges Netzwerk mit verstärkten Netzrippen vermutlich fibrillärer Natur und von Zwischenmembranen ohne sichtbare Struktur, die die Netzmaschen ausfüllen. In den Exkrementen von *Tineola*

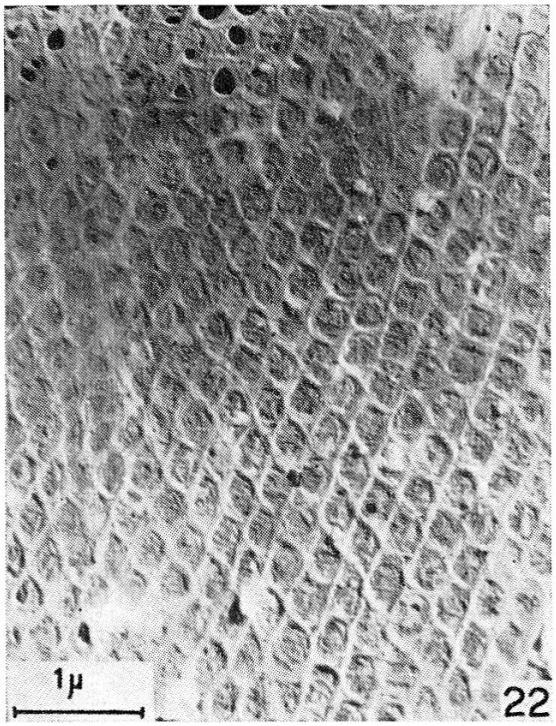
stiessen LAGERMALM, PHILIP und GRALÉN (1950) auf Membranen mit fibrillärem Feinbau und einem ähnlichen Netzmuster, die wahrscheinlich aus der peritrophischen Membran stammen. Die Membranen von *Periplaneta* und *Tenebrio* besitzen nach HUBER (1950) ebenfalls netzartigen Bau, an derjenigen von *Bombyx* war dagegen keine Struktur zu erkennen. MARTIGNONI (1952) konnte bei der Membran von *Peridroma* ein Gewebe von ungeordneten, 50—200 Å dicken Chitinfibrillen und eine amorphe Zwischenmasse nachweisen. MERCER und DAY (1952) fanden in den Netzrippen der peritrophischen Membran von *Periplaneta* lange, weniger als 100 Å dicke Fibrillen, die vorwiegend in den Hauptrichtungen der Maschenrippen verlaufen.

Die peritrophische Membran des Maikäferengerlings ergibt nur nach Zerlegung in die einzelnen Lamellen unter dem Elektronenmikroskop befriedigende Bilder. Bei frisch entnommenen Membranen ist diese Trennung schwierig, da die Lamellen miteinander verklebt sind. Auf sofort hergestellten Präparaten wird die Struktur der Membran zudem oft durch Verunreinigungen verdeckt. Eine mehrstündige Auswaschung in destilliertem Wasser erleichtert die Isolierung der Einzellamellen. Zur Untersuchung des Chitinanteils wurden zudem einzelne Membranen folgenden Behandlungen zur schonenden oder intensiven Entfernung von Eiweiss unterworfen:

Kalilauge 10 %	bei	20° C	2—10 Tage
	bei	100° C	20—60 Minuten
Diaphanol conc.	bei	20° C	20 Tage
Pepsin und Trypsin 3 %	bei	35° C	6—24 Stunden
Sericym 3 % (Protease der Ferment A.G. Basel)	bei	50° C	6—24 Stunden

In Übereinstimmung mit den Resultaten von RICHARDS und KORDA, die mit verschiedenen chitinhaltigen Insektenmembranen arbeiteten, fanden wir keine Unterschiede zwischen den einzelnen Methoden. Für die Art der erhaltenen Bilder scheint das Ausmass der Entfernung des Eiweissanteils entscheidend zu sein. Diese ist bei jeder behandelten Membran im Randgebiet stärker als in den mittleren Schichten. Die Membranen wurden in mehrfach gewechseltem destilliertem Wasser nach der Behandlung ausgewaschen. Die Einschaltung einer Stufe 1 % Kaliumpermanganat bei Zimmertemperatur während 3 Minuten bot keine wesentlichen Vorteile. Bei längerem Aufenthalt in diesem Oxydationsmittel wurden die Membranen brüchig, während durch die übrigen Behandlungen ihre mechanischen Eigenschaften nicht merklich beeinflusst wurden. Die Isolierung der Lamellen erfolgte unter der Präparierlupe. Kleine Membranstücke wurden, wie im Fall der Dickdarmintima, direkt auf Objektträgernetzchen aufgezogen, mit Chrom beschattet und im Trüb-Täuber EM bei 40 kV untersucht.

Bei schonender Vorbehandlung bietet die peritrophische Membran das typische Bild eines regelmässigen Netzwerks (Abb. 22). Die ca.



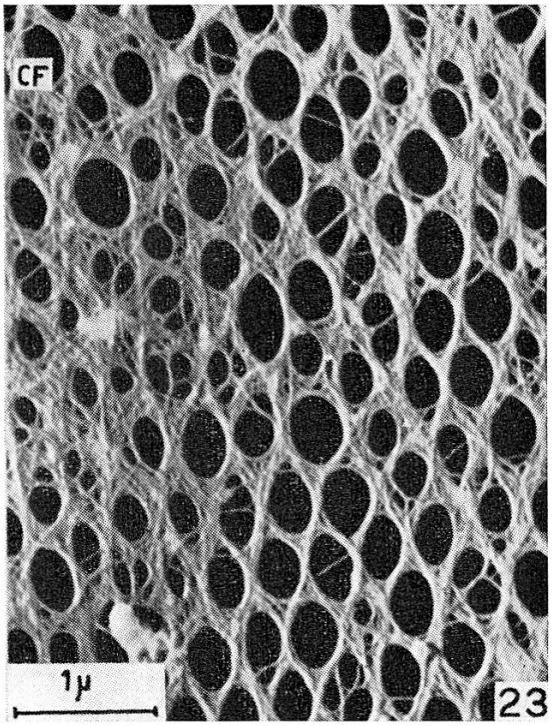


Abb. 22. — Wenig veränderte Lamelle der peritrophischen Membran nach 12-stündiger Vorbehandlung in Pepsin. Die vorstehenden Netzrippen bilden ein regelmässiges Netzwerk. Die Zwischenmembranen, die die Netzmaschen überspannen, sind nur links oben teilweise geplatzt. (12700 ×)

Abb. 23. — Stark veränderte Lamelle der peritrophischen Membran nach 48-stündiger Vorbehandlung in « Sericym ». Die Zwischenmembranen sind geplatzt ; die Netzrippen zeigen fibrillären Bau (CF). (14100 ×)

0,25 μ weiten Netzmaschen werden von Zwischenmembranen ausgefüllt, in denen Andeutungen einzelner fibrillenartiger Stränge vorhanden sind. Die Netzrippen verlaufen meist in zwei stark und einer schwach bevorzugten Richtung und ergeben rundliche, in Reihen geordnete Rippenmaschen. Seltener verlaufen sie nur in zwei Richtungen, wodurch dann quadratähnliche Maschen entstehen. Beide Muster gehen ineinander über. In einzelnen Bezirken werden zudem neue Maschenreihen eingeschoben, was dann wenig geordnete Bilder ergibt. Eine streng regelmässige Anordnung der Maschen wäre ja für den Aufbau der sackartigen Ausbuchtungen der peritrophischen Membran unzureichend.

