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

Beiträge zur Kenntnis der Ephemeriden.

Untersuchungen über die Larve von Heptagenia sulphurea Müller.

Von

Dr. Fr. Wilh. Leue.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Hierzu Tafel III—V.

Einleitung.

Schon im XVIII. Jahrhundert haben die Eintagsfliegen durch ihre eigentümliche Erscheinung, ihr massenhaftes Auftauchen zu bestimmten Jahreszeiten und ihr plötzliches Verschwinden die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen, und seit dieser Zeit ist die Ephemeriden-Literatur durch zahlreiche Arbeiten recht erheblich angewachsen. Jedoch die meisten Autoren beschäftigen sich in der Hauptsache nur mit den Imagines, und auch von diesen ist hauptsächlich die Systematik unter Beifügung biologischer Beobachtungen bearbeitet worden. Erst in neuerer Zeit ist den Larven dieser Tiere mehr Aufmerksamkeit gewidmet worden; doch sind anatomisch-histiologische Untersuchungen nur bei einigen Species, besonders bei Cloëon ausgeführt worden. So erschien es wohl angebracht, eine weniger untersuchte Ephemeridenlarve in monographischer Darstellungsweise zu bearbeiten. Auf den Rat meines verehrten Lehrers Herrn Professor Dr. Deegener habe ich es daher unternommen, die Larve von Heptagenia sulphurea Müller in dieser Weise zu untersuchen. Es ist nun natürlich nicht der Zweck dieser Arbeit, eine vollständige Monographie dieser Larve zu geben, vielmehr sollen hier nur, wie ja schon der Titel sagt, die wichtigsten Organsysteme und, soweit möglich, ihre Physiologie behandelt werden. Da ich in der mir bekannt gewordenen Literatur von der Larve vorliegender Species weder eine äußere morphologische Beschreibung, noch eine Abbildung auffinden konnte, so habe ich der anatomisch-histiologischen Untersuchung eine genauere Darstellung der äußeren Morphologie vorangestellt.

Eine angenehme Pflicht ist es mir, auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimen Regierungsrat Professor Dr. F. E. Schulze meinen aufrichtigsten Dank für die gütige Bereitwilligkeit auszusprechen, mit der er mir die reichen Hilfsmittel des Zoologischen Instituts für diese Arbeit zur Verfügung stellte. Vielen Dank schulde ich ferner dem ersten Assistenten dieses Instituts, Herrn Professor Dr. Deegener, für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für den stets gern gewährten Rat.

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

Literatur.

Im Folgenden gebe ich nun eine kurze Übersicht über die in Frage kommende Literatur; jedoch ist natürlich nicht beabsichtigt, eine vollständige Bibliographie zu bieten. Vielmehr beschränke ich mich hier auf die Aufführung der wichtigsten Hauptwerke sowie der mit dieser Arbeit in engem Zusammenhange stehenden Abhandlungen.

Als erster bildet schon J. Swammerdam in seiner Biblia Naturae 1737 eine Ephemeridennymphe mit den Grundzügen ihrer Organisation ab; es handelt sich jedenfalls um eine Species der Gattung Ephemera. Die wichtigsten Organsysteme sind hier schon mit einer in Anbetracht der primitiven Methoden bewundernswerten Genauigkeit dargestellt.

Dann veröffentlicht Réaumur in seinen Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes die Beschreibung der Imagines einiger Species (Palingenia, Ephemera, Cloëon) und gibt vor allem recht genaue biologische Beobachtungen.

Es folgen dann Arbeiten von K. Degeer (1779), Schäffers (1779), M. Stephens (1835), A. H. Davis (1835), H. Burmeister (1839) Handbuch der Entomologie, Rambur (1842) und anderen. 1843 veröffentlichte dann F. J. Pictet sein für die Systematik der Ephemeriden grundlegendes Werk: Histoire naturelle des Insectes névroptères; Famille des Ephémérines. Pictet gibt hier recht gute Diagnosen und Abbildungen einer ganzen Anzahl von Species; auch die Imago der hier zu behandelnden Heptagenia sulphurea beschreibt er unter dem Namen Baëtis sulphurea. Er teilt die Larven der Ephemeriden ein in grabende (fouisseuses), platte (plattes), schwimmende (nageuses) und kriechende (rampantes). Nach diesem System gehört unsere Heptagenia sulphurea zu den „platten" Larven. Eigene anatomische Untersuchungen hat Pictet jedoch nicht gemacht; hier bezieht er sich auf seine Vorgänger.

Von den darauf folgenden Werken nenne ich noch: F. Brauer, Die Neuropteren Europas und insbesondere Oesterreichs mit Rücksicht auf ihre geographische Verbreitung 1876.

1877 gab dann Palmén (Zur Morphologie des Tracheensystems, Helsingfors) eine genauere Darstellung des Respirationssystems; insbesondere weist er nach, daß die Tracheenkiemen der Ephemeridenlarven und die Stigmen der Imagines genetisch nichts mit einander zu tun haben. In einer späteren Arbeit hat er dann außer den Geschlechtsorganen noch den Darmkanal, insbesondere mit Bezug auf die Geschlechtsorgane bei verschiedenen Arten untersucht (Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten, Helsingfors 1884).

Anatomische Untersuchungen haben wir ferner von A. Vayssière (Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines; Annales des sciences naturelles, 6. sér. Zool. tom. XIII 1882). Jedoch beruhen seine Angaben nur auf Präparationen mit Nadel und Skalpell und sind daher recht ungenau.

1888 gibt dann Eaton in seiner Monographie der Ephemeriden

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

eine systematische Darstellung dieser Familie, die auch heute noch im wesentlichen in Geltung ist.

Von neueren Werken sind noch zu nennen: M. Rostock, Die Netzflügler Deutschlands, Zwickau 1888. R. Tümpel, Die Gradflügler Mitteleuropas, Eisenach 1901. Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 8: Fr. Klapálek, Ephemeridae, Jena 1909. Für die Bestimmung der Eintagsfliegen kommen hauptsächlich die beiden letzten Werke in Frage; doch kann man danach die Nymphen resp. Larven nur bis zur Gattung bestimmen.

Zum Schlusse dieses Abschnittes nenne ich noch einige neuere Arbeiten, die mit vorliegenden Untersuchungen in engerem Zusammenhang stehen. Es sind dies: A. Fritze, Ueber den Darmkanal der Ephemeriden, und R. Sternfeld, Die Verkümmerung der Mundteile und der Funktionswechsel des Darmes bei den Ephemeriden. Auf diese, wie auf die Fritzesche Arbeit werde ich später genauer zu sprechen kommen.

Endlich erschien dann noch, als sich meine Untersuchungen bereits dem Abschlusse näherten, H. Drenkelfort, Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von Siphlurus lacustris. Wir finden hier besonders biologische Beobachtungen.

Material und Methode.

Die für die vorliegende Arbeit verwendeten Larven von Heptagenia sulphurea stammen fast durchweg aus dem Müggelsee bei Berlin. Als ergiebigster Fangplatz erwies sich hier der Schilfbestand hinter der Mole des Königlichen Instituts für Binnenfischerei in Friedrichshagen. Geschützt vor der starken Brandung, herrscht hier im flachen Wasser mit schlammigem Boden ein reges Leben aller möglichen Süßwasserorganismen. Von Ephemeriden fand ich stets mit den Heptagenialarven zusammen in großen Mengen die Larven von Cloëon und Caenis. Die Fangmethode war folgende: Mit einem sogenannten Pfahlkratzer streifte ich in dem Schilf dicht über dem Boden dahin. Der Inhalt des Netzes wurde dann in einen Eimer voll Wasser gespült. Dies wurde mehrfach wiederholt, und schließlich wurde der Inhalt des Eimers im Institut in einer kleinen Schale nach einander durchgesehen. Die Larven direkt aus dem Netze herauszusuchen, empfiehlt sich nicht, da die gelblich braunen Tiere in dem gleichgefärbten Detritus leicht übersehen werden.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich nicht versäumen, dem Direktor des Instituts für Binnenfischerei, Herrn Professor Dr. P. Schiemenz, meinen wärmsten Dank auszusprechen für die Bereitwilligkeit, mit der er mir jederzeit die Einrichtungen des Instituts zur Verfügung stellte.

Die Larven hielt ich im hiesigen Zoologischen Institut meist in flachen Glasschalen, in denen einige Sprosse von Elodea canadensis schwammen, und die auf eine Unterlage von weißem Papier gestellt wurden. In diesen Schalen lassen sich die Tiere jederzeit leicht beobachten, und bei etwa wöchentlicher Erneuerung des Wassers halten sie sich sehr lange am Leben.

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

Für die Untersuchung wurden die Tiere sowohl unter der Lupe präpariert als auch in Schnittserien zerlegt.

Für die erstere Methode wurden die Larven in 93 prozentigem Alkohol oder Carbol-Glycerin konserviert. Namentlich letzteres erwies sich hierzu sehr geeignet. Das Material wird nicht so hart und spröde wie das in Alkohol konservierte und läßt sich mit Nadel und Skalpell leicht bearbeiten.

Für die Schnittmethode erwiesen sich als beste Konservierungsflüssigkeiten Carnoys Gemisch (6 Teile abs. Alkohol, 3 Teile Chloroform, 1 Teil Essigsäure) und eine Lösung von 96 prozentigem Alkohol, 60 Teile; Formol, 40 %, 45 Teile und 2 Teilen Essigsäure. Erstere Lösung ließ ich 5 bis 10 Minuten einwirken, letztere ca. 4 Stunden.

Größere Exemplare wurden vor der Konservierung durch einen schnellen Schnitt mit der Schere in zwei Teile zerlegt, um das Eindringen der Flüssigkeit zu erleichtern.

Weniger gute Resultate erhielt ich mit Pikrinsäure (konzentrierte Lösung in 63 prozentigem Alkohol) und konzentrierter Sublimatlösung mit Zusatz von einigen Tropfen Essigsäure auf 25 ccm.

Es wurden Serien von 5 μ Schnitten angefertigt, und zwar in frontaler, sagittaler und transversaler Richtung.

