

Vergleichende Untersuchungen der Feinstruktur peritrophischer Membranen von Insekten

WERNER PETERS

I. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin
und Abteilung für Elektronenmikroskopie der Math.-Nat. Fakultät
der Freien Universität Berlin

Eingegangen am 4. Oktober 1968

Comparative Investigations on the Fine Structure of Peritrophic Membranes of Insects

Abstract. Microfibrils in peritrophic membranes of insects — probably containing the chitin of these membranes — are arranged in only three types of texture. Sometimes these types of texture are convergent. Different stages of a given species have the same type of texture. Although in some orders the same type of texture occurs in all those species which have been investigated, there is no conformity in others. There seems to be no correlation between type of texture and either mode of formation of peritrophic membranes or nutrition of the insect.

Inhalt

A. Einleitung	21
B. Material und Methoden	23
C. Ergebnisse	24
I. Die Mikrofibrillentextur in den peritrophischen Membranen der unter- suchten Insekten	24
II. Die intraspezifische Variabilität der Mikrofibrillentextur	24
III. Die Mikrofibrillentexturen bei den Entwicklungsstadien einer Art	35
IV. Übereinstimmungen der Mikrofibrillentextur innerhalb von Verwandt- schaftsgruppen	37
V. Bildungsweise und Mikrofibrillentextur peritrophischer Membranen	44
VI. Beziehungen zwischen Ernährungsweise und Mikrofibrillentextur.	48
D. Diskussion	51
Zusammenfassung	54
Summary	55
Literatur	56

A. Einleitung

Im Zusammenhang mit Untersuchungen über Vorkommen und Feinstruktur peritrophischer Membranen im Tierreich (PETERS, 1967, 1968) wurden auch einige Insekten untersucht. Dabei ergab sich sehr bald, daß in dieser artenreichsten Tiergruppe die Feinstruktur der peritrophischen Membranen besonders mannigfaltig ist.

In den letzten 20 Jahren wurden Insekten in dieser Hinsicht bereits mehrfach elektronenmikroskopisch untersucht, doch wurden entweder nur eine einzelne oder nur wenige Arten geprüft. Die in unserem Zusammenhang interessierenden Ergebnisse sind in Tabelle 1 aufgenommen.

Bei den bisher untersuchten Insekten enthielten die peritrophischen Membranen stets Chitin (s. bes. WATERHOUSE, 1953). Ferner wurden bei den meisten untersuchten Arten in den peritrophischen Membranen Mikrofibrillen gefunden. Diese sind stets in eine Grundsubstanz eingebettet, die allerdings in unterschiedlicher Menge vorhanden bzw. erhalten sein kann (PETERS, 1967, 1968). Keine Mikrofibrillen fanden RICHARDS u. KORDA (1948) und MERCER u. DAY (1952) bei Imagines von *Lucilia illustris* Meig., MERCER u. DAY (1952) und KÜMMEL (1956) bei Imagines von *Apis mellifica* L., und KÜMMEL (1956) bei Imagines von *Eristalis* sp. und *Calliphora erythrocephala* Meig. Das ist jedoch zu verstehen, wenn man bedenkt, daß RICHARDS u. KORDA wie auch KÜMMEL noch nicht die Bedampfungstechnik zur Verfügung stand, und wenn man berücksichtigt, daß die Membranen von Dipteren und der Honigbiene im allgemeinen sehr viel Grundsubstanz enthalten, von der die Mikrofibrillen verdeckt werden. Bei den von mir untersuchten Dipteren, darunter auch *Lucilia sericata* Meig., *Calliphora erythrocephala* Meig. und *Eristalis tenax* L., sowie bei der Honigbiene waren stets Mikrofibrillen nachweisbar, zumeist allerdings erst nach weitgehender Entfernung der Grundsubstanz und anderer störender Substanzen.

Da wohl immer Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen vorkommen und stets Chitin in ihnen nachweisbar war, haben praktisch alle Untersucher angenommen, daß entweder diese Mikrofibrillen aus Chitin bestehen, oder daß sie zumindest Chitin enthalten. Diese aus der Parallelität der Befunde hergeleitete Vermutung ist bisher leider der einzige Hinweis auf die stoffliche Natur der Mikrofibrillen. Sie ließ sich bestätigen durch die Untersuchung peritrophischer Membranen von Vertretern anderer Tiergruppen (PETERS, 1966, 1967, 1968) sowie durch Untersuchungen an kutikularen Bildungen bei Vertretern der verschiedensten Tiergruppen (PETERS, 1968). Nur wenn der Chitosantest positiv ausfiel, waren in dem betreffenden Material Mikrofibrillen nachweisbar. Die Mikrofibrillen können in verschiedener Weise zu sog. Texturen angeordnet sein. Nach den bisher aus der Literatur bekannten Angaben (s. Tabelle 1) und den Ergebnissen der eigenen Untersuchungen lassen sich diese bei den Insekten auf 3 Texturformen zurückführen: Streuungs-, Waben- und Gittertextur. Die Wabentextur ist im allgemeinen mit einer Streuungstextur vergesellschaftet und anscheinend von ihr überlagert, was bei der Gittertextur sehr selten der Fall zu sein scheint. Waben- und Gittertextur sind übrigens bisher nur in peritrophischen

Membranen nachgewiesen worden, nicht aber in chitinhaltigen kutikularen Bildungen.

In dieser Arbeit soll nun die Feinstruktur der peritrophischen Membranen von Vertretern möglichst vieler Insektenordnungen ermittelt werden, um an Hand eines größeren Materials zu versuchen, folgende Fragen zu beantworten:

1. Welche Texturformen der Mikrofibrillen kommen bei den Insekten vor?
2. Wie stark ist die intraspezifische Variabilität?
3. Weisen die Entwicklungsstadien einer Art gleiche oder unterschiedliche Mikrofibrillentexturen auf?
4. Ist die Textur der Mikrofibrillen innerhalb von Verwandtschaftsgruppen, etwa einer Gattung oder gar einer Ordnung, gleich?
5. Bestehen Beziehungen zwischen der Bildungsweise und der Feinstruktur peritrophischer Membranen?
6. Stimmen Arten mit gleicher Ernährungsweise auch in der Textur der Mikrofibrillen ihrer peritrophischen Membranen überein, d. h. bestehen eventuell Beziehungen zwischen Struktur und Funktion, die sich bereits in dieser Weise ausprägen?

B. Material und Methoden

Zur Untersuchung diente Lebendmaterial aus Freilandfängen und Zuchten. Es wurde entweder sofort für die Untersuchung im Elektronenmikroskop präpariert, oder die freipräparierten Membranen wurden in Alkohol aufbewahrt. Ferner wurde Tiermaterial verwendet, das bereits verschieden lange in Alkohol konserviert war¹. Sofern die Fixierung schnell genug erfolgt war und eine Autolyse des Darmes verhindert hatte, blieben die peritrophischen Membranen gut erhalten. Bisweilen waren allerdings zahlreiche Membranlagen so sehr miteinander verklebt, daß sich keine ausreichend dünnen Präparate gewinnen ließen. Die Fixierung und Aufbewahrung verursachte übrigens keine nachweisbaren Veränderungen in der Mikrofibrillentextur. So konnten aus Larven des Kartoffelkäfers, die 25 Jahre lang in Alkohol gelegen hatten, noch vollkommen einwandfreie peritrophische Membranen präpariert werden, deren Mikrofibrillentextur sich in keiner Weise von der aus frisch präparierten Tieren unterschied.

Die Isolierung der einzelnen Membranen aus den vielschichtigen, Nahrung und Nahrungsreste umgebenden Hüllen erfolgte in Blockschälchen mit mehrfach gewechseltem destilliertem Wasser unter dem Binokular. Die Beseitigung von Nahrungsresten und dergleichen wurde, so weit es irgend möglich war, durch sorgfältiges Spülen erreicht. Ultraschall wurde absichtlich nicht angewandt, um die Grundsubstanz weitgehend zu schonen (s. a. PETERS, 1967). Möglichst dünne und saubere Membranen wurden schließlich ausgesucht und auf Blenden aus Platin-Iridium gebracht. Die auf Blenden aufgezogenen Membranen wurden anschließend

1. Auch an dieser Stelle möchte ich Fräulein Dr. STRÜBING, Fräulein PAUL sowie den Herren BAMM, HAUPT, Dr. GEWECKE, Dr. JUNG und Dr. WACHMANN für ihre Hilfe bei der Materialbeschaffung danken.

getrocknet und unter einem Winkel von 20° mit Platin bedampft². In manchen Fällen verdeckten Grundsubstanz, Nahrungsreste und wohl auch Enzyme zu stark die Mikrofibrillentextur. Um diese dennoch sichtbar zu machen, wurden die Membranen mit 40% KOH bei 60° C behandelt, sorgfältig gewaschen und anschließend wie bereits erwähnt weiter behandelt.

Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden mit einem Siemens Elmiskop I bzw. II bei Ausgangsvergrößerungen von 3000—15000fach hergestellt.

C. Ergebnisse

I. Die Mikrofibrillentextur in den peritrophischen Membranen der untersuchten Insekten

Insgesamt wurden 80 Arten aus 16 Ordnungen, davon 75 Arten elektronenmikroskopisch, untersucht. Unter den übrigen 16 Ordnungen sind bei den Vertretern von 6 Ordnungen wahrscheinlich keine peritrophischen Membranen vorhanden (Protura und Diplura nach WATERHOUSE, 1953; Strepsiptera, Heteroptera, Mecoptera, Megaloptera); bei einigen weiteren Ordnungen handelt es sich um so kleine Formen, daß sie aus technischen Gründen noch nicht elektronenmikroskopisch zu untersuchen waren (Collembola, Psocoptera, Thysanoptera, Homoptera, Aphaniptera); und schließlich stand mir von einer Reihe von Ordnungen kein brauchbares Material zur Verfügung (Diploglossata, Zoraptera, Rhaphididae; Embioidea, Phthiraptera).

Es kann sich bei diesen Untersuchungen naturgemäß nur um Stichproben handeln. Verallgemeinerungen sind daher nur unter Vorbehalt möglich.

In Tabelle I sind die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen und die Befunde anderer Autoren zusammengestellt. Systematische Anordnung nach WEBER (1954). J = Larve; L = Imago; + = vorhanden bzw. untersucht; - = fehlt; S = Streuungstextur; W = Wabentextur; G = Gittertextur.

II. Die intraspezifische Variabilität der Mikrofibrillentextur

Bei Tieren einer Art ist die Texturform der Mikrofibrillen im allgemeinen gleich. Das gilt für die Streuungstextur sogar im Hinblick auf die Feinheit der Textur. Es gibt Arten, bei denen die Mikrofibrillen kaum gebündelt sind: *Lepismachilis* sp. (Abb. 1 a), *Calotermes flavicollis* F. (Abb. 1 b), *Vespa germanica* F. (Abb. 14 b), *Apis mellifica* L. (Abb. 14 a), Larven von *Macrothylacia rubi* Ramb., bei verschiedenen Dipteren wie etwa *Calliphora erythrocephala* Meig. (Abb. 12) u. a. Bei anderen Arten

2. Herrn Prof. Dr. WIESENBERGER möchte ich für seine stete Unterstützung bei diesen Arbeiten danken.

3. Es besteht die Möglichkeit, daß diese Streuungstextur bei manchen Arten eine Wabentextur verdeckt (vgl. S. 33).

Tabelle 1

Ordnung und Art	PM vorh.	EM unter- sucht	Textur- form	Autor
Collembola	+			WATERHOUSE (1953)
Protura	—			WATERHOUSE (1953)
Diplura	—			WATERHOUSE (1953)
Thysanura				
<i>Lepisma saccharina</i> L.	+	+	S	
<i>Lepismachilis</i> sp.	+	+	S	
Ephemeroptera				
<i>Baetis</i> sp./L.	+	+	G	
<i>Cloeon dipterum</i> L./L ^a	+	+	G	
<i>Ecdyonurus venosus</i> F./L ^a	+	+	G	
<i>Ecdyonurus fluminum</i> Pictet/L	+	+	G	
<i>Ecdyonurus</i> sp./L	+	+	G	
<i>Epeorus assimilis</i> Eaton/L	+	+	G	
<i>Ephemerella danica</i> Müller/L	+	+	G	
<i>Rhithrogena semicolorata</i> Curt./L	+	+	G	
Plecoptera				
<i>Perlodes intricata</i> Pictet/L ^a	+	+	S + W + G	
Odonata				
<i>Enallagma striolatum</i> Charp./J	+	+	W + S	
<i>Lestes viridis</i> Vanderl./L + J	+	+	W + S	
<i>Aeschna cyanea</i> Müller/L + J	+	+	W + S	
<i>Libellula depressa</i> L./J	+	+	W + S	
<i>Libellula quadrimaculata</i> L./J	+	+	W + S	
<i>Sympetrum striolatum</i> Charp./J	+	+	W	KÜMMEL (1956)
<i>Sympetrum vulgatum</i> L./J	+	+	W + S	
<i>Orthetrum cancellatum</i> L./J	+	+	W + S	
Embioptera				
<i>Embia</i> sp.	+			
Saltatoria				
<i>Metrioptera roeseli</i> Hgb.	+	+	W + S	
<i>Pholidoptera griseoptera</i> De Geer	+	+	W + S	
<i>Decticus verrucivorus</i> L.	+	+	W + S	
<i>Conocephalus dorsalis</i> Latr.	+	+	W + S	
<i>Conocephalus fuscus</i> F.	+	+	W + S	
<i>Leptophyes punctatissima</i> Bosc.	+	+	W + S	
<i>Phaneroptera falcata</i> Scop.	+	+	W + S	
<i>Locusta migratoria</i> L.	+	+	W + S	MERCER u. DAY (1952)
<i>Locusta migratoria</i> L.	+	+	W + S	
<i>Romalea microptera</i> Audinet-S.	+	+	W + S	
<i>Chorthippus apricarius</i> L.	+	+	W + S	
<i>Tachycines asymamorus</i> Adel.	+	+	W + S	
<i>Acheta domestica</i> L.	+	+	W + S	
<i>Gryllus bimaculatus</i> Thunberg	+	+	W + S	
<i>Liogryllus campestris</i> L.	+	+	W	KÜMMEL (1956)

^a Imagines ohne PM.