Bei intensiver Vorbehandlung (Abb. 23) werden in den Netzrippen lange, ca. 100—250 Å dicke Fibrillen sichtbar, die vorwiegend in den betonten Rippenrichtungen verlaufen. Einzelne Fibrillen biegen aus diesen Hauptrichtungen heraus und verbinden die parallel verlaufenden Fibrillenbündel miteinander. Die Zwischenmembranen sind zum grössten Teil geplatzt ; teilweise scheinen sie sich in einzelne Fibrillen aufgelöst zu haben, welche die Maschenlöcher überspannen

und sich in die Rippen hinein fortsetzen. Es ist allerdings nicht klar, ob dies eine Folge der Präparation ist oder ob die Zwischenmembranen schon ursprünglich fibrilläre Elemente enthalten. Die durch die chemische Vorbehandlung entfernten Membranen scheinen vorwiegend aus Eiweissfilmen zu bestehen, während die Netzrippen in Eiweiss eingelagerte Chitinfibrillen enthalten, von denen einige in die Zwischenmembranen hinein reichen. Die Untersuchung von abgestossenen peritrophischen Membranen aus dem Dickdarm ergab ähnliche Resultate wie bei den intensiv vorbehandelten Membranen aus dem Mitteldarm. In den Randpartien waren sie zudem häufig ausgefasert. Die Auflösung des Eiweissanteils scheint hier durch körpereigene oder bakterielle Fermente erfolgt zu sein.

c) *Chemische Zusammensetzung*

Nachdem die Anwesenheit von Chitin in der peritrophischen Membran eine lang diskutierte Streitfrage war, wird sie heute nicht mehr in Zweifel gezogen. Ein positiver Chitintest im Mitteldarminhalt gilt sogar als Beweis für das Vorhandensein einer peritrophischen Membran (WATERHOUSE 1953).

Als Ergänzung unserer Untersuchungen an der peritrophischen Membran des Maikäferengerlings nahmen wir an ihr einige Chitinbestimmungen vor. Nach RICHARDS (1951) darf die Chitosan-Jod-Probe nach van Wisselingh in der Modifikation von Campbell im positiven Fall als zuverlässigster qualitativer Nachweis gelten. Ein negatives Ergebnis schliesst allerdings die Anwesenheit kleiner Mengen Chitin nicht aus.

Chitin wird in konz. Kalilauge durch Erhitzung (15 Minuten auf 160° C) in Chitosan übergeführt. Nach gründlicher Auswaschung in dest. Wasser zeigt Chitosan mit Jodjodkali eine braune Farbreaktion. Bei Ersetzung des Jodjodkali durch verdünnte Schwefelsäure schlägt die Farbe in rotviolett um und verschwindet in 75 % Schwefelsäure vollständig. Das Chitosan geht in 75 % Schwefelsäure wie auch in verdünnter Essigsäure langsam in Lösung.

In einem Testversuch führten wir diese Bestimmung doppelt an Integumentstücken des Engerlings durch und erhielten deutlich positive Ergebnisse. Darauf wurden 10 kräftige peritrophische Membranen möglichst von eingeschlossenem Darminhalt befreit. Nach der Behandlung in Kalilauge erwies sich die Einschaltung von Alkoholstufen (96 und 40 %) als vorteilhaft, da die dünnen Membranen bei der direkten Übertragung in Wasser zersprengt werden. Die erwähnten Reaktionen konnten wir in fünffacher Wiederholung durchführen. Bei drei Bestimmungen verliefen sie positiv. Allerdings war der Farbumschlag von braun zu violett undeutlich und die Auflösung in Essigsäure unvollständig. Beides ist auf Verunreinigungen durch Erde und Nahrungspartikel zurückzuführen, die von den Membransäcken so

innig umschlossen werden, dass sie nicht vollständig entfernt werden können. Bei zwei Bestimmungen waren die Reaktionen undeutlich bis negativ, offenbar weil die Chitinmenge zu gering war.

Um diese Schwierigkeiten zu umgehen, arbeiteten wir mit der modifizierten Chitosansulfatmethode von ROELOFSEN und HOETTE (1951) weiter, die den Nachweis sehr kleiner Chitinmengen erlaubt. Chitin wird wie bei der ersten Methode in Chitosan übergeführt und dieses wird in 96 % und 40 % Alkohol und in dest. Wasser sorgfältig ausgewaschen. Der Rückstand wird jeweils abzentrifugiert und nach der letzten Auswaschung auf einen Objektträger gebracht. Nach Zugabe eines Tropfens 15 % Schwefelsäure wird das Präparat mit einem Deckglas zugedeckt. Hernach wird es langsam bis zum ersten Aufkochen erwärmt und sofort auf ein Sandbad von 80° C gegeben, auf dem man es langsam abkühlen lässt. Die entstehenden Chitosansulfatkristalle können im Polarisationsmikroskop leicht erkannt werden. 1 % wässerige Fuchsinsäurelösung wird durch das Präparat gesaugt. Bei der Betrachtung im Polarisationsmikroskop mit gekreuzten Nicols leuchten die Chitosansulfatkristalle nun als rote « Sterne » mit negativer Doppelbrechung auf.

Die Bestimmungen wurden als Kontrolle zweimal mit Integumentteilen und zweimal mit je sechs Membranen durchgeführt. In den Kontrollpräparaten fanden sich längliche, negativ doppelbrechende Kristalle in grosser Menge ; ihr Durchmesser schwankte zwischen 5—20 μ. In den Präparaten aus peritrophischen Membranen waren ähnliche Kristalle mit einem Durchmesser von 4—12 μ in geringerer Zahl vorhanden. In Form und Doppelbrechung stimmten sie mit den von ROELOFSEN und HOETTE als Chitosansulfat beschriebenen Kristallen überein.

Bei beiden Nachweismethoden wird der Chitinanteil der Membran durch intensive Erhitzung in Kalilauge und nachfolgende Auswaschung isoliert und in Chitosan übergeführt. Eine teilweise Isolierung des Chitins wird auch bei der Vorbehandlung der Membranen für die elektronenmikroskopische Untersuchung in den erwähnten eiweisslösenden Mitteln erreicht. Die Annahme, dass die sichtbar gemachten Fibrillen Chitinnatur besitzen, wird also bestätigt.

Proteinbestimmungen in der peritrophischen Membran wurden schon mehrfach vorgenommen (Literatur bei DAY und WATERHOUSE 1952). Ihre Resultate wurden in Zweifel gezogen, da nachgewiesenes Eiweiss aus der Nahrung oder aus Darmsekreten stammen kann. Die elektronenmikroskopisch festgestellten Veränderungen in den Membranen nach deren Behandlung mit eiweisslösenden Mitteln beweisen aber die Anwesenheit von Proteinen in der unveränderten Membran.

d) *Funktion*

Als Funktion der peritrophischen Membran der Insekten wird meist der Schutz des Mitteldarmepithels gegen mechanische Beschädigung durch den Darminhalt angenommen. Die Membran wirkt als Filter, doch ist sie auch für grosse Eiweissmoleküle permeabel (DAY und WATERHOUSE). Die portionenweise Umhüllung der Nahrung durch Membranlamellen gewährleistet deren gleichmässige Durchdringung mit Verdauungsfermenten. Beim Nahrungstransport durch den Mitteldarm spielt sie eine wichtige Rolle (S. 235). Mikroorganismen, die mit der Nahrung aufgenommen werden, können durch die Membran am Eindringen in das Darmepithel gehindert werden. Allerdings besitzen gewisse für den Engerling pathogene Bakterien das Vermögen, die peritrophische Membran in vitro aufzulösen (WIKÉN et al. 1954). Membranstücke, die während 10 Tagen von Bakterien angegriffen wurden und teilweise aufgelöst waren, zeigten unter dem Elektronenmikroskop ausgefaserte Ränder. Bei längerer Einwirkung zerfallen die Membranen vollständig. Beim lebenden Tier müssen verschiedene Faktoren die Auflösung der Membran verhindern. Einmal ist die Zahl der Bakterien im Mitteldarm gesunder Tiere nur gering. Zum andern wird beim fressenden Tier eine einzelne Membranlamelle als Folge der raschen Bildung nur kurze Zeit im Mitteldarm verweilen (S. 228). Gegen Gregarinen, die in gewissen Engerlingspopulationen bei 30 % der Tiere im Mitteldarm und Dickdarm anzutreffen sind, scheint die Membran eine ungenügende Barriere darzustellen. Besonders im vordern Mitteldarm sitzt ein Teil davon häufig zwischen Membran und Epithel. Die frischgebildeten Membranlamellen sind also für die Protozoen durchdringbar.

III. PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

Als Ergänzung der im anatomischen und histologischen Teil erwähnten physiologischen Feststellungen werden an dieser Stelle Untersuchungen über die Passagegeschwindigkeit der Nahrung und über die pH- und Pufferungsverhältnisse im Darmsaft und in der Haemolymphe beschrieben. Abschliessend folgt ein Überblick über die Funktion der verschiedenen Darmabschnitte.

1. Passagegeschwindigkeit der Nahrung

Die Passagegeschwindigkeit der Nahrung durch den Darmtrakt des Engerlings ist nach unsern Beobachtungen sehr variabel. Larven, welche seit zwei Monaten in einer feuchten Kammer gelebt hatten und in dieser Zeit weder Nahrung noch Erde aufnehmen konnten, besassen immer noch festen Dickdarminhalt. Dasselbe konnte an

Tieren festgestellt werden, die die gleiche Zeitspanne in sehr trockener Erde gehalten worden waren und die vorgelegte Nahrung nicht berührten. Ältere L^3 befinden sich während Monaten in einem Ruhestadium, in dem sie sehr wenig Nahrung aufnehmen (THIEM 1951, VOGEL und ILIĆ 1953), trotzdem enthält ihr Dickdarm noch viele Nahrungsbestandteile. Die Peristaltik des Dickdarms und die Defaekation ist also bei fehlender Nahrungsaufnahme reduziert. Bei fressenden Larven ist die Nahrungspassage bedeutend rascher.

Ein orientierender Versuch zur Feststellung der Passagegeschwindigkeit wurde im August 1953 mit 32 L^3 durchgeführt. Die Larven, die seit 1—2 Monaten gehäutet waren, nahmen intensiv Nahrung auf. Aus Erde wurden sie in Zuchtgefässe mit Korkmehl gebracht, welches mit einer gesättigten, wässerigen Lösung von Diamantfuchsin angefeuchtet und gefärbt worden war. Als Nahrung wurde frisch gekeimter Weizen zugegeben. Die Temperatur betrug 20—24° C. Die Methode bewährte sich gut, da der Farbstoff an den Korkpartikeln haftet und im Darmkanal nur wenig weggelöst wird.

Die Aufnahme des roten Korkmehls konnte schon am lebenden Tier beobachtet werden. Das helle Integument ist so durchsichtig, dass eine Farbveränderung im Mitteldarm und Dickdarm leicht erkannt werden kann. Nach verschiedenen Zeitabständen (1, 2, 3, 6, 8, 24, 48, 96 Stunden) wurden je 4 Tiere seziert und der Inhalt ihrer Darmabschnitte untersucht.

Im Mitteldarm ist frischaufgenommene Nahrung scharf getrennt von der früher aufgenommenen. Die einzelnen Lamellen der peritrophischen Membran verhindern die Durchmischung des Darminhalts. Der vordere Abschnitt des Mitteldarmes war 1—3 Stunden, der hintere 4—8 Stunden nach Versuchungsbeginn mit Korkmehl angefüllt. Bei Tieren, die bei den ersten Kontrollen (1—4 Std.) untersucht wurden, war der Darminhalt mit Gasblasen durchsetzt. Es handelt sich offenbar um Luft, die beim hastigen Schlingen in den Darm gekommen war. Ein kleiner Teil des Farbstoffs wurde gelöst, passierte durch die peritrophische Membran und reicherte sich an der Oberfläche des Darmepithels an. Diese Erscheinung trat zuerst vorne auf und breitete sich mit dem Vordringen des Korkmehls nach dem hintern Mitteldarmteil aus. Nach 24 Stunden war die Farbanreicherung im hintern Darmteil deutlich stärker als im vordern.

Der Transport des Darminhalts durch den Dünndarm geschieht rasch in kleinen Portionen, er ist aber nicht kontinuierlich. Im weiten Dickdarm ändert die Nahrung zweimal ihre Bewegungsrichtung und wird stark durchmischt. Die frische Nahrung kommt zuerst in die beiden Terminaltaschen des Dickdarms und wird von deren Wandmuskulatur weiter gefördert. 24 Std. nach Versuchsbeginn konnte man im Dickdarm zwei verschieden gefärbte Zonen unterscheiden. Der Raum, der unterhalb einer gedachten Verbindungslinie zwischen den beiden Öffnungen des blasenartigen vorderen Dickdarms (Abb. 1, CV)

liegt, war durch Korkmehl heller gefärbt, während die darüber liegende Zone die normale dunkle Farbe beibehielt. Durch den Pumpmechanismus der Terminaltaschen wird der Darmbrei zwangsläufig der Ventralwand des Dickdarmvorderteils entlang getrieben und fliesst dann durch den hintern Dickdarm zum Rectum. Es dauerte 96 St., bis der Hauptteil des Dickdarms mit Korkmehl gefüllt war. An den Vorsprüngen der Dickdarmwand blieben Teile der alten Nahrung noch länger haften. Im Kot eines Tieres konnte schon nach 24 Stunden die Beimischung einzelner Korkpartikel beobachtet werden. Mehrheitlich Kork enthaltenden Kot stellten wir aber nur in den beiden letzten Kontrollen (48 und 96 St.) fest.

Über die Passagegeschwindigkeit der Nahrung im Darm von Lamellicornierlarven liegen Angaben von WIEDEMANN (1930) vor. Er stellte bei *Oryctes* fest, dass bei einer Umstellung der normalen Ernährung auf Filterpapierkost die letzten Reste der alten Nahrung nach 4 Tagen aus dem Mitteldarm verschwinden. Im Dickdarm hingegen wurden noch nach 2 Monaten Reste der ursprünglichen Nahrung gefunden. Aus Darmvolumen und Kotmenge berechnete der Autor eine mittlere Verweildauer der Nahrung im Dickdarm von 5—6 Tagen.

Die von WIEDEMANN gefundenen Werte liegen höher als unsere Versuchsergebnisse, sie sind aber bedeutend niedriger als bei den zuerst erwähnten Hungertieren. Das Ausmass der Nahrungsaufnahme ist offensichtlich für diese Unterschiede verantwortlich und die Nahrungsaufnahme ihrerseits ist abhängig von der Aktivität der Engerlinge und von Ausseneinflüssen (Art der Nahrung, Temperatur, Feuchtigkeit).

2. Wasserstoffionenkonzentration und Pufferung von Darmsaft und Haemolymphe

a) *Wasserstoffionenkonzentration von Darmsaft und Haemolymphe*

Im Hinblick auf eventuelle pathogene Veränderungen bei erkrankten Engerlingen schien uns die Untersuchung des pH im Darmsaft von Bedeutung. Gleichzeitig wurden Messungen in der Haemolymphe durchgeführt.

Das pH in den Körpersäften der Insekten wurde schon häufig gemessen (Literatur bei WIGGLESWORTH 1950, DAY und WATERHOUSE 1952, BUCK 1952) und zwar mit Indikatoren, mit der Chinhydronelektrode und mit der Glaselektrode. Indikatoren sind für starkgefärbte Flüssigkeiten, wie den Darmsaft der Engerlinge, ungeeignet. Die Chinhydronelektrode ist brauchbar in gut gepufferten Lösungen im sauren und neutralen Gebiet ; für Messwerte über pH 7,5 ist sie nicht verwendbar. Die einzige Methode, die für uns in Frage kam, war die Messung mit der Glaselektrode. Da wir Proben von Einzelindividuen untersuchen wollten, musste eine Elektrode verwendet werden, die das

Arbeiten mit kleinen Mengen gestattet. INGOLD (1951) hat eine Mikrokapillarelektrode beschrieben, die wir in leicht modifizierter Form verwenden konnten. Die mit Messgut gefüllte Kapillare der Messelektrode und die Kalomelbezugselektrode werden in eine kleine, mit gesättigter Kaliumchloridlösung gefüllte Schale getaucht. Die entstehende Potentialdifferenz massen wir mit einem direkt anzeigenden pH-Meter (Typ 35 der Polymetron A.G., Zürich). Die ganze Messapparatur wurde uns in freundlicher Weise von Herrn Dr. W. Ingold zur Verfügung gestellt.

