# Die Entwicklung des Darmkanals bei Myrmica ruginodis Nyl. (Hym. Formicidae)

Von

JOACHIM NITSCHMANN

Mit 11 Abbildungen im Text

Eingegangen am 1. Dezember 1958

## Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung . . . . . 453
2. Material und Methode . . . . . 453
3. Der Darmkanal von *Myrmica* . . . . . 454
   a) Der Vorderdarm . . . . . 454
   b) Der Mitteldarm . . . . . 456
   c) Der Hinterdarm . . . . . 458
   d) Die Rektalpapillen . . . . . 460
4. Zusammenfassende Übersicht . . . . . 462
5. Zeichenerklärung . . . . . 462
6. Literatur . . . . . 463

## 1. Einleitung

Über die Entwicklung des Ameisendarmes liegen nur ältere Arbeiten vor (GANIN, 1877; NASSONOFF, 1886, zit. PÉREZ; KARAWAJEW, 1898; PÉREZ, 1902; STRINDBERG, 1913). Die Arbeit von ATHIAS-HENRIOT (1947) bringt nur vergleichende Untersuchungen an algerischen Ameisen. Daher sollen hier die Metamorphosevorgänge des gesamten Darmkanals bei *Myrmica ruginodis* NYL. betrachtet werden. Die Untersuchung der Rektalpapillen soll die morphologische Grundlage schaffen für später durchzuführende Experimente über ihre Funktion.

## 2. Material und Methode

Für die vorliegenden Untersuchungen wurden die einzelnen Ameisenstadien einem Nest von *Myrmica ruginodis* entnommen. Da die Entwicklungszeit der einzelnen Ameisenstadien erheblich schwankt (vgl. auch JANET, 1902; WHEELER, 1910), wurden äußerlich sichtbare Kennzeichen für die relative Altersbestimmung benutzt. Das folgende Schema hat sich dabei als brauchbar erwiesen:

My 1 = Larve unter 2 mm; heller Darminhalt
My 2 = 2—2,8 mm (Darminhalt bräunlich durchschimmernd)
My 3 = Kurz vor Entleerung (dunkler Darminhalt)
My 4 = Bei Entleerung
My 5 = Strecklarve mit abgeschlossener Entleerung
My 6 = Puppe, Augen weiß
My 7 = Puppe, Augen mit rötlichem Schimmer
My 8 = Puppe, Augen rosa
My 9 = Puppe, Augen rot, beginnende Chitinisierung
My 10 = Puppe, chitinisiert, Imago.

Die Tiere wurden gewöhnlich nach viertelstündiger Heißwasserbehandlung (80 ° C) in der üblichen Weise über Alkohol-Methylbenzoat-Benzol bzw. über Xylol und Xylol-Paraffin in Paraffin überführt und in 5—7 μ dicke Schnitte zerlegt. Daneben fand auch Fixierung mit dem Gemisch nach Gilson Verwendung.

Die Färbung erfolgte mit Hämalaun (n. MAYER) — Eosin und Eisenhämatoxylin (n. HEIDENHAIN).

## 3. Der Darmkanal von Myrmica

Der Ameisendarm zeigt bereits auf dem letzten Embryonalstadium die für Insekten typische Dreiteilung. Dieser Gliederung entsprechend wird die postembryonale Entwicklung der drei Hauptabschnitte des Ameisendarmes, Vorder-, Mittel- und Hinterdarm, auch hier gesondert dargestellt.

a) Der Vorderdarm

Die Entwicklung des Vorderdarmes im Laufe der Metamorphose von der Larve zur Imago ist gekennzeichnet durch eine auffallende Verlängerung. Bei jüngsten Larven ist er noch relativ kurz. Er beginnt mit einem etwas erweiterten Pharynx, dessen Hohlraum durch Dilatatoren ausgedehnt werden kann. An ihn schließt sich der Oesophagus an. Dieser ragt mit seinem hintersten Abschnitt als doppelwandiger Schlauch ins Lumen des Mitteldarmes hinein (Abb. 1). Ähnliche Verhältnisse finden

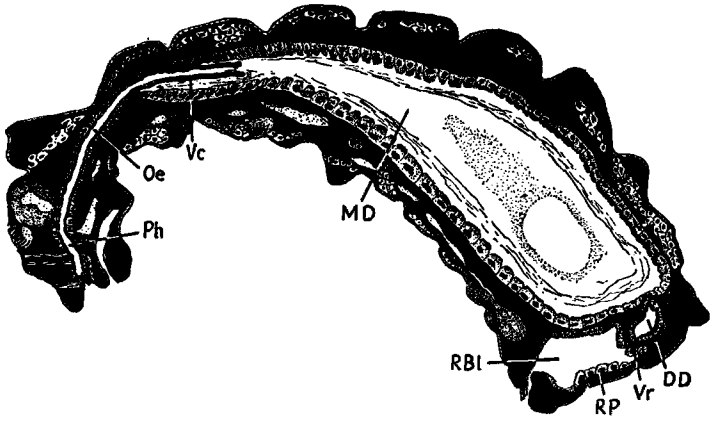


Abb. 1. Längsschnitt durch eine junge Larve von *Myrmica ruginodis* (My 1). Etwa 50mal vergrößert. An den Oesophagus schließt sich der weite Mitteldarm, in dessen Lumen von peritrophischen Membranen umgebene Nahrungsreste liegen. Ein Öltropfen ist durch die Alkoholbehandlung herausgelöst worden. Der Hinterdarm liegt zusammengedrückt in der Analregion. Darin fallen die späteren Innenepithelzellen der Rektalpapillen („Großzellen") auf. Abkürzungen am Ende der Arbeit.