Tabelle I (Fortsetzung)

Ordnung und Art	PM vorh.	EM unter- sucht	Textur- form	Autor
Phasmida				
<i>Carausius morosus</i> Brunner	+	+	W	HUBER u. HAASER (1950)
<i>Carausius morosus</i> Brunner	+	+	W + S	
Dermaptera				
<i>Titanolabis colossea</i> Dohrn	—			MERCER u. DAY (1952)
<i>Anisolabis littorea</i> White	+	+	G	GILES (1965)
<i>Forficula auricularia</i> L.	+	+	G	
Diploglossata				
Mantodea				
<i>Mantis religiosa</i> L.	+	+	W + S	
Blattaria				
<i>Periplaneta americana</i> L.	+	+	W	HUBER (1950)
<i>Periplaneta americana</i> L.	+	+	W + S	MERCER u. DAY (1952)
<i>Periplaneta americana</i> L.	+	+	W + S	
<i>Blatta orientalis</i> L.	+	+	W	KÜMMEL (1956)
<i>Leucophaea maderae</i> F.	+	+	W + S	
Isoptera				
<i>Calotermes flavicollis</i> F.	+	+	S	
Zoraptera				
Psocoptera				
Phthiraptera				
Thysanoptera				
Heteroptera				
<i>Notonecta glauca</i> L.	—			
<i>Pentatoma rufipes</i> L.	—			
<i>Pyrrhocoris apterus</i> L.	—			
Homoptera				
<i>Cicadella viridis</i> L.	+			MAILLET u. GOURANTON (1965)
Hymenoptera				
Tenthrediniden-Larve	+	+	S	
<i>Vespa germanica</i> F./J	+	+	S	
<i>Bombus terrestris</i> L./J	+	+	S	KÜMMEL (1956)
<i>Bombus terrestris</i> /J	+	+	S	
<i>Bombus lapidarius</i> L./J	+	+	S	
<i>Bombus agrorum</i> F./J	+	+	S	
<i>Bombus hypnorum</i> L./J	+	+	S	
<i>Apis mellifica</i> L./J	—			MERCER u. DAY (1952)
<i>Apis mellifica</i> L./J	+	+	—	KÜMMEL (1956) (keine Mikrofibrillen)
<i>Apis mellifica</i> L./J + L	+	+	S	

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Ordnung und Art	PM vorh.	EM unter- sucht	Textur- form	Autor
Coleoptera				
<i>Attagenus piceus</i> Ol.	—			MERCER u. DAY (1952)
<i>Dermestes lardarius</i> L./L	+	+	G	
<i>Tenebrio molitor</i> L./L	+	+	W + G	HUBER (1950)
<i>Tenebrio molitor</i> L./L + J	+	+	W + S	
<i>Leptinotarsa decemlineata</i> L./L + J	+	+	G	
<i>Ergates faber</i> L./L	+	+	G	
<i>Lucanus cervus</i> L./L	+	+	W + S	
<i>Melolontha vulgaris</i> F./L	+	+	W + S + G	WILBOLZ (1954)
<i>Melolontha vulgaris</i> F./L + J	+	+	W + S	
<i>Oryctes nasicornis</i> L./L	+	+	W + S	
<i>Geotrupes stercorosus</i> Scrib./J	+	+	G	
Strepsiptera				
Megaloptera				
<i>Sialis flavilatera</i> L./J	—			
Rhaphidioptera				
Planipennia				
<i>Chrysopa flavifrons</i> Brau./J	+	+	W	KÜMMEL (1956)
<i>Chrysopa phyllochroma</i> Wesm./J	+	+	W	KÜMMEL (1956)
<i>Chrysopa vulgaris</i> Schneid./J	+	+	W + S	
Mecoptera				
<i>Panorpa communis</i> L./J				
Trichoptera				
<i>Philopotamus ludificatus</i> McLach./L	+	+	W + S	
<i>Anabolia nervosa</i> Leach/L	+	+	W + S	
<i>Limnophilus nigriceps</i> Zett./L	+	+	W + S	
<i>Limnophilus</i> sp./L	+	+	W + S	
Lepidoptera				
<i>Tineola biselliella</i> Hum./L	+	+	W	LAGERMALM et al. (1950)
<i>Tineola biselliella</i> Hum./L	?	—	—	MERCER u. DAY (1952) (nur Spuren von Mikrofibrillen)
<i>Tineola biselliella</i> Hum./L	+	+	W + S	
<i>Galleria mellonella</i> F./?	+	+	W + S	MERCER u. DAY (1952)
<i>Galleria mellonella</i> F./L	+	+	W + S	
<i>Ephestia kuehniella</i> Zett./L	+	+	S	
<i>Phalera bucephala</i> L./L	+	+	S	
<i>Peridroma margaritosa</i> Haw./L	+	+	S	MARTIGNONI (1952)
<i>Macrothylacia rubi</i> Ramb./L	+	+	S	
<i>Bombyx mori</i> L./L	+	+	S	
<i>Gonepteryx rhamni</i> L./J	+	+	S	
<i>Vanessa io</i> L./J	+	+	S	
<i>Vanessa urticae</i> L./L	+	+	S	
<i>Pieris rapae</i> L./L	—			MERCER u. DAY (1952)

Tabelle I (Fortsetzung)

Ordnung und Art	PM vorh.	EM unter- sucht	Textur form	Autor
<i>Pieris napi</i> L./J	+	+	S	
<i>Pieris brassicae</i> L./L	+	+	S	
Diptera				
<i>Tipula</i> sp./L	+	+	G + S	
<i>Tipula</i> sp./L	+	+	G + S	
<i>Aedes aegypti</i> L./J	+	+	S	STOHLER (1957)
<i>Chironomus thummi</i> Kieff./L	+	+	S	
<i>Eristalis</i> sp./J	+	+	—	KÜMMEL (1956) (keine Mikrofibrillen)
<i>Eristalis tenax</i> L./J	+	+	S	
<i>Musca domestica</i> L./J	+	+	S	
<i>Calliphora erythrocephala</i> Meig./J	+	+	—	KÜMMEL (1956) (keine Mikrofibrillen)
<i>Calliphora erythrocephala</i> Meig./L + J	+	+	S	
<i>Lucilia illustris</i> Meig./J	+	+	—	RICHARDS u. KORDA (1948) (keine Mikrofibrillen)
<i>Lucilia cuprina</i> Wiedemann/L	—			MERCER u. DAY (1952)
<i>Lucilia sericata</i> Meig./J	+	+	S	
Aphaniptera				
<i>Ceratophyllus gallinae</i> Schr./L+				

kommt eine außerordentlich starke Strangbildung vor. Das gilt in besonderem Maße für die 4 bisher untersuchten *Bombus*-Arten (Abb. 17 c), deren Membranen in dieser Hinsicht vollkommen gleichartig aussehen.

Eine so regelmäßige Wabentextur wie bei der Larve des Nashornkäfers, *Oryctes nasicornis* L. (Abb. 2), ist recht selten. Man erkennt eindeutig die drei Fibrillenrichtungen, die für diese Textur charakteristisch sind. Wahrscheinlich handelt es sich hier aber nicht um Einzelfibrillen, sondern um Mikrofibrillenbündel, die in besonders kompakter Form in die umgebende Grundsubstanz eingelagert sind. Da die Grundsubstanz sehr empfindlich ist, wird sie bei der Präparation und Bedampfung häufig zerstört, wenn man, wie das hier im allgemeinen geschehen ist, auf ein Befilmen der Blenden verzichtet. Sie kann jedoch auch schon im Tier zerstört worden sein, so wie das weiter unten im Zusammenhang mit der Gittertextur erörtert wird. Nach Ansicht von MERCER u. DAY (1952) kommt die regelmäßige Anordnung der Mikrofibrillen zu einer Wabentextur dadurch zustande, daß die Mikrofibrillen zwischen den Mikrovilli der Darmzellen entstehen. Die Mikrovilli müßten in diesem Falle nicht in Reihen neben- und hintereinander stehen — dann ent-

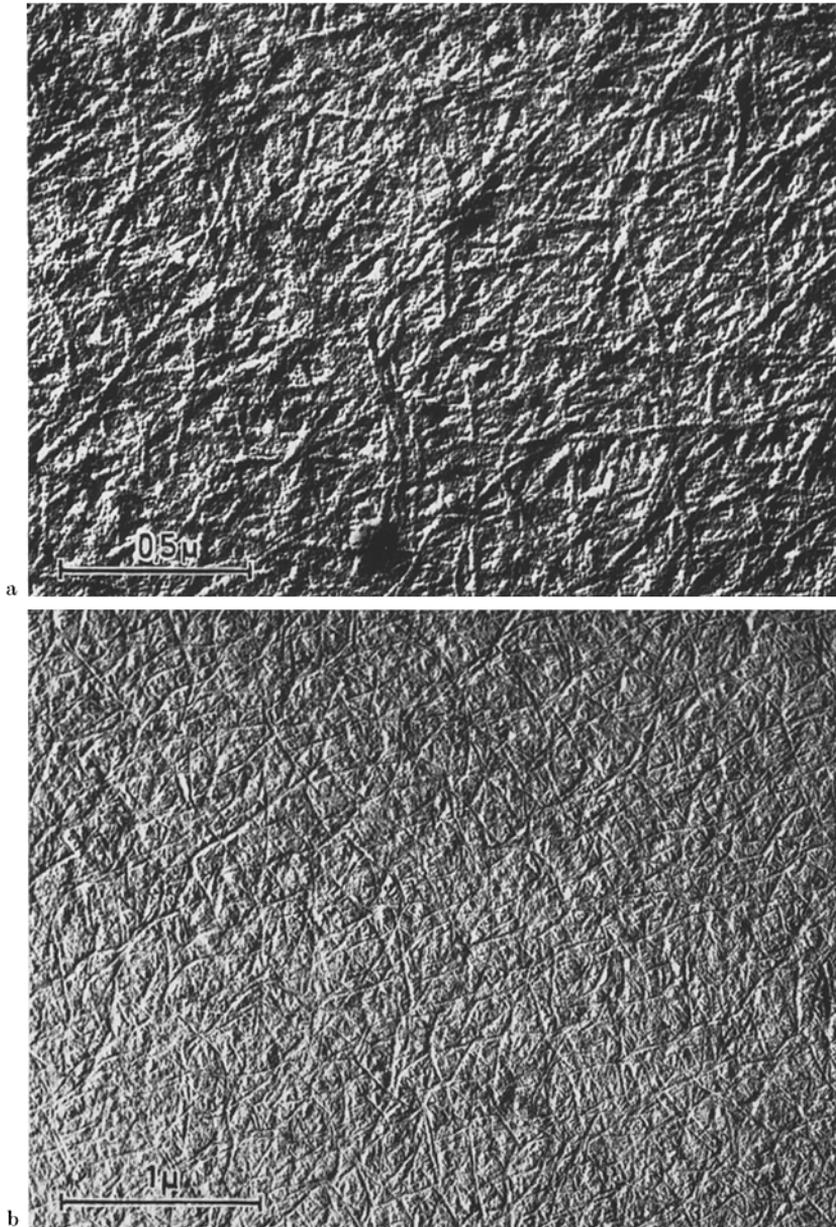


Abb. 1 a u. b. Streuungstextur der Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen von a *Lepismachilis* sp. (Thysanura) und b der Termiten *Calotermes flavicollis* (Isoptera). Vergr. a 52 500 \times , b 25 900 \times

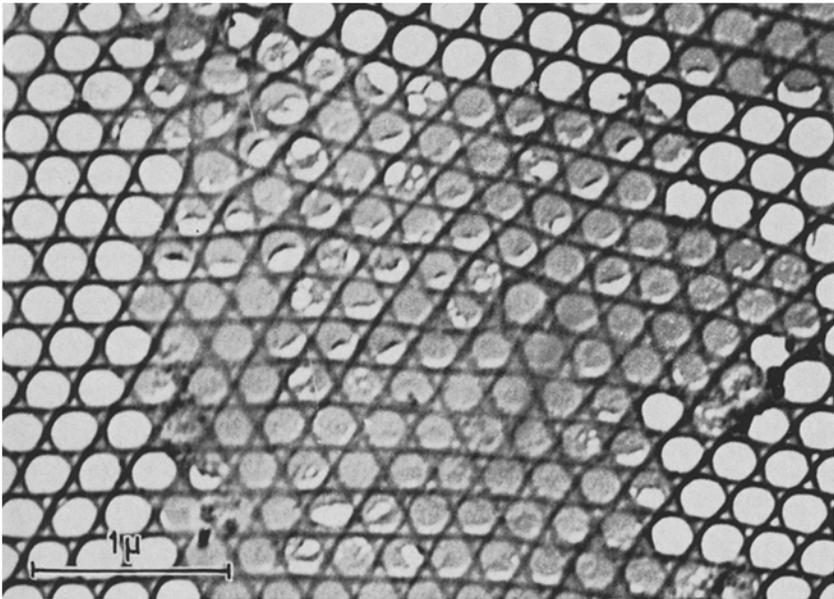


Abb. 2. Wabentextur in sehr klarer Ausprägung mit straff gebündelten Mikro-
fibrillen in der peritrophischen Membran der Larve eines Nashornkäfers, *Oryctes*
nasicornis L. Die Grundsubstanz ist teilweise noch erhalten. Vergr. 25 900 ×

stünde eine Gittertextur —, sondern gegeneinander versetzt sein. Die Abb. 3 und 4 sprechen meines Erachtens sehr für diese Auffassung.

Die Wabentextur ist jedoch nur in kleineren Bereichen vollkommen regelmäßig. Die daneben zu findenden Unregelmäßigkeiten sind durchaus geordnet (Abb. 3) und offensichtlich räumlich bedingt. Das zeigt sich besonders bei Objekten, deren Wabentextur durch grobe Nähte gegliedert ist, die den Zellgrenzen entsprechen dürften (Abb. 4).