Die zu messende Haemolymphe wurde lebenden Tieren nach Abschneiden eines Beines entnommen und in zylindrischen Glasnäpfchen von 8 mm Durchmesser und 5 mm Höhe aufgefangen. Der Mitteldarmsaft wurde folgendermassen gewonnen : Nach der früher beschriebenen Methode wurde der Mitteldarm sorgfältig herauspräpariert. Dann wurde er in dest. Wasser gewaschen und mit Filterpapier abgetupft. In der Gegend der vorderen Blindsäcke wurde die Darmwand perforiert und der meist dunkelbraune Darmsaft konnte hierauf in Glasnäpfchen aufgefangen werden. Wenn nicht genügend Flüssigkeit ausfloss, verwendeten wir fein ausgezogene Glaskapillaren zum Aufsaugen des zurückgebliebenen Darmsaftes. Auf diese Weise gewonnene Flüssigkeit stammt zum grössten Teil aus dem vordern Mitteldarm, der Hauptbildungsstelle des Darmsaftes. Aus dem hinteren Darmteil fliesst nur wenig Flüssigkeit nach. Für Vergleichsmessungen entleerten wir beide Darmteile separat, nachdem wir hinter den mittleren Blindsäcken eine Abschnürung mit einem Fadenzug angebracht hatten. Die geringe Flüssigkeitsmenge im hintern Darmabschnitt erlaubte allerdings oft keine Messung. Aus dem Dickdarm musste das Messgut mit feinen Kapillaren entzogen werden. Die Konsistenz des Dickdarminhalts ist allerdings für Messungen oft zu fest. Beigemischte Steinchen und Nahrungspartikel wirken sich zudem störend aus, indem durch sie die Messelektrode verstopft wird.

Zur Durchführung der Messung wird die Kapillare der Messelektrode zuerst mit Messflüssigkeit ausgespült. Die zweite Füllung ergibt dann zuverlässige Resultate. Genügt die Substratmenge für wiederholte Messungen, so erhält man gut übereinstimmende Resultate ($\pm$ pH 0,1). Zur einmaligen Füllung der Kapillare sind 20 mm^3 Flüssigkeit erforderlich. Zum Spülen der Kapillare und zu einer einmaligen Messung müssen 30—40 mm^3 zur Verfügung stehen. Nach der Messung wird die Kapillare mehrmals mit dest. Wasser ausgewaschen ; periodisch wird sie mit konz. Salzsäure gereinigt und mit dest. Wasser nachgespült.

Die Untersuchungen wurden an jungen L^3 vorgenommen, welche Nahrung aufnahmen. Messungen an L^2 ergaben keine merklichen Unterschiede. An Engerlingen, die an Infektionskrankheiten erkrankt waren, konnten ebenfalls keine gesicherten Unterschiede vorgefunden werden.

Der im Mitteldarm gebildete Darmsaft ist stark alkalisch. Im Durchschnitt erhielten wir von 56 Tieren einen mittleren pH Wert von 8,25 (7,50—9,50; $s_{\bar{x}}$: 0,477). Es fällt auf, dass der Schwankungsbereich unterhalb des Mittelwerts kleiner ist als oberhalb. Die erwähnten Vergleichsmessungen zwischen dem Inhalt des vorderen und des hinteren Mitteldarms ergab bei den 15 untersuchten Tieren eine Zunahme des pH nach hinten von 0,1—1,0. Im Dickdarm fanden wir bei 48 Tieren einen Mittelwert von pH 7,75 (5,90—8,90 ; $s_{\bar{x}}$: 0,816). Der Unterschied zwischen diesem Wert und demjenigen des Mitteldarms ist statistisch gesichert. Diese Abnahme des pH wurde von WIEDEMANN (1930), der mit Indikatoren an *Oryctes* arbeitete, auf die Tätigkeit säurebildender Bakterien im Dickdarm zurückgeführt.

Zahlenwerte über die pH Verhältnisse im Darm von Lamellicornierlarven verdanken wir folgenden Autoren : SWINGLE (1931a) fand bei *Popillia* mit einer Chinhydronelektrode im Vorderdarm pH 8,0—8,4, im Mitteldarm pH 9,4—9,5 mit einer Zunahme im hinteren Darmteil, im Hinterdarm pH 7,5—7,6. STAUDENMAYER und STELLWAAG (1939) stellten mit derselben Methode bei *Cetonia* ein durchschnittliches pH von 8,8 (8,36—10,0) fest. SCHLOTTKE (1945) verwendete Indikatoren bei *Cetonia*, *Potosia* und *Dorcus* und gibt für den Mitteldarm pH 11,0—11,5 und für den Hinterdarm pH 7 an.

Unsere Messungen an der Haemolymphe ergaben bei 71 Tieren ein durchschnittliches pH von 7,35 (7,00—7,55 ; $s_{\bar{x}}$: 0,124). Der für das Blut recht hohe Schwankungsbereich ist durch den Umstand zu erklären, dass wir mit Proben von Einzelindividuen und nicht mit Mischblut arbeiteten.

Über pH Messungen am Blut von Lamellicornierlarven liegen folgende Angaben vor : LUDWIG (1934) fand bei *Popillia* mit einer Wasserstoffelektrode einen Mittelwert von pH 7,07 (6,66—7,36). SCHLOTTKE erhielt mit Indikatoren an *Cetonia*, *Potosia* und *Dorcus* ein durchschnittliches pH von 6,9.

b) *Pufferung von Mitteldarmsaft und Haemolymphe*

Das Ausmass der Schwankung der pH Werte im Darmsaft und Blut des Engerlings veranlasste uns, die Pufferungsverhältnisse dieser Flüssigkeiten zu untersuchen. Zur Bestimmung der Titrationskurven verwendeten wir die Apparatur zur Mikrotitration von Säuren und Basen von INGOLD (1946), die uns vom Hersteller zur Benützung überlassen wurde. Die Messflüssigkeit, die ein Volumen von 1 cm^3 besitzen muss, wird in eine napfförmig ausgebildete Glaselektrode gegeben, die gleichzeitig als Titrationsgefäss dient. Das Titrationsreagens wird mit Hilfe einer Injektionsbürette zugegeben, mit welcher Zusätze von 1 mm^3 gemacht werden können.

Die Gewinnung von Mitteldarmsaft und Blut erfolgte in gleicher Weise wie bei der pH-Messung. Für jede Messung wurde 30 mm^3

Substrat mit 1 cm³ CO^2-freiem dest. Wasser verdünnt. Zur Titration wurde 0,1 normale Salzsäure und Kalilauge verwendet.

Mit Mitteldarmsaft wurden je 8 Titrationskurven mit Säure und Lauge bestimmt, die alle einen ähnlichen Verlauf zeigten. In Abb. 24 ist ein Titrationspaar mit Säure und Lauge angeführt. Im Anfangsteil, d. h. im Gebiet des normalen Darm-pH, verläuft die Kurve steil, um im extremen pH Bereich abzuflachen. Die andern Kurven besitzen dieselbe Tendenz. Sie verlaufen etwas steiler oder flacher als im angeführten Beispiel, was auf eine von Tier zu Tier wechselnde Konzentration der als Puffer wirkenden Stoffe schliessen lässt.