Für die Kernfärbung verwendete ich Hämatoxylin nach Delafield und Ehrlich, für die Nachfärbung die van Giesonsche Lösung (Pikrinsäure-Säurefuchsin) und Eosin. Recht gute Resultate gab auch eine Kernfärbung mit Boraxkarmin mit einer Nachfärbung mit Bleu de Lyon. Die angegebenen Messungswerte stellen Durchschnittswerte aus einer größeren Anzahl von Messungen dar. Sie beziehen sich, falls nichts anderes bemerkt ist, auf fast erwachsene Larven, bezw. Nymphen.

Wie schon oben erwähnt, ist es nach den vorliegenden Werken nicht möglich, die Larven der Ephemeriden bis zur Species zu bestimmen. Um nun dies einwandfrei festzustellen, hielt ich größere Larven, resp. Nymphen bis zum Ausschlüpfen der Subimagines in Aquarien und bestimmte dann die Subimagines.

Äußere Morphologie.

Die in diesem Abschnitt gegebene Darstellung der Morphologie bezieht sich auf ältere Larven, etwa von 5 mm Körperlänge an, resp. Nymphen. Bei jüngeren Larven zeigen sich Abweichungen, besonders in Bezug auf die Tracheenkiemen, da diese erst im Laufe der postembryonalen Entwicklung gebildet werden.

Im Gegensatze zu vielen anderen Ephemeridenlarven ist der Körper der Heptagenialarven nicht drehrund, sondern dorso-ventral abgeflacht. Pictet stellt sie ja dementsprechend zu seinen „larves plattes". Kopf, Thorax und Abdomen sind wie bei den meisten anderen Eintagsfliegen deutlich zu unterscheiden.

Der Kopf. Betrachten wir die Larve von Heptagenia sulphurea von der dorsalen Seite, so erscheint uns der Kopf etwa in Form einer Ellipse, deren große Achse zur Körperachse senkrecht steht. Auch

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

am Kopfe macht sich die Abplattung bemerkbar, die für diese Gattung charakteristisch ist. Während z. B. der Kopf von Cloëon von der Seite betrachtet in der äußeren Form einige Ähnlichkeit mit dem Kopfe der Locustiden zeigt, ist der Kopf unserer Heptagenialarve etwa so lang wie hoch, wie dies ja z. B. auch aus dem in Fig. 11 dargestellten Medianschnitt ersichtlich ist.

An der dorsalen, gewölbten Kopfkapsel sind Epicranium und Clypeus noch leicht erkennbar. Das Epicranium wiederum läßt deutlich eine linke und eine rechte Hälfte unterscheiden, die in der Medianlinie durch eine deutlich erkennbare Naht verbunden sind. Jeder dieser Teile trägt eins der großen seitlichen Facettenaugen und einen Lateralocellus, und zwar liegen diese Ocellen direkt vor dem Innenrande der Facettenaugen, dicht am rostralen Rande des Epicraniums. Der Clypeus läßt bei unserer Larve keine mediane Naht mehr erkennen, er erscheint vollkommen einheitlich. Auf der sogenannten Stirn ist ein Besatz von feinen Härchen, offenbar Sinneshaaren, leicht zu erkennen. Der Clypeus trägt den Medianocellus und die beiden Fühler. Nach der Ventralseite hin setzt er sich in das Labrum, die Oberlippe fort. Diese stellt jedoch keinen eigentlichen Mundteil dar, da sie nicht aus einer embryonalen Extremitätenanlage hervorgeht. Die Fühler sind etwas länger als der Kopf breit ist, also verhältnismäßig groß. Man kann an ihnen die drei Hauptteile der Insektenantennen leicht unterscheiden. Dem Clypeus sitzt zunächst ein kurzes, breites Glied auf, das Basalglied. Darauf folgt das Pedicellum, welches etwas schmaler und über doppelt so lang als breit ist. Auf dieses endlich folgt das ahlförmige Flagellum. Dieses besteht hier aus ca. 24 Gliedern, welche an dem basalen Ende ziemlich kurz, stets kürzer als breit, sind, aber nach dem apicalen Ende zu an Länge zunehmen. Jedes dieser Glieder des Flagellums trägt an seinem basalen Ende einen ringförmigen Besatz von feinen Borsten. Einen Besatz von stachelförmigen Borsten, wie es für andere Ephemeridenlarven beschrieben worden ist, habe ich jedoch nicht konstatieren können.

Der ventrale Teil der Kopfkapsel ist im Gegensatz zu dem dorsalen fast eben. Er läßt keinerlei Nähte erkennen, sondern erscheint bei unserer Larve als vollkommen einheitliches Gebilde. Drenkelfort (1910) nennt diesen Teil „Mundfeld“ und gibt an, daß er sich hierin Vayssière anschließe. Ich habe jedoch diesen Terminus bei Vayssière nirgends finden können. Dieser Autor bezeichnet diesen Teil vielmehr (S. 25) als Ventralfeld (plan ventral), und ich möchte diesen Ausdruck auch beibehalten, da er die Lage dieses Teiles der Kopfkapsel unzweideutig und klar zum Ausdruck bringt. Dieses Ventralfeld umschließt die Mundöffnung und trägt die echten Mundteile: Mandibeln, erste Maxillen und die verwachsenen zweiten Maxillen, das Labium. Diese Mundteile will ich jedoch erst bei der Besprechung des Verdauungssystems genauer behandeln, da sie in physiologischer Hinsicht eng zu diesem Organsystem gehören.

Vayssière unterscheidet dann noch ein drittes Feld (plan postérieur), welches das Foramen occipitale umgrenzt. Dieses Feld besteht auch

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

bei unserer Larve aus einem einzigen unpaaren Stück; es verbindet das Ventralfeld mit den beiden Hemisphären des Epicraniums und schließt so die Kopfkapsel analwärts.

Der Thorax. An den Kopf schließt sich eng der Thorax an. Er besteht wie bei allen Insekten aus drei Segmenten, Pro-, Meso- und Metathorax, von denen jeder ein Beinpaar trägt. Alle drei Segmente sind bei unserer Species ohne weiteres leicht zu unterscheiden. Auf der dorsalen Seite erscheinen sie ein Stück in einander eingeschoben, auf der ventralen Seite dagegen sind Meso- und Metathorax nur durch eine flache Einkerbung von einander abgesetzt (Fig. 11). Von der dorsalen Seite betrachtet, erscheinen sie alle breiter als lang, doch ist der Mesothorax am mächtigsten entwickelt. Die Abplattung des ganzen Tieres tritt am Thorax am wenigsten in Erscheinung, doch ist auf Transversalschnitten die Abflachung auch bei dieser Körperregion noch deutlich erkennbar.

Die Beine lassen die fünf Teile der typischen Insektenextremität leicht erkennen. Coxa, Trochanter, Femur, Tibia, Tarsus sind gut ausgebildet. Alle drei Beinpaare sind ziemlich gleichmäßig entwickelt; bei allen sind Femur, Tibia und Tarsus stark abgeflacht. Eigentümlicherweise ist das Gelenk zwischen Tibia und Tarsus offenbar nicht ausgebildet. Äußerlich wenigstens ist es nicht zu erkennen, und ich habe auch weder bei lebenden noch konservierten Tieren eine Beugung an dieser Stelle beobachtet. Tibia und Tarsus bilden vielmehr stets eine ziemlich grade Linie. Der Tarsus nun besteht bei unserer Larve an sämtlichen Beinen nur aus einem einzigen Glied. Erst bei der Häutung der Nymphe zur Subimago teilt er sich in fünf Tarsalia, wie es für die ganze Gattung bei Subimagines und Imagines typisch ist. An den Tarsus schließt sich eine einfache Kralle. Diese ist ziemlich lang, etwa ein Drittel so lang als der Tarsus und erscheint daher bei flüchtiger Beobachtung leicht als ein zweites Tarsalglied.

An den Beinen unserer Spezies habe ich fiederförmige Borsten, wie sie für andere Arten beschrieben sind, nicht gefunden. Dagegen findet sich ein reicher Besatz von einfachen Borsten und Härchen. Zunächst ist das Femur an den Schmalseiten bei sämtlichen Beinen mit vielen starken, stachelförmigen Borsten besetzt. Ferner ist überall die Tibia und bei dem vorderen Beinpaar auch der Tarsus auf der oberen Schmalseite mit einem Borstenbesatze versehen, während sowohl Tibia wie Tarsus sämtlicher Beine auf der unteren Schmalseite reich mit feinen Härchen bestanden sind. Diese letzteren dienen offenbar der Übertragung von Tastempfindungen, während die starken Borsten Schutzwaffen darstellen.

Außer den Beinen sitzen dorsal am Meso- und Metathorax je ein Paar larvaler Flügel, die Anlagen der Flügel der Imago. Von diesen ist das vordere, am Mesothorax inserierende Paar das bei weitem größte; von diesem mesothorakalen Paar werden bei älteren Larven die beiden metathorakalen vollkommen überdeckt, so daß sie ohne weiteres überhaupt nicht zu erkennen sind.

Das Abdomen. An den Thorax schließt sich als letzter Körper-

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

abschnitt das Abdomen an. Dieses ist von allen Körperregionen am stärksten dorso-ventral abgeplattet.

Über die Anzahl der Abdominalsegmente der Ephemeriden liegen nun sehr verschiedene Angaben vor. Ich will hier nur kurz einige davon mitteilen. Pictet gibt für alle von ihm beschriebenen Species neun Segmente an, ebenso Eaton (S. 12). Vayssière dagegen weist diese Zahl als unrichtig zurück. Er konstatiert für alle von ihm untersuchten Arten zehn Segmente, und diese Zahl wird auch von Heymons für Ephemera und Caenis bestätigt. Merkwürdigerweise gibt dann wieder Tümpel für die Larven neun Segmente an, während er für die Imagines zehn zählt. Schließlich hat dann Drenkelfort (1910) für Siphlurus lacustris wieder zehn Segmente festgestellt.

Für unsere Species lassen sich nun, wenn man das Tier von der dorsalen Seite betrachtet, leicht zehn Segmente erkennen, welche alle deutlich von einander abgesetzt sind; von der ventralen Seite betrachtet erscheint allerdings das zehnte Segment vom neunten weniger deutlich gesondert.