Die mehr oder weniger regelmäßig geordneten Wabensysteme der einzelnen so gebildeten Kompartimente setzen sich jenseits dieser Nähte nicht etwa kontinuierlich fort, sondern brechen an diesen Nähten ab (Abb. 4). Im Sinne der Hypothese von MERCER u. DAY ließe sich diese auffallende Erscheinung folgendermaßen deuten. Die regelmäßige, reihenweise Anordnung der Mikrovilli scheint bei unregelmäßiger Begrenzung der apikalen Zellflächen geändert zu werden, um eine optimale Ausnutzung der Fläche zu ermöglichen (vgl. Abb. 3). Dabei könnten von einer Zelle zur anderen so starke Unterschiede in der Anordnung der Mikrovilli entstehen, daß ein Ausgleich des Musters über die Zellgrenzen hinweg nicht mehr möglich wäre. Diese Störungen könnten im Extrem an den Zellrändern zu Nahtbildungen führen, die auch in den peritrophischen Membranen in Erscheinung treten dürften. Nahtbildungen

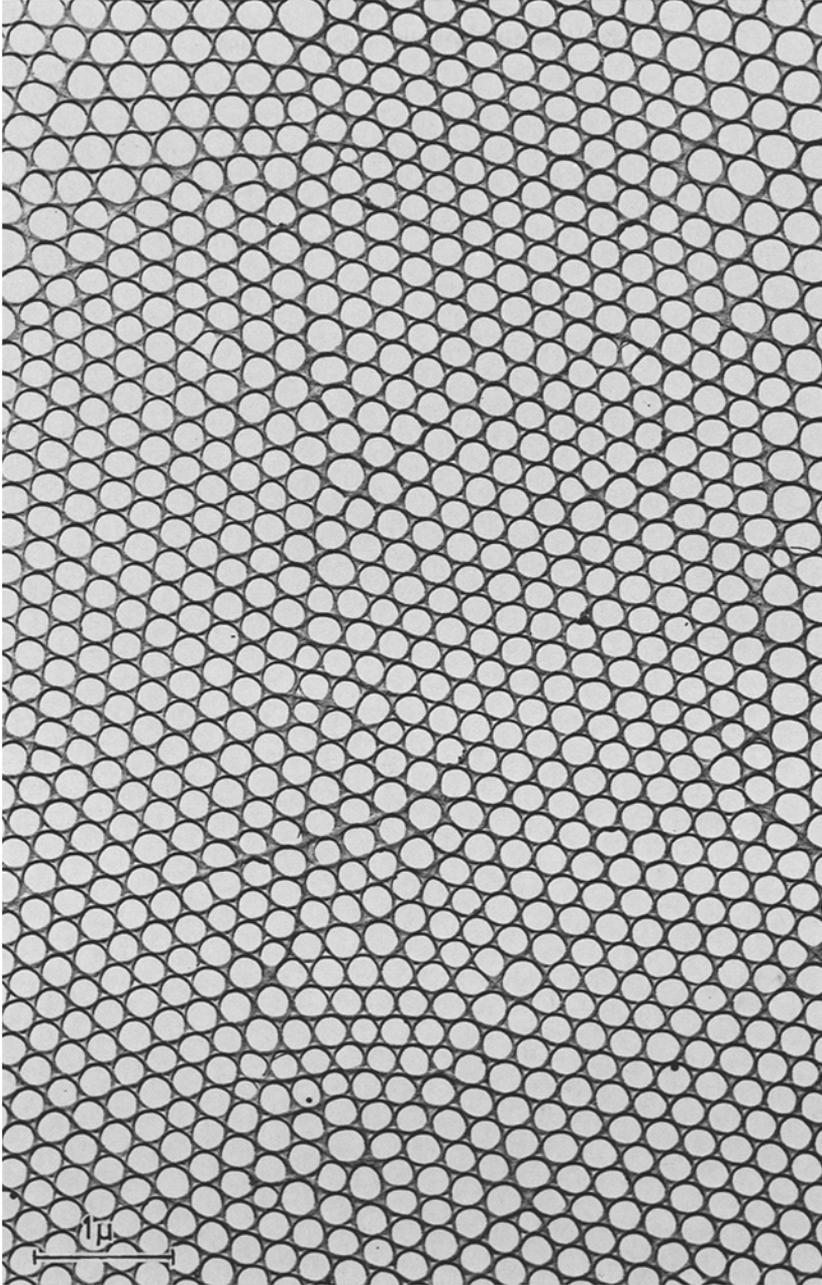


Abb. 3. Desgl., aber ohne Grundsubstanz. Deutlich sind Störungen im Wabenmuster zu erkennen, die nach der Hypothese von MERCER u. DAY (1952) Störungen in der regelmäßigen Anordnung der Mikrovilli des Darmepithels entsprechen müßten. Vergr. 18500×

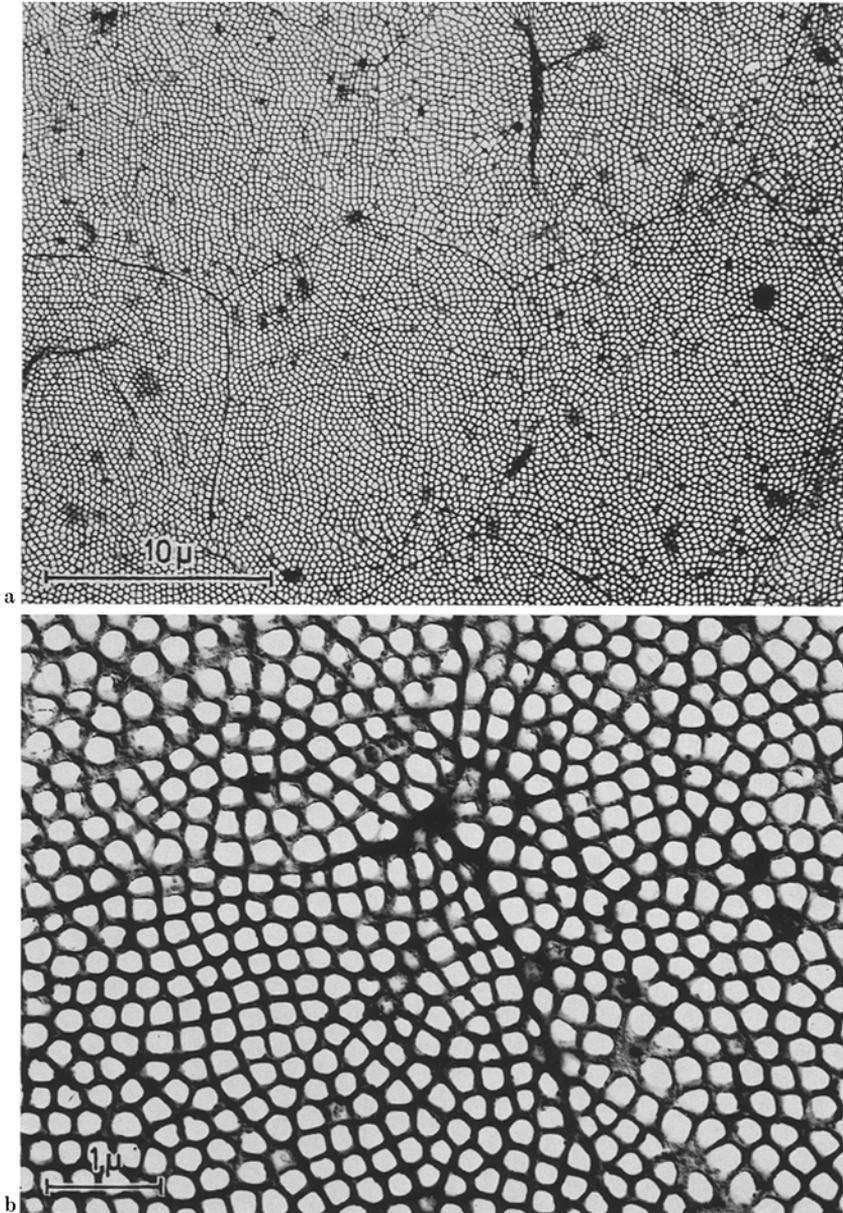


Abb. 4a u. b. Wabentextur mit Nahtbildungen, die im Bereich der Zellgrenzen liegen dürften, bei der Laubheuschrecke *Conocephalus dorsalis* Latr. (Tettigon., Saltatoria). Derartige Nahtbildungen traten auch bei anderen Tettigoniiden auf.
Vergr. a 3000 \times , b 15000 \times

fanden sich bei einer Reihe von Orthopteren, nämlich den untersuchten Tettigoniiden (Abb. 4) und der zu den Acridiidae gehörenden *Romalea microptera* Audinet-S.

Vielfach sind die Mikrofibrillenbündel der Wabentextur nicht so kompakt wie bei den bisher geschilderten Beispielen. Statt dessen liegen die Mikrofibrillen in Form lockerer Bündel vor. Die Regelmäßigkeit der Textur ist in diesen Fällen häufig dadurch gestört, daß einzelne Mikrofibrillen oder stärkere Mikrofibrillenbündel das übrige regelmäßige Netzwerk durchkreuzen, indem sie entweder darin verwoben oder einfach aufgelagert sind (Abb. 5a). Daneben können Partien vorkommen, in denen nur noch wenige Mikrofibrillen regelmäßig angeordnet sind, so daß die Wabentextur mehr und mehr verwischt ist und in eine Streuungstextur übergehen kann (Abb. 5b).

Im allgemeinen ist die Wabentextur von Streuungstextur überlagert. Wie es allerdings zu dieser Überlagerung kommt, ist noch unklar. Sollte die Auffassung von MERCER u. DAY (1952) zutreffen, daß die Wabentextur zwischen den Mikrovilli entsteht, so könnten die am distalen Ende der Mikrovilli gebildeten Mikrofibrillen eine Streuungstextur ergeben. Die Verklebung der einzelnen Membranlagen kann, vor allem bei fixiertem Material, dessen einzelne Membranen sich schwer voneinander trennen lassen, leicht zu dem Eindruck führen, daß insgesamt eine Streuungstextur vorliegt. So kann eventuell bei Arten, für die in der Tabelle 1 Streuungstextur angegeben ist, in Wirklichkeit eine lediglich von Streuungstextur stärker überlagerte Wabentextur vorliegen. Voraussetzung für den Nachweis einer Wabentextur ist daher die Präparation möglichst dünner Membranpartien, die nicht von Streuungstextur überdeckt sein dürfen.

Die Gittertextur ist im Gegensatz zur Wabentextur im allgemeinen nicht von einer Streuungstextur überlagert. Eine Ausnahme bilden die Membranen der beiden untersuchten Tipulidenlarven (Abb. 6b und 12c). In anderen Fällen kann man bisweilen einige wenige Mikrofibrillen in der Grundsubstanz erkennen (Abb. 7). Bei Formen mit reiner Gittertextur kommen neben Partien von außerordentlicher Regelmäßigkeit (Abb. 7, 8, 9b, 10), ebenso wie bei der Wabentextur, solche mit Störungen vor (Abb. 9, 11 a u. b, 12c). Diese Verhältnisse ähneln in verblüffendem Maße denen, die ROSIN (1946) im Bereich einer ganz anderen Größenordnung, nämlich im lichtmikroskopischen Bereich, und an einer ganz anderen Stelle, und zwar an den Texturen von Mikrofibrillen in der Grenzlamelle der Epidermis der Kaulquappen von Unken (Bombinator-Arten), ausführlich beschrieben hat (s. auch PICKEN, 1960); entsprechende Texturen konnte er auch in der Grenzlamelle der Epidermis anderer wasserbewohnender Wirbeltiere nachweisen. ROSIN hat diese Gittertexturen und ihre Störungen sehr

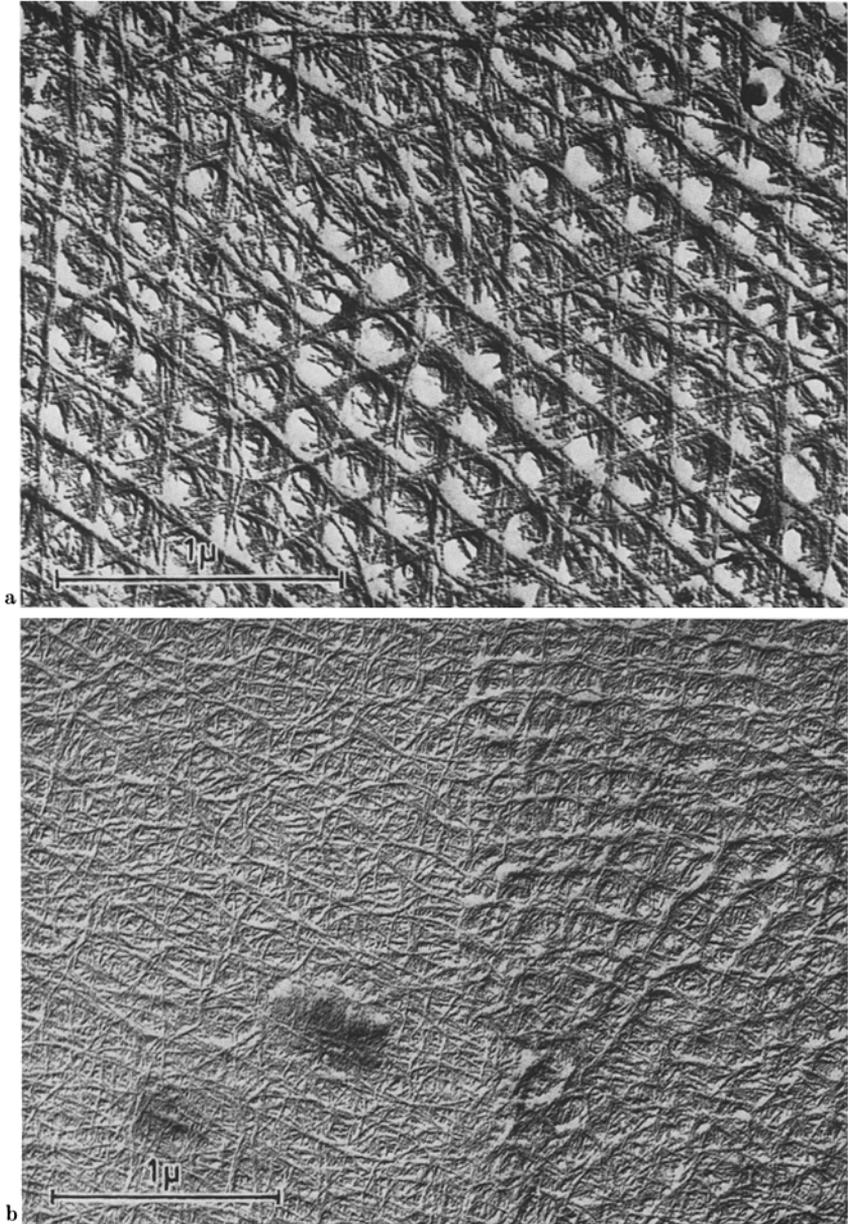


Abb. 5. a Wabentextur, die in Streuungstextur übergeht, am Beispiel einer peritrophischen Membran der Gottesanbeterin *Mantis religiosa* L. (Mantodea). Die einzelnen Stränge bestehen aus mehreren Mikrofibrillen. Man erkennt deutlich, daß die einzelnen Mikrofibrillen wiederum aus Einheiten bestehen, die kugel-

eingehend in geometrischer Hinsicht untersucht. Seine Ergebnisse lassen sich auch auf die Gittertexturen peritrophischer Membranen anwenden. Eine Gittertextur stellt ein orthogonales System dar, das aus zwei Kurvenscharen besteht, die einander rechtwinklig kreuzen. Es können jedoch Punkte auftreten, die hiervon eine Ausnahme machen. In der Umgebung solcher „Ausnahmepunkte“, wie ROSIN sie genannt hat, besteht ein veränderter Kurvenverlauf, der sich mathematisch beschreiben läßt (s. ROSIN, 1946). Am häufigsten ließ sich in der Grenzlamelle der Epidermis von Unken (ROSIN, 1946), wie in den peritrophischen Membranen der Larven einer Ephemeride, *Cloeon dipterum* L. (s. Abb. bei PETERS, 1968a), und der Larven und Imagines des Kartoffelkäfers, *Leptinotarsa decemlineata* L., der „Dreieckspunkt“ nachweisen (Abb. 11). Weitere Störungen können auftreten, wo zwei orthogonale Systeme aufeinander stoßen. Diese verschiedenen Störungen der regelmäßigen Gittertextur treten vielfach auf engem Raum miteinander gekoppelt auf (Abb. 11), was ihre Analyse außerordentlich erschwert.

Wie es bei der Bildung einer Gittertextur zu diesen Störungen kommt, ist bisher noch unbekannt. Sie treten bei manchen Arten fast gar nicht, bei anderen zuweilen und bei manchen recht häufig auf. Man kann bisweilen ganze Serien von Membranen durchsehen, ohne Störungen der Gittertextur anzutreffen. Vielleicht handelt es sich hier um individuelle oder artliche Besonderheiten. Um darüber zu entscheiden, reicht das vorliegende Material jedoch noch nicht aus.