Als Mass der Pufferung einer Lösung definierte v. SLYKE (1922) die Pufferungskapazität β als die für eine pH Veränderung von 1 in 1 Liter Lösung benötigte Säuren- oder Laugenzugabe (in Äquivalenten) ($\beta = \frac{dB}{dpH}$). Man erhält diese Werte, indem man an den erhaltenen Kurvenpunkten der Titrationskurve Tangenten anlegt und den Tangens des Winkels zur Ordinate berechnet. Für die angeführte Titrationskurve ist dies in Abb. 24 durchgeführt. Dabei ist aber die Zugabe von Säure und Lauge in mm³ 0,1 n Lösung und nicht in Äquivalenten angegeben. Führt man letzteres durch, so erhält man die absoluten

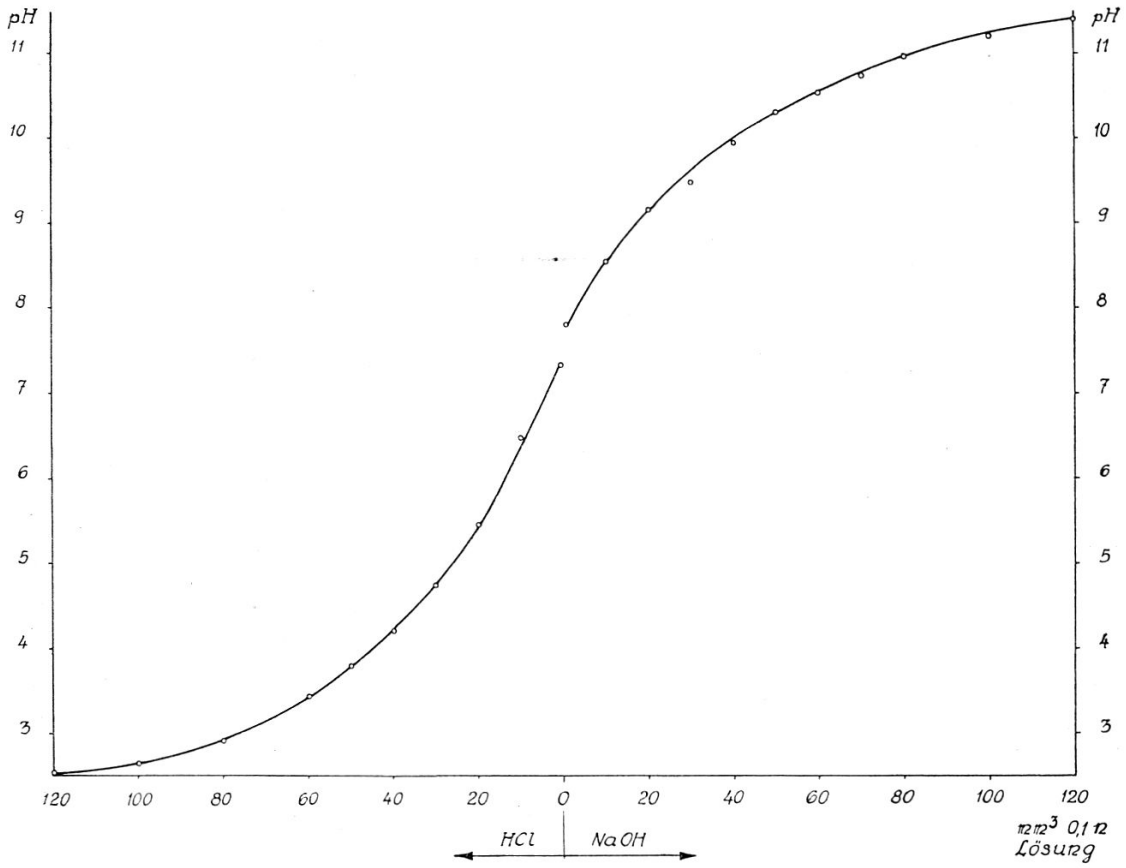


Abb. 24. — Titrationskurve von Mitteldarmsaft (30 mm³ Darmsaft verdünnt mit 1 cm³ dest. Wasser) mit 0,1 n Salzsäure und Kalilauge.

Werte für β. Zwischen pH 8 und 9 liegt dieser Wert bei ca. 0,02. Die Pufferungskurve in Abb. 25 besitzt eine deutliche U-Form mit einem Minimum im Gebiet des normalen Darm-pH. Unter pH 5 und über

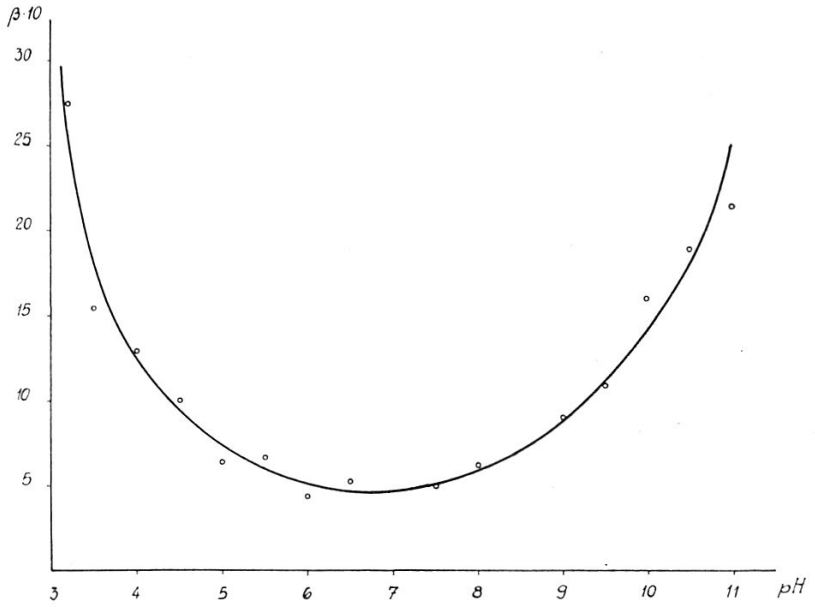


Abb. 25. — Kurve der Pufferungskapazität des Mitteldarmsaftes aus Abb. 23 berechnet.

pH 9 steigen ihre Äste stärker an. Maxima, die auf ein vorherrschendes Puffersystem deuten würden, fehlen. Es muss also ein komplexes Zusammenwirken der Pufferwirkung von verschiedenen Salzen und Säuren vorliegen.

Die Mehrzahl der Untersuchungen über die Pufferung des Darminhalts von Insekten ergaben, wie bei der Larve von *Melolontha*, eine geringe Pufferung im Bereich des normalen Darm-pH (STAUDENMAYER und STELLWAAG 1940, HASTINGS und PEPPER 1943, SCHLOTTKE 1945). Diesen Feststellungen steht die Tatsache gegenüber, dass der Mitteldarm-pH bei *Melolontha* gegen unten nur wenig schwankt. Ferner beobachtete SWINGLE (1931b), dass der Darm-pH von *Popillia* vom pH der Erde, in der die Larve lebt, nicht merklich beeinflusst wird. Beides deutet auf eine gute Pufferung im sauren Gebiet hin. DAY und WATERHOUSE (1953) vermuten, dass die aktiven Puffersubstanzen vom Mitteldarm bei Nahrungsaufnahme nach Bedarf sezerniert werden und dass im Darmsaft nur die Wirkung der übriggebliebenen Substanz gemessen werden kann.

Mit Haemolymphe wurden je 4 Titrationen mit Säure und Lauge durchgeführt. Die daraus berechneten Kurven der Pufferungskapazität besitzen die für Insekten typische U-Form (BUCK 1953).

3. Funktion der Darmabschnitte

Die am Engerlingsdarm bisher eingesetzten Untersuchungsmethoden erlauben noch keine weitgehende Deutung der Funktionen der einzelnen Darmteile. Auch wir mussten uns auf die Aufklärung einiger Einzelfragen der Darmphysiologie beschränken. An dieser Stelle werden wir die heute schon vorliegenden Tatsachen zusammenstellen.

Bei der Nahrungsaufnahme wandern Erde und durch die Mundteile zerkleinerte Nahrungsbestandteile portionenweise in den Endteil des Vorderdarmes, um von dort durch die Valvula cardiaca in den Mitteldarm eingelassen zu werden. Die Schluckbewegung erfolgt durch dilatatorische Muskeln des Pharynx, der Nahrungstransport, der durch regurgitierten Mitteldarmsaft erleichtert wird, durch die kräftige Wandmuskulatur des ganzen Vorderdarms. Das Fehlen von Speicheldrüsen und die schwache Fermentkonzentration im Vorderdarm anderer Lamellicornierlarven (SCHLOTTKE 1945) machen es unwahrscheinlich, dass die Nahrung schon in diesem Abschnitt durch Enzyme merklich aufgeschlossen wird.