Bei allen Segmenten sind die Tergite stark gewölbt, während die Sternite fast ganz eben oder nur flach gewölbt sind. An den Pleuren sind die Segmente mit Ausnahme des letzten in einen Stachel ausgezogen.

Als wichtigste Anhänge des Abdomens müssen wir die Tracheenkiemen betrachten. Von den zehn Abdominalsegmenten tragen nur die sieben vordersten je ein Paar dieser Respirationsorgane, wir haben also sieben Paar Tracheenkiemen. Von diesen bestehen die vordersten sechs aus einem blattförmigen und einem büschelförmigen Teil (Fig 1 und 2), während beim siebenten Paar nur der blattförmige vorhanden ist (Fig. 3). Bei den ersteren ist der blattförmige Teil stets über dreimal so lang als der büschelförmige und verdeckt den letzteren fast völlig, so daß dieser, wenn man das Tier von der dorsalen Seite betrachtet, der Beobachtung leicht entgeht.

Der blattförmige Teil der Tracheenkiemen der ersten sechs Abdominalsegmente hat bei älteren Larven und Nymphen etwa die Form eines Fliederblattes, jedoch ohne den herzförmigen Einschnitt der Blattbasis eines solchen zu zeigen (Fig. 1 und 2), während bei jungen Tieren die Spitze weniger ausgezogen ist. Die Kieme des siebenten Abdominalsegmentes dagegen erscheint mehr lanzettförmig (Fig. 3). Bei den vorderen sechs Paaren ist dieser blattförmige Teil etwa doppelt so lang als breit, bei diesem letzten Paar dagegen etwa dreimal so lang als breit.

Klapálek (1909) unterscheidet in seiner von Eaton übernommenen Bestimmungstabelle der Nymphen: Kiemenblättchen schmal lanzettförmig: Heptagenia; die vorderen Kiemenblättchen ellipsoid, die hinteren von länglich eiförmigen in eiförmige übergehend, bei jüngeren Stücken sind sie schmäler und eher dreieckig: Ecdyurus. Aus dem oben über die Kiemenblättchen von Heptagenia sulphurea Gesagten und den beigefügten Abbildungen geht hervor, daß diese Diagnose für die vorliegende Species nicht genau zutrifft. Allerdings erscheinen

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

die Kiemen, wenn man das lebende Tier von der dorsalen Seite betrachtet, oft lanzettförmig, da ihre Fläche nicht in der Frontalebene des Tieres liegt, sondern mit dieser einen ziemlich großen spitzen Winkel bildet. Ebenso wenig zutreffend für diesen Fall ist Tümpels (1901) Diagnose: „Untergattung Heptagenia: Mit drei Schwanzborsten. Blattförmiger Teil der Kiementracheen sehr schmal, fadenförmiger ungefähr so lang wie der blattförmige."

Die in diesen Kiemenblättchen verlaufenden Tracheenstämme lassen eine Verästelung bis zum zweiten Grade erkennen. Bei dem dritten bis siebenten Paar (Fig. 2 und 3) ist in jeder Kieme nur ein Hauptstamm vorhanden, der dieselbe vom Grunde bis zur Spitze durchzieht und nochmals verzweigte Seitenäste abgibt, so daß diese Kiemenblättchen mit einem Laubblatt mit seiner Nervatur große Ähnlichkeit haben. Bei den ersten beiden Paaren dagegen geht vom Grunde außerdem noch ein zweiter weniger kräftiger Hauptstamm aus (Fig. 1).

Von den übrigen Abdominalsegmenten ist noch das letzte erwähnenswert. Auf seiner Ventralseite trägt es die Afteröffnung, bedeckt von drei Afterklappen. Dorsal liegt die unpaare sichelförmige Lamina supraanalis, ventral die beiden Laminae subanales. Ferner trägt dieses Segment die drei Schwanzborsten. Diese sind bei unserer Species alle gleich gut entwickelt und im Verhältnis zur Körpergröße sehr lang, etwa eineinhalbmal so lang als der übrige Körper. Längere Haare finden sich an ihnen nicht, vielmehr trägt jedes Glied an seinem distalen Ende nur einen Kranz kurzer borstenartiger Härchen.

Es bleibt nun nur noch übrig, eine kurze Beschreibung der Färbung unserer Larve zu geben. Hier sind wiederum besonders die fast ausgewachsenen Larven bezw. die Nymphen in Betracht gezogen; bei jüngeren Tieren ist die Zeichnung noch weniger ausgeprägt.

Die Ventralseite zunächst zeigt eine ziemlich gleichmäßige, schwach gelbliche Färbung. Eine prägnante Zeichnung finden wir hier nicht, diese beschränkt sich vielmehr auf die dorsale Seite. Die Grundfarbe dieser letzteren nun ist durchweg ein blasses Ockergelb, auf das die Zeichnung in sepiabraunen bis rötlich-braunen Tönen aufgesetzt ist.

Auf dem Epicranium finden wir zunächst zwischen den beiden Facettenaugen zwei parallele Längsbinden. An diese stößt mit einer Ecke eine etwa rhombische Figur des Clypeus an. Ferner finden wir auf dem Kopfe noch, rostral von den Seitenaugen, zwei kurze, fast fleckenartige Binden, welche an die lateralen Ecken der erwähnten Clypeuszeichnung anstoßen. Die Seitenaugen selbst erscheinen bei auffallendem Licht silbergrau bis tiefschwarz, während die Ocellen stets rein schwarz sind.

Auf den drei thorakalen Tergiten finden wir in der Mediane eine mattgraue schmale Linie, die sich gegen den caudalen Rand jedes Segmentes etwas verbreitert. Daneben finden wir symmetrisch jederseits noch zwei braune Längsbinden auf jedem Tergiten, also im ganzen vier. Diese Zeichnung ist am deutlichsten auf dem Prothorax; auf dem Meso- und Metathorax erscheint sie mehr verwaschen.

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

Die Tergite des Abdomens zeigen alle eine recht gleichmäßige Zeichnung. In der Mediane finden wir auf jedem Segment eine mattgraue Längsbinde, die sich caudalwärts in zwei Äste spaltet. Auf jeder Seite davon sehen wir ferner eine sepiabraune Längsbinde, die mit den Enden der Gabeläste in Verbindung steht. Jedes Segment erscheint ausserdem mit einem schmalen hellbraunen Rand umzogen.

Die Beine zeigen mehr eine graugrünliche Grundfarbe, besonders Tibia und Tarsus. Das Femur ist schwach carmoisinrot angehaucht und trägt zwei unregelmäßige Querbinden. Besonders farbenprächtig ist diese Zeichnung bei dem prothorakalen Beinpaar.

Die Tracheenkiemen erscheinen mattgrau mit einem schwachen gelblich-braunen Anflug, die Tracheen derselben dunkelbraun bis schwarz.

Die Schwanzfäden endlich zeigen eine blaßgelbliche Grundfarbe, während das caudale Ende eines jeden Gliedes eine ringsum laufende braune Binde trägt, so daß die Schwanzfäden braun geringelt erscheinen.

Biologisches.

Die Larven von Heptagenia sulphurea bewohnen größere, langsamer fließende Gewässer oder größere klare Seen. Hier findet man sie ausschließlich an Stellen mit reichlicher Vegetation, z. B. in Schilfbeständen und in der Bodenflora von Elodea canadensis und Myriophyllum. Sandige, öde Stellen meiden sie völlig.

Ihre Nahrung ist fast ausschließlich vegetabilisch, kleinere Tiere, besonders Rotatorien, werden wohl nur gelegentlich durch Zufall aufgenommen. Die wichtigste Nahrung bilden unzweifelhaft Detritus und Diatomeen. Man sieht die Tiere im Aquarium häufig auf einem vermoderten Pflanzenteilchen sitzen und eifrig daran nagen. Andererseits sind die Tiere aber auch ohne Zweifel imstande, feineren Detritus und besonders Diatomeen ohne kauende Bewegung der Mundwerkzeuge sondern durch bloßes Aufsaugen aufzunehmen. Bei der Besprechung des Verdauungssystems werde ich darauf zurückkommen. Hier will ich nur noch erwähnen, daß ich diese Art der Nahrungsaufnahme auch deutlich bei den von mir in Glasschalen gehaltenen Tieren habe beobachteten können.

Da unsere Larven also stets reichlich mit Nahrung versehen sind, so haben sie es nicht nötig, auf Raub auszugehen. Sie sitzen meist träge da und bewegen nur die Tracheenkiemen, um das zur Atmung nötige frische Wasser herbeizustrudeln.

Die Fortbewegung geschieht in der Hauptsache durch Schwimmen. Hierbei werden die Tracheenkiemen dicht an den Körper gelegt, für die Fortbewegung kommen sie nicht in Betracht.

Dasselbe hat schon Drenkelfort für Siphlurus lacustris beobachtet. Die Ansicht Tümpels, daß die Tracheenkiemen die Larve beim Schwimmen vielleicht unterstützen, trifft also auch für unsere Spezies nicht zu.

Ebenso habe ich auch an den Beinen keine rudernde Bewegung

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

beobachtet, wie dies Drenkelfort für Siphlurus lacustris annimmt. Diese werden vielmehr beim Schwimmen ebenfalls dem Körper lose angelegt. Die starke Abflachung der Beine hat also wohl nur den Zweck, dem Wasser beim Schwimmen einen möglichst geringen Widerstand zu bieten.

Die Schwimmbewegung kommt vielmehr durch Auf- und Abschlagen des Abdomens mit den Schwanzfäden zustande. Ebenso wie dies Drenkelfort für Siphlurus lacustris beobachtete, habe ich auch für Heptagenia sulphurea feststellen können, daß die Schwimmbewegungen der jungen Larven viel hastiger sind als die der älteren. Drenkelfort erklärt dies wohl zutreffend mit der verhältnismäßig größeren Länge der Schwanzborsten bei den älteren Tieren.