III. Die Mikrofibrillentexturen bei den Entwicklungsstadien einer Art

Abgesehen von den nur stellenweise auftretenden Störungen in regelmäßigen Texturen wie der Waben- und Gittertextur, ist die Variabilität der Mikrofibrillentextur bei den Individuen einer Art verhältnismäßig gering. Es fragt sich jedoch, ob das auch für die einzelnen Entwicklungsstadien einer Art gilt, oder ob bei diesen größere Unterschiede, wenn nicht gar unterschiedliche Texturformen auftreten. Diese Frage wurde an den Entwicklungsstadien folgender Arten untersucht:

Odonata, Anisoptera: *Aeschna cyanea* Müll.

Odonata, Zygoptera: *Lestes viridis* Vanderl.

Coleoptera, Tenebrionidae: *Tenebrio molitor* L.

förmig erscheinen. Vergr. 37500×. b Übergang von Waben- zu Streuungstextur bei der Larve der Kleidermotte *Tineola biselliella* Hum. (Lepidoptera). In der oberen Membranlage (rechts) ist eine recht unregelmäßige, in Streuungstextur übergehende Wabentextur vorhanden, während die darunter befindliche Membran (links) Streuungstextur zeigt. Entsprechende Bilder kann man immer wieder bei Formen antreffen, die eine Wabentextur der Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen aufweisen. Vergr. 29600×

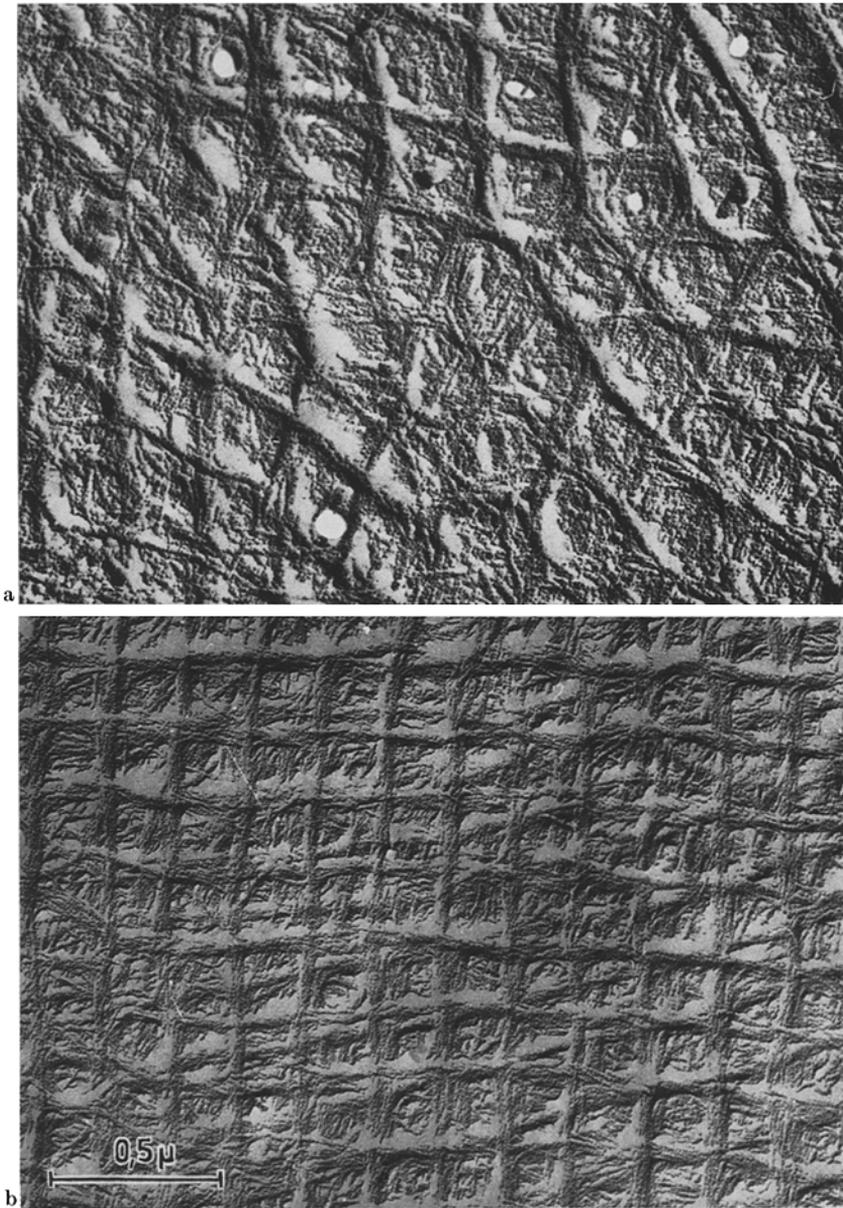


Abb. 6. a Stellenweise kann man alle Texturformen der Mikrofibrillen in einer peritrophischen Membran nebeneinander antreffen: Streuungstextur und kleine Partien mit Paralleltexur ebenso wie den Übergang von Waben- zu Gittertextur. Dieser Übergang ist nach der Hypothese von MERCER u. DAY (1952) leicht zu ver-

Coleoptera, Chrysomelidae: *Leptinotarsa decemlineata* L.

Hymenoptera, Aculeata: *Apis mellifica* L.

Lepidoptera, Rhopalocera: *Vanessa io* L.

Diptera, Cyclorrhapha: *Calliphora erythrocephala* Meig.

Bei all diesen Formen wird der Mitteldarm im Laufe der Metamorphose erneuert, und doch waren die Mikrofibrillentexturen bei den Larven und Imagines einer Art vollkommen gleichartig.

Eine Ausnahme bilden scheinbar die peritrophischen Membranen der Larven von Drohnen bei der Honigbiene *Apis mellifica* L. KUSMENKO (1940) hat diese Verhältnisse bereits lichtmikroskopisch untersucht und gezeigt, daß die Drohnenlarven eine eigenartige, dicke, einschichtig erscheinende peritrophische Membran abscheiden, die sackförmig, d. h. am Hinterende blind geschlossen, die Nahrung umgibt. Diese merkwürdige, in dieser Form bisher einzigartige peritrophische Membran hat eine andere Konsistenz und Stärke als die vielschichtigen peritrophischen Membranen der erwachsenen Drohnen sowie der Arbeiterinnen und ihrer Larven. Sie reagiert beim Chitosantest eindeutig positiv. Der Nachweis von Mikrofibrillen ist jedoch überaus schwierig, denn die Grundsubstanz ist mit Hilfe von 40% iger Kalilauge selbst nach 6 Tage dauernder Behandlung bei 60° C nicht in hinreichendem Maße zu beseitigen. Eine Zerlegung dieser Membran in einzelne Schichten gelingt auch nach derartiger Vorbehandlung nicht. Nur an günstigen, dünnen Abrissen kann man Mikrofibrillen feststellen, die in Form einer Streuungstextur angeordnet sind. Damit unterscheidet sich die eigenartige peritrophische Membran der Drohnenlarven bezüglich der Texturform der Mikrofibrillen nicht von den Membranen der Arbeiterinnen- und Königinnen-Larven sowie der Arbeiterinnen-, Königinnen- und Drohnen-Imagines.

IV. Übereinstimmungen der Mikrofibrillentextur innerhalb von Verwandtschaftsgruppen

Um zu prüfen, ob innerhalb einer Gattung Unterschiede in der Mikrofibrillentextur auftreten, wurden die peritrophischen Membranen der Imagines von 4 *Bombus*-Arten, sowie der Larven von 3 *Ecdyonurus*-

stehen, wenn man annimmt, daß bei der Bildung der Textur die Mikrovilli des Darmepithels stellenweise nicht schräg hintereinander, sondern in Reihen hintereinander standen. Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* L. (Saltatoria). Vergr. 45000 ×. b Lockere Bündelung der Mikrofibrillen kommt nicht nur bei der Wabentextur (vgl. Abb. 5), sondern auch bei der Gittertextur vor. In beiden Fällen kommt es offenbar leichter zu Unregelmäßigkeiten als bei straffer Bündelung, und damit auch zur Ausbildung von Streuungstextur. Larve einer Tipulide (Nematocera, Diptera). Vergr. 45000 ×

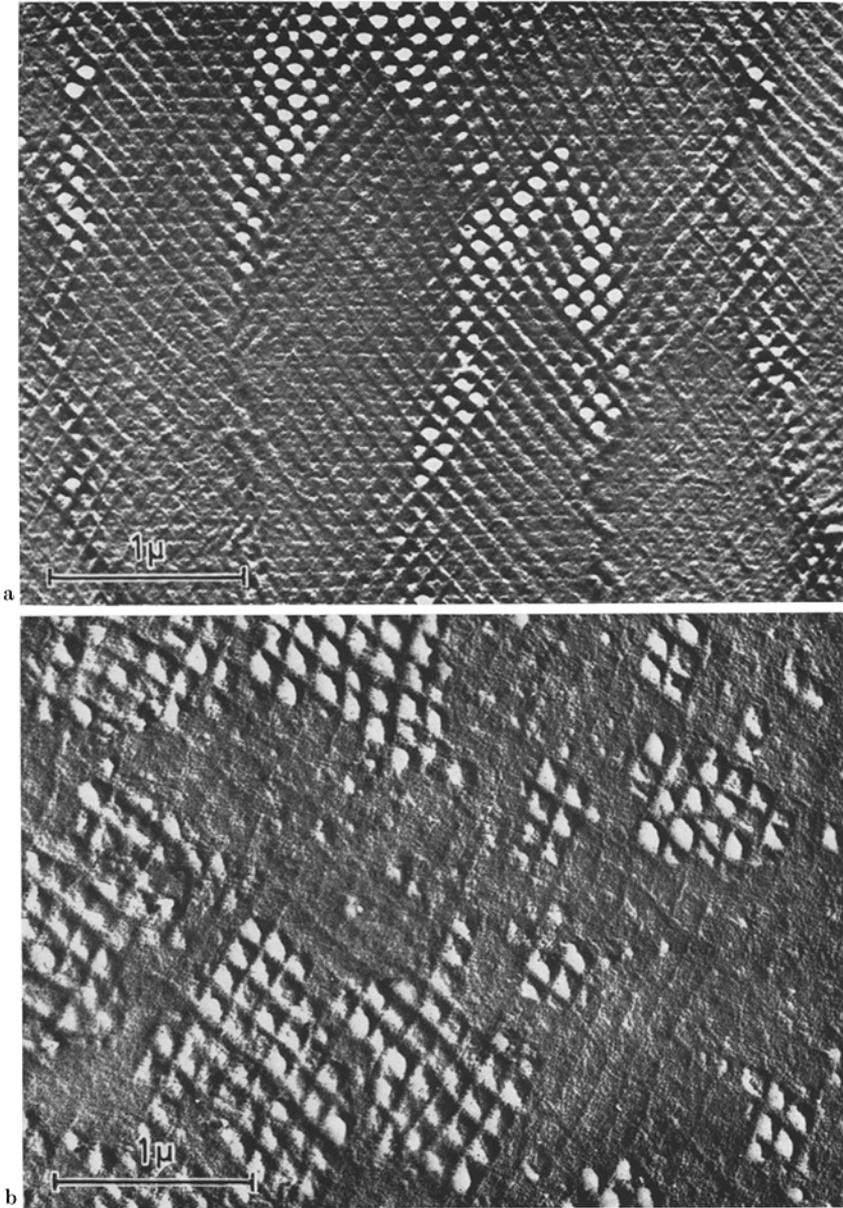


Abb. 7a u. b. Gittertextur der Mikroibrillen mit größtenteils erhaltener Grundsubstanz. Peritrophische Membranen von a einer Larve der Eintagsfliege *Cloeon dipterum* L. (Ephemeroptera), b einer Imago des Mistkäfers *Geotrupes stercorosus* Scrib. (Coleoptera). Vergr. 25 900 ×

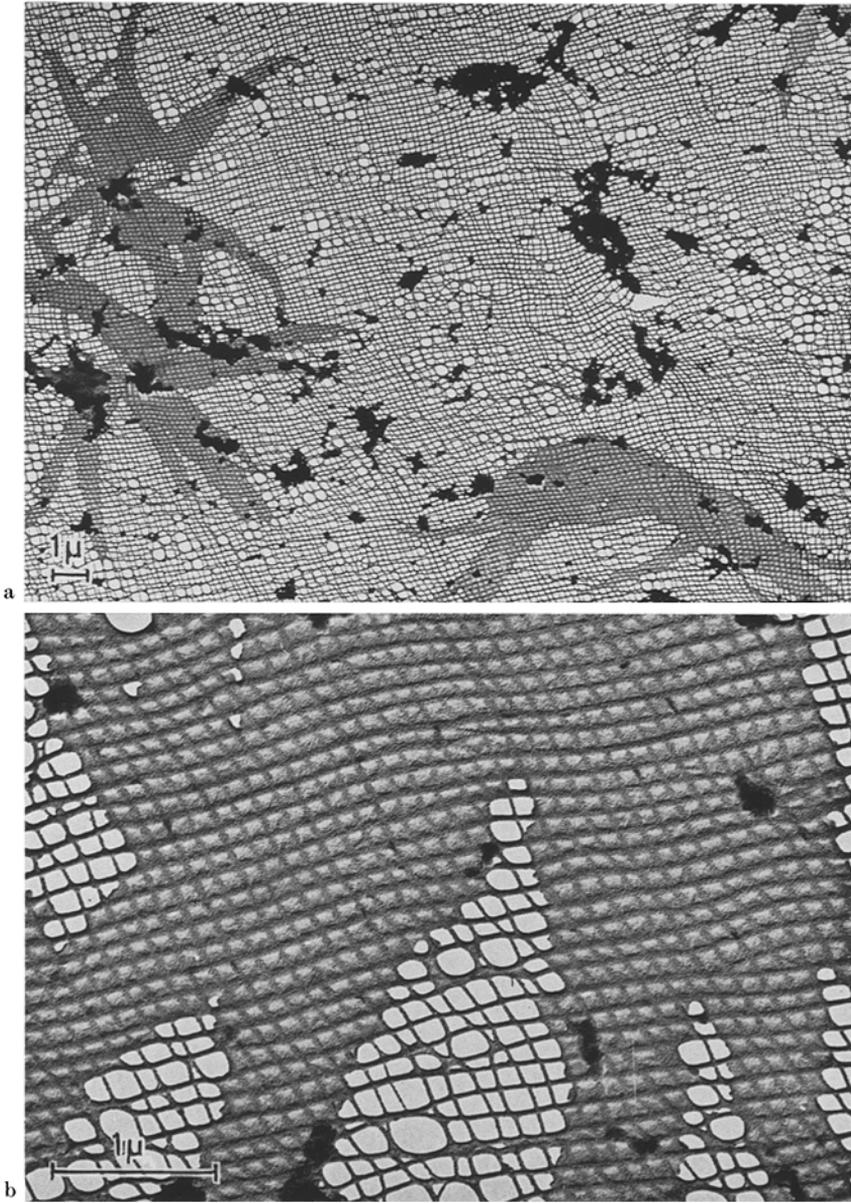


Abb. 8. Die Grundsubstanz kann in manchen peritrophischen Membranen bis auf unregelmäßige Flecken zerstört sein, während sie in anderen Membranen aus dem gleichen Tier (!) vollständig erhalten oder so vollkommen zerstört sein kann wie in Abb. 9. Larve einer Eintagsfliege der Gattung *Baetis* (Ephemeroptera).
Vergr. 4500 \times bzw. 22200 \times