Bei ihrem Eintritt in den Mitteldarm wird die Nahrung von einer neugebildeten Lamelle der peritrophischen Membran umgeben und mit dunkelbraunem Darmsaft durchmischt. In dieser alkalischen Flüssigkeit sind bei *Melolontha* (DUSPIVA mündl. Mitteilung 1953) und bei anderen Lamellicornierlarven (WIEDEMANN 1930, SCHLOTTKE 1945) Verdauungsfermente in starker Konzentration nachzuweisen.

Im hintern Mitteldarmteil nimmt die Konsistenz des Darminhaltes zu. Hellerer Darmsaft, dessen pH noch höher ist als bei demjenigen im vordern Darmteil, ist nur in geringer Menge vorhanden. Diese Veränderungen zusammen mit den histologischen Unterschieden machen es wahrscheinlich, dass die beiden Darmteile in ihrer Funktion nicht übereinstimmen. Die Sekretion von Darmsaft scheint vorwiegend vorn stattzufinden. Darauf deutet das stark differenzierte Epithel (Zottenbildung, viele Regenerationsnester, häufige Ausstossung von Zellbestandteilen) und der Umstand, dass bei eröffnetem Darm der Darmsaft aus den Epithelkrypten herausquillt und zwischen den frischgebildeten Lamellen der peritrophischen Membran vorhanden ist. Weniger Anhaltspunkte liegen für den Ort der Resorption vor.

Zur Feststellung der Eisenaufnahme hielten wir 15 L^2 während 1 Monat in Korkmehl, das mit einer ges. Eisensaccharatlösung angefeuchtet war. Die Tiere wurden in abs. Alkohol fixiert und geschnitten ; die Darstellung des Eisens erfolgte nach der Berlinerblaumethode ; zur Gegenfärbung des Darmepithels diente Duro-Echtrot (ROMEIS 1948). Eisenaufnahme scheint nur im Mitteldarm möglich zu sein, ohne dass sie hier in einem bestimmten Abschnitt lokalisiert wäre. Bei der Untersuchung der Passagegeschwindigkeit der Nahrung mit fuchsingefärbtem Korkmehl fanden wir, wie erwähnt, Farbstoffanlagerung am Mitteldarmepithel derjenigen Mitteldarmteile, die festen Darminhalt

enthielten. Da die Nahrung den vordern Mitteldarm rasch passiert, ist dies vor allem im hintern Darmteil zu beobachten. Diese Anreicherung deutet auf stattfindende Resorptionsvorgänge hin.

Die vorderen und mittleren Blindsäcke besitzen ähnlichen Inhalt und ein ähnliches Epithel wie die angrenzenden Mitteldarmpartien, während die hinteren Blindsäcke Abweichungen zeigen. Deshalb darf für diese am ehesten eine vom übrigen Mitteldarm verschiedene Funktion angenommen werden.

Im Mitteldarm sind im Gegensatz zum Dickdarm nur wenige Bakterien vorhanden. Diese Tatsache wird auf das Vorhandensein eines bakteriziden Stoffes im Darmsaft zurückzuführen sein.

Am Nahrungstransport im Mitteldarm kann die relativ schwache Wandmuskulatur nicht wesentlich mitwirken. Die peritrophische Membran, die als Ganzes in den Dünndarm hineingezogen wird, führt den ganzen Darminhalt mit sich. Weitere Aufgaben der Membran liegen im Schutz des Mitteldarmepithels gegen mechanische Beschädigung und gegen das Eindringen von Mikroorganismen.

Der stark muskulöse Dünndarm hilft durch das Vorwärtsziehen der peritrophischen Membran beim Nahrungstransport durch den Mitteldarm mit. Der Darminhalt passiert durch diesen ventilartigen Darmteil rasch, aber in kleinen Portionen.

Im stark erweiterten Dickdarm verbleibt der Darmbrei längere Zeit. Neben der Wandmuskulatur besonders der Terminaltaschen scheinen die mit dem Integument verbundenen Muskeln am Nahrungstransport mitzuwirken.

Ein Teil der Nahrung bleibt längere Zeit an den napf- und bäumchenartigen Bildungen der Dickdarmwand hängen und erhärtet. Bei der Untersuchungen von Engerlingen, die mit Eisensaccharat gefüttert worden waren, konnten in dieser Haftschicht deutliche Eisenkonkretionen nachgewiesen werden. Beide Tatsachen deuten auf einen durch die Darmwand stattfindenden Stoffaustausch hin. Nach v. GORKA (1914) soll die Dickdarmwand von *Oryctes* in vitro für Pepton und Traubenzucker permeabel sein. Der mächtige Dickdarm von Lamellicornierlarven, in dem eine starke Bakterienentwicklung stattfindet, wurde schon als Ausbildung einer « Gärkammer » bezeichnet und der bakterielle Aufschluss von Zellulose als symbiontischer Prozess gedeutet (WERNER 1926, WIEDEMANN 1930, BUCHNER 1953). Die angeführten Autoren, wie schon seinerzeit MINGAZZINI (1889), nehmen an, dass die hauptsächliche Nährstoffresorption im Dickdarm stattfindet. Der von uns untersuchte Feinbau der Dickdarmintima würde einen solchen ohne weiteres denkbar machen. Beweise für diese Annahme liegen allerdings noch keine vor.

Das im Anfangsteil stark muskulöse Rectum dient zum Abschluss des Dickdarms, sein hinterer Teil zur Defäkation. Bei der Kotabgabe wird der letzte Darmteil durch dilatatorische Muskeln nach aussen gestülpt. Der bei gesunden Tieren trockene Kot und das dichte

Geflecht von malpighischen Schläuchen nahe beim Rectum lassen vermuten, dass hier Wasser und Mineralstoffe aus dem Darmlumen resobiert werden (WIGGLESWORTH 1950); Rectalpapillen wurden aber nicht vorgefunden.

IV. ZUSAMMENFASSUNG

Im ersten Teil der Arbeit werden Anatomie und Histologie von Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm der Larve von *Melolontha melolontha* L. beschrieben.

Am wenig differenzierten Vorderdarm können als einzige Abschnitte Pharynx und Oesophagus sicher unterschieden werden.

Der Mitteldarm besitzt zwei morphologisch deutlich verschiedene Teile. Im Vorderabschnitt hat das Epithel regelmässig angeordnete Krypten, an deren Grund Regenerationsnester liegen (Abb. 4—6). Im Hinterabschnitt ist es flach und weist nur wenige Regenerationsnester auf (Abb. 7—10). Die Färbbarkeit der Zylinderzellen ist im Vorderteil im Gegensatz zum Hinterteil stark ausgeprägt. Zwischen aktiven und inaktiven Engerlingen wurden typische Unterschiede im histologischen Bild des Epithels festgestellt.

Der Hinterdarm ist in drei deutlich voneinander abgesetzte Abschnitte gegliedert. Die Falten der Dünndarmwand werden von einer strukturlosen Zwischenmasse ausgefüllt. In diese sind Tonofibrillen eingelagert, die das Epithel mit ansetzenden Längsmuskeln verbinden (Abb. 12). Napfförmige Bildungen der Darmwand, die oral und caudal der Einmündung des Dünndarms in den Dickdarm in Reihen angeordnet sind und in denen sich verkitteter Darminhalt ansammelt, werden neu beschrieben (Abb. 13, 14). Die Wand des mächtigen Dickdarms besitzt in ihrem Vorderteil bäumchenartige Ausstülpungen oder ist eingefaltet (Abb. 15, 16), im Hinterteil ist sie eben. Die Wand des Rectum ist in Längsfalten gelegt, Rectalpapillen finden sich darin keine.

Besondere Aufmerksamkeit wurde der peritrophischen Membran und dem Feinbau der Dickdarmintima gewidmet.

Die mehrschichtige peritrophische Membran wird vom Epithel des Mitteldarms und der vordern Blindsäcke in einzelnen Lamellen ausgeschieden, welche miteinander verkleben. Die Gestalt jeder Lamelle entspricht dem Abguss der sie bildenden Darmpartie (Abb. 21). Der Dünndarm bewegt die Membran nach dem Dickdarm, wo diese von Bakterien teilweise abgebaut wird.