sich bei *Lasius flavus* F. (KARAWAJEW) und *Apis mellifera* L. (CHR. EVENIUS, 1926). Die Konstruktion des Schlauches ist etwa einem eingestülpten Handschuhfinger vergleichbar. Seine innere Epithellage geht hinter dem Umschlag in das gleichartige, ebenfalls aus recht platten Zellen bestehende äußere Epithel des Schlauches über. Diese Außenwand setzt sich dann in das Mitteldarmepithel fort.

Während die Larve heranwächst, nimmt auch der Oesophagus an Länge zu. Zellteilungen beobachtet man zunächst vor allem im Pharynx, aber auch schon im hinteren Oesophagusabschnitt. Bei der Metamorphose selbst verfällt auch die Valvula cardiaca der Histolyse. Der in den Mitteldarm ragende Schlauch löst sich dabei an der Stelle ab, von der aus er frei in den Mitteldarm hineinhängt. Dadurch geht der Oesophagus nun direkt (ohne Schlauchbildung) in den Mitteldarm über.

Diese Beobachtung stimmt allerdings nicht mit der von PÉREZ gemachten überein. PÉREZ beschreibt nämlich bei *Formica* ein Herausziehen des Schlauches aus dem Mitteldarm bei gleichzeitigem Rückstülpen der Schlauchaußenwand nach innen, wodurch der Oesophagus erheblich verlängert wird. Die recht auffällige Verlängerung erfolgt im Gegensatz dazu bei *Myrmica* von der leicht blasig aufgetriebenen Proliferationszone aus, die im hinteren Oesophagusabschnitt liegt (Abb. 2). Diese Proliferationszone liefert auch das Zellmaterial, das nach erfolgter Mitteldarmmetamorphose den Verschluß zwischen Vorder- und Mitteldarm herbeiführt.

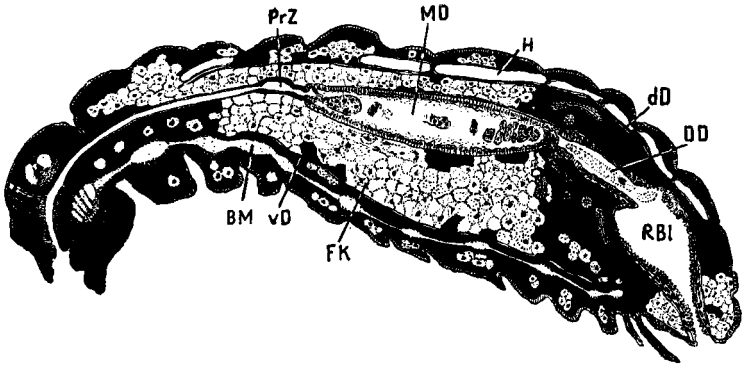


Abb. 2. Längsschnitt durch eine Larve (My 5) kurz nach der Metamorphose des Mitteldarmes. Die Valvula cardiaca in Histolyse. Ein Teil des larvalen Mitteldarmepithels ist im Mitteldarm verblieben. Im Dünndarm befinden sich noch ausgestoßene Nahrungsreste. 35 mal vergrößert.

Die Zellteilungen in der Proliferationszone sind noch bei Puppen mit rötlich schimmernden Augen (My 7) zu beobachten. Dort führen sie aber zu keiner Verlängerung des Oesophagus mehr, sondern zu einer Erweiterung, nämlich zur Bildung des Kropfes (Abb. 5). Zur gleichen Zeit finden auch in dem blind an den Mitteldarm stoßenden Ende des Vorderdarmes zahlreiche Mitosen statt, die zur Auffaltung des Epithels und zur erneuten Bildung einer schlauchartigen Valvula cardiaca führen. Diese ragt zunächst in den Kropf hinein. Sie liegt dort ausgebildet bereit und braucht nach erfolgtem Durchbruch der immer dünner werdenden Trennwand nur in den Mitteldarm hineingedrückt zu werden. Bei Myrmicinen schließt sich nämlich die imaginale Valvula cardiaca ebenso wie bei Dorylinen und Ponerinen direkt an den Kropf an, ohne daß bei ihnen ein komplizierter Kaumagen ausgebildet wird (Abb. 6). Das gesamte Vorderdarmepithel degeneriert am Ende der Puppen-

zeit, so daß bei der Imago unter der Chitinintima nur noch eine dünne Plasmalage mit Kernen liegt.

Die Verlängerung des Vorderdarmes hängt aufs engste zusammen mit der starken Einschnürung der Knotensegmente des Ameisenkörpers und der Herausbildung der Gaster (des eigentlichen Hinterleibes hinter den beiden Knotensegmenten). Aus diesem Grunde soll hier auf die Veränderung der äußeren Körpergestalt eingegangen werden.

