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

Ueber den Darmkanal der Ephemeriden.

Von

Adolf Fritze.

Mit Tafel II. III.

Einleitung.

Im Jahre 1886 untersuchte ich eine Anzahl Exemplare von Gastropacha Quercus L. und wurde durch diese auf die eigenthümlichen Structurverhältnisse des Darmes derjenigen Insecten aufmerksam gemacht, welche im Imago-Stadium Nahrung nur in sehr beschränktem Masse oder gar nicht zu sich nehmen.

Bei näherer Durchsicht der einschlägigen Literatur, soweit mir dieselbe zu Gebote stand, fand ich, dass unsere Kenntniss von der Structur und der Function des Darmes der genannten Insecten noch eine verhältnissmässig sehr geringe sei, und auf Anregung des Herrn Geheimrath Prof. Dr. A. Weismann beschloss ich, eines der am meisten in die Augen fallenden Vorkommnisse dieser Art, die Ephemeriden, auf ihre Darmverhältnisse hin genauer zu untersuchen.

Eine so auffällige Erscheinung, wie die Ephemeriden, welche zu einer bestimmten Jahreszeit geradezu in Wolken aus dem Wasser aufsteigen, um nach einem kurzen Luftleben herabzufallen und mit ihren Leichen stellenweise fusshoch die Ufer zu bedecken, musste von jeher die Aufmerksamkeit der Menschen auf sich ziehen.

So erwähnt denn auch bereits Aristoteles ihrer, berichtet, dass sie in grosser Menge aus dem Wasser stiegen, bis zum Abend lebten und umherflögen, dass sie schwächer würden, wenn sich die Sonne gegen Westen neigt und stürben, wenn sie untergeht, und somit die ganze Dauer ihres Lebens auf einen Tag beschränkt sei. Man nenne sie in Folge dessen „ἐφήμερον“.

Bis ins 17. Jahrhundert hinein fliessen dann die Nachrichten nur sehr spärlich, bis im Jahre 1675 Swammerdam eine Schrift veröffentlichte, welche die äussere und innere Organisation und Lebensweise der Palingenia longicauda Ol. und ihrer Larve zum Gegenstande hat.

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

Zeitlich der nächste, der sich mit der inneren Organisation und der Metamorphose der Ephemeriden beschäftigte, ist RÉAUMUR, welcher die Lebensgeschichte der Palingenia virgo Ol. beschreibt.

Mit dem genaueren inneren Bau der Ephemeriden, speciell auch mit dem ihres Darmkanals, macht uns ein Landsmann des vorigen, LÉON DUFOUR, bekannt [1]). Dieser vortreffliche Entomotom präparirte den Darmkanal von Cloë diptera L., von dem er auch eine Abbildung gibt. Diese stimmt zwar mit der Wirklichkeit nicht ganz genau überein, indess dürfte an den Unrichtigkeiten derselben wohl nur die Unvollkommenheit der Instrumente, mit denen DUFOUR arbeitete, Schuld sein. Im weiteren Verlaufe dieser Arbeit, werde ich noch mehrfach Gelegenheit haben, auf die Schrift DUFOUR's zurückzukommen.

Im Jahre 1843 war es F. J. PICTET [2]), der sich zum ersten Mal eingehend mit der Gruppe der Ephemeriden befasste, welche er in einer Monographie bearbeitete. PICTET verdanken wir die Systematik dieser Familie, und sein Buch bildet die Grundlage für alle späteren Arbeiten auf diesem Gebiete. Er beschreibt den Darm der Larve von Ephemera vulgata L. aus eigener Anschauung, bezüglich des Baues des Darms beim Imago beruft er sich auf DUFOUR, dessen Darstellung er acceptiert; nur in Betreff der physiologischen Bedeutung des Darms weicht er von seinem Vorgänger ab.

Was sonst noch von Schriften über die Ephemeriden erschienen ist, beschäftigt sich im Wesentlichen nur mit deren Systematik, bis auf eine Arbeit, auf welche ich weiter unten zu sprechen kommen werde.

An Arbeiten, welche den Insectendarm im Allgemeinen oder seine einzelnen Theile ohne specielle Beziehung zu den Ephemeriden behandeln, führe ich noch an:

J. FRENZEL, „Einiges über den Mitteldarm der Insecten, sowie über Epithelregeneration“ [3]).

A. SCHNEIDER, „Ueber den Darm der Anthropoden, besonders der Insecten“ [4]), und

---

[1]) „Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les hyménoptères et les néuroptères“. (Mémoires présentés par divers savants à l'Académie royale des sciences de l'institut de France, et imprimés par son ordre. Tom. VII. 1841. pag. 578—581.)

[2]) Histoire naturelle générale et particulière des Insectes Néuroptères. Famille des Ephémerines.

[3]) Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 26.

[4]) Zoologischer Anzeiger. Bd. 10.

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

V. Faussek, „Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insecten“ [1]).

Als ich meine Arbeit bereits nahezu vollendet hatte, kam mir eine Schrift von Palmén in die Hände: „Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insecten. Eine morphologische Untersuchung. Helsingfors 1884.“ Ich glaube, dass es mir zu verzeihen ist, wenn ich hinter diesem Titel keine Abhandlung über den Ephemeridendarm gesucht habe. Der Verfasser beschäftigt sich darin eingehend mit den Geschlechtsorganen der Ephemeriden, den Darm erwähnt er nur gelegentlich. Später fand ich indess noch einen „Anhang“ zu dieser Arbeit, betitelt: „Ueber die Metamorphose des Darms und dessen Einfluss auf die Lage und die Verrichtungen der Geschlechtsorgane.“ Dieser Anhang enthält einen grossen Theil derjenigen Thatsachen, welche ich geglaubt hatte, als neue Resultate ansprechen zu dürfen. Nichtsdestoweniger dürfte doch auch durch meine Arbeit unsere Kenntniss des Ephemeriden-Darmes nicht unwesentlich vermehrt werden, da Palmén den Darm und seine Metamorphose doch vor allen Dingen auf seine Beziehungen zum Geschlechtsapparat untersucht hat, auch sind seine Abbildungen zu klein, um Genaues über die histologische Structur erkennen zu lassen.

Material.

Das Material, welches ich zu meinen Untersuchungen verwendet habe, bestand aus folgenden Ephemeriden:

Ephemera vulgata L. (Imago),
Baetis fluminum L. (Larve, Nymphe, Subimago, Imago),
Baetis venosa Deg. (Imago),
Cloë diptera L. (Larve, Nymphe, Subimago, Imago),
Cloë translucida Pictet (Imago),
Cloë litura Pictet. (Imago),
Caenis lactea Hoffm (Imago) und
Caenis spec. (Imago).

Das Meiste von diesem Material verdanke ich der Güte des Herrn Prof. Dr. Weismann, welcher dasselbe im August 1884 bei Lindau am Bodensee gesammelt hatte. Das Uebrige fing ich im

[1]) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 45.

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

Sommmer 1887 in und um Freiburg i. B.; nur die unbestimmte Art der Gattung Caenis stammt aus Amerika und gehört einer der europäischen Species Caenis luctuosa Burm. sehr nahe stehenden Art an.

Methoden.