Ihrer Beine bedienen sich die Tiere zur Fortbewegung ziemlich selten. Sie können laufend auch keine große Behendigkeit entwickeln, wie etwa die meisten Plecopterenlarven. Vielmehr schreiten sie ziemlich schwerfällig dahin.

Wieviel Häutungen bei unserer Species während des Larvenlebens vorkommen, habe ich leider nicht beobachten können, da es mir nicht gelang, die Tiere vom Larvulastadium bis zur Nymphe am Leben zu erhalten.

Das Larvenleben dauert bei Heptagenia sulphurea nach meinen Beobachtungen ein Jahr. Ich habe jedenfalls niemals zu gleicher Zeit Larven gefangen, deren Altersunterschied sehr groß erschien; er mochte wohl höchstens zwei bis drei Monate betragen. Dieser Unterschied erklärt sich daraus, daß bei uns diese Eintagsfliege vom Mai bis in den Oktober hinein fliegt. Mehrere Generationen sind nach meinen Beobachtungen in einem Jahre nicht vorhanden. Andererseits schlüpften sämtliche Larven, die ich im März fing, noch in demselben Sommer aus. Ich kann also wohl mit ziemlicher Sicherheit für Heptagenia sulphurea eine Larvenperiode von etwa einem Jahre annehmen.

Anatomisch-histiologische Untersuchungen.

1. Hautskelett.

Exoskelett. Das Exoskelett umhüllt bei unserer Larve alle Körperteile als ziemlich gleichmäßige Chitincuticula. Auf Schnitten durch diese Cuticula lassen sich mit der Gieson-Färbung leicht zwei über einander liegende differente Schichten nachweisen, eine äußere, welche sich mit Pikrinsäure gelb färbt, und eine innere, welche sich mit Säurefuchsin rot färbt. Von diesen beiden Teilen ist augenscheinlich die äußere die festeste und widerstandsfähigste. Beim Schneiden splittert sie leicht, und auf Schnitten erscheint sie stets als feste, solide Masse. Die äußere Schicht dagegen erscheint weniger widerstandsfähig und zeigt oft ein zerschlissenes faseriges Aussehen. Vosseler spricht diese innere Schicht nach seinen Untersuchungen an anderen Insekten als eine mit der Zellulose in jeder Hinsicht vollkommen übereinstimmende Schicht an.

Je nach der größeren oder geringeren Beanspruchung weist nun

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

die Cuticula an den verschiedenen Körperteilen eine verschiedene Dicke auf. Nachstehend gebe ich einige Werte für fast erwachsene Larven bezw. Nymphen. Hier zeigt die Cuticula der Kopfkapsel durchschnittlich eine Dicke von ca. 17 μ, wovon 12,5 μ auf die innere (rote) und 4,5 μ auf die äußere (gelbe) Schicht entfallen. Etwas schwächer ist die Cuticula der dorsalen Seite des Thorax und des Abdomens ausgebildet. Hier wird die innere Schicht 3,5 μ, die äußere 11,5 μ dick, die ganze Cuticula also etwa 15 μ dick. Noch schwächer ist die Cuticula der Ventralseite. Hier mißt die rote Schicht etwa 6 bis 7 μ, die gelbe 3 μ, die ganze Cuticula also etwa 9 bis 10 μ. Die Schwanzfäden endlich zeigen im Durchschnitt eine Cuticula von etwa 7 bis 8 μ, wobei die innere Schicht 5 μ, die äußere 2 bis 3 μ mißt.

Die Matrix der Cuticula oder die Hypodermis ist nicht überall gleich entwickelt. Ihre Dicke schwankt zwischen 35 und 10 μ, und zwar ist sie am stärksten an der dorsalen Seite des Thorax. Die Kerne sind etwa 3,5 bis 5 μ groß, fast stets annähernd kugelig und enthalten ein gleichmäßig verteiltes, ziemlich lockeres Chromatin. Zellgrenzen habe ich nicht immer mit Bestimmtheit erkennen können, doch läßt der Abstand der Kerne von einander eine durchschnittliche Größe von ca. 5 bis 10 μ für die einzelnen Matrixzellen erkennen.

Recht ansehnliche Verdickungen zeigt nun die Cuticula an den Segmentgrenzen, und zwar ist hier besonders die äußere, also die widerstandsfähigste Schicht verstärkt. Diese Verdickungen sehen wir auf allen Längsschnitten, die wir durch das Tier führen (Fig. 4), besonders mächtig jedoch am Abdomen. Sie stellen rippenartige Skeletteile dar, welche den Körper etwa wie Tonnenreifen umschließen. Diese Leisten werden etwa 25 μ dick, wovon 10 μ auf die äußere (gelbe), also widerstandsfähigste, und 15 μ auf die innere (rote) Schicht entfallen.

Diese starken Chitinleisten sind von Wichtigkeit als Anheftungspunkte für die Körpermuskulatur. Unsere Larven schwimmen ja durch Auf- und Niederschlagen des Abdomens. Hier an diesen Verdickungen nun setzen kräftige Muskeln an, welche andererseits an der Cuticula des vorhergehenden Segments inserieren. Durch abwechselnde Kontraktionen der Muskeln der Dorsalseite und denen der Ventralseite wird dann das Abdomen auf- und niedergeschlagen.

Endoskelett. Außer diesem äußeren Cuticularskelett ist nun noch das innere Kopfskelett, das Tentorium, gut entwickelt. Es besteht zunächst aus einem flachen plattenartigen Hohlkörper, welcher ventral vom Kropf liegt. Von diesem gehen drei Paare von sogenannten Endosteriten aus. Das eine Paar zieht zum Clypeus, das zweite ventralwärts zu den Mundteilen, während das dritte analwärts gerichtet ist und an dem hinteren Teile der Kopfkapsel endigt.

Das ganze Endoskelett verrät noch deutlich seine Herkunft aus einer Einstülpung des Exoskelettes. Seine sämtlichen Teile sind hohl und kommunizieren direkt mit der Außenwelt. Die Wände dieser Hohlräume zeigen denselben Bau, wie er weiter oben für das Exoskelett beschrieben wurde. Die Cuticula zeigt bei der van Giesonschen Färbung

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

auch hier eine gelbe und eine rote Schicht. Für den zentralen Hohlkörper sind die Maße: gelbe Schicht: 6 μ, rote Schicht: 5 μ, also ganze Cuticula 11 μ. Entsprechend der Entstehung des Tentoriums als eine Einstülpung ist die gelbe Schicht gegen das Lumen desselben gerichtet. Der roten Schicht liegt überall die Matrix an, welche denselben Bau wie die Matrix des Exoskeletts zeigt; sie ist etwa 5 μ dick.

Das Tentorium ist in erster Linie von Wichtigkeit als Stützpunkt für die Muskulatur des Kopfes. An den beiden ventro-orad verlaufenden Endosterniten setzen die Muskeln der Kauwerkzeuge an. An der Mittelplatte dagegen inserieren vor allem die Dilatatoren des Oesophagus. Ferner ist diese letztere noch von Wichtigkeit für die Aufhängung des Mitteldarms. Etwas seitlich von der Medianebene nämlich zieht jederseits ein Strang von festem Bindegewebe zum Vorderende dieses Darmabschnittes und fixiert ihn so in seiner Lage.

Häutungen. An den regelmäßigen Häutungen der Larve ist das gesamte Cuticularskelett einschließlich des Tentoriums beteiligt. Da nun das Tier beständig wächst, so ist die Chitinhülle für die vergrößerte Matrix nach jeder Häutung bald wieder zu eng. Diese ist daher gezwungen, sich in Falten zu legen. Am Körper unserer Larve selbst treten diese weniger auffallend hervor, da bei dem langsamen Wachstum des Tieres und den vielen Häutungen der Unterschied jedesmal nicht so bedeutend ist. Wir finden daher hier nur kürzere Zeit vor jeder Häutung eine leichte Faltung der Matrix mit der jungen Cuticula unter der alten Chitinhülle, besonders am Clypeus und an den Abdominalsegmenten.

Bedeutender im Verhältnis hierzu ist die Längenzunahme der Schwanzborsten und der Flügelanlagen. Besonders sind die Schwanzfäden bei jüngeren Tieren verhältnismäßig viel kürzer als bei ausgewachsenen Larven. Hier zeigt infolgedessen die Matrix vor jeder Häutung eine starke Faltung, wie dies an dem in Figur 5 dargestellten Medianschnitt durch die mittlere Schwanzborste einer in der Häutung befindlichen Larve leicht zu erkennen ist. Ganz ähnliche Bilder zeigt in diesem Stadium ein Sagittalschnitt durch die Flügelanlagen.

2. Ernährungssystem.

a) Die Mundteile.

Labrum. Die Mundöffnung wird von der dorsalen Seite her von der Oberlippe, dem Labrum bedeckt. Das Labrum gehört ja nicht zu den echten Mundteilen, die aus einer embryonalen Extremitätenanlage hervorgegangen sind, es stellt vielmehr eine unpaare Hautfalte des Clypeus dar. Das Labrum unserer Larve hat etwa die Form eines regelmäßigen Trapezes (Fig. 6), wobei die kleinere Grundlinie die Insertion am Clypeus darstellt. Der distale Rand ist an den Ecken abgerundet und in der Medianebene leicht eingekerbt. Er trägt einen dichten Besatz von Haaren, welche alle medianwärts gekrümmt sind. In der Mittellinie des Trapezes etwa springt jederseits eine kräftige

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

Chitinverdickung in das Innere vor, welche zum Ansatz eines Muskelbündels dient.

Ein Epipharynx, wie er für Siphlurus lacustris von Drenkelfort beschrieben worden ist, fehlt hier.