Die Herausbildung des verlängerten ersten Gastersegmentes (IV. morphologisches Abdominalsegment) deutet sich bereits kurz nach der Mitteldarmmetamorphose an. Bei einer weißäugigen Arbeiterin, die sich soeben zur Puppe gehäutet hat, ist die Einschnürung schon deutlich (Abb. 4). Das 1. Gastersegment ist bei ihr stark in die Länge gezogen und grenzt die Gaster gegen die sich abzeichnenden Hinterleibsknoten ab. Dieser Entwicklung muß sich der Darmkanal anpassen. Der Oesophagus streckt sich immer mehr; denn der Mitteldarm wird mit zunehmender Einschnürung gleichsam in die Gaster hineingedrückt. Das Schema (Abb. 3) verdeutlicht die Lage-

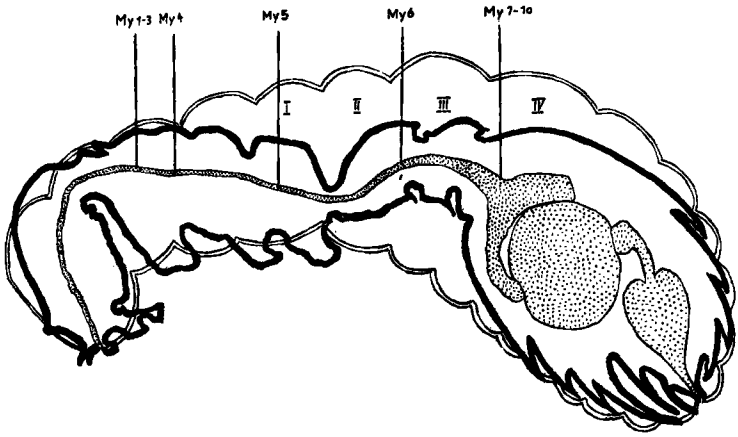


Abb. 3. Die Verlängerung des Vorderdarmes im Laufe der Entwicklung von *Myrmica ruginodis*. Für die einzelnen Stadien ist jeweils die Lage der Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm (Valv. card.) angegeben. Umrisse der Larve durch zwei dünne Linien, die der Puppe (vgl. Abb. 5) dick ausgezogen wiedergegeben.

veränderungen des Darmkanals, die mit der Herausbildung der definitiven Körpergestalt verbunden sind. Es gibt die Lage der Verbindung vom Vorder- zum Mitteldarm in der Larve bzw. der Puppe oder Imago wieder. Danach liegt die Valvula cardiaca, also die Klappenvorrichtung am Mitteldarmeingang, bis zur Metamorphose im 2. Larvensegment (My 1—3). Die stärkste Verlagerung erfolgt dann in den Stadien My 4—6, d. h. also vom Beginn der Mitteldarmmetamorphose bis zur Einschnürung der Knotensegmente. Bei der Puppe mit rötlichen Augen (My 7) kommt es bereits zu keinen nennenswerten Verschiebungen mehr.

b) Der Mitteldarm

Der Mitteldarm hat bei jüngsten Larven die Form eines länglichen Beutels. In seinem engeren Anfangsteil sind die Epithelzellen viel schmaler als in dem erweiterten Hauptteil. Sämtlichen Zellen liegt ein Rhabdorium auf. Der Inhalt des Mitteldarmes wird von mehreren Schichten peritrophischer Membranen umgeben. Ihre Bildung erfolgt offensichtlich vom gesamten Mitteldarmepithel aus. Sie liegen zunächst dem

Epithel als durchgehender Überzug auf und sind nicht vom Rhabdorium zu unterscheiden. Sie lösen sich jeweils gleichzeitig ab und rücken lumenwärts. Dabei werden sie zu einer recht festen Hülle, zu einer „Zyste" (KARAWAJEW). Als solche legen sie sich um den Nahrungsbrei, der anfänglich aus einer hellen Flüssigkeit besteht, bei älteren Larven aber gelbbraun hindurchschimmert. Besonders auffallend sind darin 1—3 Flüssigkeitskügelchen (Abb. 1). Wie die Färbung mit Sudan III zeigt, handelt es sich dabei um Fett-(Öl-)substanzen. KARAWAJEW beobachtete bereits an *Lasius*, daß sie vom Mitteldarmepithel ausgeschieden und später als unverdaulich mit den Nahrungsresten entleert werden. Trotzdem wurde an *Myrmica* nachgeprüft, ob es sich dabei nicht doch um verwertbare Nahrungsreserven der Larve handeln könne. Zu diesem Zweck wurden Larven isoliert und im feuchten Medium gehalten. Sie ließen aber nach drei Tagen noch keine Verminderung des Ölbestandes erkennen, obwohl in dieser Zeit die Körperreserven offenbar vollständig abgebaut wurden. Selbst bei der verhungerten Larve finden sich die Öltropfen unangetastet. Von der Larve zu verwertende Nahrungsstoffe dürften sie nach diesem Befund also nicht enthalten.