Die Conservirung geschah einfach in absolutem Alcohol. Beim Schneiden der Imagines verfuhr ich so, dass ich die kleineren und zarteren Arten, z. B. Cloë, ganz einbettete, die grösseren, wie Ephemera, Baetis, und ebenso sämmtliche Larven vorher entzwei schnitt, um so das Eindringen des Paraffins in die einzelnen Organe zu ermöglichen. Von mehreren Baetis-Larven habe ich den Darm aus dem frischen Thiere in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert, allmählich in Alcohol gehärtet und dann in Borax-Carmin gebracht, in welchem ich ihn 23 Stunden liegen liess. Hierauf zog ich mit leicht salzsaurem Alcohol aus und erhielt ein ausgegezeichnetes Resultat. In allen anderen Fällen färbte ich die Schnitte und verwandte zu diesem Zweck Borax-Carmin und Haematoxylin; mit letzterem erzielte ich die besten Resultate.

Topographie des Darmes.

Im Vergleich zu vielen anderen Insecten zeigt uns der Darm der Ephemeriden ein sehr einfaches Verhalten: er zieht sich in Gestalt einer fast geraden Röhre von der Mundöffnung bis zum After und entbehrt aller blindsackartigen Anhänge, wie wir sie sonst sehr häufig, z. B. bei den nächsten Verwandten der Ephemeriden, den Perliden, finden.

Wie bei allen Insecten zerfällt auch bei den Ephemeriden der Darm in 3 Haupttheile (Fig. 1): den Vorderdarm (VD.), den Mitteldarm (MD.) und den Hinterdarm (HD.) mit den Malpighischen Gefässen (MG.).

Beim Imago zieht sich der Oesophagus als eine feine Röhre von der Mundöffnung, welche, von rudimentären Fresswerkzeugen umgeben, an der Unterseite des Kopfes liegt, aufwärts bis etwa in die Mitte des letzteren. Dort erweitert er sich und bildet so eine Art „Bulbus“, den „Kropf“, dessen Lumen sich vor dem Uebergang in den Mitteldarm wieder verengert. Die Ansicht, welche auch in Claus' Lehrbuch übergegangen ist[1]), wonach nämlich das Imago der

[1]) Claus, Lehrbuch der Zoologie. 4. Auflage 1887. p. 494.

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

Ephemeriden der Mundöffnung entbehre, beruht somit auf einem Irrthum. Speicheldrüsen sind keine vorhanden.

Der Vorderdarm geht, indem er eine kleine, in das Lumen des Darmes hineinragende, ringförmige Epithel-Falte (Fig. 2 RF.) bildet, in den Mitteldarm über, den umfangreichsten Theil des ganzen Darmtractus. Dieser verläuft zunächst in ziemlich gerader Richtung durch den Thorax, erweitert sich aber bei seinem Eintritt in das Abdomen derart, dass er den bei Weitem grössten Theil desselben ausfüllt.

Umgeben ist der Mitteldarm überall von den lockeren Zellen des Fettkörpers.

Léon Dufour (l. c.) gibt an, dass sich am Hinterende des Mitteldarms eine taschenförmige Auftreibung befinde, die er speciell als „Chylusmagen" bezeichnet, und bildet dieselbe auch ab, indessen ist diese Angabe unrichtig. Dufour's Abbildung macht den Eindruck, als habe derselbe beim Präpariren die dünne Darmwand an irgend einer Stelle verletzt, und es sei die den Darm füllende Luft grössten Theils durch diese Verletzung entwichen, während am Uebergange des Mitteldarms in den Enddarm ein kleiner Theil derselben zurückgeblieben sei und so den nur mit Nadel und Scalpell arbeitenden Forscher zu seinem Irrthum verleitet habe.

Im siebenten Abdominalsegment geht der Mitteldarm an der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe in den Enddarm über, welcher zunächst in gerader Richtung verläuft, dann aber nach einigen, beim Imago ziemlich unbedeutenden, Krümmungen an der Afteröffnung (Af.) endet.

Ganz ähnlich ist das Verhalten des Darmes bei den Larven der Ephemeriden, nur ist seine Ausdehnung verschieden von der des Imago-Darmes, was mit dem Funktionswechsel zusammenhängt, den der letztere eingeht. Damit werde ich mich nachher noch ausführlich zu beschäftigen haben.

Die Mundöffnung ist bei der Larve gross und von kräftigen Fresswerkzeugen umgeben, da die Larve das eigentliche „Fressthier" darstellt, während man dem Imago den Namen „Fortpflanzungsthier" geben könnte. Demgemäss ist auch der Oesophagus der Larve von weit beträchtlicheren Dimensionen, als der des Imago, indess fehlen, wie bei diesem, die Speicheldrüsen auch hier.

Der Uebergang in den Mitteldarm findet in derselben Weise, wie beim ausgebildeten Insect, statt, ebenso ist der Verlauf des ganzen Mitteldarms ungefähr dem des Imago entsprechend. Der Enddarm der Larve unterscheidet sich, was seine Lagerungsverhältnisse be-

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

trifft, im Wesentlichen dadurch von dem des ausgebildeten Thieres, dass er bedeutend mehr und grössere Krümmungen eingeht, als dieser. Irgendwelche Analdrüsen finden sich weder beim einen, noch beim andern Stadium. Zwar gibt Eaton [1]) an, dass am Enddarm einige kurze excretorische Röhren hängen sollen, ich habe indess solche nicht gefunden und kann nur annehmen, dass Eaton irgend ein anderes Organ als zum Darm gehörig angesehen hat.

Anatomie und Histologie des Darmes.

A. Vorderdarm.

Die Vermittlung zwischen dem Larvenstadium der Ephemeriden und dem des Imago wird gebildet durch die Stadien der „Nymphe“ und des „Subimago“, und diese beiden letzteren sind es, in denen eine allmähliche Umwandlung des Darmes der Larve in den des ausgebildeten Thieres stattfindet.

1. Vorderdarm der Larve.

Das von mir untersuchte Material bestand aus Larven von Cloë diptera L. und Baetis fluminum L.

Bei Cloë diptera L. (Fig. 2) steigt der Oesophagus von der Mundöffnung zunächst senkrecht nach oben. Aeusserlich stellt dieser Abschnitt eine cylindrische Röhre dar, während sein Lumen durch Längswülste, welche das Epithel im Innern bildet, im Querschnitt ein unregelmässiges sternförmiges Aussehen erhält (Fig. 3). Fig. 4 stellt bei stärkerer Vergrösserung einen Theil des Oesophagus im Querschnitte dar. Die äusserste Lage ist ein dünnes Peritonaeum (P.), dann folgt Bindegewebe, in welchem Längsmuskelstämme (LM.) eingelagert sind, und hierauf eine starke Ringmuskulatur (RM.). Die Höhe dieser Schichten beträgt zusammen 0,0088 mm. Auf diese folgt wiederum eine sehr dünne Bindegewebsschicht (Fig. 4. B.), welche sich auch in die Längswülste des Epithels hinein fortsetzt und diese ausfüllt. Die nächstfolgende Schicht ist das Epithel (Ep.), es besteht aus Pallisadenzellen und besitzt bei der Larve von Baetis fluminum L. eine Höhe von 0,0066 mm. Die Gestalt der Kerne nähert sich im Allgemeinen der Kugelgestalt, in den Längswülsten, wo die Zellen des Epithels höher sind, nehmen auch die Kerne eine

[1]) A Mongraph on the Ephemeridae. Transactions of the Entomological Society of London. 1871.