Mandibel. Die Mandibeln sind bei unserer Larve nicht einander spiegelbildlich gleich. Sie haben beide eine etwa dreieckige Form. Am distalen Ende tragen sie je zwei starke gezähnte Chitinzähne, medianwärts liegt die Kaufläche und zwischen beiden befindet sich ein Büschel feiner Haare, der Rest des rudimentären Palpus mandibularis (Fig. 7 und 8 pm). Ferner findet sich auf der der Medianebene abgekehrten Seite ein kräftiger Besatz langer Haare. Die Kaufläche ist nun bei den beiden Mandibeln verschieden ausgebildet. An der rechten Mandibel (Fig. 7) finden wir eine Mahlfläche, welche kräftige Furchen zeigt und einen Besatz kräftiger Borsten trägt. Die linke Mandibel dagegen (Fig. 8) zeigt eine einzige Reihe von starken, ziemlich langen Chitinzähnen, welche ihrerseits wieder eine Reihe analwärts gerichteter kleiner Zähnchen tragen. Hinter diesem Zahnbesatz findet sich dann auf der Dorsalseite noch eine bogenförmige Reihe kräftiger Haare.

Erste Maxillen. Bei den ersten Maxillen sind Lobus internus, Lobus externus, Stipes und Cardo miteinander zu einem Stück verschmolzen. Dieses trägt an seinem distalen Rande acht einander parallele kammförmige Erhebungen, der mediane Rand dagegen trägt einen Besatz ziemlich langer borstenförmiger Haare. Parallel zu letzterem finden wir ferner auf der dorsalen Seite ebenfalls eine Reihe von Haaren.

Der Tasterträger, das Palparium, ist deutlich abgesetzt. Darauf erhebt sich der zweigliedrige Palpus maxillaris, welcher besonders an seinem distalen Ende ebenfalls mit Chitinhaaren besetzt ist.

Labium. Die beiden zweiten Maxillen sind hier wie gewöhnlich zum Labium, der Unterlippe, verwachsen. Lobus internus und Lobus externus sind noch deutlich zu erkennen; sie tragen an ihrem distalen Rande ebenfalls einen Besatz von Haaren (Fig. 10). Die Labialtaster sind zweigliedrig und äußerst kräftig entwickelt. Das distale Glied trägt an seinem freien Rande einen bürstenförmigen Besatz kräftiger Borsten und Haare, etwas proximal davon findet sich eine leistenförmige Chitinverdickung.

Hypopharynx. Dorsal liegt der Unterlippe die Zunge, der Hypopharynx auf, ohne jedoch mit der ersteren verwachsen zu sein. Wir können hier zunächst ein unpaares medianes Stück von etwa ovaler Gestalt unterscheiden, lateral davon liegt dann jederseits noch ein etwas analwärts gekrümmter Abschnitt. Alle diese drei Teile tragen am distalen freien Rand ebenfalls einen Besatz von Haaren.

Diese bei den einzelnen Mundteilen beschriebenen Borsten und Haare bilden in ihrer Gesamtheit ein dichtes Reusensystem, welches die Mundhöhle gegen das Eindringen von größeren Nahrungsteilen völlig abschließen kann. Nur wenn die Tiere größere Detritustücke mit ihren Mandibeln benagen, werden die Maxillen weiter auseinander geschlagen, sie dienen dann zum Festhalten der Nahrung.

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

b) Der Darmkanal.

Die Prinzipalachse des gesamten Darmkanals liegt bei unserer Larve annähernd in der Medianebene des Tieres, im Gegensatz zu vielen anderen Insekten mit stark gewundenem Darmtraktus.

Mundhöhle. Die Mundöffnung führt zunächst in die Mundhöhle (Fig. 11, Mh). Diese erstreckt sich direkt dorsad und bildet einen ziemlich weiten Sack, dessen Wände von einem Epithel annähernd kubischer Zellen gebildet werden. Diese gehen an der Mundöffnung direkt in die Matrixzellen des Cuticularskeletts über und tragen auf ihrer dem Lumen zugewendeten Fläche eine dünne Chitinintima, die sich ihrerseits an der Mundöffnung direkt in die Cuticula fortsetzt.

Oesophagus. Die Mundhöhle setzt sich direkt in den Oesophagus fort. Dieser steigt hier nicht steil dorsad an, wie es z. B. für Cloëon (Fritze, 1889) beschrieben worden ist, sondern zieht fast direkt, nur leicht dorsal geneigt, analwärts. An seinem oralen Ende ist ihm das Ganglion frontale (Fig. 12 gf) dorsal aufgelagert, von welchem aus der Nervus recurrens (nr) dorsal auf dem Darmtractus analwärts zieht. Die innerste Auskleidung des Oesophagus ist wieder eine dünne Chitinintima; darauf folgt nach außen das Oesophagusepithel. Dieses ist im Durchschnitt etwa 8 bis 9 μ hoch. Die einzelnen Zellen erscheinen etwa ebenso breit, sind also etwa kubisch. Der Kern ist 3,5 bis 5 μ groß, meist kuglig, seltener länglich und vorwiegend mittelständig. Das Chromatin erscheint auf Schnitten in Form gleichmäßig verteilter gröberer Brocken. Meistens ist ein zentraler Nucleolus deutlich erkennbar. Diese Epithelzellen sitzen einer äußerst feinen Basalmembran auf, die nur bei sehr starker Vergrößerung eben zu erkennen ist.

Wie dies bei einer ganzen Anzahl anderer Insekten beobachtet worden ist, zeigt auch hier der Oesophagus mehrere Längsfalten. Betrachten wir zunächst einen Querschnitt durch den Anfangsteil des Oesophagus (Fig. 13), so erscheint uns das Lumen, nur als ein schmaler, querer Spalt, der sich jederseits in zwei Divertikel gabelt, eingeengt durch vier mächtige Längswülste. Ein Stück weiter analwärts bietet uns ein Querschnitt ein Bild, wie es Figur 14 zeigt. Der ventrale Längswulst hat sich in zwei schwächere aufgelöst, während der dorsale etwas weniger ausgedehnt erhalten ist; die beiden seitlichen Wülste verschwinden schon dicht hinter dem Anfang des Oesophagus. Wir haben also im oralen Abschnitte im wesentlichen drei Längswülste, einen dorsalen und zwei ventrale, die sich oralwärts vereinigen. Weiter analwärts flachen sich diese drei Hauptwülste etwas ab, dafür treten aber jederseits zwei weniger mächtige laterale Wülste hinzu, wie es die Figuren 14 und 15 zeigen.

Dieses System von Längswülsten habe ich bei wirklich transversalen Schnitten durch den Oesophagus stets regelmäßig konstatieren können. Wenn Fritze (1889) für Cloëon dipterum ein „unregelmäßiges, sternförmiges Aussehen“ des Querschnittes erhält, so ist das wohl daraus zu erklären, daß seine Schnitte vielleicht in Bezug auf das ganze Tier, nicht aber auf den hier steil ansteigenden Oesophagus genau transversal sind.

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

Das Lumen des Oesophagus ist ziemlich gering; auf meinen Schnittpräparaten betrug es in dorso-ventraler Richtung höchstens etwa 0,025 mm, in lateraler Richtung etwa 0,1 mm.

Der Oesophagus zeigt nun eine recht kräftig entwickelte Muskulatur. Zunächst liegt der Basalmembran der Epithelzellen eine Schicht von Längsmuskeln an (Fig. 12—15 lm), besonders die Falten ausfüllend, welche die Längswülste nach außen zu bilden. Diese Muskelbündel erscheinen am Anfang des Oesophagus bis zu 5 μ dick, nehmen aber analwärts ständig an Mächtigkeit ab und sind schließlich kaum noch erkennbar.

Auf diese Längsmuskulatur folgt dann nach außen zu eine ziemlich kräftig entwickelte Ringmuskulatur. Auch diese ist wieder am kräftigsten direkt am Anfang des Oesophagus ausgebildet und bildet hier einen recht kräftigen ca. 12 bis 15 μ dicken Muskelring. Weiter analwärts nimmt dann auch diese Muskellage an Stärke ab, gewinnt aber kurz vor dem analen Ende des Oesophagus, am Kropf, wieder an Mächtigkeit.

Zu diesen beiden Schichten von Längs- und Ringmuskeln kommt nun noch ein System kräftiger Dilatatoren als Antagonisten der Ringmuskeln. Besonders inserieren diese wiederum am Vorderende des Oesophagus. Auf der ventralen Seite ziehen hier 6 bis 8 Muskelbündel zu der zentralen Platte des Tentoriums (Fig. 12). Auf der dorsalen Seite ziehen besonders kräftige Muskeln (Fig. 15 di) vom Oesophagus zum Clypeus und inserieren hier jederseits symmetrisch zur Medianebene besonders in der Nähe der Antennenbasis. Dorsale Dilatatoren, welche direkt in der Medianebene liegen, wie sie Sternfeld in seiner Figur 6 zeichnet, habe ich nicht konstatieren können. Diese wären ja, zum mindesten allein, auch nicht imstande, gemeinsam mit den zum Tentorium ziehenden Muskeln eine Erweiterung des Oesophagus zu bewirken.

Recht abweichende Angaben fand ich über die Längs- und Ringmuskelschicht. Fritze schreibt in Bezug auf Cloëon dipterum (pag. 6): „Die äußerste Lage ist ein dünnes Peritonaeum, dann folgt Bindegewebe, in welchem Längsmuskelstämme eingelagert sind und hierauf eine starke Ringmuskulatur. “ Sternfeld (pag. 426) berichtet dann (jedenfalls für die Imago von Heptagenia venosa, doch ist dies nicht genau ersichtlich): „Eine Längsmuskelschicht, wie Fritze sie angibt, ist nicht vorhanden.“ Drenkelfort (1910) macht dann für Siphlurus lacustris fast genau dieselben Angaben wie Fritze: „Zu äußerst ist der Darm umgeben von einem ziemlich dünnen Peritoneum, an dieses schließt sich nach innen zu Bindgewebe an, das hier und da von Längsmuskelfasern durchzogen ist. Auf dieses folgt dann eine kräftig entwickelte Ringmuskulatur.“

Daß diese Angaben für Heptagenia sulphurea nicht zutreffen, habe ich mit der vorzüglichen van Giesonschen Färbung unzweifelhaft feststellen können. Auch bei Larven von Cloëon dipterum und Caenis halterata, die ich zum Vergleich mitheranzog, habe ich dieselben Verhältnisse konstatieren können, wie sie oben für unsere Larve beschrieben worden sind. Ich halte es daher für wahrscheinlich, daß

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

von seiten der genannten Untersucher hier ein Irrtum vorliegt. Dies ist bei der Kleinheit des Objektes immerhin leicht möglich, falls nicht sehr starke Vergrößerungen zur Verfügung stehen. Im übrigen würde ja auch diese Anordnung der beiden Muskelschichten in auffallendem Gegensatze zu allen an anderen Insekten gemachten Beobachtungen stehen.