Die Vorgänge der Mitteldarmmetamorphose lassen sich kurz zusammenfassen; denn sie weisen gegenüber anderen Hymenopteren keine Besonderheiten auf. Die großen Zellen des larvalen Epithels werden immer vakuolenreicher und in ihren Kernen lassen sich bald keine Differenzierungen mehr nachweisen, sie färben sich tiefdunkel. Auch die Trennwand zum Hinterdarm wird sehr schwach. Wenn nun der Mitteldarminhalt nach hinten drängt, wird sie durchstoßen. Darauf kommt die Umbildung des Mitteldarmes in Gang. Das Larvenepithel wird — von vorn nach hinten fortschreitend — abgestoßen und zusammen mit dem Meconium in den Hinterdarm gedrückt. Inzwischen haben in den Regenerationszellen am Grunde des larvalen Epithels viele Mitosen stattgefunden. Von dem sich nun formierenden pupalen Mitteldarmepithel wird das Mitteldarmlumen stark eingeengt und zur selben Zeit wieder die Verbindung gegen den Hinterdarm durch den sogenannten Gewebepfropf geschlossen.

Die vorerst hochprismatischen Zellen werden im Laufe der nächsten Zeit immer stärker abgeplattet.

Nach der letzten Larvenhäutung hat der Mitteldarm eine kolbige Form angenommen (Abb. 4). Nur im flaschenhalsartigen Anfangsteil, der noch durch einen

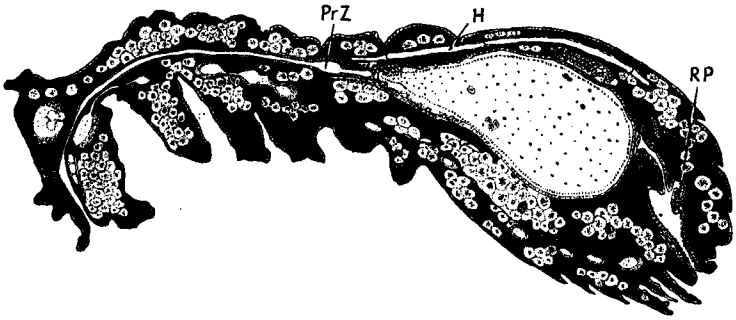


Abb. 4. Puppe von *Myrmica ruginodis* (Arbeiterin) kurz nach der letzten Larvenhäutung (My 6, weißäugig). Mitteldarmepithel im hinteren Abschnitt abgeplattet, vorn aus prismatischen Zellen bestehend. Lumen von einer homogenen Flüssigkeit erfüllt, in der einzelne Leukocyten bzw. Reste des Larvenepithels zu erkennen sind. Das IV. Abdominalsegment (1. Gastersegment) ist auffallend verlängert. 35mal vergrößert.

ganz engen Spalt mit dem Vorderdarm in Verbindung steht, sind die Zellen prismatisch. Sie zeigen deutlich merokrine Sekretionsphasen. Im Lumen sind die Reste des larvalen Epithels bis auf wenige zelluläre Bestandteile verdaut. Verschiedentlich finden sich auch Leukocyten darin, die durch das Epithel hindurchgewandert sind und dort ebenfalls verdaut werden. Besondere Aufgaben scheinen ihnen darin nicht zuzukommen.

Mit zunehmender Einschnürung der Gaster (siehe oben!) nimmt der Mitteldarm etwa Kugelform an. Nun sind sämtliche Zellen abgeplattet (Abb. 5). Kurz vor der

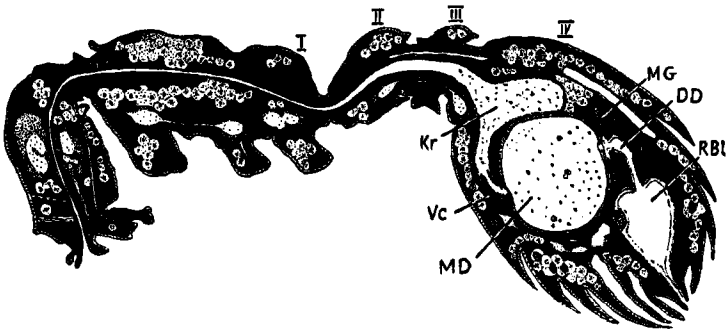


Abb. 5. *Myrmica ruginodis*, Puppe mit rötlich schimmernden Augen (My 7). Mitteldarm nach erfolgter Einschnürung in die Gaster gedrückt. Neubildung der Valvula cardiaca im hintersten Vorderdarmabschnitt. 35mal vergrößert.

Ausstoßung des Inhaltes aus der Puppenzeit und der dabei erfolgenden zweiten Eröffnung des Zugangs zum Dünndarm verlängern sich die Zellen des pupalen Epithels und ragen zuerst kolbig ins Lumen. Dabei verschwimmen die Grenzen des Zellkerns. Gleichzeitig erfolgt ihre Abstoßung ins Lumen. Aus den darunterliegenden Regenerationszellen wird das dritte, das imaginale Epithel gebildet (Abb. 6).