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

ovalere Gestalt an. Die Grösse derselben beträgt 0,0044 mm. Die innerste Bekleidung des Oesophagus bildet eine dünne Cuticula (Ch.), welche dem Epithel dicht aufgelagert ist. In Fig. 3 und Fig. 4 hat sich diese Intima bei der Präparation durch das Schrumpfen des Darms vom Epithel losgelöst und liegt nun innerhalb des Darmlumens.

Etwas oberhalb des dorsalen Schlundganglions (Fig. 2. DG.) neigt sich der Vorderdarm nach hinten, bildet eine kleine Erweiterung, verengert sich hierauf wieder und springt in Gestalt einer Ringfalte in das Lumen des Mitteldarms vor (Fig. 2 RF.). Dieselbe Bildung sehen wir in der Fig. 5, welche einen Schnitt durch den Kopf der Larve von Cloë diptera L. parallel zur Stirnebene darstellt. VD. ist das Lumen des Vorderdarms, aus welchem die Falten RF. in das Lumen des Mitteldarms MD. hineinragen.

Etwas anders ist der Verlauf dieses Darmabschnittes bei den Baetis-Larven, deren ganze Gestalt ja bedeutend von der der Cloë-Larven abweicht. Während bei dieser die Stirn senkrecht zur Längsaxe des Körpers steht (vgl. Fig. 2), liegt sie bei jener mehr der Axe parallel. Bei der Larve von Baetis fluminum (Fig. 6) steigt der Oesophagus von seinem Ursprung an nur eine sehr kurze Strecke nach aufwärts, dann bildet er einen fast horizontal verlaufenden Kanal, der sich schliesslich zu einem „Kropfe“ erweitert; das Lumen desselben verengt sich vor der Uebergangsstelle in den Mitteldarm, und sein Epithel bildet wieder die Ringfalten (RF.), welche direct in das Epithel des Mitteldarmes übergehen.

2. Vorderdarm der Nymphe.

Die Lagerung des ganzen Darmtractus bleibt vollständig die gleiche, und auch bezüglich seiner histologischen Verhältnisse lässt sich kein Unterschied bemerken, weder in der Lagerung der einzelnen, den Oesophagus und den Kropf zusammensetzenden Schichten, noch in ihrer Stärke; auch das Lumen des Vorderdarms hat bei Nymphe noch dieselbe Ausdehnung, wie bei der Larve.

3. Vorderdarm des Subimago.

In diesem Stadium sehen wir schon wesentliche Unterschiede auftreten; die Mundtheile haben bereits die häutige Beschaffenheit angenommen, wie wir sie beim Imago kennen. Zugleich mit dem Wegfall der Function der Speiseaufnahme wird auch die Geräumigkeit des Oesophagus-Lumens überflüssig, und so sehen wir denn beim Subimago bereits eine ziemlich verengte Speiseröhre (Fig. 7).

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

Die Mundhöhle wird seitlich begrenzt durch die an vielen Stellen mit kleinen Chitin-Borsten und Zähnchen besetzten Mundtheile, am oberen Ende beginnt der Oesophagus mit einer Verengerung; gleich darauf erweitert er sich wieder, um dann als enger Kanal in den Kropf überzugehen, der wiederum durch eine Ringfalte vom Mitteldarm getrennt ist.

Die äusserste Schicht des Oesophagus bildet eine kräftig entwickelte Ringmuskulatur (Fig. 7 RM.), der eine ebenfalls ziemlich mächtige Längsmuskulatur folgt (LM.), welche nach dem Mitteldarm zu bedeutend an Mächtigkeit verliert und endlich eine kurze Strecke hinter der Ringfalte (RF.) völlig verschwindet. Auf die Längsmuskulatur folgt das Epithel (Ep.), und auf dieses die Chitinintima (Ch.), welche zu Beginn und in der Mitte des Oesophagus am stärksten entwickelt ist, gegen den Kropf zu dünner wird und noch innerhalb desselben allmählich verschwindet.

4. Vorderdarm des Imago.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir beim Imago. Fig. 8 zeigt uns einen Querschnitt durch den Kopf von Baetis fluminum L. ♂ und circa in der Mitte, etwas gegen die untere Fläche des Kopfes hin gelegen, den Oesophagus (Oe.). Im Längsschnitt stellt den Vorderdarm bei Cloë diptera L. ♀ Fig. 9 dar. Hier sehen wir ebenfalls die einzelnen Schichten, wie beim Subimago, auf einander folgen, sehen, wie sich im Kropf das Epithel verdickt, wie seine mit einer grossen Anzahl von Chromatinkörnchen versehenen Kerne an Grösse zunehmen, ovaler werden, und wie dann kurz nach der Faltenbildung (RF.) das Epithel des Vorderdarms in das des Mitteldarms übergeht [1]).

B. Mitteldarm.

1. Mitteldarm der Larve.

Der Mitteldarm verdient bei der Larve der Ephemeriden mit vollem Recht den Namen eines „Chylusmagens“, da ihm die verdauende Thätigkeit obliegt. Er verläuft, abgesehen von einzelnen geringen Einschnürungen, in Gestalt einer cylindrischen Röhre vom Kopfende des Thieres bis zu dessen 7. Abdominalsegment, in welchem die Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe gelegen ist. Fig. 10 stellt einen Theil der Wandung des Mitteldarms der

[1]) Bei Fig. 9 möchte ich auf den sonderbaren Chitinkamm (K.) hinweisen, welcher sich zwischen den Augen vorfindet, und der mir bisher übersehen worden zu sein scheint; wenigstens habe ich in der Literatur keine Angabe in dieser Beziehung gefunden.

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

Larve von Baetis fluminum L. im Längsschnitte dar. Zu äusserst finden wir wieder ein sehr dünnes Peritonaeum (P.), auf dieses folgt eine dünne, aus Bindegewebe und einigen wenigen Längsmuskelstämmen bestehende Schicht (B.), und auf diese die gewaltig entwickelte Ringmuskulatur (RM.); erst in der Nähe der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe nimmt die Längsmuskulatur an Stärke wieder etwas zu. Die Mächtigkeit dieser drei Schichten beträgt zusammen 0,01536 mm.