Kropf. Der Oesophagus geht analwarts direkt in den Kropf, Ingluvies, über; dieser erscheint eigentlich nur als eine Erweiterung des ersteren. Immerhin zeigen sich im histiologischen Bau einige Unterschiede. Das Epithel ist zunächst flacher, ca. 6,5 μ hoch, die Kerne dagegen gleichen in Form, Größe und Struktur völlig denen des Oesophagusepithels. Die Intima ist ebenfalls sehr dünn, ebenso die Basalmembran. Die Längsmuskulatur fehlt an diesem Abschnitt völlig, dagegen ist auch hier die Ringmuskulatur recht gut ausgebildet. Letztere erreicht in der Mitte des Kropfes eine Mächtigkeit von etwa 12 bis 15 μ. Wie am Oesophagus, so finden wir auch hier ein System von Längsfalten (Fig. 17), und zwar in der Hauptsache zwei große dorsale Falten und zwei weniger mächtige ventrale. An seinem analen Ende verengert sich der Kropf wieder und springt dann mit einer Ringfalte in das Lumen des anschließenden Mitteldarmes vor.

Imaginalring. Auf der Grenze zwischen diesen beiden Darmabschnitten schiebt sich jedoch noch ein Imaginalring für die Bildung des Vorderdarmepithels ein (Fig. 18). Dieser scheint mir bis jetzt bei den Ephemeriden nicht beschrieben worden zu sein. Fritze, Sternfeld und Drenkelfort beschreiben zwar für mehrere Species die oben erwähnte Ringfalte, nicht aber einen Imaginalring. Das Epithel dieses Ringes kann bei flüchtiger Beobachtung leicht mehrschichtig erscheinen, jedoch ist es in Wirklichkeit stets einschichtig. Die Kerne liegen zahlreich dicht gedrängt bei einander, in den benachbarten Zellen meist einander ausweichend. Die Höhe der einzelnen Zellen beträgt bis zu 35 μ, dabei sind sie, besonders an der Basis, sehr schmal. Die Kerne und die Plasmastruktur unterscheiden sich von denen des Vorderdarmes nicht, doch ist die Chitinintima hier kaum zu erkennen. Nur bei sehr starker Vergrößerung (etwa 1300) erscheint sie als feine, der Epitheloberfläche eng anliegende Lamelle. Die starke Hervorwölbung dieses Epithelringes in das Lumen des Darmtraktus ist wohl auf den Druck der sich vermehrenden Zellen zurückzuführen. Eine wesentliche Bedeutung als Verschlußapparat zwischen Vorder- und Mitteldarm dürfte dieser Ringfalte wohl nicht zukommen. Dafür spricht schon das Fehlen einer Ringmuskulatur.

Daß es sich nun hier wirklich um einen Proliferationsring handelt, dafür spricht vor allem, daß ich nur hier, wenn auch sehr selten, Teilungsfiguren finden konnte, während ich sie im Oesophagus und im Kropfe nie angetroffen habe. Die große Seltenheit der Mitosen erklärt sich leicht aus der langsamen, stetigen Entwicklung mit den zahlreichen Häutungen der Ephemeriden. Den embryonalen Zellen kommt hier auch nicht die Funktion einer Epithelregeneration zu, wie es für die holometabolen Insekten von mehreren Autoren nachgewiesen ist

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

(z. B. Deegener 1904). Vielmehr geht von hier aus einfach das Wachstum des Vorderdarmes aus. Die Zellen des Proliferationsringes flachen sich ab und werden allmählig zu Epithelzellen des Vorderdarmes. Der Ausdruck „Imaginalring" ist also genau genommen für die Ephemeriden nicht zutreffend. Gleichwohl möchte ich ihn beibehalten, da er sich allgemein eingebürgert hat, und da auch im Prinzip kein wesentlicher Unterschied besteht.

Mitteldarm. Der Mitteldarm (Fig. 11 MD) ist hier der ausgedehnteste Teil des gesamten Darmtraktus; er erstreckt sich vom ersten Thoraxsegment bis zum sechsten Abdominalsegment. Zunächst verläuft er vom Kropf aus direkt gradlinig analwärts. Im dritten Abdominalsegment jedoch biegt er ziemlich scharf ventralwärts um, wendet sich jedoch gleich wieder analwärts; es entsteht also an dieser Stelle eine knieförmige Knickung (Fig. 11). An diese schließen sich dann gewöhnlich noch mehrere kleine Falten. Der Aufhängung des Mitteldarmes dienen an seinem oralen Ende die bereits weiter oben erwähnten bindegewebigen Verbindungen mit dem zentralen Teil des Tentoriums. Im übrigen dienen jedenfalls die von den beiden Längstracheenstämmen zum Darm abzweigenden Seitenäste dazu, diesen in seiner Lage zu fixieren.

Histiologisch lassen sich zwei verschiedene Teile am Mitteldarm unterscheiden, doch sind diese nicht scharf von einander geschieden, sondern sie gehen allmählich in einander über. Die Grenze zwischen beiden stellt etwa das erwähnte Knie dar.

Der vordere Abschnitt zeigt in seiner ganzen Ausdehnung einen etwa kreisrunden Querschnitt. Eine ventrale Längsfalte, wie sie Vayssière (1882) für Heptagenia longicauda in seiner Figur 48 abbildet, ist nicht vorhanden.

Das Epithel dieses Teiles (Fig. 19) besteht aus sehr hohen Cylinderzellen, welche einer dünnen Basalmembran aufsitzen. Diese werden in dem im Thorax gelegenen Teil 75 bis 80 μ hoch bei einer Breite von etwa 15 bis 20 μ, analwärts nehmen sie jedoch an Höhe bis auf etwa 50 μ ab. Der Kern ist mittelständig, meist eiförmig, seltener kugelig und etwa 10 bis 15 μ groß, ein ansehnlicher, bis 9 μ großer kugeliger Nucleolus ist leicht wahrnehmbar. Die Chromatinkörner füllen den Kernraum ziemlich gleichmäßig, eine freie Randzone ist nie vorhanden.

Das Plasma der Zellen wird in der Längsrichtung von zahlreichen Strängen durchzogen, sodaß es eine deutliche Längsstreifung erkennen läßt; im apicalen Teile der Zelle ist vielfach eine feine Körnelung (sk) deutlich erkennbar. Diese Körnchen stellen offenbar das Sekret dar. Vakuolen habe ich nicht beobachten können.

Dem Epithel sitzt überall ein deutlicher, bis 5 μ hoher Stäbchensaum auf, der nirgends eine Unterbrechung erkennen läßt. Im apikalen Teil der Zellen ist eine Reihe von Basalkörnern dieses Rhabdoriums deutlich sichtbar.

In diesem Darmabschnitt kann man häufig den Sekretaustritt beobachten. Das Sekret (Fig. 19 sb) tritt in einer Blase durch das Rhabdorium und schnürt sich allmählich von der Zelle ab, wie dies

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

für viele andere Insekten beobachtet worden ist. Es färbt sich mit Pikrinsäure stark gelb, ist also acidophil. Das Epithel erscheint bei unserer Larve homomorph; Calycocyten und Sphärocyten, wie sie von Deegener (1909) für Deilephila euphorbiae L. beschrieben worden sind, lassen sich hier nicht unterscheiden.

Die Muskulatur ist an diesem vorderen Abschnitt des Mitteldarmes nur schwach entwickelt. Auf die Basalmembran folgt nach außen zu zunächst eine Schicht von Ringmuskeln, eingebettet in ein zartes Bindegewebe, darauf folgt eine Lage von zarten Längsmuskelsträngen, und schließlich wird das Ganze von einer dünnen serösen Hülle umgeben.

Fritze beschreibt in dem Mitteldarmepithel „einen bräunlichen Stoff, welcher sich in Form fester, unregelmäßig geformter Körnchen über den ganzen Mitteldarm verteilt vorfindet.“ Er hält diesen Stoff für ein Sekret (bei Cloëon und Baëtis). Drenkelfort schreibt dann über Siphlurus lacustris: „In die Epithelzellen sind, besonders zahlreich im vorderen Teile des Magens, eingelagert gelbe Körnchen von unregelmäßiger Gestalt, die nach Fritze Sekretkörner darstellen.“ Er bildet die „Körner“ als recht große krystallähnliche Gebilde ab, die z. T. den Kern an Größe übertreffen. Von derartigen Einschlüssen der Epithelzellen habe ich bei unserer Larve nichts bemerken können, trotzdem ich ein ziemlich reiches Material daraufhin durchgesehen habe.

Der hintere Abschnitt des Mitteldarmes zeigt nun doch etwas andere Verhältnisse. Zunächst ist das Darmrohr hier etwas dorsoventral abgeplattet. Das Epithel ist hier bedeutend niedriger als im vorderen Abschnitt (Fig. 20), stellenweise nur 18 bis 20 μ hoch bei einer Breite von 20 bis 23 μ. Die einzelnen Zellen sind in das Lumen ziemlich stark vorgewölbt, sodaß ein Schnitt durch diese freie Fläche, wie es Figur 20 zeigt, eine Wellenlinie ergibt. Das Plasma läßt nur selten eine deutliche Längsstruktur wie im vorderen Abschnitt erkennen, es erscheint hier mehr körnig und färbt sich mit Haematoxylin stärker. Die Kerne sind ebenfalls etwas kleiner als die des vorderen Abschnittes, etwa 6 bis 8 μ groß, zeigen aber dieselbe Struktur. Der Stäbchensaum wird hier immer flacher und geht schließlich im hintersten Teile in eine homogene Intima über. Eine Sekretion habe ich in diesem hinteren Mitteldarmabschnitt nie beobachtet. Dagegen zeigt das Plasma in den apikalen Teilen der Zellen oft zahlreiche scharf umgrenzte Vakuolen, die ich als Resorbtionsvakuolen anspreche. Die Tätigkeit dieses Abschnittes ist also offenbar nur eine resorbierende.