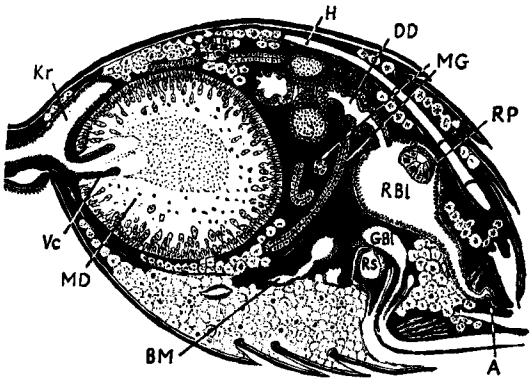


Abb. 6. *Myrmica ruginodis*, Hinterleib eines unbegatteten Weibchens. Mitteldarm holokrine Sekretionsphasen zeigend. Rektalblasenepithel gefaltet, Rektalpapillen weit ins Lumen vorspringend. 60mal vergrößert.

c) Der Hinterdarm

Während der Oesophagus durch starke Zellvermehrung (in der Proliferationszone) die Verkürzung des Mitteldarmes ausgleicht, wird der Hinterdarm, der zunächst im Analteil zusammengestaucht lag (Abb. 1), hauptsächlich in die Länge gezogen.

Bei der Larve weist der Hinterdarm zwei deutlich unterscheidbare Abschnitte auf, nämlich den Dünndarm und die Rektalblase. Der Dünndarm setzt mit seinem blinden Anfangsteil, dem Pylorus, eng an der hinteren Mitteldarmwand an; er ist scheinbar in das Epithel des Mitteldarmes von außen her eingelassen. In diesen Pylorusabschnitt münden auch die vier larvalen Malpighischen Gefäße, die sich

kurz vor der Mündung paarweise zu einem Einzelgang vereinigen. Bereits vor dem Beginn der Mitteldarmmetamorphose setzt bei ihnen Histolyse ein. Plasma und Kerne werden allmählich vom Fettkörper absorbiert. Zur gleichen Zeit wachsen an der Pyloruswand die imaginalen Malpighischen Gefäße knospenartig aus. Im Gegensatz dazu beschreibt KARAWAJEW zwischen Pylorus und Dünndarm einen Imaginalring, aus dem sich die imaginalen Malpighischen Gefäße entwickeln. Diese Region wurde bei den einzelnen Entwicklungsstadien genau untersucht, und die Befunde sprechen gegen das Vorhandensein eines Imaginalringes. Die Bildungszellen der imaginalen Malpighischen Gefäße sind nicht von den Pyloruszellen zu unterscheiden. Es ist vielmehr eine grundsätzliche Teilungsfähigkeit aller Pyloruszellen anzunehmen, von denen gewisse Zellgruppen die Potenz zur Bildung imaginaler Malpighischer Gefäße besitzen.

Diese an den Malpighischen Gefäßen beobachteten Metamorphosevorgänge sind die einzigen im Hinterdarm. Die Ausdifferenzierung der einzelnen Darmabschnitte zu ihrer definitiven Form erfolgt auch bei den Ameisen nur durch Zellvermehrung des larvalen Zellbestandes, aber nicht durch Neubildung aus Regenerationszellen, Imaginalring o. a.

Der Dünndarm verlängert sich durch derartige Zellvermehrung auf das Doppelte seiner ursprünglichen Maße. — Im Epithel der Rektalblase fallen schon bei jüngsten Larven drei in der Längsrichtung verlaufende Reihen von weit größeren Zellen auf, die sich im Laufe der Entwicklung zum Innenepithel der Rektalpapillen differenzieren. Sie sollen noch gesondert behandelt werden. Durch Zellvermehrungen — vor allem im Mittelteil — erhält die Rektalblase ihre bauchige Form. Der hinterste Abschnitt setzt sich morphologisch deutlich ab. Er stellt einen schmalen, nach hinten gebogenen Schlauch dar.

An mesodermalen Zellelementen finden sich in der Umgebung des Hinterdarmes zunächst nur Muskelzellen. Unmittelbar am Epithel liegen Ringmuskelzüge. Diese sind im Bereich der Valvula rectalis und besonders am Rektalblasenausgang von

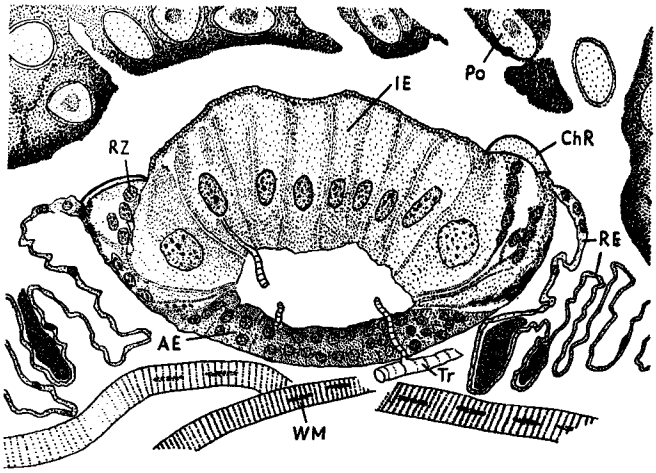


Abb. 7. Querschnitt durch die Rektalpapille einer Arbeiterin von *Apis mellifera*. Das Innenepithel hat durch den Randzellenbereich direkte Verbindung mit dem Epithel der Rektalblase. Das Außenepithel verwächst an den Rändern derart mit dem Innenepithel, daß ein Hohlraum gebildet wird, durch den Tracheenästchen aus der Leibeshöhle zum Innenepithel laufen. 300mal vergrößert.