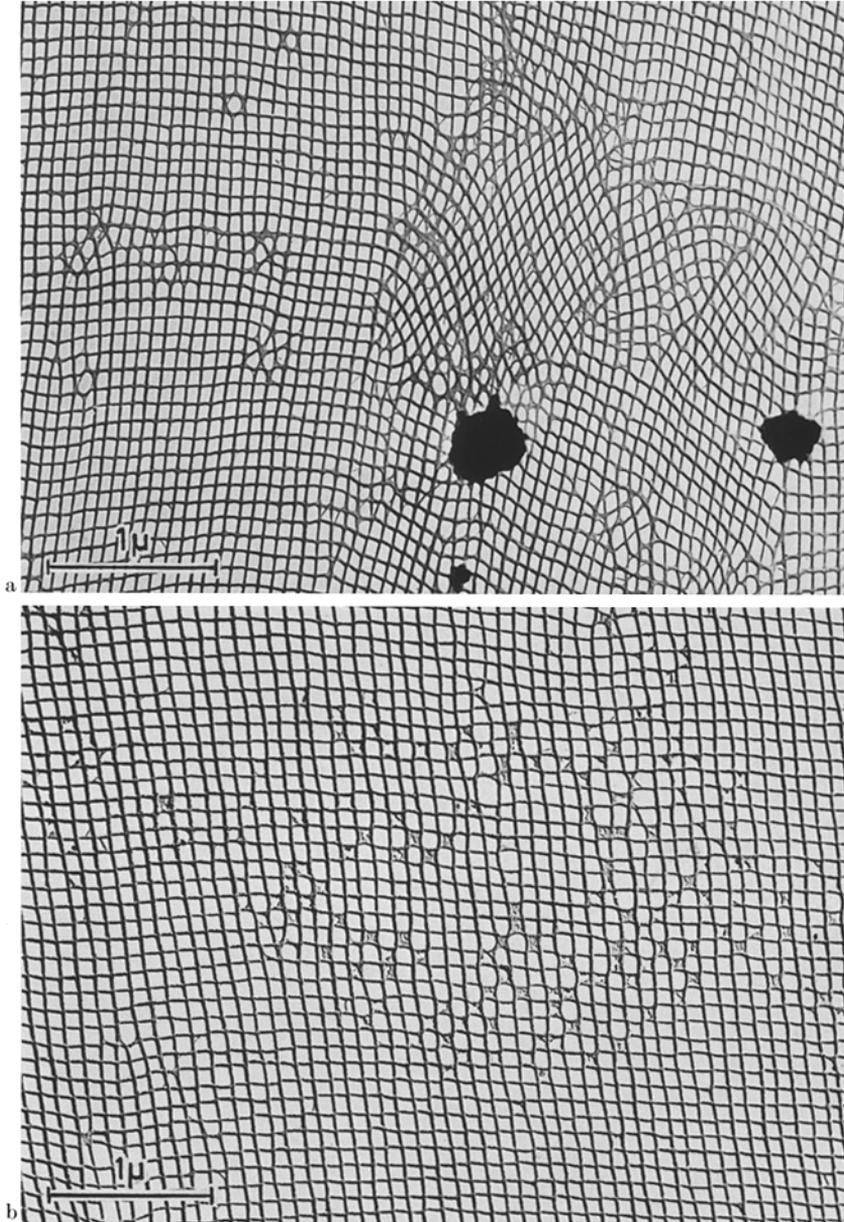


Abb. 9a u. b. Gittertextur ohne Grundsubstanz. a Peritrophische Membran einer Larve der Steinfliege *Perlodes intricata* Pictet (Plecoptera) mit stellenweise gestörtem Gitter. Vergr. 22200 \times . b Peritrophische Membran einer Larve des Speckkäfers *Dermestes lardarius* L. (Coleoptera). Vergr. 22200 \times

Arten untersucht. Bei den 4 Hummel-Arten (*Bombus terrestris* L., *lapidarius* L., *agrorum* F. und *hypnorum* L.) wurden charakteristische und stellenweise ungewöhnlich starke Strangbildungen beobachtet, wie sie von den peritrophischen Membranen anderer Tiere noch nicht bekannt geworden sind (Abb. 14). Bei der nahe mit *Bombus* verwandten Gattung *Apis* sind die Mikrofibrillen jedoch keineswegs zu derart starken Strängen vereinigt. Vielleicht handelt es sich hier um ein besonderes Merkmal der Gattung *Bombus*. Die peritrophischen Membranen der Larven von 3 *Ecdyonurus*-Arten (*Ecdyonurus venosus* F., *fluminum* Pictet und einer weiteren nicht bestimmbar Art) zeigten eine ganz gleichmäßige Gittertextur.

Man gewinnt somit den Eindruck, daß innerhalb einer Gattung eine einheitliche Textur der Mikrofibrillen beibehalten werden kann. Solange jedoch aus einer so artenreichen Gattung wie *Bombus* nur 4 Arten untersucht sind, muß dies eine Vermutung bleiben.

Versuchen wir an Hand der in Tabelle 1 enthaltenen Angaben zu prüfen, ob innerhalb der einzelnen Ordnungen der Insekten die Texturform der Mikrofibrillen gleich ist, so stoßen wir auf die gleiche Schwierigkeit. Immerhin wurde bisher innerhalb einiger Ordnungen immer die gleiche Texturform gefunden:

bei 8 Ephemeropterenarten (Larven):	Gittertextur,
bei 6 Odonatenarten:	Waben- mit Streuungstextur,
bei 12 Orthopterenarten:	Waben- mit Streuungstextur,
bei 7 Hymenopterenarten:	Streuungstextur.

Ausnahmen gibt es aber auch in dieser Hinsicht. Von den 8 untersuchten Coleopterenarten zeigten 4 Waben- mit Streuungstextur und weitere 4 Gittertextur; unter den Lepidopteren wiesen die peritrophischen Membranen von 9 Arten Streuungstextur und nur 2 Arten, nämlich die Larven von *Galleria mellonella* F. und *Tineola biselliella* Hum., Waben- mit Streuungstextur auf. Von früheren Untersuchern liegen entsprechende Ergebnisse vor. So fanden LAGERMALM u. Mitarb. (1950) bei der Larve der Kleidermotte, *Tineola biselliella* Wabentextur, während MARTIGNONI (1952) bei der Larve von *Peridroma margaritosa* Haw. Streuungstextur fand. Unter den 7 untersuchten Dipterenarten wiesen 5 Arten eine einfache, schlauchförmige peritrophische Membran mit sehr feiner Streuungstextur der Mikrofibrillen und reichlicher Grundsubstanz auf. Dieser sehr charakteristische Membrantyp fehlte nicht nur bei den übrigen Insektenordnungen, sondern auch bei den Larven der beiden untersuchten Tipulidenarten. Diese hatten die Nahrung statt dessen mit einer aus zahlreichen peritrophischen Membranen gebildeten Hülle umgeben, deren Mikrofibrillen in Form einer Gittertextur an-

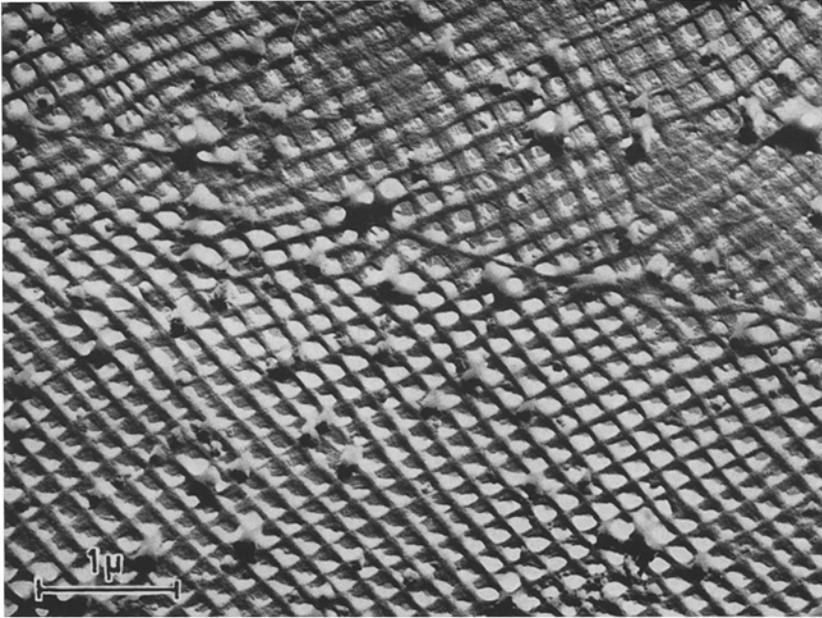


Abb. 10. Regelmäßige Gittertextur der Mikrofilbrillen in der peritrophischen Membran einer Larve des Kartoffelkäfers *Leptinotarsa decemlineata* L. (Coleoptera). Die Blende war mit einem Formvarfilm versehen. Vergr. 18500×

geordnet waren, die von einer Streuungstextur überlagert wurde (Abb. 6b und 12c).

Nach diesen Ergebnissen muß man damit rechnen, daß bei der Untersuchung weiterer Arten auch in anderen Ordnungen der Insekten Texturformen angetroffen werden, die von den bisher in diesen Gruppen gefundenen abweichen.

Es liegt nahe, im Zusammenhang mit der Frage nach der Verbreitung der Texturformen auch phylogenetische Überlegungen anzustellen. Die ungeordnete, filzartige Streuungstextur macht ohne Zweifel einen urtümlichen, die hochgeordnete Gittertextur hingegen einen abgeleiteten Eindruck. Man würde demnach bei den urtümlichen Insektenordnungen Streuungstextur, bei den abgeleiteten jedoch Gittertextur erwarten. Ein Blick auf die Tabelle 1 zeigt jedoch, daß die tatsächlichen Verhältnisse nicht so einfach sind. Zwar weisen die untersuchten beiden Thysanuren Streuungstextur auf, aber bei den sicher recht urtümlichen Ephemeropteren trifft man bereits Gittertextur an. Andererseits zeigen hochdifferenzierte Formen wie die Apiden unter den Hymenopteren bzw. die Calliphoriden unter den Dipteren Streuungstextur.

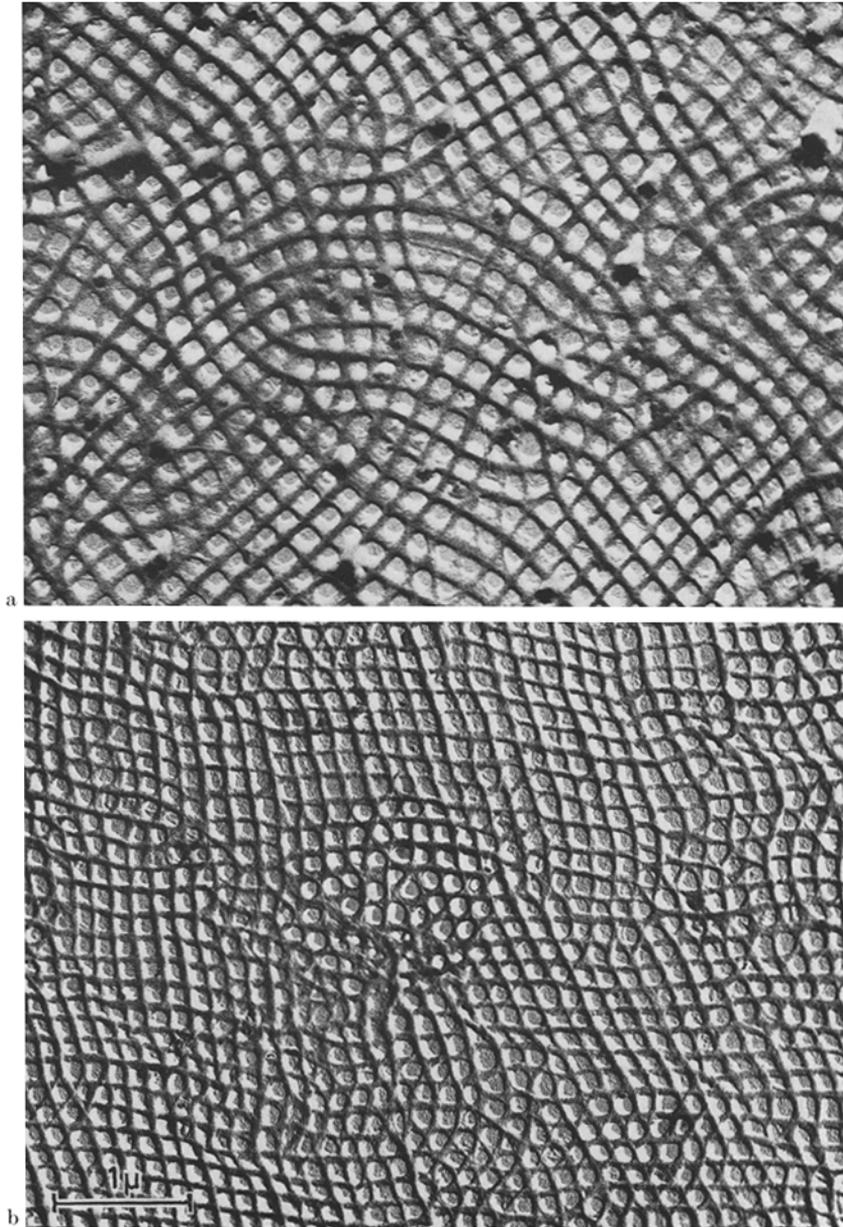


Abb. 11. Störungen in der Gittertextur der Mikrofilbrillen einer peritrophischen Membran der Larve des Kartoffelkäfers *Leptinotarsa decemlineata* L. (Coleoptera). Blende befilmt. Vergr. 18500 \times

Wahrscheinlich spielen auch funktionelle Notwendigkeiten eine besondere Rolle. So bietet die Streuungstextur sicher eine größere mechanische Festigkeit als die Gittertextur, was bei einer einfachen schlauchförmigen Membran, wie sie den meisten untersuchten Dipteren eigen ist, von großer Bedeutung sein dürfte. Außerdem bietet die Streuungstextur wahrscheinlich auch einen besseren Schutz gegen das Eindringen von Parasiten in das Darmepithel bzw. über das Darmepithel in die Leibeshöhle. Nur diejenigen Darmwand- bzw. Leibeshöhlen-Parasiten, die Mittel und Wege gefunden haben, diese Barriere zu überwinden, können die betreffende Tierart als Wirt oder Überträger benutzen (STOHLER, 1957 und 1961). Ferner könnte die Gittertextur für Nährstoffe leichter durchlässig sein als die Streuungstextur. Die großen fensterartigen Flächen aus Grundsubstanz, die den Raum zwischen den gitterartig angeordneten Mikrofibrillen ausfüllen, sind vielleicht leichter zu passieren als das unregelmäßige, von Grundsubstanz erfüllte Lückensystem zwischen den filzartig verteilten Mikrofibrillen einer Streuungstextur.