Die Muskulatur dieses hinteren Teiles ist bedeutend kräftiger als die des vorderen. Schon Vayssière (1882) ist bei seiner makroskopischen Untersuchung von Heptagenia longicauda dieser Unterschied aufgefallen. Er schreibt: „Les parois sont, à sa partie antérieure, peu musculaires mais très glandulaires, tandis que postérieurement elles ne sont presque constituées que par des bandes de muscles transverses et longitudinaux.“ Meine Beobachtungen bestätigen dies bei Heptagenia sulph. Auf die Basalmembran der Epithelzellen folgt nach außen zu eine Schicht kräftiger Ringmuskelbündel, die am analen Ende des Mitteldarmes ihre größte Mächtigkeit von 4 μ erreichen. Diese Bündel liegen hier

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

dicht gedrängt (Fig. 20), ein Bindegewebe ist zwischen ihnen nicht vorhanden. Nach außen zu folgt dann eine weniger mächtige, 1,5 bis 2 μ dicke Längsmuskelschicht und schließlich wieder eine dünne seröse Hülle.

Imaginalring. Anschließend an den Mitteldarm findet sich auch hier, wie dies schon für eine große Anzahl anderer Insekten festgestellt worden ist, ein Imaginalring (Fig. 21). Das Epithel ist auch hier einschichtig. Die Zellen zeichnen sich vor denen des Mitteldarmes vor allem durch ihre starke Färbbarkeit aus; sie sind ziemlich hoch, etwa 27 μ, und dabei ziemlich schmal, etwa 15 μ, doch sind die Zellgrenzen nicht überall zu erkennen. Die Kerne sind kugelig bis eiförmig und weichen in benachbarten Zellen gewöhnlich einander aus. Im übrigen Bau stimmen diese Imaginalzellen mit den Mitteldarmzellen überein. Das ganze Gebilde wölbt sich auch hier, wie dies schon für den Imaginalring des Vorderdarmes beschrieben wurde, wulstförmig in das Lumen vor. Die Muskulatur des Mitteldarmes setzt sich auch über den Imaginalring hinweg fort; besonders ist hier die Ringmuskulatur kräftig entwickelt und erreicht eine Mächtigkeit von 8 μ.

Die Tätigkeit dieses Imaginalringes werden wir uns ähnlich vorzustellen haben wie die des oesophagealen. Da bei den Ephemeriden eine Abstoßung und Neubildung des Darmepithels nicht vorkommt, so beschränkt sich die Tätigkeit des Imaginalringes auf die Bildung der für das Wachstum nötigen neuen Epithelzellen. Die Zellen des Imaginalringes flachen sich auch hier allmählich ab und gehen continuierlich in das Darmepithel über. Dieses Wachstum ist offenbar ein beständiges. Daraus erklärt es sich, daß bei Larven, welche vor der Häutung stehen, der hintere Abschnitt des Mitteldarmes mehr in Falten gelegt erscheint, während er nach der Häutung gerade gestreckt ist, da ja hierbei der ganze Chitinpanzer des Tieres eine Vergrößerung erfährt.

Dieser Imaginalring ist von Fritze zwar beiläufig beschrieben und, wenn auch nicht ganz einwandfrei, gezeichnet worden; jedoch hat Fritze ihn nicht als solchen erkannt. Er bezeichnet ihn bei der Nymphe nur als einen Wulst des Mitteldarmes, der den Eintritt des Sekrets der Malpighischen Gefäße in den Mitteldarm erschwert oder gar unmöglich macht.

Daß der Imaginalwulst auch in diesem Sinne funktioniert, halte ich für wahrscheinlich; dafür spricht vor allem die stark entwickelte Ringmuskulatur.

Drenkelfort (1910, pag. 593) schreibt dann für die Larve von Siphlurus lacustris: „Vor der Einmündung der Malpighischen Gefäße wird das Epithel des Mitteldarmes zweischichtig etc.“ Für die Imago berichtet er dann: „Gegen Ende des Mitteldarmes aber, wo wir früher ein doppelschichtiges Epithel hatten, befindet sich jetzt zum größten Teile einschichtiges Epithel, das zudem kubische Form angenommen hat.“

Ich kann nach den oben über unsere Larve mitgeteilten Beobachtungen wohl annehmen, daß Drenkelfort sich durch die dichtgedrängten Zellen des Imaginalringes mit ihren einander ausweichenden

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

Kernen hat täuschen lassen, und daß es sich auch hier in Wirklichkeit um einen einschichtigen Imaginalring handelt. Dafür spricht auch die von ihm angeführte Beobachtung, daß das Epithel beim Übergang zum Luftleben einschichtig wird. Der Imaginalring hat hier seinen Zweck erfüllt, da ja jetzt das Tier völlig ausgewachsen ist, und er geht daher völlig in dem übrigen Darmepithel auf.

Ileum. An den Imaginalring schließt sich im siebenten Abdominalsegment der Dünndarm, das Ileum (Fig. 11 Il.), von ersterem getrennt durch die Einmündungen der Malpighischen Gefäße (em). Gegen den Imaginalring sowohl als auch gegen den folgenden Dickdarm ist das Ileum durch je einen muskulösen Ringwulst oder Sphinkter abgegrenzt.

Der nach dem Imaginalring zu gelegene Sphinkter, der Pylorus, ist für eine ganze Reihe von anderen Insekten beschrieben worden und bewirkt dort stets einen Abschluß des Ileums gegen den Mitteldarm. Bei unserer Larve jedoch ist der Pylorus nur schwach entwickelt. Die Hervorwölbung in das Darmlumen ist nur flach, so daß ein Verschluß wohl kaum erzielt werden kann. Auf das etwa 45 μ hohe Epithel folgt hier nach außen zu eine Ringmuskulatur, die bis 8 μ dick wird.

Das eigentliche Ileum nun wird in seiner ganzen Ausdehnung von in das Lumen einspringenden Längswülsten durchzogen (Fig. 22). Um eine Faltung, wie wir sie beim Oesophagus antrafen, handelt es sich hier jedoch nicht. Diese Wülste, von denen ich 11 bis 14 zählte, werden vielmehr durch die verschiedene Höhe der Epithelzellen hervorgerufen, während die Zellen alle der durchaus cylindrischen Basalmembran aufsitzen. In diesen Wülsten erreichen die Epithelzellen eine Höhe von 26 bis 34 μ, während sie an den niedrigsten Stellen nur etwa 9 μ hoch sind. Die Kerne dieses Abschnittes liegen im apikalen Teile der Zellen und erscheinen auf Sagittalschnitten meist etwa kreisförmig und bis 15 μ groß, auf Transversalschnitten dagegen mehr länglich elliptisch. Ein kleiner Nucleolus ist meist deutlich zu erkennen, und das Chromatin füllt den ganzen Kern aus. Die Intima ist gut entwickelt und überall gleich dick. Nach außen zu folgt auf die Basalmembran auch hier wieder eine Ringmuskelschicht von etwa 5 bis 7 μ Stärke, darauf einige wenige Längsmuskelbündel und schließlich die seröse Hülle.

Am anderen Ende bildet das Ileum dann wieder, wie schon erwähnt, einen kräftigen, muskulösen Ringwulst (Fig. 23). Dieser zweite Sphinkter ist ebenfalls von Deegener für Malacosoma beschrieben worden. Er bildet einen Verschluß zwischen Ileum und Colon. Die Längswülste des Ileums sind auch in diesem Sphinkter erhalten, bei der Kontraktion der Ringmuskeln berühren sie sich vollständig. Die letzteren sind hier sehr kräftig entwickelt und bilden Bündel von ca. 10 μ Mächtigkeit. Dieser zweite Sphinkter steht nun nicht senkrecht zu der Wand des Ileums, er stülpt sich vielmehr etwas in den Dickdarm vor und bildet so eine Art Rückschlagventil.

Colon. Der Dickdarm oder das Colon erstreckt sich ziemlich gerade durch das achte und neunte Abdominalsegment. Der Haupt-

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

sache nach besteht das Epithel dieses Abschnittes aus großen, ziemlich hohen Zellen; auf der ventralen Seite jedoch (Fig. 24) finden wir eine dünne Falte von kleinkernigem, flachem Epithel.

Das hohe Epithel bildet auch hier, wie das des Ileums etwa 11 oder 12 Längswülste. In diesen sind die Zellen etwa 55 bis 70 μ hoch, an den niedrigsten Stellen dagegen erreichen sie nur eine Höhe von 25 μ. Die Kerne erscheinen auf Sagittalschnitten meist etwa kreisrund, zum Teil aber auch unregelmäßig gelappt (Fig. 25) und etwa 12 bis 20 μ groß. Auf Querschnitten (Fig. 24) des Colons dagegen erscheinen sie lang gestreckt und nur etwa 3,5 μ breit. Sie sind also meistens etwa linsenförmig gestaltet. Das Chromatin ist gleichmäßig fein in dem ganzen Kern verteilt, außerdem ist ein kugliger Nucleolus vorhanden. Das Plasma zeigt eine deutliche Längsstreifung und färbt sich in den verschiedenen Schichten verschieden. Der apikale Teil nämlich färbt sich bei der van Gieson-Färbung gelb und zeigt eine äußerst feine Körnelung (Fig. 25), während das übrige Plasma sich wie gewöhnlich rötlichviolett färbt. Diese feinen Körnchen möchte ich ihrem ganzen Aussehen nach als ein Sekret ansprechen; die Tätigkeit des eigentümlich stark ausgebildeten Colons wäre eine secernierende, doch vermag ich hierüber nichts Genaues anzugeben. Da dieses Sekret bei einigen von mir untersuchten Tieren nicht nachzuweisen war, so versuchte ich diese Sekretion mit der Nahrungsaufnahme in Verbindung zu bringen, doch ließ sich hierin keine Beziehung nachweisen.