Längsmuskeln umgeben. Einzelne strahlen sogar von der Muskelhülle des Mitteldarmes in die des Hinterdarmes ein (z. B. Abb. 1).

Auf die Zuwanderung weiterer mesodermaler Elemente sowie auf die Ausgestaltung des Rektalblasenepithels wird im folgenden Kapitel eingegangen.

d) Die Rektalpapillen

Im Gegensatz zu den langgestreckten Rektalpapillen der Bienen und Wespen besitzen die Ameisen runde Rektalpapillen. Mit den folgenden Untersuchungen soll daher festgestellt werden, ob sich ihre Entwicklung von der bei *Apis* (LOTMAR, 1945) und *Vespa* (CHR. EVENIUS, 1933) beschriebenen grundsätzlich unterscheidet. Bei der Rektalpapillenentwicklung der Bienen und Wespen heben sich 6 lange, schmale Zellreihen in der Rektalblasenwand der jungen Puppe über die Nachbarwandzellen hinaus und ragen bald deutlich in das Lumen des Rektums hinein. Sie behalten, während die Wandzellen allmählich der Degeneration anheimfallen, ihre Form bei. Zur gleichen Zeit wandern von der Leibeshöhle her mesodermale Zellen auf den Enddarm zu und formieren sich an der Außenwand dieser 6 Zellreihen, die man als Innenepithel der Rektalpapillen bezeichnet, zu einem epithelialen Verband, dem sogenannten Außenepithel. Dieses Außenepithel stößt nur an den Rändern (im Bereich der Randzelle) mit dem Innenepithel zusammen und läßt deshalb einen Hohlraum zwischen sich und dem Innenepithel. Dem Randzellenbereich liegt lumenwärts ein Chitinring auf (Abb. 7).

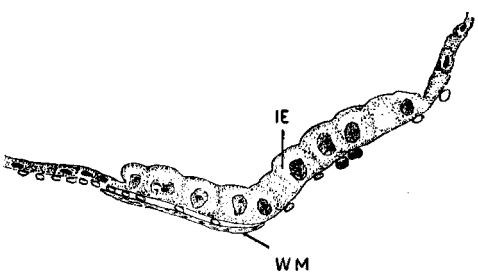


Abb. 8. Großzellenreihe einer 2 mm langen *Myrmica*-Larve (My 2). Auffallend ist der Größenunterschied zwischen den Zellen des späteren Innenepithels und den eigentlichen Wandzellen. 250 mal vergrößert.

Schon bei der 0,85 mm langen Ameisenlarve (kurz nach dem Verlassen der Eischale) heben sich — es war oben schon kurz erwähnt — drei Reihen von größeren Zellen, die „großzelligen Lamellen" (KARAWAJEW), von dem eigentlichen Rektalblasenepithel ab. Aus ihnen entwickelt sich dann das Innenepithel der Rektalpapillen. Sie wachsen recht schnell heran, so daß sie bei der 2 mm langen Larve (Abb. 8) etwa $30 \cdot 20\,\mu$ (normale Wandzellen etwa $10 \cdot 7\,\mu$) messen. Sie sind mit gleichmäßigem, wenig färbbarem Plasma ausgestattet. Zellgrenzen sind undeutlich. Es läßt sich nur eine Plasmaverdichtung an den Rändern der Zelle nachweisen. Die Kerne sind entsprechend groß und zeigen neben vielen Granulationen 1—3 größere, recht dunkel (Hämalaun) gefärbte Körperchen. Im Gegensatz dazu nehmen die Kerne der Wandzellen eine gleichmäßig tief dunkle Färbung an. Auf einem Längsschnitt trifft man bis zu 12 Zellen, während die Breite etwa 8 Zellen beträgt. Die Großzellenreihe ist ungefähr halb so lang wie die Rektalblase. Sie verharrt in diesem Zustand bis zur Austreibung der Larvalfaeces.

Erst nach der Metamorphose beginnt die eigentliche Papillenentwicklung. Dann drückt nämlich das Wandepithel, dessen Zellen an Volumen zunehmen, die Großzellen auf ein viel kleineres Feld zusammen (Abb. 9). An der Zellbasis macht sich dieser Druck besonders bemerkbar. Die Zellen werden schmal. Ihre länglichen Kerne zeigen nun ein deutliches Kerngerüst mit Chromatinbrocken und einen relativ großen Nucleolus. Zu den Muskelzellen an der Außenwand kommen kleinere Zellen (Bildungszellen). Sie färben sich viel stärker an (Hämalaun) als die benachbarten

Muskelzellen und bilden später etwa in der gleichen Weise wie bei der Biene das Außenepithel. Da sich gleichartige Zellen in der Umgebung des Herzschlauches (z. T. in Mitose) und auf dem Wege zum Hinterdarm fanden, muß auch für *Myrmica* die mesodermale Herkunft des Außenepithels für bewiesen gelten. Unterwanderung