Der Ringmuskulatur nach Innen aufgelagert ist das Epithel, die dickste Schicht des Mitteldarms. Es besteht aus Cylinderzellen, deren Höhe bei Baetis fluminum L. 0,032 mm beträgt. Ihre Kerne sind länglich oval (Fig. 10) mit einer Anzahl Chromatinkörnchen, welche sich sehr stark färben, während der übrige Kern keine Färbung annimmt. Die Grösse der Kerne beträgt 0,0064 : 0,00256 mm. Die Oberfläche der Zellen ist mit einer continuirlichen, dünnen, stark lichtbrechenden Membran bedeckt, welche sich bei starker Vergrösserung, wie Frenzel (l. c.) bei einer Anzahl anderer Insecten nachgewiesen hat, als aus aufrecht stehenden Wimpern zusammengesetzt erweist. Die Zellen des Mitteldarms enthalten einen bräunlichen Stoff, welcher sich in Form fester, unregelmässig geformter Körnchen über den ganzen Mitteldarm vertheilt vorfindet, und zwar derart, dass die Menge desselben vom Kopfe her gegen das Abdomen abnimmt. Was die Bedeutung dieses Stoffes anbelangt, so hält Frenzel (l. c.) denselben für ein Secret, eine Anschauung, welche mir viel Wahrscheinlichkeit für sich zu haben scheint. Dasselbe könnte dann aus den Zellen heraustreten, im Darmlumen durch das in demselben enthaltene Wasser aufgelöst werden, so die aufgenommene Nahrung durchtränken und dieselbe zum Resorbiertwerden geeignet machen. Dieser Stoff dürfte derselbe sein, welchen Frenzel (l. c.) als „gelbe Krümel“ z. B. von Bombyx neustria beschreibt und abbildet (Taf. 1 Fig 7).

2. Mitteldarm der Nymphe.

Dieselben Verhältnisse finden wir im zweiten Entwicklungsstadium, wo dem Darm die Function obliegt, die letzte von der Larve aufgenommene Nahrung zu verdauen und die unbrauchbaren Reste zu entfernen. Das Secret wird bei der Verdauung verbraucht; in Folge dessen findet man es im Darm der Nymphe nur noch in bedeutend verringerter Menge vor. Während dieser Zeit, also während des Nymphenstadiums, findet, da die Function des Mitteldarms dieselbe ist, wie bei der Larve, keinerlei Metamorphose statt (vgl. Fig. 11).

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

3. Mitteldarm des Subimago.

Beim Subimago ist in jeder Beziehung schon eine bedeutende Metamorphose des Mitteldarms eingetreten (Fig. 7). Sein Lumen ist ein viel grösseres geworden, seine Wandung eine viel dünnere, die Muskulatur ist nur am Anfang und am Ende noch vorhanden, während das Epithel aus einem hohen Cylinder-Epithel in ein flaches Plattenepithel umgewandelt worden ist. Die Vergrösserung des Darmlumens erreicht ihren Höhepunkt im Abdomen, welches fast ganz durch den Mitteldarm ausgefüllt wird, der sich den dort noch vorhandenen Organen eng anschmiegt.

4. Mitteldarm des Imago.

Der Darm nimmt wieder dieselbe Lage ein, nur hat sich das Darmlumen noch etwas vergrössert und die Darmwand ist noch etwas dünner geworden (Fig. 1). Zunächst wird der Darm im Thorax eingeengt durch die gewaltig entwickelte Körpermuskulatur, wie wir in Fig. 12 auf einem Querschnitte durch den Thorax eines Imago von Baetis fluminum L. ♂ sehen, beim ♀ auch noch durch die Eier, von denen häufig ein grosser Theil des Thorax erfüllt ist. Im Abdomen dagegen nimmt, wie schon beim Subimago gesagt wurde, der Darm einen derartigen Raum ein (Fig. 13), dass er sich den andern dort lagernden Organen, der Bauchkette (BK.), der Muskulatur (M.), den Tracheenästchen (T.), den Geschlechtsorganen und den Zellen des Fettkörpers (FK.) auf's Engste anlegt. Am Beginne des Mitteldarms gehen die Pallisadenzellen des Oesophagus mit ihren senkrecht stehenden, ovalen Kernen allmählich in ein membranartiges Gebilde über (Fig. 9), die umgewandelte Darmwand. Diese zur Membran gewordene Wandung des Darmkanals besteht noch aus zwei Schichten (Fig. 14). Die innere Schicht, das Epithel (Ep.) hat bei dem Imago von Baetis fluminum L. eine Dicke von 0,00284 mm. In ihr zerstreut liegen länglich ovale Kerne mit vielen Chromatinkörnchen, die Kerne besitzen eine Grösse von 0,00284: 0,00462 mm. Dem Epithel aufgelagert ist ein sehr dünnes, an den meisten Stellen kaum wahrnehmbares Peritonaeum (P.), in welchem ebenfalls noch ab und zu Kerne liegen. Erst in der Nähe der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe tritt wieder stärker entwickelte Muskulatur auf, welche später den beim Hinterdarm näher zu besprechenden Sphinkter bilden hilft.

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

C. Hinterdarm.

Der letzte, sowohl histologisch und anatomisch, als auch physiologisch complicirteste Theil des Ephemeridendarmes, ist der Hinterdarm. Er zerfällt in drei Abschnitte: den Dünndarm, den Dickdarm und den Mastdarm. Der Erstere beginnt an der Stelle, an welcher die Malpighischen Gefässe in das Lumen des Darmes einmünden.

Dieselben, nach Dufour (l. c.) bei den Ephemeriden mehr als 30 an der Zahl, bilden einen schwer zu entwirrenden Quirl, der so gelegen ist, dass der bei weitem grösste Theil der Malpighischen Gefässe dem After zu gelagert ist (Fig. 20 und Fig. 22 MG.), während sich nur verhältnissmässig wenige in dem vorderen Theile des Thieres vorfinden.

Fig. 15 zeigt uns einen Längs- (A) und einen Querschnitt (B) durch ein Malpighisches Gefäss der Larve von Baetis fluminum L. bei ziemlich starker Vergrösserung (1 : 780). Jede einzelne Zelle enthält einen Kern mit einer Anzahl von Chromatinkörnchen; nach Aussen ist dem secernirenden Epithel noch eine sehr dünne Schicht mit vereinzelten, sehr kleinen Kernen aufgelagert (P.).

Irgendwelchen Unterschied zwischen den Malpighischen Gefässen der Larve und denen der anderen Stadien vermochte ich nicht aufzufinden.

a. Dünndarm.

1. Dünndarm der Larve.

Den Dünndarm haben schon Dufour und Pictet unterschieden; ersterer (l. c.) sagt: „Der Enddarm ist ebenso kurz, wie bei den Libellen, er ist gleichfalls inconstant in seiner Form. Ich habe dies bei Individuen derselben Art gefunden, mit 2 oder 3 eiförmigen Erweiterungen; einige Male sogar zeigte er mir an seinem Ursprunge eine Art von engem Hals, welcher das Merkmal eines dünnen Theiles des Enddarms ist, während die Tasche, welche diesem Hals folgte, ein richtiges Rectum bildete (Baetis flavipennis, Taf. 11, Fig. 168).“ Pictet sagt nur im Allgemeinen, der Enddarm sei aus einer dünneren Partie und einem erweiterten Rectum zusammengesetzt.