In der peritrophischen Membran wurde Chitin nach der Chitosanmethode und durch Feststellung von Chitosansulfatkristallen im Polarisationsmikroskop nachgewiesen.

Im Elektronenmikroskop erkennt man an isolierten Membranlamellen einen netzartigen Bau. Die ca. 0,25 μ weiten Netzmaschen werden von Zwischenmembranen überspannt (Abb. 22). Nach intensiver Vorbehandlung mit eiweisslösenden Mitteln sind in den Netzrippen lange, 150—250 Å dicke Chitinfibrillen sichtbar, die vorwiegend in den bevorzugten Richtungen der Rippen verlaufen (Abb. 23).

Die sehr dünne Intima des Dickdarms kann als Ganzes im Elektronenmikroskop untersucht werden. Schon bei schwacher chemischer Vorbehandlung sind im vordern Dickdarm im Gebiet ausserhalb der hofförmigen Bezirke gruppenförmig angeordnete Poren von 0,2—0,3 μ Durchmesser sichtbar. Die «Höfe» sind mit einer perforierten Membran bedeckt (Abb. 19), die nach intensiver Vorbehandlung meist abgesprengt wird. Nach Entfernung des Eiweissanteils zeigt die darunterliegende Schicht wie die Intima des ganzen Dickdarms einen fibrillären Feinbau. Die 200—300 Å dicken Chitinfibrillen verlaufen in übereinander liegenden Schichten und zwar ordnen sie sich parallel in 2—3 bevorzugten Richtungen.

Im zweiten Teil der Arbeit wird über physiologische Untersuchungen berichtet.

Die Passagegeschwindigkeit der Nahrung hängt stark von der Aktivität der Tiere ab. Bei fressenden Engerlingen verlässt die Nahrung 4—8 Stunden nach ihrer Aufnahme den Mitteldarm und zwar wird sie mit der peritrophischen Membran in den

Dünndarm gezogen. Im Dickdarm wird sie vorwiegend durch die Muskulatur der Terminaltaschen durchmischt und weitergetrieben. Der Hauptteil der Nahrung passiert den Dickdarm in 1—4 Tagen ; einzelne Nahrungsteilchen erscheinen 24 Stunden nach ihrer Aufnahme im Kot.

Mit Hilfe einer Mikroglaselektrode und einer Mikrotitrationsapparatur wurde das pH und die Pufferung in der Haemolymphe und im Darmsaft bestimmt. Das pH des Mitteldarmsafts beträgt im Mittel 8,25 (7,50—9,50), das pH des Dickdarmsafts 7,75 (5,90—8,90). Beim einzelnen Tier steigt das pH vom vordern zum hintern Mitteldarmabschnitt, um dann im Dickdarm deutlich abzunehmen. Die im Mitteldarmsaft gemessene Pufferung ist im Bereich zwischen pH 5 und 9 nur gering (Abb. 25) und beruht offenbar auf einer grossen Zahl von Puffersystemen. Da die pH Werte im frischen Mitteldarmsaft nicht unter pH 7,5 sinken, muss wirksame Puffersubstanz nach Bedarf ausgeschieden werden.

Die Verdauungsvorgänge beim Maikäferengerling sind noch wenig abgeklärt. Es scheint, dass das Epithel des vorderen Dickdarms stärker sezerniert als dasjenige des hintern. Ob die Nährstoffresorption in bestimmten Abschnitten lokalisiert ist, ist nicht bekannt. Eisenaufnahme konnten wir im ganzen Mitteldarm nachweisen. Die vielfach postulierte Resorption von Nährstoffen im Dickdarm des Engerlings erscheint nach dem Feinbau der Intima (Porengruppen) ohne weiteres möglich. Auf eine stattfindende Resorption, zum mindesten von Wasser, deutet die Eisenansammlung an den bäumchenartigen Bildungen der Dickdarmintima bei Eisensaccharatfütterung.

Wir konnten bestätigen, dass auch bei *Melolontha* nur die lateralen malpighischen Gefässe Urate und injizierte Farbstoffe ausscheiden. Bei aktiven Tieren konnten wir im Lumen der hintern ventralen Blindsäcke Kristalle unbekannter Natur feststellen. Andere Kristalle finden sich gelegentlich an den « Bäumchen » der Dickdarmwand.

V. LITERATURVERZEICHNIS

AUBERTOT, M., 1934. *Recherches sur les péritrophiques des insectes et en particulier des diptères.* Thèse, Strasbourg, 357 pp.

BARTH, R., 1945. *Untersuchungen über den Hautmuskelschlauch von Catocala-Arten.* Zool. Jahrb. Anat. 69 : 405—434.

BERRETTA, L., 1937. *La membrana peritrofica negli Ortotteri osservata in toto e origine di questa membrana.* Boll. Soc. Sci. Nat. Econ. Palermo 19 : 20—25.

BUCHNER, P., 1953. *Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen.* Verlag Birkhäuser, Basel, 771 pp.

BUCK, J. B., 1953. *Physical properties and chemical composition of insect blood.* In ROEDER, K. D., *Insect physiology*, J. Wiley, New York, p. 147—190.

DAY, M. F. and WATERHOUSE, D. F., 1953. *Structure of the alimentary system. Functions of the alimentary system. The mechanism of digestion.* In ROEDER, K. D., *Insect physiology*, J. Wiley, New York, p. 273—330.

DEHN, M., von, 1933. *Untersuchungen über die Bildung der peritrophischen Membran bei den Insekten.* Z. Zellforsch. 19 : 79—105.

FREY-WYSSLING, A. und MUEHLETHALER, K., 1950. *Der submikroskopische Feinbau von Chitinzellwänden.* Vierteljschr. Nat. Ges. Zürich 95 : 45—52.

GÉRARD, P., 1942. *Les tubes de Malpighi de la larve de Oryctes nasicornis L.* Ann. Soc. Zool. Belg. 73 : 122—193.

GORKA, A., von, 1914. *Experimentelle und morphologische Beiträge zur Physiologie der malpighischen Gefässe der Käfer.* Zool. Jahrb. Zool. 34 : 233—338.

GRANDI, G., 1925. *Contribuito alla conoscenza biologica e morfologica di alcuni Lamellicorni fillofagi.* Boll. Lab. Zool. Portici 18 : 159—224.

HASTINGS, E. and PEPPER, J. H., 1943. *Studies on body fluids of seven orthopterans, their pH, buffering capacity, and effect on solubility of fractionated insecticides.* Jour. Econ. Ent. 36 : 857—864.

HUBER, W., 1950. *Recherches sur la structure submicroscopique de la membrane péritrophique de l'intestin moyen de quelques insectes.* Arch. Anat. Hist. Embr. 33 : 1—20.

HUBER, W. and HAASER, C., 1950. *Electron microscope study of the peritrophic membrane in Dixippus morosus.* Nature 165 : 397.

INGOLD, W., 1946. *Zur Mikrotitration organischer Säuren.* Helv. Chim. Acta 29 : 1929—1936.

INGOLD, W., 1951. *Elektroden für die Potentiometrie und ihre Anwendung in Laboratorium und Technik.* Chimia 5 : 196—203.

KERN, F., 1950. *Untersuchungen an Amphimallus solstitialis L. mit Versuchen zur bakteriologischen Bekämpfung von Engerlingen.* Dissertation, Zürich, 75 pp.

LAGERMALM, G., PHILIP, B. and GRALÉN, N., 1950. *Occurence of a network in the excrement from the larva of the clothes moth.* Nature 166 : 484—485.

LAZARENKO, T., 1925. *Die morphologische Bedeutung der Blut- und Bindegewebeelemente der Insekten.* Z. mikr. anat. Forsch. 3 : 409—499.

LISON, L., 1938. *Contribution à l'étude morphologique et histo-physiologique du système malpighien de Melolontha melolontha L.* Ann. Soc. Zool. Belg. 69 : 195—233.