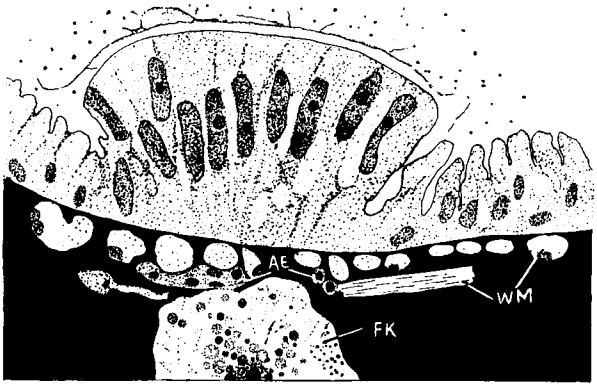


Abb. 9. Rektalpapille einer Larve kurz nach der Metamorphose des Mitteldarms (My 5). Die Papille ist auf einen Kreisbezirk zusammengedrängt. Aus der Leibeshöhle beginnt das Außenepithel zuzuwandern. 450mal vergrößert.

der Großzellen durch die kleinen Zellen der Rektalblasenwand, wie sie PÉREZ beschrieben hat, oder Abstoßung der Großzellen ins Lumen, wie KARAWAJEW diesen Vorgang deutete, finden dagegen nicht statt.

Zur gleichen Zeit lassen sich auch bei *Myrmica* — nur nicht in so starkem Maße wie bei der Bienenpuppe — Zellinvasionen beobachten. Leukocyten und kleinere Zellen dringen ins Innenepithel ein. Zusammen mit ihnen gelangen auch hier freie Bestandteile aufgelöster Fettkörperzellen dorthin. Grundsätzlich spielen sich also die gleichen Vorgänge wie bei der Biene ab.

Im folgenden erfahren vor allem das Außenepithel und die Chitinintima ihre definitive Ausgestaltung. Bei der Puppe mit rosa Augen (Abb. 10) ist zunächst noch

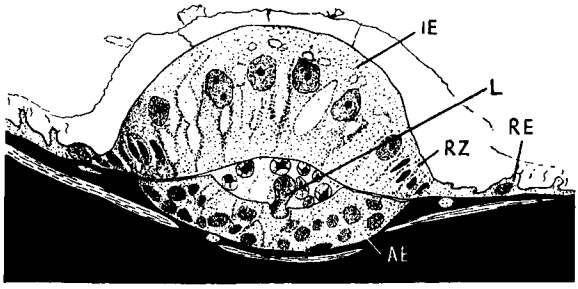


Abb. 10. Rektalpapille einer rosaäugigen Puppe (My 8). Zwischen Innenepithel und Rektalblasenwand sind die schmalen Randzellen zu erkennen. Das Innenepithel ist reich an Vakuolen. Im Hohlraum zwischen Außen- und Innenepithel liegen zahlreiche Leukocyten. 350mal vergrößert.

ein deutlicher Zusammenhang des Innenepithels mit der Rektalblasenwand festzustellen.

Das zweischichtige Außenepithel, zu dem sich die zugewanderten mesodermalen Elemente inzwischen formiert haben, spannt sich bereits in einem leichten Bogen von einer Randzellenbasis zur anderen. Es ist aber noch nicht fest mit der Randzellenbasis verwachsen. Der entstandene Hohlraum (zwischen Innen- und Außenepithel) hat noch geringe Verbindung mit der Leibeshöhle. Er ist auch mit Leibeshöhlenflüssigkeit gefüllt. In ihr flottieren zahlreiche Leukocyten, die z. T. wohl durch das Außenepithel hindurchgewandert sind, so wie das für einen Leukocyten auf der Abbildung 10 dargestellt ist. Bald rückt das Außenepithel fest an die Randzellenbasis heran. Es wölbt sich stark und hebt bei der erwachsenen Ameise die Papille weit ins Lumen hinein (Abb. 11). Die Leukocyten verschwinden bis zum ersten Imaginaltag aus dem Hohlraum.

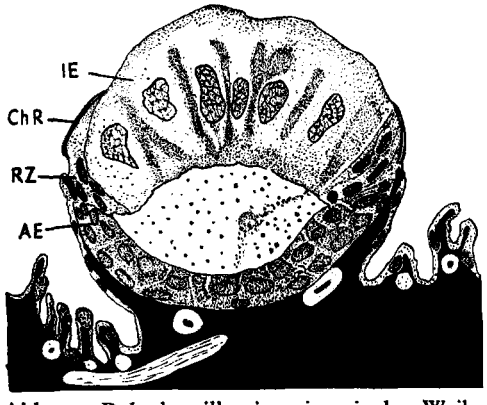

Abb. 11. Rektalpapille eines imaginalen Weibchens (unbegattet). Papille weit ins Lumen vorragend. Chitinring ausgebildet. Rektalblasenwand degeneriert. Die Leibeshöhle ist schwarz dargestellt. 450mal vergrößert.

Im gleichen Zeitraum sind auch die Zellen der Rektalblasenwand degeneriert und haben eine Chitinintima gebildet. Dementsprechend wurde von den Randzellen der Chitinring ausgeschieden. Auch einzelne Tracheenäste sind in das Innenepithel hineingewachsen.