Das, was Léon Dufour als „eine Art von engem Hals“ bezeichnet, ist der Dünndarm, welcher, wie wir sehen werden, bei den Ephemeriden zu einem ganz eigenthümlichen Organ umgewandelt

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

worden ist. Betrachten wir diesen Theil des Darmes bei der Larve von Cloë diptera L. (Fig. 16) im Längsschnitte bei schwacher Vergrösserung, so sehen wir das Pallisaden-Epithel des Mitteldarmes (MD.). Zur Darstellung der ventralen Seite des Thieres ist ein Stück der Bauchkette (BK.) eingezeichnet, und daneben einige Theile Malpighischer Gefässe (MG.). Oberhalb dieser Stelle sehen wir die Darmwand sich plötzlich verdünnen (a.). Es ist dies die Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe. Hinter derselben liegt ein kleinerer Abschnitt des Hinterdarms, dessen Abschluss gegen den After (Af.) zu durch zwei, weit in das Lumen des Darmes hineinragende Falten (RF.) gebildet wird. Diese beiden Vorsprünge, welche sich auf dem Längsschnitt als einzelne Falten darstellen, sind in Wirklichkeit ein Ringwulst, welcher den Dünndarm gegen den Dickdarm abgrenzt.

Was die Histologie des Dünndarms betrifft, so liegt nach Aussen eine Schicht von Muskulatur und Bindegewebe (B.), nach Innen ein hohes Epithel (Ep.) mit einzelnen grossen, unregelmässig geformten Kernen, welche aber gegen den After zu kleiner und regelmässiger werden. Auf diese Kerne, ihre Entstehung und Bedeutung komme ich weiter unten noch einmal zurück, hier sei nur bemerkt, dass dieselben völlig den Kernen im Epithel des nächstfolgenden Darmabschnittes, des Dickdarms gleichen.

Im Laufe der Entwicklung der Ephemeriden bildet sich der Dünndarm zu einer höchst eigenthümlichen Verschlusseinrichtung um. Um die allmähliche Bildung dieses Apparats möglichst deutlich zu machen, gebe ich in Fig. 23 eine kleine schematische Darstellung: I stellt diesen Apparat bei der Larve, II bei der Nymphe, III beim Subimago und IV beim Imago dar. Einfarbig grau gehalten ist der Mitteldarm, schraffiert der Dünndarm und gelb der Dickdarm.

Dieselben Verhältnisse, wie Fig. 16, zeigt uns bei stärkerer Vergrösserung Fig. 17 am Darme einer Larve von Baetis fluminum L. — Wir sehen hier zunächst den Mitteldarm (MD.), dessen Epithel (Ep.) sich etwas von der darunter liegenden Muskulatur (M.) abgehoben hat. Bei a. ist die Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe, und hinter dieser liegt ein ziemlich dickwandiger Abschnitt, in dessen Mitte sich eine leichte Einschnürung befindet, durch welche dieser Theil in 2 Ringwülste ($RW._2$ und $RW._3$) zerfällt. Die innerste Lage dieser Ringwülste wird durch ein Epithel gebildet, dessen Kerne auch hier unregelmässig geformt und verschieden gross sind, gegen

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

den After hin aber kleiner und regelmässiger werden. Unter diesem Epithel lagert dann eine starke Schicht von Bindegewebe und Ringmuskulatur (RM.), hier und da sieht man auch einige Längsmuskelfasern (LM.). Die Abgrenzung nach Aussen wird gebildet durch ein sehr dünnes Peritonaeum (P.). Gegen das Darmlumen hin nimmt der zweite Ringwulst (RW.3) an Mächtigkeit zu, sein Epithel geht in das grosskernige des folgenden Abschnittes über.

2. Dünndarm der Nymphe.

Bei der Nymphe, und zwar bei der von Baetis fluminum (Fig. 18) sind diese Verhältnisse nun folgendermassen: Die Muskulatur des Mitteldarmes (MD.) ist hier vor der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe (a.) eine ziemlich starke geworden und bildet so vor dem Eingang in den Mitteldarm wiederum eine Art Ringwulst (RW.1), welcher geeignet erscheint, dem Secret der Malpighischen Gefässe den Eintritt in den Mitteldarm zu erschweren, ja sogar bei etwaiger stärkerer Entwicklung der Muskulatur völlig unmöglich zu machen. Die Einschnürung, welche bereits im vorigen Stadium den Dünndarm in 2 Abschnitte zu theilen begann, ist jetzt bereits eine tiefe geworden, so dass nun mit der durch den Mitteldarm gebildeten Erhöhung 3 Ringwülste (RW.1, RW.2, RW.3) vorhanden sind. Das Epithel der beiden letzteren weicht in seiner Dicke schon beträchtlich von dem des Dickdarms ab, wie es sich in diesem überall vorfindet, abgesehen von einer in der ventralen Mittellinie gelegenen Falte, — auf welche ich bei der Beschreibung des mittleren Abschnittes des Hinterdarms noch zurückkommen werde. Das Epithel besteht einerseits aus kurzen, breiten und andererseits aus langen, schmalen Zellen, von denen erstere an der Einschnürung, letztere an den Ringwülsten stehen. Die langen Zellen haben länglich ovale, die kurzen rundliche Kerne.

3. Dünndarm des Subimago.

Hier ist die Bildung des Sphinkters, — denn um einen solchen handelt es sich — bereits um ein Stück weiter vorgeschritten. Wir sehen in Fig. 19 einen Medianschnitt durch den Dünndarm des Subimago von Baetis fluminum L. Das Pallisadenepithel des Mitteldarmes ist hier bereits in ein Plattenepithel übergegangen, welches sich nur wenig von dem des ausgebildeten Thieres unterscheidet, und zwar, wie bereits beim Mitteldarm angeführt, nur durch seine etwas grössere Dicke. Der erste Theil des Dünndarms gleicht noch völlig dem der Nymphe, der dritte Ringwulst dagegen, d. h. der

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

dem After zugekehrte, hat eine regelmässigere Gestalt angenommen, indem er sich verlängert hat, und gleichzeitig die Dicke der Wandung eine geringere geworden ist.

4. Dünndarm des Imago.

Den Apparat in seiner Vollendung stellt Fig. 20 dar, in welcher ein Medianschnitt durch das Abdomen des Imago von Baetis fluminum L. ♂ abgebildet ist. Ungefähr in der Mitte des Abdomen zieht sich der Darmtractus hin. Rechts sieht man den Mitteldarm (MD.) und, diesen gegen den Hinterdarm abschliessend, die nunmehr völlig ausgebildete Verschlussvorrichtung, einen ziemlich compliciert gebauten Sphinkter. RW.$_1$ ist der Ringwulst, welcher sich durch die Verstärkung der Ring- und Längsmuskulatur des Mitteldarms gebildet hat, hierauf folgt die Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe, und auf diese die den Dünndarm selbst bildenden beiden Ringwülste. Der dritte Ringwulst ist dem ventralen Theile der Wand des nächstfolgenden Darmabschnittes, des Dickdarms, angelagert; das grosskernige Epithel findet sich noch auf der dorsalen Seite, auf der ventralen dagegen hat es einem Epithel, welches aus regelmässigen, mit kleinen Kernen versehenen Zellen besteht, Platz gemacht. Unterhalb des Sphinkters ist ein Stück der Bauchkette (BK.) zu sehen, und zu beiden Seiten derselben eine grosse Anzahl von Schnitten verschiedenster Art durch die Malpighischen Gefässe (MG.). Reichlich vertheilt im ganzen Abdomen liegen die Zellen des Fettkörpers (FK.).