Immer wieder konnte beobachtet werden, daß bei Formen mit Gittertextur die Grundsubstanz mehr oder weniger stark zerstört sein kann (Abb. 7, 9). Es bleibt schließlich nur noch das Mikrofibrillengitter übrig (Abb. 9). In günstigen Fällen kann man alle Stufen dieser zunehmenden Reduktion der Grundsubstanz an den peritrophischen Membranen bereits eines einzigen Tieres antreffen; Abb. 8 zeigt eine dieser Stufen. Wie es zu dieser zunehmenden Zerstörung der Grundsubstanz kommt und welche Folgen sie hat, läßt sich noch nicht übersehen. Enzyme dürften hierfür weniger in Frage kommen als vielmehr die mechanische Abnutzung der Grundsubstanz durch Reibung an Nahrungsteilchen. Vielleicht hängen mit dieser Art der Abnutzung, die schließlich auch das Mikrofibrillengerüst erfassen könnte, die Schwierigkeiten des Nachweises peritrophischer Membranen bei Tieren zusammen, die grobe und harte Nahrung aufnehmen (PETERS, 1968 a).

Ist die Grundsubstanz reduziert oder zerstört, so erhöht sich die Durchlässigkeit von Membranen mit Gittertextur wahrscheinlich enorm. Bei der Larve von *Cloeon dipterum* L. (Ephemeroptera) beträgt die lichte Weite zwischen den Mikrofibrillenbündeln etwa 1500 Å. Niedermolekulare Stoffe haben einen Durchmesser von weniger als 10 Å und Proteine erreichen etwa eine Größenordnung von 50—1000 Å. Ein Hemmnis dürfte allerdings dadurch gegeben sein, daß zahlreiche Membranen unregelmäßig übereinander liegen, so daß die Lücken erheblich verkleinert werden.

V. Bildungsweise und Mikrofibrillentextur peritrophischer Membranen

Trotz einer großen Zahl von Arbeiten (vgl. bes. WIGGLESWORTH, 1953) besteht bei einer ganzen Reihe daraufhin untersuchter Insekten-

arten immer noch keine Klarheit über die Bildungsweise der peritrophischen Membranen.

Einerseits vermag das gesamte Mitteldarmepithel, oder zumindest der größte Teil des Mitteldarmepithels, durch sog. Delamination peritrophische Membranen abzuschneiden. WIGGLESWORTH (1953) nennt diese Art von Abscheidung Typ I, WATERHOUSE (1953) bezeichnet sie hingegen als Typ II. Da diese Bildungsweise im Tierreich weit verbreitet ist (PETERS, 1968) und der ursprünglichere Typ sein dürfte, halte ich die Bezeichnung von WIGGLESWORTH für treffender.

Andererseits kann die Fähigkeit zur Bildung peritrophischer Membranen auf einen Ring von Zellen am Eingang zum Mitteldarm beschränkt sein (Typ II nach WIGGLESWORTH, Typ I nach WATERHOUSE). Diese Bildungsweise macht einen reduzierten, abgeleiteten Eindruck. Lange hat man darum gestritten, ob dieser Ring von Zellen am Eingang zum Mitteldarm vom Entoderm oder vom Ektoderm herzuleiten sei. Stets war man bereit, eine Ableitung vom Ektoderm anzunehmen, weil es fast als Axiom galt, daß nur das Ektoderm in der Lage sei, Chitin zu produzieren. Seit sich jedoch herausgestellt hat, daß auch das Entoderm in der Lage ist, Chitin abzugeben, mißt man dieser Frage keine so große Bedeutung mehr bei (s. auch WATERHOUSE, 1953a und b, 1957). Während das Ektoderm immer eine aus mehreren, chemisch und strukturell unterschiedlichen Schichten zusammengesetzte Kutikula liefert, produziert das Entoderm nur chemisch und strukturell gleichartige Membranen. Auch der am Eingang zum Mitteldarm liegende Ring von Zellen macht hiervon keine Ausnahme. Er bildet eine schlauchförmige peritrophische Membran, die nicht aus unterschiedlichen Schichten zusammengesetzt ist. Das läßt vermuten, daß auch diese Zellen entodermaler Herkunft sind.

Leider stimmen die Ansichten der einzelnen Autoren bezüglich des Bildungsmodus der peritrophischen Membranen bei einer Reihe von Arten nicht überein (s. WIGGLESWORTH, 1953). In diesem Zusammenhange seien nur die Dipteren erwähnt. WATERHOUSE vertrat 1953 die Ansicht, daß nicht bei sämtlichen Dipteren, wie sonst allgemein angenommen wird, die peritrophischen Membranen von einem Zellring am Eingang des Mitteldarmes gebildet werden. Er gibt an, diese Art der Bildung komme nur bei den Cyclorrhaphen vor, während die Imagines der Nematoceren und Orthorrhaphen die Membranen durch Delamination vom gesamten Mitteldarmepithel bildeten. Die bisher von mir untersuchten Dipteren weisen, mit Ausnahme der Tipuliden-Larven, einen ganz charakteristischen, einheitlichen Membrantyp auf. Die Membran entsteht am Eingang zum Mitteldarm als einfacher, durchgehender Schlauch, in dessen reichlich vorhandene Grundsubstanz feine Mikrofilbrillen in sehr dichter Streuungstextur eingelagert sind (Abb. 12a

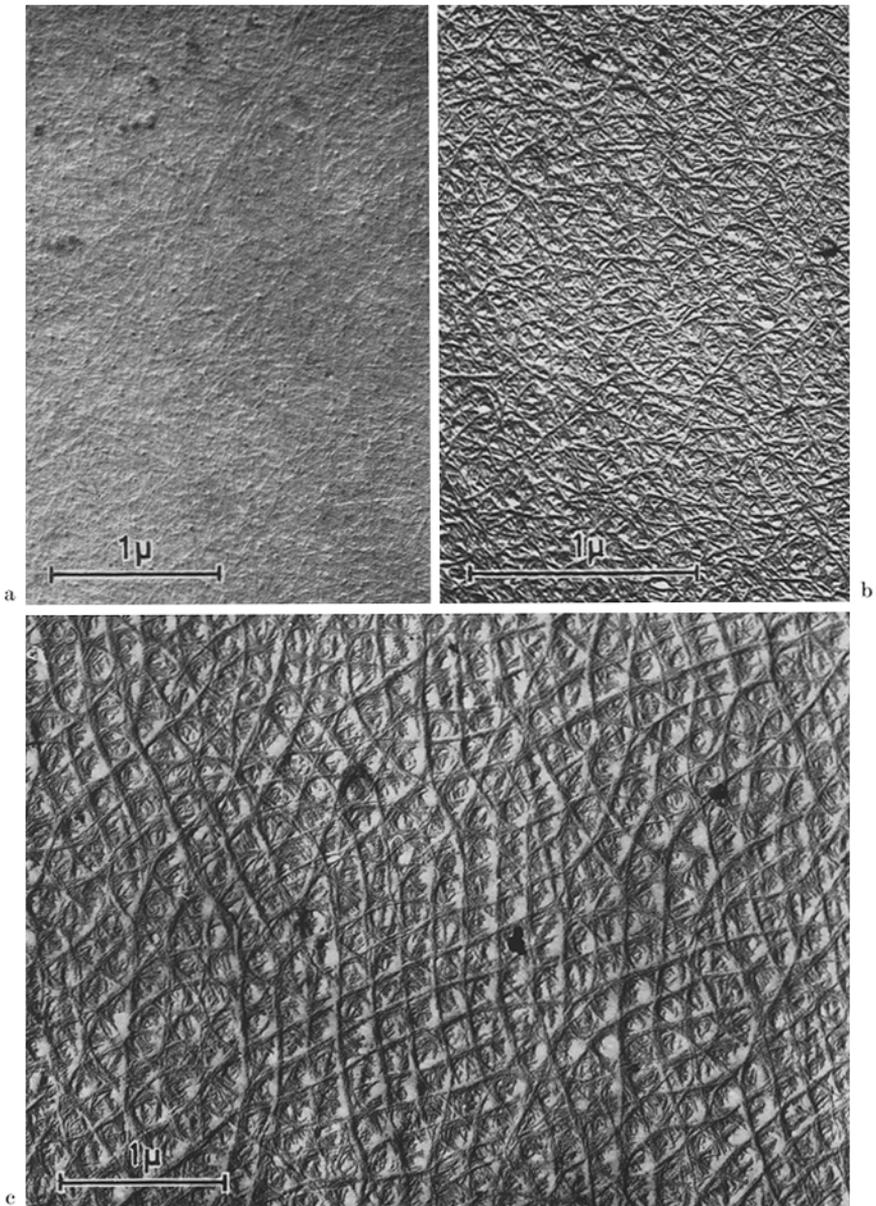


Abb. 12a—c. Peritrophische Membranen von Dipteren. a In der unbehandelten peritrophischen Membran der Imago von *Calliphora erythrocephala* Meig. werden die Mikrofibrillen fast vollständig von der reichlich vorhandenen Grundsubstanz verdeckt. Vergr. 22200 \times . b Erst nach intensiver Behandlung mit Kalilauge (20 Std mit 40% KOH bei 60° C) wird die Streuungstextur der Mikrofibrillen wie

und b). Durch Delamination entstandene peritrophische Membranen kommen hingegen nie als einfacher Schlauch vor, sondern werden immer in mehreren, nacheinander vom gesamten oder einem größeren Teil des Mitteldarmepithels abgeschiedenen Lagen zur Umhüllung der Nahrungsreste verwendet. Diese Art der Bildung könnte bei den Tipulidenlarven vorliegen, denn bei diesen sind, im Gegensatz zu den übrigen untersuchten Dipteren, zahlreiche Membranen aufeinander geschichtet. Die Membranen der Tipuliden-Larven weichen aber nicht nur in dieser Hinsicht, sondern auch in der Texturform vollkommen von den übrigen untersuchten Dipteren ab, indem sie keine Streuungs-, sondern eine Gittertextur aufweisen, die von Streuungstextur mehr oder weniger stark überlagert ist (Abb. 6 b und 12 c).

Bei den Dipteren kommen demnach nicht nur zwei verschiedene Texturformen der Mikrofibrillen, sondern anscheinend auch die beiden Bildungsweisen peritrophischer Membranen (Typ I und II) vor. Die ausschließliche Bildung einer einfachen, schlauchförmigen peritrophischen Membran (Typ II) durch einen Ring von Zellen am Eingang zum Mitteldarm scheint übrigens nur bei Dipteren vorzukommen.

Man kann erwarten, daß es neben diesen Extremen auch Übergänge zwischen Typ I und II gibt, indem die Fähigkeit zur Delamination von peritrophischen Membranen in zunehmendem Maße auf den vorderen Bereich des Mitteldarmes beschränkt wird, bis schließlich nur noch ein Ring von Zellen am Eingang zum Mitteldarm dazu in der Lage ist. Allerdings sind derartige Übergänge vom Typ I zum Typ II meines Wissens noch nicht beschrieben worden. Wohl aber kennt man seit langem bereits die Kombination von Typ I und II. Wie diese Kombination jedoch im einzelnen zu verstehen ist, vor allem auch in physiologischer Hinsicht, ist noch unklar.

In Tabelle 2 sind die Bildungsweisen (nach Angaben von WIGGLESWORTH, 1953) und Texturformen peritrophischer Membranen zusammengestellt. Infolge unserer unzureichenden Kenntnisse sind die Angaben recht unvollständig. Es ist aber dennoch zu erkennen, daß Bildungsweise der Membranen und Texturform der Mikrofibrillen nicht miteinander korreliert zu sein scheinen. Bei Formen, deren peritrophische Membranen durch eine Kombination beider Bildungsweisen entstehen sollen, ließ sich keine unterschiedliche Textur der Mikrofibrillen in den einzelnen Membranlagen feststellen.

hier im Falle der peritrophischen Membran der Larve von *Calliphora erythrocephala* Meig. sichtbar. Vergr. 29 600 \times . c Bei den Dipteren kommt noch ein weiterer Typ von peritrophischen Membranen vor, der durch Mehrschichtigkeit und mehr oder weniger regelmäßige Gittertextur gekennzeichnet ist. Er wurde bisher nur bei Tipuliden-Larven nachgewiesen (vgl. Abb. 8). In diesem Falle ist die Mikrofibrillentextur zumeist schon an der unbehandelten Membran zu erkennen. Vergr. 22 200 \times

Tabelle 2. *Bildungsweise (nach Angaben von WIGGLESWORTH, 1953) und Texturform der Mikrofibrillen peritrophischer Membranen*

Delamination (Typ I)		Bildung am Vorderende des Mitteldarmes (Typ II)	Kombination von Typ I und II
Thysanura	S	Dipteren S	Acridiidae W+S
Ephemeroptera	G		Blattaria W+S
Odonata	W+S		Dermaptera G
Orthoptera	W+S		Isoptera S
Phasmida	W+S		Hymenoptera S
Choleoptera	W+S		Lepidoptera S
	G		
Lepidopteren- Larven	S W+S		

S Streuungstextur; W Wabentextur; G Gittertextur.