Damit ist die Papille zum Zeitpunkt des Schlüpfens fertig ausgebildet; die Entwicklung hat im Prinzip die gleichen Phasen durchlaufen wie bei Biene und Wespe.

Die folgende Tabelle faßt die wichtigsten Erscheinungen der Entwicklung des Darmkanals von *Myrmica* zusammen. Für die Festlegung der Stadien wurde die obige Alterstabelle zugrunde gelegt. Sie gilt in gleichem Maße für Geschlechtstiere wie für Arbeiterinnen.

## 5. Zeichenerklärung

| | |
|---|---|
| A | Analplatte (Sternit des Aftersegments) |
| AE | Außenepithel, Zellen des späteren Außenepithels |
| BM | Bauchmark |
| ChR | Chitinring |
| DD | Dünndarm |
| dD | dorsales Diaphragma |
| F | Fettzelle, Fettkörper |
| GBl | Giftblase |
| H | Herz |
| IE | Innenepithel |
| Kr | Kropf, Ingluvies |
| L | Leukocyt |
| MD | Mitteldarm |
| MG | Malpighische Gefäße |
| Oe | Oesophagus |
| Ph | Pharynx |
| pM | peritrophische Membran |
| Po | Pollen |
| PrZ | Proliferationszone |
| RBl | Rektalblase, Kotblase, Rectum |
| RE | Rektalblasenepithel |
| RP | Rektalpapille, ausgebildet und in Entwicklung |
| Rs | Receptaculum seminis |
| RZ | Randzelle |
| Tr | Trachee |
| Vc | Valvula cardiaca |
| vD | ventrales Diaphragma |
| Vr | Valvula rectalis |
| WM | Rektalblasenwand-Muskulatur |
| I,II, III usw. | Bezeichnung der morphologischen Abdominaltergite |

## 6. Literatur

ATHIAS-HENRIOT, C. (1947): Recherches sur les larves des quelques Fourmis d'Algérie. — Bull. biol. Fr. et B. 81.

CHUN, C. (1876): Über den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rektaldrüsen bei den Insekten. Abh. Senck. Ges. — Frankfurt 10.

DEEGENER (1904 u. 1908): Der Darmkanal während der Metamorphose. — Zool. Jb. 20 und 26.

Ders. (1933): Der Darmtraktus und seine Anhänge. In: SCHRÖDER, Handbuch der Entomol. — Fischer, Jena.

DEHN, M. v. (1933): Untersuchungen über die Bildung der peritrophischen Membranen bei den Insekten. — Z. Zellforschg. 19.

EVENIUS, Chr. (1933): Über die Entwicklung der Rektaldrüsen von *Vespa vulgaris*. — Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ont. 56.

JANET, Ch. (1902): Anatomie du Gaster de la *Myrmica rubra*. Paris.

KARAWAJEW, W. (1898): Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. — Z. wiss. Zool. 64.

LOTMAR, R. (1945): Die Metamorphose des Bienendarms. — Beih. z. Schw. Bienenztg. H. 10.

PÉREZ, CH. (1902): Contribution à l'étude des métamorphoses. — Bull. Sci. Fr. et Belg. 37.

REICHENBACH-KLINKE, H.-H. (1952): Die Rektalpapillen der Insekten. — Zool. Jb. 72, H. 2.

SNODGRASS, R. E. (1956): The Anatomy of the Honey Bee. — New York.

STRINDBERG, H. (1913): Embryonalentwicklung bei *Myrmica rubra*. — Zool. Anz. 41.

TANQUARY, M. C. (1913): Biological and embryological studies on Formicidae. — State Lab. of Nat. Hist. 9, 489.

TONKOV, V. (1925): Über den Bau der Rektaldrüsen bei den Insekten. — Z. Morphol. Ökol. Tiere 4.

TRAPPMANN, W. (1923): Die Rektaldrüsen von *Apis mellifera* L. — Arch. f. Bienenk. 5.

WEIL, E. (1935): Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Darmkanal einiger Apiden und Vespiden. — Z. Morphol. Ökol. Tiere 30.

Anschrift des Verfassers:
Dr. J. NITSCHMANN
(Zoologisches Institut)
Berlin N 4, Invalidenstr. 43

Herausgeber: Zoologisches Museum Berlin. — Manuskripte sind zu richten an die Schriftleitung: Dr. H. J. Hannemann, Zoologisches Museum, Berlin N 4, Invalidenstr. 43. — Verlag: Akademie-Verlag GmbH, Berlin W 1, Leipziger Str. 3—4, Fernruf: 22 04 41, Postscheckkonto: Berlin 35021. — Die „Deutsche Entomologische Zeitschrift" erscheint jährlich in einem Band zu 5 Heften. Bezugspreis je Band 30,— DM. Einzelpreis dieses Heftes 6,— DM. — Bestellnummer dieses Heftes: 1032/6/V. — Satz und Druck: Druckhaus „Maxim Gorki", Altenburg (Bez. Leipzig). — Veröffentlicht unter der Lizenznummer ZLN 5030 des Ministeriums für Kultur, Hauptverwaltung Verlagswesen. — Printed in Germany.