Fig. 21 stellt einen Querschnitt durch den Endtheil des Sphinkters bei der gleichen Species dar. Ungefähr in der Mitte, etwas mehr dem dorsalen Theile zugewandt, liegt der Darm, im grössten Theile seiner Ausdehnung nach Innen ausgekleidet von grosskernigem Epithel; kleinkerniges findet sich nur an der Stelle, wo der Sphinkter der Darmwand anliegt. HH. sind die Hoden, sonst sehen wir im Körper noch viele Muskulatur (M.), Schnitte durch die Malpighischen Gefässe (MG.), Tracheen (T.), etc.

Die Sphinktereinrichtungen bei den andern Ephemeriden sind sämmtlich nach demselben Schema gebaut, nur — wenigstens bei den von mir untersuchten Arten — weniger kräftig ausgebildet, wie bei Baetis. Einen Medianschnitt durch den Dünndarm von Ephemera vulgata L. gibt Fig. 22 wieder.

b. Dickdarm.

Einen Medianschnitt durch das Abdomen sammt dem Dickdarme der Larve von Cloë diptera L. gibt Fig. 16; da sehen wir,

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

dass derselbe als eine hier und da etwas eingeschnürte Röhre bis zum Beginn des letzten Abdominalsegments verläuft; hier fängt er unter Zutritt einer starken Muskulatur an, mehrere Krümmungen einzugehen und geht dann in den Mastdarm über. Einen Querschnitt durch den Dickdarm zeigt Fig. 24 bei der Larve von Baetis fluminum L. Wir finden wieder von Aussen nach Innen ein sehr dünnes Peritonaeum (P.), dann eine kräftige Lage von Ringmuskulatur (RM.), und im grössten Theile des Dickdarms das eigenthümliche, hohe Epithel (Ep.1), welches beim Dünndarm schon erwähnt wurde. Fig. 25 stellt ein Stück dieses Epithels bei stärkerer Vergrösserung dar; es besteht aus sehr grossen Zellen, welche ganz unregelmässig gestaltete Kerne enthalten; diese sehen aus, als ob sie im Zerfall begriffen seien. Ihre Grösse wechselt vielfach; sie beträgt bei der Larve von Baetis fluminum L. 0,0133 — 0,02775 mm, die Höhe des Epithels ist circa 0,0777 mm, indess ist auch diese nicht überall die gleiche. Die Kerne färben sich mit Haematoxylin ziemlich stark, besonders thun diess die Chromatinkörnchen, die in jedem Kerne in bedeutender Anzahl vorhanden sind (Fig. 26).

Nur an einer Stelle, und zwar an der ventralen Seite des Thieres, geht das hohe Epithel in ein niedriges über (Fig. 24 Ep.2), dessen kleine, rundliche Kerne vollständig regelmässig gestaltet sind. An der Stelle, wo beide Epithelarten in einander übergehen, nehmen die Kerne des zweiten, niedrigen Epithels eine eiförmige Gestalt an; sie vergrössern sich dann allmählich und erhalten eine eigenthümliche Form, die in den Zellen auf Fig. 24 und 25 dargestellt ist. Je mehr sich der Dickdarm dem After nähert, um so mehr verdrängt das kleinkernige Epithel das grosskernige, bis letzteres beim Uebergange des Dickdarmes in den Mastdarm völlig verschwunden ist. Am längsten bleibt das hohe Epithel dorsalwärts in der Medianebene erhalten (Fig. 18). Dass dieses Verhältniss auf den anderen Längsschnitten, z. B. Fig. 17 und 19, nicht deutlich zu sehen ist, beruht auf dem Uebelstande, dass es mir häufig nicht ganz gelungen ist, bei meinen Schnitten haarscharf die Medianebene zu treffen, ein Mangel, der im Hinblick auf das äusserst zarte Material und die vielfachen Schwierigkeiten bei der Bearbeitung vielleicht zu entschuldigen ist.

Nach Innen zu zieht sich über die ganze Oberfläche des Epithels, sowohl des grosskernigen, wie des kleinkernigen, eine Chitin-Intima (Fig. 24 und 25 Ch.), welche sich auch durch den folgenden, letzten Abschnitt des Darmes, den Mastdarm, fortsetzt und, nachdem sie an

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

der Afteröffnung einige Stacheln gebildet hat (Fig. 20 Z.), in die äussere Chitinbekleidung des Körpers übergeht.

Welche Function das grosskernige Epithel des Dickdarmes hat, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben, am wahrscheinlichsten scheint mir noch eine secernierende Thätigkeit zu sein. Der Wechsel beider Epithelarten scheint mir darauf zu beruhen, dass in dem niedrigen Epithel (Ep.2) sich neue Zellen bilden, dass diese vorrücken, allmählich in die Zellen des hohen Epithels umgewandelt werden, dann, sei es durch Ausstossung in das Darmlumen, sei es durch einen Auflösungsprocess, zu Grunde gehen und durch nachrückende Zellen wieder ersetzt werden.

c. Der Mastdarm.

Der Mastdarm macht bei der Larve mehrere Krümmungen (Fig. 16), während er beim Imago in ziemlich gerader Richtung verläuft, wie auch PALMÉN angibt und durch zwei schematische Längsschnitte (l. c. Taf. II Fig. 21 bis) erläutert. Die Wandung des Mastdarmes besteht zu innerst aus der Chitin-Intima, sodann folgt ein Epithel, bestehend aus kleinen Zellen mit rundlichen Kernen, hierauf einige wenige Längsmuskelfasern und zu äusserst eine kräftige Ringmuskulatur (Fig. 20 RM.), deren Zweck der Verschluss des Afters ist.

Ich will hier nur noch eine Angabe ANTON SCHNEIDER's (l. c.) erwähnen, welcher für den Darm vieler Insecten, unter andern auch für den der Orthopteren, den Satz aufstellt: „Man kann sagen, der Vorder- und Hinterdarm ziehen sich in einer dünnen Schicht über den Mitteldarm weg.“ Bei den Ephemeriden findet sich ein derartiges Verhalten höchstens in der Beziehung, dass die Spitze des oben beschriebenen Sphinkters noch in das Lumen des Dickdarmes hineinragt.

Physiologie des Darmes.

Die Larven der Ephemeriden leben mehrere Jahre im Wasser, theilweise frei schwimmend, z. B. Cloë, theilweise unter Steinen sitzend, z. B. Baetis, theilweise endlich in selbst gegrabenen Gängen, z. B. Ephemera, und nähren sich vom Raube anderer Wasserinsecten, Man findet demgemäss den Darm frisch gefangener Larven meist ganz angefüllt mit einer Nahrungsmasse, deren Bestandtheile, abgesehen von einzelnen Chitinstückchen, nicht von einander zu unterscheiden sind.

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

Die Metamorphose des Darmes geht während des Stadiums der Nymphe und des Subimago vor sich. Nachdem die Larvenhaut abgeworfen ist, frisst die Nymphe nicht mehr; die noch im Darm vorhandenen Nahrungsstoffe werden verdaut, die unbrauchbaren Reste entfernt, und nur in wenigen Fällen, auf die ich weiter unten noch zu sprechen kommen werde, bleiben unbedeutende Partikel der Nahrung im Darm zurück.