VI. Beziehungen zwischen Ernährungsweise und Mikrofibrillentextur

SCHNEIDER hat 1887 die Vermutung geäußert, die peritrophischen Membranen könnten die Aufgabe haben, das Darmepithel vor scharfkantigen, groben oder spitzen Nahrungsteilchen und -resten zu schützen. Diese Ansicht hat sich, da sie überaus plausibel erscheint, so sehr durchgesetzt, daß weitere Funktionen der peritrophischen Membranen im allgemeinen gar nicht mehr erwähnt werden (s. auch PETERS, 1968b). Die Vorstellung, daß die peritrophischen Membranen ausschließlich diese Schutzfunktion ausüben, wurde bereits angezweifelt, als man bei einer ganzen Reihe von Saft bzw. Blut saugenden Insekten peritrophische Membranen fand (*Anopheles*: JAGUTSCHINSKAJA, 1940; *Phlebotomus*: DOLMATOWA, 1942; *Simulium*: LEWIS, 1950; *Corixa*: SUTTON, 1951; Lepidopteren- und Dipteren-Imagines: WATERHOUSE, 1953; *Aedes*: STOHLER, 1957; Culiciden-Imagines: FREYVOGEL u. STÄUBLI, 1965; *Cicadella*: GOURANTON u. MAILLET, 1965). Es haben aber anscheinend durchaus nicht alle Saft oder Blut saugenden Insekten peritrophische Membranen. So konnte ich weder bei dem räuberisch lebenden Rückenschwimmer, *Notonecta glauca* L., noch bei zwei weiteren Heteropteren, den Pflanzensaft saugenden Wanzen *Pentatoma rufipes* L. und *Pyrrhocoris apterus* L. peritrophische Membranen finden. Bei den Schmetterlingen ließen sich weder im Darm der Imagines der Wachsmotte, *Galleria mellonella* F., noch der Imagines der Mehlmotte, *Ephestia kühniella* Z. peritrophische Membranen feststellen. Wohl aber wiesen die Imagines von Nektar saugenden Arten wie das Pfauenauge, *Vanessa io* L., der Zitronenfalter, *Gonepteryx rhamni* L., und der Heckenweißling, *Pieris napi* L., gut ausgebildete peritrophische Membranen auf. Die

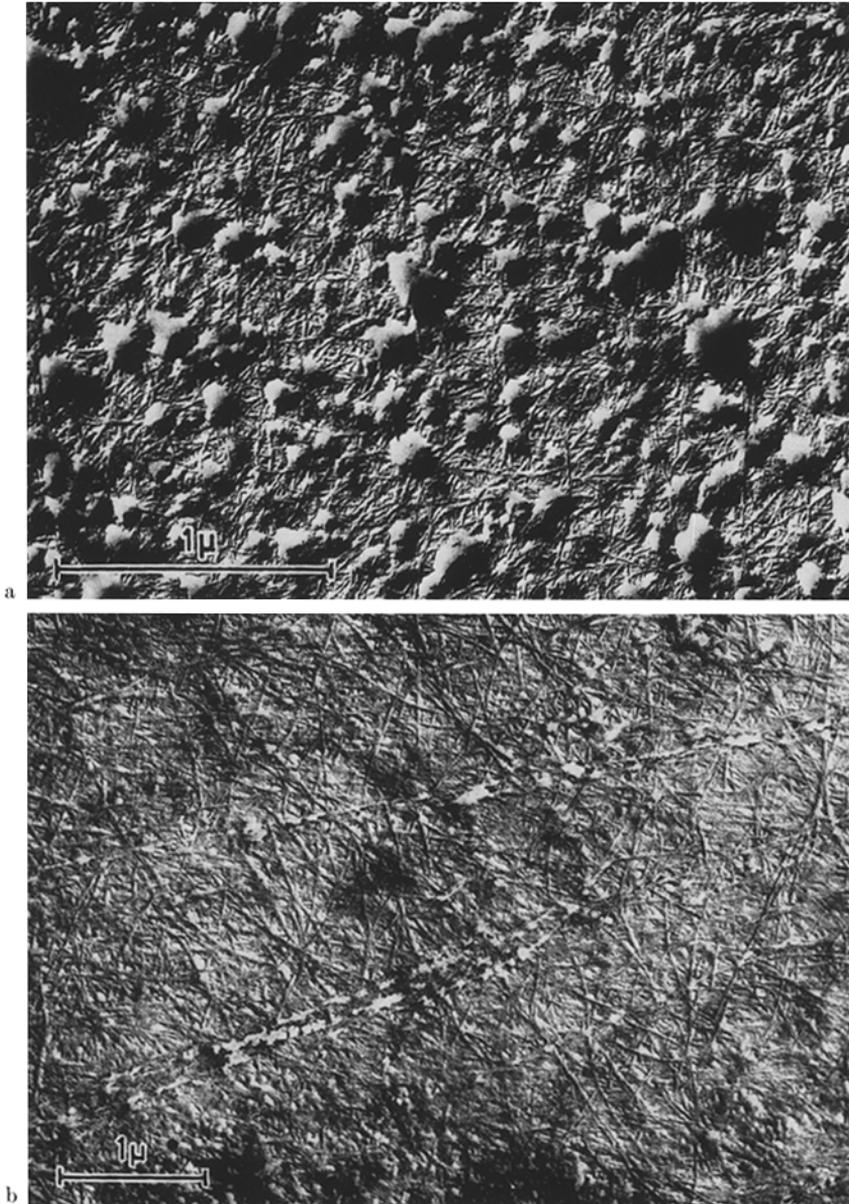


Abb. 13 a u. b. Peritrophische Membranen von Lepidopteren. Die peritrophische Membran einer blattfressenden Larve des Kohlweißlings *Pieris brassicae* L. zeigt trotz doppelter Vergrößerung gegenüber b der Membran der saftsaugenden Imago von *Pieris napi* L. feinere Mikrofibrillen, die in beiden Fällen in Form einer Streuungstextur angeordnet sind. Vergr. a 37000×, b 18500×

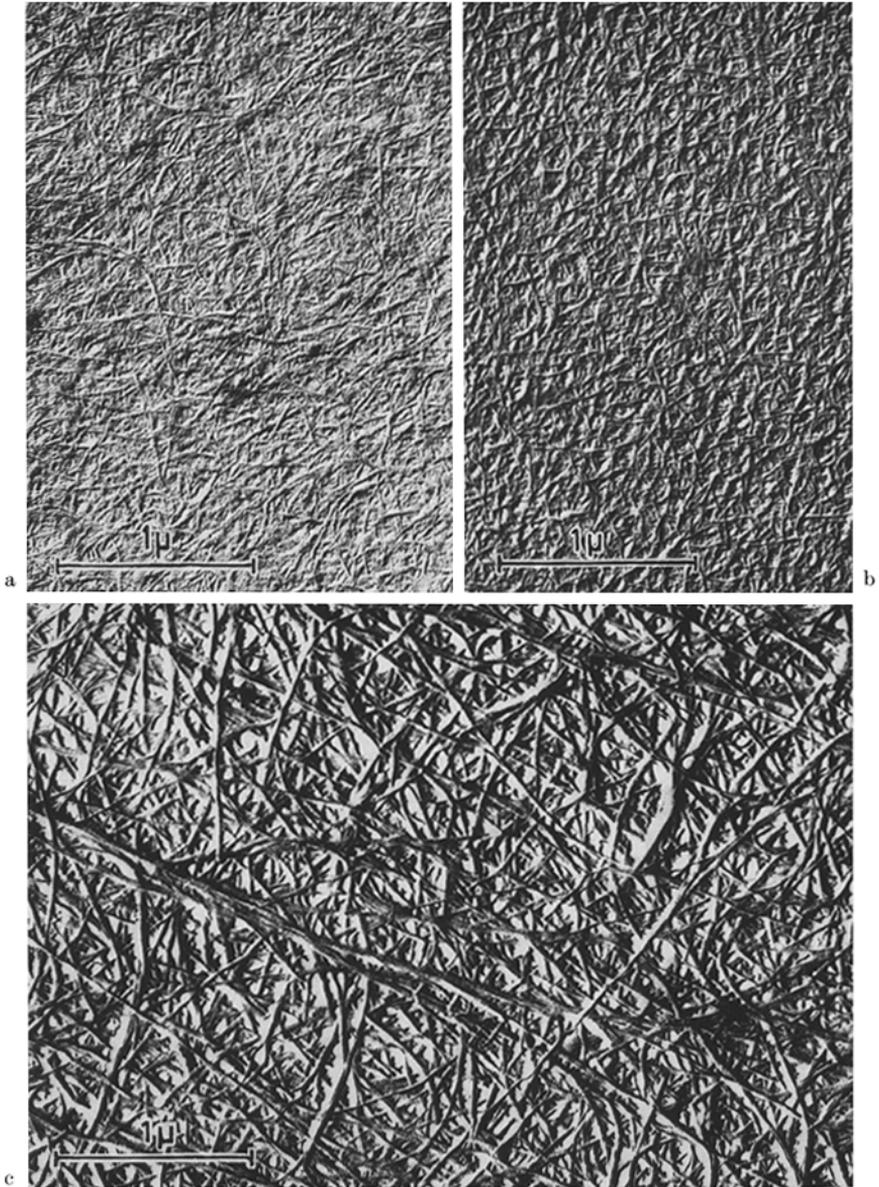


Abb. 14a—c. Peritrophische Membranen von Hymenopteren bei gleicher Vergrößerung (25900 \times). Unbehandelt. a *Apis mellifica* L., Arbeiterin, Imago, b *Vespula germanica* F., Arbeiterin, Imago, c *Bombus lapidarius* L., Weibchen

Mikrofibrillen waren in diesen Membranen in Form einer Streuungstextur angeordnet und zeigten teilweise eine stärkere Strangbildung. Bei den untersuchten Raupen waren die nur grob zerraspelten Blätter im Darm von Membranen umhüllt, deren Mikrofibrillen demgegenüber einen sehr dichten und vor allem feinen Filz bildeten (Abb. 13).

Besonders bei den untersuchten Hymenopteren fiel auf, daß Ernährungsweise und Art der Mikrofibrillentextur nicht miteinander korreliert sein müssen. Man würde erwarten, daß Honigbiene und Hummel eine übereinstimmende Mikrofibrillentextur aufweisen und sich von der räuberisch, vielfach von Insekten lebenden Wespe durch eine feinere Mikrofibrillentextur unterscheiden. Das ist aber keineswegs der Fall. Statt dessen stimmen Honigbiene und Wespe in ihrer feineren Mikrofibrillentextur überein, während bei den vier untersuchten Hummelarten stets so ungewöhnlich starke Strangbildungen beobachtet wurden (Abb. 14c), wie sie in den peritrophischen Membranen sämtlicher bisher untersuchter Tierarten nicht vorkamen.

Eine einfache Beziehung zwischen Ernährungsweise und Mikrofibrillentextur scheint demnach nicht zu bestehen. Das besagt jedoch nicht, daß die Art der Nahrung keinen Einfluß auf die Intensität der Bildung peritrophischer Membranen haben kann.

Mit dieser Frage hat sich besonders SCHREIBER (1956) bei der Honigbiene beschäftigt. Nach seinen Erfahrungen hat die natürliche Nahrung der Honigbiene keinen Einfluß auf die Intensität der Membranbildung. Wohl aber konnte er mit Ferrum gluconat eine erheblich verstärkte Membranabscheidung erreichen. Atropin und Pilocarpin förderten hingegen lediglich die Abgabe anderer Sekrete.

Bei den blutsaugenden Dipteren ist ein deutlicher Einfluß der Nahrung bzw. der Nahrungsaufnahme festgestellt worden; denn ihre peritrophischen Membranen werden nur nach einer Blutmahlzeit gebildet (JAGUTSCHINSKAJA, 1940; LEWIS, 1950; WATERHOUSE, 1953a; STOHLER, 1957; FREYVOGEL u. STÄUBLI, 1965). Bei anderen Insekten werden jedoch auch im Hungerzustand peritrophische Membranen abgeschieden. So werden von hungernden *Eristalis*-Larven pro Stunde etwa 6 mm schlauchförmige Membran produziert (AUBERTOT, 1932). Die Nahrung bzw. Nahrungsaufnahme kann demnach bei manchen Insekten von Bedeutung sein für die Abscheidung peritrophischer Membranen, während sie in anderen Fällen wohl keine besondere Rolle zu spielen scheint.

D. Diskussion

Die peritrophischen Membranen der Insekten scheinen nach den neueren Arbeiten sämtlich Chitin zu enthalten. Wenn in einigen Fällen ältere Autoren das Vorkommen von Chitin bestritten haben, so dürfte

sich das mit den Schwierigkeiten des Nachweises erklären lassen. Die an zahlreichen Arten durchgeführten Untersuchungen von WIGGLESWORTH (1930), v. DEHN (1933) und WATERHOUSE (1953) haben stets einen positiven Chitinnachweis erbracht, auch in Fällen, in denen vordem behauptet wurde, daß Chitin nicht nachzuweisen sei. Es hat sich ferner gezeigt, daß in peritrophischen Membranen wie in kutikularen Bildungen von Vertretern aus den verschiedensten Gruppen des Tierreiches stets im Elektronenmikroskop Mikrofibrillen nachweisbar waren, wenn der Chitosantest bei dem betreffenden Material positiv ausgefallen war (PETERS, 1968a). Diese Mikrofibrillen scheinen aus Einheiten aufgebaut zu sein, die nach Bedampfung mit Platin kugelförmig aussehen und einen Durchmesser von etwa 100—200 Å aufweisen. Welche Faktoren für die Ausbildung der verschiedenen Mikrofibrillentexturen verantwortlich sind, ist bisher nur zu vermuten. Während Chitin in den peritrophischen Membranen von Insekten, im Gegensatz zu den Verhältnissen in manchen anderen Tiergruppen (PETERS, 1967, 1968b), nie zu fehlen scheint, kann die Fähigkeit zur Abscheidung peritrophischer Membranen bei manchen Insektenarten (v. DEHN, 1933; WATERHOUSE, 1953; WIGGLESWORTH, 1953), ebenso wie bei Vertretern anderer Tiergruppen (PETERS, 1967, 1968b), gänzlich verloren gehen. Der einwandfreie Nachweis des Fehlens peritrophischer Membranen ist allerdings sehr schwer zu erbringen. So haben vor allem die Untersuchungen von WATERHOUSE (1953) an Saft saugenden Lepidopteren und Dipteren sowie der elektronenmikroskopische Nachweis peritrophischer Membranen bei der Cicade *Cicadella viridis* L. durch GOURANTON u. MAILLET (1965) gezeigt, daß peritrophische Membranen auch bei Formen vorkommen können, bei denen man sie nicht erwartet hatte, bzw. bei denen man sie lange Zeit nicht nachweisen konnte. Nach unseren heutigen Kenntnissen scheint die Fähigkeit zur Abscheidung peritrophischer Membranen zu fehlen bei den Imagines von Ephemeropteren (s. auch v. DEHN, 1933) und Trichopteren, einigen Ameisen (*Formica sanguinea* Latr., *Myrmica rubida* Latr., *Camponotus*: nach v. DEHN; *Iridomyrmex* und *Camponotus*: nach WATERHOUSE, 1953), den Imagines der Wachsmotte, *Galleria mellonella* F., sowie Carabiden, Dytisciden, *Gryllotalpa* (WIGGLESWORTH, 1953), *Panorpa* (GRELL, 1938) und den Heteropteren *Notonecta glauca* L., *Pentatoma rufipes* L. und *Pyrhcoris apterus* L. (s. Tabelle 1).

Ausgangspunkt dieser Arbeit war die Frage nach der Art der Mikrofibrillentexturen, ihrer Variabilität und Verbreitung. Es zeigte sich jedoch bald, daß einige naheliegende Vermutungen offensichtlich falsch sind. So läßt sich nicht einfach eine phylogenetische Reihe konstruieren, die mit einer ungeordneten Streuungstextur bei urtümlichen Formen beginnt und mit einer hochgeordneten Gittertextur bei abgeleiteten Formen endet. Die noch recht urtümlichen Ephemeropteren haben statt

dessen eine Gittertextur und einige recht abgeleitete Lepidopteren und Dipteren eine Streuungstextur. Ebenso wenig läßt sich eine einfache Beziehung zwischen der Ernährungsweise bzw. der Art der Nahrung und der Mikrofibrillentextur feststellen. Auch die Bildungsweise der peritrophischen Membranen und ihre Mikrofibrillentextur sind offensichtlich nicht miteinander korreliert.

Die Entstehung der Mikrofibrillentextur muß demnach andere Ursachen haben als man zunächst annimmt. Sie könnte in stärkerem Maße von funktionellen Bedürfnissen abhängen, die in einer uns vorerst noch unbekanntem Weise vielleicht beträchtlichen Selektionswert hatten und dadurch innerhalb einer Reihe von Gruppen zu gleicher Texturform führten.