LOTMAR, R., 1945. *Die Metamorphose des Bienendarmes (Apis mellifica L.).* Beih. Schw. Bien. Ztg. 1 : 443—506.

LUDWIG, D., 1934. *Studies on the metamorphosis of the Japanese beetle (Popillia japonica Newman). II. Changes in the pH of the blood.* Ann. Ent. Soc. Amer. 27 : 429—434.

LUDWIG, D. and ABERCROMBIE, W. F., 1936. *Histological changes accompanying growth of the mid-intestine of Japanese beetle larvae (Popillia japonica Newman).* Jour. Morph. 59 : 113—122.

MARTIGNONI, M., 1952. *Die submikroskopische Textur der peritrophischen Membran von Peridroma margaritosa (Haw.).* Mitt. Schw. Ent. Ges. 25 : 107—110.

MINGAZZINI, P., 1889. *Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi.* Mitt. Zool. Stat. Neapel 9 : 1—112.

MERCER, E. H. and DAY, M. F., 1952. *The fine structure of the peritrophic membranes of certain insects.* Biol. Bull. 103 : 384—394.

ORLOV, J., 1924. *Die Innervation des Darmes der Insekten (Larven von Lamellicorniern).* Z. wiss. Zool. 122 : 425—502.

RAMDOHR, K. A., 1811. *Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insecken.* J. C. Hendel, Halle, 222 pp.

RIBI, E., 1951. *Submicroscopic structure of fibers and their formation.* Nature 168 : 1082—1083.

RICHARDS, A. G., 1951. *The integument of arthropods.* Univ. of Minnesota Press, Minneapolis, 411 pp.

RICHARDS, A. G. and KORDA, F. H., 1948. *Studies on arthropod cuticle. II. Electron microscope studies of extracted cuticle.* Biol. Bull. 94 : 212—235.

RITTERSHAUS, K., 1927. *Studien zur Morphologie und Biologie von Phyllopertha horticola L. und Anomala aenea Geer. (Coleopt.).* Z. Morph. Oekol. 8 : 271—408.

ROELOFSEN, P. A. and HOETTE, J., 1951. *Chitin in the cell wall of yeast.* Ant. v. Leeuwenhoek 17 : 27—43.

ROMEIS, B., 1948. *Mikroskopische Technik.* 15. Aufl. Leibniz Verlag, München, 695 pp.

RUNGIUS, H., 1911. *Der Darmkanal (der Imago und Larve) von Dytiscus marginalis L..* Z. wiss. Zool. 98 : 179—287.

SCHLOTTKE, E., 1945. *Über die Verdauungsfermente im Holz fressender Käferlarven.* Zool. Jahrb. Zool. 61 : 88—140.

SLYKE, D. D., van, 1922. *On the measurement of buffer values and on the relationship of buffer value to the dissociation constant of the buffer and the concentration and reaction of the buffer solution.* Jour. Biol. Chem. 52 : 525—570.

SNODGRASS, R. E., 1935. *Principles of insect morphology.* McGraw-Hill Book Co., New York, 667 pp.

STAUDENMAYER, TH. und STELLWAAG, F., 1939. *Über die Wasserstoffionenkonzentration und das Pufferungsvermögen des Darmes von Clysia ambiguella, Polychrosis botrana und einigen anderen Insekten sowie ihres Futters.* Z. angew. Ent. 26 : 589—607.

STEWARD, F. C. and MUEHLETHALER, K., 1953. *The structure and development of the cell wall in the Valoniaceae as revealed by the electron microscope.* Ann. Bot. 17 : 295—316.

SWAMMERDAM, J., 1752. *Bibel der Natur*. F. Gleditsch, Leipzig, 410 pp.
SWINGLE, M. C., 1931a. *Hydrogen ion concentration within the digestive tract of certain insects*. Ann. Ent. Soc. Amer. 24 : 489—495.
SWINGLE, M. C., 1931b. *The influence of soil acidity on the pH value of the contents of the digestive tract of Japanese beetle larvae*. Ann. Ent. Soc. Amer. 24 : 496—502.
THIEM, H., 1949. *Über Erfahrungen bei der Aufzucht von Engerlingen*. Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent. 11. Mitgl. Vers. 77—95.
VOGEL, W. und ILIĆ, B., 1953. *Der Einfluss der Temperatur bei der Verpuppung der Engerlinge von Melolontha vulgaris F.*. Mitt. Schw. Ent. Ges. 26 : 265—276.
WATERHOUSE, D. F., 1953. *Occurrence and endodermal origin of the peritrophic membrane in some insects*. Nature 172 : 677.
WEBER, H., 1933. *Lehrbuch der Entomologie*. G. Fischer, Jena, 726 pp.
WEBER, H., 1952. *Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten*. Fortschr. Zool. 9 : 18—231.
WERNER, E., 1926. *Die Ernährung der Larve von Potosia cuprea F.*. Z. Morph. Oek. 6 : 150—206.
WIEDEMANN, J. F., 1930. *Die Zelluloseverdauung bei Lamellicornierlarven*. Z. Morph. Oek. 19 : 228—258.
WIGGLESWORTH, V. B., 1950. *The principles of insect physiology*. 4. ed. Methuen, London, 544 pp.
WIKÉN, T., BOVEY, P., WILLE, H. und WILDBOLZ, TH., 1954. *Über die Ergebnisse der in der Schweiz im Jahre 1953 durchgeführten Freilandversuche zur mikrobiologischen Bekämpfung des Engerlings von Melolontha melolontha L. (= Melolontha vulgaris F.)*. Z. angew. Ent. 35 : 1—19.
WILLE, H. und WILDBOLZ, TH., 1953. *Beobachtungen über die Eiablage des Maikäfers und die Entwicklung des Engerlings im Laboratorium*. Mitt. Schw. Ent. Ges. 26 : 219—224.

ERKLÄRUNGEN ZU DEN ABBILDUNGEN

Mit Ausnahme von Abb. 2 (L^1) beziehen sich alle Abbildungen auf L^3. Die Schnittpräparate sind fixiert nach van Leeuwen und gefärbt mit Haemalaun/Erythrosin. Abb. 6 und 7 wurden mit dem Zeichenapparat « Wild » angefertigt.

Abkürzungen

B Bäumchennartige Bildungen der Dickdarmwand
C Dickdarmwand
D Darminhalt
F Fettkörper
G Gehirn
H Hofförmige Bezirke der Dickdarmintima
I Dünndarm resp. Dünndarmwand
M Mitteldarmwand
N Napfförmige Bildung am Ende des Dünndarms
P Peritrophische Membran
R Regenerationsnest
T Tentorium
V Vorderdarm resp. Vorderdarmwand
Z Zwischenmasse in den Falten der Dünndarmwand
BM Basalmembran
CF Chitinfibrillen
CH Dickdarm, hinterer Abschnitt
CP Einzelstehende Pflasterzelle im Dickdarmepithel
CV Dickdarm, vorderer Abschnitt
DV Mitteldarmblindsäcke, vordere Serie
DM Mitteldarmblindsäcke, mittlere Serie
DH Mitteldarmblindsäcke, hintere Serie
EN Endocuticula
EP Epicuticula
GB Grenzband der hofförmigen Bezirke
HM Bindegewebeshülle
IP Pflasterepithel am Terminalwulst des Dünndarms
KG Mitteldarmkrypte mit enger Öffnung
KO Mitteldarmkrypte mit weiter Öffnung
MD Dilatatorische Muskulatur
MG Malpighische Gefässe
MH Mitteldarm, hinterer Abschnitt
ML Längsmuskulatur
MM Mündungsstellen der malpighischen Gefässe
MO Mundöffnung
MQ Quermuskulatur
MV Mitteldarm, vorderer Abschnitt
PE Peritonealhülle
PG Porengruppe
PH Pharynx
PL Perforierte Lamelle der « Höfe »
RE Rectum resp. Wand des Rectum
SF Schliessfalte der Valvula cardiaca
SG Suboesophagalganglion
TT Terminaltaschen des Dickdarms
VC Valvula cardiaca