An Stelle der verdauten oder ausgestossenen Nahrung tritt nunmehr Wasser, und dieses bildet denn auch den Darminhalt des Subimago. Ich glaube, dass sich die Metamorphose des Darms in folgender Weise vollzieht: Nach Ausstossung der festen Nahrung durch die Nymphe unmittelbar vor dem Ausschlüpfen des Subimago tritt das Wasser mit ziemlicher Kraft in den Darm, welcher hierdurch ausgedehnt wird. Mit der Ausdehnung des Darms vergrössert sich zugleich die weiche Oberfläche des ganzen Thieres, die Nymphenhaut platzt und das Subimago fliegt aus. Diese Ausdehnung des Darmes halte ich für die einzige Ursache der Verwandlung des hohen Cylinderepithels des Larvendarmes in das flache Plattenepithel des Imagodarmes; eine Regeneration findet meiner Ansicht nach nicht statt, da ich nirgends auf Spuren von Zellen gestossen bin, welche den Zweck hätten haben können, an Stelle der alten, zu Grunde gegangenen Epithelzellen zu treten.

Wenn Palmén (l. c.) sagt, die Ausdehnung des Darmes fände sowohl beim Imago, als beim Subimago durch Aufnahme von Gas statt, so ist dies eine irrige Ansicht. Der Darm des Subimago, der bereits fast die volle Ausdehnung des Imagodarmes erreicht hat und dessen Wände nur um ein Weniges dicker sind, als die Darmwände des völlig ausgebildeten Insects, ist vielmehr immer mit Wasser gefüllt. Um dies zu constatieren, bedarf es nur eines sehr einfachen Experiments. Wenn man die frisch gefangenen Thiere sofort in starken Alkohol wirft, so sinken sämmtliche Subimagines ohne Ausnahme zu Boden, während die Imagines an der Oberfläche des Alkohols schwimmen bleiben. Das Entleeren des Wassers findet also entweder während oder gleich nach der letzten Häutung, also dem Ausschlüpfen des Imago, statt; an Stelle des Wassers tritt nunmehr athmosphärische Luft.

Dass der Darm der Ephemeriden im Imago-Stadium Luft enthält, ist schon seit lange bekannt, denn bereits Latreille behauptete, dass die Ephemeriden während der kurzen Zeit ihres Luftlebens keinerlei Nahrung zu sich nähmen. Léon Dufour, der diese

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

Behauptung citirt (l. c.), weicht in diesem Punkte von Latreille ab und glaubt, dass die Ephemeriden eine mehr oder weniger flüssige Nahrung zu sich nähmen, was er daraus schliesst, dass er im Darme des Imago einen grünlichen Nahrungsbrei („une pulpe nutritive verdâtre") gefunden habe, welcher die Annahme von insectivoren Gewohnheiten nicht zulasse, aber der materielle Beweis einer Ernährung sei.

Dass Nahrungspartikel sich zuweilen im Darm des Imago vorfinden, ist richtig, indessen gehören solche Fälle, wie bereits oben erwähnt, durchaus nicht zu den häufigen. Unter den vielen Ephemeriden, welche ich untersucht habe, fand ich nur in zwei Fällen, einmal bei Ephemera vulgata L. und einmal bei Cloë litura Pict., Ueberreste von Nahrung im Mitteldarm vor. Was die Erklärung dieser einzelnen Vorkommnisse anbetrifft, so schliesse ich mich vollständig der Meinung Pictet's (l. c.) an, welcher diese Bestandtheile für Reste der durch die Larve aufgenommenen Nahrung hält.

Es lässt sich sehr leicht experimentell nachweisen, dass der Darm der Ephemeriden im Imago-Stadium wirklich ein Gas enthält. Ich halte dasselbe für athmosphärische Luft, deren Eindringen in den Darm nach Ausstossung des Wassers nichts im Wege steht. Die Bildung irgend eines anderen Gases, etwa der Kohlensäure, halte ich nicht für wahrscheinlich. Wenn man nun ein frisch gefangenes Exemplar, z. B. von Ephemera, in Alkohol legt, so schwimmt es an der Oberfläche; schneidet man aber das Thier durch und drückt es, so dass die Luft entweichen kann, so sinken beide Theile unter.

Hält man ferner ein lebendes Thier mit einer Pincette unter Wasser, schneidet in den Körper desselben so tief hinein, dass der Darm verletzt wird, und drückt das Thier dann seitlich etwas zusammen, so treten aus der Wunde mehrere Luftblasen aus, und der Körper der Ephemeride sinkt zu Boden. Dasselbe geschieht, wenn man ein frisch gefangenes Imago, bevor man es in Alkohol wirft, etwas presst; so z. B. sanken alle Exemplare, welche ich beim Fangen zufällig mit dem Bügel meines Netzes getroffen hatte, sofort unter.

Man wird nun fragen, welches die Ursache der Metamorphose des Darmes, und welches der Zweck seiner Füllung mit Luft sei. Erstere Frage ist leicht beantwortet, denn ein Organ, welches seine eigentliche Function verliert, wie in diesem Falle der Darm, dem keine verdauende Thätigkeit mehr obliegt, muss sich entweder einer neuen Function anpassen, oder rudimentär werden.

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

Da letzteres, wie gezeigt wurde, nicht stattgefunden hat, so muss wohl ersteres der Fall sein, und Palmèn hat denn auch eine, wie mir scheint, sehr plausible Ansicht darüber ausgesprochen, welches wohl diese neue Function sein könne (l. c. pag. 61). Er sagt: „. . . . . Die im Mitteldarm eingeschlossene Luftmasse wird nämlich den übrigen Muskeln mit dem Integumente die Möglichkeit geben, auch ihren Druck, durch die passive Vermittlung des Darmes, bis weit in den Hinterleib hinein fühlbar zu machen und so die Lage und die Verrichtungen der Geschlechtstheile zu beeinflussen. Letztere liegen nämlich gerade zwischen der genannten Luftblase und der Körperwand; ihr Inhalt wird demnach energischer nach hinten resp. nach aussen befördert.“

Diese Erklärung hat meiner Meinung nach viel Wahrscheinlichkeit für sich, ich möchte aber dem Darm der Ephemeriden noch eine andere Function zuschreiben. Der Darm füllt sich prall mit Luft an, dehnt dadurch auch das Abdomen aus, und dieses wird auf diese Weise dem schwebenden Insect zusammen mit den Flügeln als eine Art Fallschirm dienen können, welcher es bei dem ungemein zarten Körperbau der Eintagsfliegen dem Thiere ermöglicht, sich längere Zeit in einer gewissen Höhe zu erhalten, d. h. ohne grössere Anstrengung ein rasches Herabsinken zu vermeiden. Wird dann die Luft durch die Contraction des Darmes plötzlich ausgestossen, so nimmt der ganze Körper einen bedeutend kleineren Raum ein und das Thier kann sich rasch sinken lassen.