Zur Entstehung der regelmäßigen Texturen haben bereits 1952 MERCER u. DAY eine, allerdings bis heute noch nicht bewiesene Hypothese geäußert, die m. E. auch durch die vorliegenden Ergebnisse durchaus gestützt wird. MERCER und DAY nahmen an, daß die regelmäßigen Texturen dadurch entstehen, daß die Mikrofibrillen zwischen den Mikrovilli der Mitteldarmzellen ausgebildet werden. Stehen die Mikrovilli in Reihen hintereinander, so soll die Gittertextur entstehen, sind hingegen die Mikrovilli gegeneinander versetzt, so soll die Wabentextur zustande kommen. Die Wabentextur ist im allgemeinen von einer Streuungstextur überlagert, was bei der Gittertextur nur ausnahmsweise, nämlich bei den untersuchten Tipulidenlarven der Fall war. Die Wabentextur kann anscheinend leicht in die Streuungstextur übergehen. Vielleicht wird dabei die Ausbildung der Wabentextur nur mehr oder weniger stark unterdrückt.

Während bei einer Reihe von Insektenordnungen immer die gleiche Texturform gefunden wurde, gab es in den artenreichen Ordnungen der Coleoptera, Lepidoptera und Diptera Ausnahmen; in besonderem Maße bei den Coleoptera. Dieser Befund zeigt, daß Voraussagen über die Texturform der Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen von Vertretern einer Insektengruppe nicht möglich sind.

Bei Betrachtungen über die Funktion der peritrophischen Membranen bei der Verdauung steht man unwillkürlich immer wieder unter dem Eindruck der peritrophischen Membranen von Dipteren, die einen einfachen, durchgehenden Schlauch darstellen. Durch diesen Schlauch mit seiner überaus dichten Mikrofibrillentextur und seiner reichlichen und widerstandsfähigen Grundsubstanz wird die Vermengung der umschlossenen Nahrung mit Enzymen scheinbar eher behindert als gefördert. In der Mehrzahl der Tiergruppen, deren Vertreter peritrophische Membranen ausbilden, liegen die Verhältnisse aber ganz anders und in dieser Hinsicht günstiger, indem die Membranen durch Delamination vom gesamten Darmepithel, vielleicht aber auch nur von einem mehr oder

minder großen Anteil des Darmepithels entstehen. Sie können in mehr oder weniger großen Fladen alternierend mit Enzymschüben abgegeben werden (PETERS, 1967). Auf diese Weise kommt es zunächst zu einer recht guten Durchmischung von Nahrung und Enzymen, die vom Darmepithel produziert werden. Außerdem dürften abgebaute Nahrungsanteile verhältnismäßig leicht zum Darmepithel gelangen können, um dort resorbiert zu werden. Erst mit zunehmender Zahl von Membranlagen kommt es zur Ausbildung einer vielschichtigen, Nahrung und Nahrungsrest allmählich immer fester umschließenden Hülle. Die Verfestigung dieser Hülle dürfte durch die Darmperistaltik noch gefördert werden. Die in diesem Zusammenhange interessanten physiologischen Fragen sind bisher noch nicht ausreichend untersucht worden.

Für künftige physiologische Arbeiten ist als Ergebnis dieser Untersuchungen wichtig, daß die Textur für eine noch nicht untersuchte Art nicht mit Sicherheit vorhergesagt werden kann. Innerhalb einer Art, die eine regelmäßige Textur der Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen aufweist, kann es stellenweise zu erheblichen Unregelmäßigkeiten in der Textur kommen; diese ist daher nicht ohne weiteres als ein Sieb mit vorgegebener Maschenweite anzusehen.

Ein Verständnis für die Texturformen der Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen werden wir wohl erst dann gewinnen, wenn wir mehr über die Feinstruktur des Darmepithels, insbesondere des Mikrovillisaumes, sowie über die Funktionen der peritrophischen Membranen wissen.

Zusammenfassung

1. Bei 75 Insektenarten wurde die Feinstruktur der peritrophischen Membranen ermittelt.

2. Bei allen untersuchten Arten kommen in diesen Membranen Mikrofibrillen vor. Da frühere Untersuchungen ergaben, daß nur dann Mikrofibrillen vorhanden sind, wenn der Chitosantest positiv ist, kann man annehmen, daß die Mikrofibrillen das Chitin enthalten. Sie sind in eine Grundsubstanz eingebettet, die in verschiedenem Maße erhalten bzw. zerstört sein kann.

3. Die Mikrofibrillen bilden Texturen, bei denen man 3 Typen unterscheiden kann: die unregelmäßige, filzartige Streuungstextur, die hexagonale oder Wabentextur und die orthogonale oder Gittertextur. Bisweilen können diese Texturformen stellenweise ineinander übergehen. Die Wabentextur ist im allgemeinen von Streuungstextur überlagert, die Gittertextur nur selten. Bei Tieren einer Art ist die Texturform gleich.

4. Die Entwicklungsstadien einer Art zeigten bei den untersuchten Arten eine gleichartige Texturform der Mikrofibrillen.

5. Innerhalb von Verwandtschaftsgruppen (Gattungen, Ordnungen) kann die Texturform der Mikro fibrillen nach den bisherigen Untersuchungen gleich sein. Bei den Coleoptera, Lepidoptera und Diptera traten jedoch verschiedene Texturformen auf. Ein „phylogenetischer Trend“ im Sinne zunehmender Ordnung in der Textur, beginnend mit Streuungstextur bei urtümlichen Formen und endend mit Gittertextur bei abgeleiteten Formen, ließ sich nicht feststellen. Die Bevorzugung einer Texturform innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe könnte auch funktionell bedingt sein, doch ist darüber nichts bekannt.

6. Die Bildung von peritrophischen Membranen erfolgt entweder durch Delamination vom gesamten Mitteldarmepithel — vielleicht aber auch nur von einem Teil — oder durch Abscheidung aus einem Ring von Zellen am Eingang zum Mitteldarm. Eine Beziehung zwischen Bildungsweise der peritrophischen Membranen und der Texturform der Mikro fibrillen in den peritrophischen Membranen ließ sich nicht finden.

7. Eine einfache Beziehung zwischen der Art der Nahrung und der Mikro fibrillentextur in den peritrophischen Membranen ist nicht zu erkennen.

8. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sprechen sehr für die Hypothese von MERCER u. DAY (1952), nach der die Waben- bzw. die Gittertextur zustande kommen soll, daß die Mikro fibrillen zwischen den Mikro villi der Darmzellen entstehen. Unregelmäßigkeiten in diesen Texturen wären demnach auf Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Mikro villi zurückzuführen. Ein besseres Verständnis für die Texturformen der Mikro fibrillen in den peritrophischen Membranen wird daher erst dann zu erwarten sein, wenn wir mehr über die Feinstruktur des Darmepithels, vor allem des Mikro villisaumes, sowie über die Funktionen der peritrophischen Membranen wissen.

Summary

1. The fine structure of peritrophic membranes has been investigated in 75 species of insects.

2. Microfibrils occurred in the peritrophic membranes of all these species. Former investigations have proved that microfibrils are only present when the chitosan test is positive; therefore it may be supposed that the microfibrils contain chitin. They are embedded in a matrix, which more or less can be preserved.

3. The microfibrils form 3 types of textures: the irregular, feltlike, dispersed texture; the hexagonal or honeycomb texture; and the orthogonal or grid texture. Sometimes these textures may blend into one another. The hexagonal or honeycomb texture is usually superimposed

by a dispersed texture, which is rarely the case with the orthogonal or grid texture.

4. In those species which have been investigated, different stages had the same type of texture.

5. In a systematic unit (genus, order) the type of texture of microfibrils may be the same. But within the Coleoptera, Lepidoptera and Diptera, different types of texture have been found. A "phylogenetic trend" beginning with a dispersed texture in primitive forms and ending with a grid texture in more advanced forms could not be found.

The preference for a certain type of texture in a systematic unit may have — among others — functional reasons, but nothing is known about it yet.

6. Peritrophic membranes are formed either by delamination from the whole midgut epithelium — sometimes perhaps only from a part of it — or by secretion from a ring of cells at the entrance of the midgut. A correlation could not be found between mode of formation of peritrophic membranes and type of texture of microfibrils in these peritrophic membranes.

7. There seems to be no simple correlation between type of nutrition and texture of microfibrils in peritrophic membranes.

8. The results of these investigations seem to support the hypothesis of MERCER and DAY (1952), which assumes that honeycomb and grid textures are produced by the formation of microfibrils *between* the microvilli of the midgut cells. Hence, irregularities in these textures may be produced by irregularities in the pattern of microvilli.

Thus, a better understanding of the texture of microfibrils in peritrophic membranes depends on the increase of our knowledge of the fine structure of the midgut epithelium — especially the microvilli — as well as the function of peritrophic membranes.

Literatur

- AUBERTOT, M.: Recherches sur les membranes péritrophiques des insectes et en particulier des Diptères. Thèse Fac. Sci. Univ. Strasbourg Nancy (E) No. 44, 1—357 (1934).
- DEHN, MADELEINE V.: Untersuchungen über die Bildung der peritrophischen Membran bei den Insekten. Z. Zellforsch. 19, 79—105 (1933).
- DOLMATOWA, A. W.: Med. Parazit. (Mosk.) 11, 52—70 (1942) (zit. n. WIGGLESWORTH, 1953).
- FREYVOGEL, T., and W. STÄUBLI: The formation of the peritrophic membrane in Culicidae. Acta trop. (Basel) 22, 118—147 (1965).
- GILES, E. T.: The alimentary canal of *Anisoblabris littorea* (White) (Dermaptera: Labiduridae), with special reference to the peritrophic membrane. Trans. roy. Soc. N. Z., Zool. 6, 87—101 (1965).

- GOURANTON, J., et P.-L. MAILLET: Sur l'existence d'une membrane péritrophique chez une insecte suceur de sève, *Cicadella viridis* L. (Homoptera, Jassidae). C. R. Acad. Sci. (Paris) **261**, 1102—1105 (1965).
- GRELL, K. G.: Der Darmtrakt von *Panorpa communis* L. und seine Anhänge bei Larve und Imago. (Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Mecopteren.) Zool. Jb., Abt. Anat. **64**, 1—86 (1938).
- HUBER, W.: Recherches sur la structure submicroscopique de la membrane péritrophique de l'intestin chez quelques insectes. Arch. Anat. (Strasbourg) **33**, 1—19 (1950).
- , and C. HAASSER: Electron microscope study of the peritrophic membrane in *Dixippus morosus*. Nature (Lond.) **165**, 397 (1950).
- KÜMMEL, G.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die chitinösen Auskleidungen der verschiedenen Abschnitte des Insektdarmes. Z. Morph. Ökol. Tiere **45**, 309—342 (1956).
- KUSMENKO, S.: Über die postembryonale Entwicklung des Darmes der Honigbiene und die Herkunft der larvalen peritrophischen Hüllen. Zool. Jb., Abt. Anat. **66**, 463—530 (1940).
- LAGERMALM, G., B. PHILIP, and N. GRALÉN: Occurrence of a network in the excrement from the larva of the clothes moth. Nature (Lond.) **166**, 484 (1950).
- LEWIS, D. J.: A peritrophic membrane in *Simulium*. Nature (Lond.) **165**, 978 (1950).
- MARTIGNONI, M. E.: Die submikroskopische Textur der peritrophischen Membran von *Peridroma margaritosa* (Haw.) (Noctuidae, Lepidoptera). Mitt. Schweiz. ent. Ges. **25**, 107—110 (1952).
- MERCER, E. H., and M. F. DAY: The fine structure of the peritrophic membrane of certain insects. Biol. Bull. **103**, 384—394 (1952).
- PETERS, W.: Chitin in Tunicata. Experientia (Basel) **22**, 820 (1966).
- Bildung und Struktur peritrophischer Membranen bei Phalangiiden (Opiliones, Chelicerata). Z. Morph. Ökol. Tiere **59**, 134—142 (1967).
- Zur Frage des Vorkommens und der Definition peritrophischer Membranen. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Göttingen 1966. Zool. Anz., Suppl. **30**, 142—152 (1967).
- Vorkommen, Zusammensetzung und Feinstruktur peritrophischer Membranen im Tierreich. Z. Morph. Ökol. Tiere **62**, 9—57 (1968a).
- Elektronenmikroskopische Untersuchungen an chitinhaltigen Strukturen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Heidelberg 1967. Zool. Anz., Suppl. **31**, 681—695 (1968b).
- PICKEN, L.: The organization of cells and other organisms. Oxford: Clarendon Press 1960.
- RICHARDS, A. G., and F. H. KORDA: Studies on arthropod cuticle. II. Electron microscope studies of extracted cuticle. Biol. Bull. **94**, 212—235 (1948).
- ROSIN, S.: Über Bau und Wachstum der Grenzlamelle der Epidermis bei Amphibienlarven. Analyse einer orthogonalen Fibrillenstruktur. Rev. suisse Zool. **53**, 133—201 (1946).
- SCHNEIDER, ANTON: Über den Darmkanal der Insekten. Zool. Beitr. **2**, 82—94 (1887).
- SCHREIBER, M.: Die Abhängigkeit der Bildung der peritrophischen Hüllen von der Art der gebotenen Nahrung. Nach Untersuchungen an den Arbeiterinnen von *Apis mellifica* L. Zool. Beitr., N. F. **2**, 1—50 (1956).
- STOHLER, H.: Analyse des Infektionsverlaufes von Plasmodium gallinaceum im Darne von *Aedes aegypti*. Acta trop. (Basel) **14**, 302—352 (1957).
- The peritrophic membrane of blood sucking Diptera in relation to their role as vectors of blood parasites. Acta trop. (Basel) **18**, 263—266 (1961).

- SUTTON, M. F.: On the food, feeding mechanism and alimentary canal of Corixidae (Hemiptera, Heteroptera). Proc. Zool. Soc. London **121**, 465—499 (1951).
- WATERHOUSE, D. F.: The occurrence and significance of the peritrophic membrane, with special reference to adult Lepidoptera and Diptera. Aust. J. Zool. **1**, 299—318 (1953).
- Occurrence and endodermal origin of the peritrophic membrane in some insects. Nature (Lond.) **172**, 676 (1953).
- WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde, 3. Aufl. Stuttgart: Fischer 1954.
- WIGGLESWORTH, V. B.: The formation of the peritrophic membrane in insects, with special reference to the larvae of mosquitoes. Quart. J. micr. Sci. **73**, 593—616 (1930).
- The principles of insect physiology. 5th ed. London: Methuen 1953.
- WILDBOLZ, TH.: Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Darmkanals von *Melolontha melolontha* L. Mitt. Schweiz. ent. Ges. **27**, 193—240 (1954).
- ZHUZHNIKOV, D. P.: Function of the peritrophic membrane in *Musca domestica* L. and *Calliphora erythrocephala* Meig. J. Ins. Physiol. **10**, 273—278 (1964).

Prof. Dr. W. PETERS
Institut für Zoologie
4 Düsseldorf, Mettmanner Straße 16—18