Nähme man an, dass die Füllung des Darmes mit Luft keine weitgehende Bedeutung habe, so ist nicht recht einzusehen, wesshalb am Uebergange des Mitteldarms in den Enddarm eine so complicierte Verschlusseinrichtung angebracht ist, wie z. B. bei Baetis fluminum L. (vgl. Fig. 20). Um zu verhüten, dass das Secret der Malpighischen Gefässe in den Mitteldarm eindringt, wäre auch eine einfache Verdickung der Muskulatur des Mitteldarmes an seinem hinteren Ende für alle Entwicklungsstadien ausreichend gewesen; wir haben aber gesehen, dass sich allmählich eine Verschlusseinrichtung von höchst complicierter Gestalt ausbildet, welche erst im Imago-Stadium, dem Stadium, in dem der Darm mit Luft gefüllt ist, ihre Vollendung erreicht hat. Ich glaube nun, dass die ganze Einrichtung den Zweck hat, einen völlig hermetischen Verschluss nach hinten zu bilden, um das Entweichen der im Darm eingeschlossenen Luft aus dem After zu verhindern. Wird nun der Sphinkter geöffnet, und wird zugleich der Oesophagus erweitert, so kann die Luft auch bei

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

sehr geringem Muskeldrucke entweichen, der Darm und damit auch der Körper, wird collabieren und das Thier plötzlich sinken, wie man es an einem schönen Sommerabend an den die Luft bevölkernden Ephemeriden jederzeit beobachten kann. Sie schweben lange unbeweglich auf einem Flecke, sinken dann urplötzlich herunter, um gleich darauf mit Hilfe der Flügelbewegungen, bei welcher Gelegenheit sich der Darm wieder mit Luft füllt, zu steigen und dasselbe Spiel zu wiederholen.

Während Baetis lange Zeit ruhig in der Luft schwebt und dann plötzlich pfeilschnell herabsinkt, ist Ephemera im Vergleich zu dieser ein sehr schlechter Flieger. Zwar bleibt auch sie einige Zeit hindurch ruhig in der Luft schweben, aber ich habe nie beobachtet, dass dieses Schweben ein auch nur annähernd so dauerndes wäre, wie bei Baetis; im Gegentheil hat der Flug der Ephemera vielmehr Aehnlichkeit mit dem Flattern eines Schmetterlings.

Halten wir nun die Verschlussvorrichtung beider nebeneinander (vgl. Fig. 20 und 22), so muss sofort auffallen, wie ungeachtet der bedeutend umfangreicheren Körpergrösse der Ephemera ihr Sphinkter ein viel weniger complicirter und viel schwächer entwickelter ist; sonach fände also die Verschiedenheit des Fluges eine Erklärung in der Verschiedenheit der Verschlussvorrichtung im Anfang des Hinterdarms. Indess dürfte wohl erst die Bearbeitung eines grösseren Materials, als es mir zu Gebote stand, sowie jahrelange Beobachtung genügendes Licht in diese Verhältnisse bringen.

Die Kürze des Luftlebens der Ephemeriden hängt mit dem Mangel an Nahrungsaufnahme in keiner Weise zusammen. Gewöhnlich dauert das Leben des Imago nur 3—4 Tage, es lässt sich aber, wie schon de Geer 1775 wusste, das Leben der Eintagsfliegen verlängern, wenn man beide Geschlechter trennt. Curtis [1]) hat einmal ein Cloë-Weibchen drei Wochen lang am Leben erhalten. Die kurze Dauer des Luftlebens der Ephemeriden ist also einzig und allein dem Fortpflanzungsakte gewidmet; der Tod ist die Folge der Erschöpfung, welche beim Männchen nach vollendeter Begattung, beim Weibchen nach Ablage der Eier eintritt.

Zusammenfassung.

Der Darm der Ephemeriden zerfällt in allen Entwicklungsstadien in drei Theile, den Vorder-, Mittel- und Hinterdarm.

---

[1]) Americain Naturalist. June 1884. Referat Packard's über Eaton's Monograph of the Mayflies. Part. I.

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

Der Vorderdarm der Ephemeriden wird eingetheilt in den Oesophagus, dessen Lumen bei der Larve zum Zweck der Nahrungsaufnahme geräumig, beim Imago dagegen behufs Verhinderung des Austritts der im Darm enthaltenen Luft sehr eng ist, und in den Kropf. Die histologische Structur ist bei der Larve und dem Imago dieselbe geblieben.

Der Mitteldarm durchzieht bei der Larve in Gestalt einer cylindrischen Röhre das Thier vom Beginne des Thorax bis zu seinem 7. Abdominal-Segmente. In seiner histologischen Zusammensetzung besteht er hauptsächlich aus einer starken Ringmuskelschicht und einem hohen Pallisaden-Epithel, dessen Zellen mit einem körnigen Stoffe gefüllt sind. Ausser diesen beiden Schichten findet sich noch ein die Muskularis nach aussen abgrenzendes Peritonaeum. Beim Imago ist die Muskularis verschwunden, und das Pallisadenepithel hat sich durch Aufblähung des Darmes in ein Plattenepithel umgewandelt, dem nur noch eine dünne Peritonaealhülle aufgelagert ist.

Bei der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe, welche durch die Metamorphose nicht in Mitleidenschaft gezogen werden, geht der Mitteldarm in den Hinterdarm über. Dieser, dessen Hauptfunction bei der Larve die Hinausschaffung der Faeces und des Secrets der Malpighischen Gefässe, beim Imago nur die letztere ist, lässt sich wieder in drei Theile eintheilen, den Dünndarm, den Dickdarm und den Mastdarm. Der Dünndarm ist beim Imago in einen sehr compliciert gebauten Sphinkter umgewandelt, dessen Zweck es ist, zu verhindern, dass die im Mitteldarm eingeschlossene Luft durch den After entweicht. Der Dickdarm ist mit einem sehr eigenthümlichen Epithel ausgekleidet, dessen Bedeutung wahrscheinlich eine secernierende ist, und dessen Zellen beständig vernichtet und wieder ersetzt werden. Der Mastdarm endlich ist das muskulöse Ende des ganzen Darmtractus, dessen Ausmündung der After bildet.

Der Darmkanal der Ephemeriden ist in keinem Stadium rudimentär, er ist vielmehr überall histologisch vollkommen ausgebildet, nur hat er während der verschiedenen Stadien der Entwicklung des Thieres seine Function geändert, indem er bei der Larve zur Verdauung dient, beim Imago dagegen Luft enthält und dadurch einestheils dem Thiere als Fallschirm dient, anderntheils die Verrichtungen der Geschlechtsorgane unterstützt. Durch diesen Functionswechsel ist sowohl seine äussere Gestalt, als auch seine histologische

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

Structur eine andere geworden, und diese Metamorphose findet statt im Stadium der Nymphe und des Subimago.

Zum Schluss erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Prof. Dr. A. Weismann zu danken für die Güte, mit der er mir sein Material zur Verfügung stellte, sowie für die Freundlichkeit, mit der er mich im Verlaufe meiner Arbeit unterstützte. Ebenso sage ich den Herren Prof. Dr. Gruber und Dr. Ziegler in Freiburg i. B., sowie Herrn Dr. Korschelt in Berlin für ihre freundliche Unterstützung hiermit meinen besten Dank.

Freiburg i. B., im Februar 1888.

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

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Fritze Adolf

Artikel/Article: Ueber den Darmkanal der Ephemeriden. 59-82