Dieses hohe Epithel des Colons setzt sich nun auf der ventralen Seite in die bereits oben erwähnte Längsfalte fort. Das Epithel dieser Falte (Fig. 24) ist nur 5,5 bis 6 μ hoch. Die Kerne sind kugelig, etwa 3 bis 4 μ groß und zeigen einen kleinen runden Nucleolus. Diese ventrale Epithelfalte findet sich in der ganzen Ausdehnung des Colons, erreicht jedoch etwa in der Mitte ihre größte Ausdehnung.

Eine Intima habe ich am Colon nicht wahrnehmen können; dagegen ist eine Basalmembran deutlich erkennbar. Auf diese folgt nach außen zu wieder eine Ringmuskelschicht, die nach dem analen Ende zu an Mächtigkeit zunimmt.

Besonders kräftig ist diese Ringmuskulatur auf der ventralen Seite (Fig. 24), wo sie den durch die Längsfalte gebildeten Spalt überspannt. Die Längsmuskulatur ist auch hier wieder nur schwach entwickelt.

Bereits Fritze hat für den Dickdarm von Cloë diptera und Baëtis fluminum ähnliche Verhältnisse beschrieben, wenn auch hier die Anordnung der Epithelarten eine andere ist. Über die Bedeutung dieses Baues schreibt er (pag. 16): „Der Wechsel beider Epithelarten scheint mir darauf zu beruhen, daß in dem niedrigen Epithel 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 Auflösungsprozeß, zu Grunde gehen und durch nachrückende Zellen wieder ersetzt werden". Gegen diese Ansicht sprechen, wenigstens soweit unsere Larve in Betracht kommt, jedoch meine Befunde. Zunächst nämlich läßt sich ein allmählicher Übergang des

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

flachen Epithels in das hohe nie konstatieren, beide sind vielmehr scharf von einander abgegrenzt. Außerdem habe ich auch nie etwas von einer Auflösung oder Abstoßung des hohen Epithels bemerken können.

Meiner Ansicht nach erklärt sich das Vorhandensein dieser Ventralfalte von flachem Epithel einfach aus der Dilatationsfähigkeit des Dickdarms. Das hohe feste Epithel allein würde wohl kaum imstande sein, den Kontraktionen der Ringmuskulatur Folge zu leisten. Diese Ventralfalte dagegen ermöglicht ohne weiteres eine erhebliche Erweiterung und Verengerung des Darmlumens. Für meine Ansicht spricht auch die oben beschriebene starke Ausbildung der Ringmuskulatur an dieser Stelle.

An seinem analen Ende bildet auch das Colon wieder einen sehr kräftigen Sphinkter zum Abschluß gegen das Rectum (Fig. 26). Dieser Verschlußapparat ist bei weitem kräftiger ausgebildet als die beiden Sphinkteren des Ileums. Das Epithel besteht hier nur aus ziemlich hohen Zellen, das flache Epithel der Ventralfalte ist nicht mehr vorhanden. Äußerst kräftig ist die Ringmuskulatur entwickelt, die Bündel erreichen eine Stärke von 15 μ. Dieser Sphinkter ist weder von Fritze noch von Drenkelfort erwähnt worden. Wie ich später darlegen werde, kommt ihm jedoch eine große Bedeutung zu.

Rectum. An diesen dritten Sphinkter des Darmes schließt sich als letzter Darmabschnitt das im letzten Abdominalsegment gelegene Rectum an. Dieses ist hier sehr muskulös und spielt bei der Fortbewegung eine wichtige Rolle. Das Epithel ist ziemlich flach, etwa 5 bis 6 μ hoch. Die Kerne sind kuglig, etwa 3 bis 4 μ groß und lassen gewöhnlich einen kleinen, meist mittelständigen Nucleolus erkennen. Intima und Basalmembran sind deutlich zu erkennen. Auf der ventralen Seite des letzten Abdominalsegments mündet das Rectum mit dem After. Hier geht das Epithel direkt in die Matrix der Cuticula über, während sich die Intima in die Cuticula fortsetzt. Das Rectum ist nun durchweg mit einer kräftigen Ringmuskulatur umgeben (Fig. 27—29, rm), die bis zu 6 μ dick wird. Dazu kommt ein System kräftiger Dilatatoren, welche einerseits an der Basalmembran, andererseits an dem Cuticularskelett ansetzen. Ich habe sechs Gruppen solcher Dilatatoren festgestellt. Zwei davon ziehen dorsal zum Tergiten, zwei etwa zu den Pleuren und die beiden übrigen schräg ventralwärts, um hier am Sterniten zu inserieren. Wenn also diese Muskeln kontrahiert sind, so bildet das Lumen des Rectums eine weite Höhlung von sechseckigem Querschnitt, wie es Figur 28 zeigt. Andererseits wird durch Erschlaffen dieser Dilatatoren und gleichzeitige Kontraktion der Ringmuskeln die Wand des Rectums in Falten gelegt, so daß das Lumen jetzt äußerst gering ist (Fig. 29 u. 31). Hierbei bildet das Rectum in der Hauptsache Längsfalten (Fig. 31); auf der ventralen Seite jedoch bildet sich durch den Zug eines medianen Muskelbündels (m^1) eine ziemlich große oradgerichtete Querfalte (Fig. 26 u. 29, vf.).

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

Physiologie des Darmtractus.

Die Physiologie des Darmes der Ephemeriden ist von neueren Autoren besonders von Palmén (1884), Fritze (1889) und Sternfeld (1907) berücksichtigt worden. Alle diese Autoren beschäftigen sich jedoch nur mit der Beziehung dieses Organsystems zum Imagostadium und in letzter Linie zur Fortpflanzung.

Beim Übergang zum Luftleben tritt ja bei dem Darm eine Metamorphose ein, von der besonders der Mitteldarm betroffen wird. Dieser nämlich ist hier außerordentlich erweitert und füllt die ganze Leibeshöhle aus, den einzelnen Organen wie Muskeln, Bauchmark, Geschlechtsorganen etc. eng anliegend. Das hohe Cylinderepithel der Larve ist in ein ganz flaches Plattenepithel übergegangen und überhaupt nur schwer als solches zu erkennen. Daneben ist dann noch der Pylorusabschnitt des Ileums kräftiger entwickelt als bei der Larve, sodaß er hier wohl einen Abschluß des Mitteldarmes gegen das Ileum bewirken kann. Ferner ist der Nahrungsinhalt des Darmes völlig entleert. An seine Stelle ist bei der Subimago Wasser getreten, und bei der Imago endlich finden wir den Mitteldarm mit Luft gefüllt.

Diese letztere Beobachtung ist schon von Swammerdam gemacht worden, und spätere Forscher haben sie bestätigt. Histiologische Darstellungen dieses umgewandelten Mitteldarmes haben wir besonders von Palmén (1884) und Fritze (1889). Diese Angaben habe ich bei der Imago von Heptagenia sulphurea nur bestätigen können. Ich verzichte daher auf eine genauere Darstellung dieser Metamorphose.

Es ist nun ohne weiteres klar, daß ein derartig mit Luft gefüllter Darm gegenüber den larvalen Darm für die Imago eine bedeutende Verminderung des spezifischen Gewichts und somit eine Steigerung des Flugvermögens zur Folge haben muß.

Diese Ansicht hat schon Swammerdam ausgesprochen. Über die Art, wie die Luft in den Darm gelangt, schreibt dann Palmén (pag. 58): „Sobald die Subimago, und noch mehr die Imago, sich in der Luft aufgehalten hat, findet man den vorher collabierten Mitteldarm mit Gas gefüllt. Ich stelle mir vor, ohne es jedoch untersucht zu haben, daß es nur atmosphärische Luft ist, und daß diese in folgender Weise hineinkommt. Durch die Bewegungen der Körperringe infolge der Muskelkontraktionen wird der Körper rythmisch ausgedehnt und zusammengepreßt. Bei der Ausdehnung kann die Luft leicht durch den Munddarm in den Mitteldarm hineingesogen werden; hinaus kann sie nicht gelangen etc.“ Wie schon Fritze nachgewiesen hat, ist Palmén hier im Irrtum, wenn er meint, der Mitteldarm der Subimago sei ebenfalls bereits mit Luft gefüllt. Hier besteht der Darminhalt vielmehr aus Wasser. Man kann dies ja leicht feststellen, indem man Imagines und Subimagines unter Wasser zerschneidet und dann leicht mit der Pinzette preßt. Bei den ersteren sieht man Gasblasen austreten, bei den letzteren dagegen nicht. Dies habe ich sowohl für Heptagenia sulphurea als auch für Cloëon dipterum bestätigen können.

Dagegen glaube ich Palméns Annahme über die Art, in der die

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

Füllung des Darmes mit Luft geschieht, bestätigen zu können. Die pumpenden Bewegungen, welche Palmén beschreibt, habe ich nämlich an den soeben ausgeschlüpften Imagines direkt beobachten können. Dagegen habe ich einen Austritt von Wasser, den man doch erwarten müßte, niemals wahrnehmen können.

Ferner schreibt dann Palmén dem mit Luft vollgepumpten Mitteldarm noch eine bedeutende Rolle bei der Entleerung der Geschlechtsprodukte zu, eine Ansicht, welche mir sehr wahrscheinlich erscheint.

Fritze (1889) hat dann über die Funktion des luftgefüllten Mitteldarmes noch eine andere Ansicht ausgesprochen. Das durch die Luft ausgedehnte Abdomen soll nach seiner Ansicht der Imago zusammen mit den Flügeln „als eine Art Fallschirm dienen können, welcher es bei dem ungemein zarten Körperbau der Eintagsfliegen dem Tiere ermöglicht, sich längere Zeit in einer gewissen Höhe zu erhalten, d. h. ohne eine größere Anstrengung ein rasches Herabsinken zu vermeiden. Wird dann die Luft durch die Kontraktion des Darmes plötzlich ausgestoßen, so nimmt der ganze Körper einen bedeutend kleineren Raum ein, und das Tier kann sich rasch sinken lassen.“ Fritze nimmt also an, daß sich der Mitteldarm während der Hochzeitstänze der Ephemeriden abwechselnd mit Luft vollpumpt und dann diese ausstößt. Durch direkte Beobachtung dürfte sich diese Annahme kaum bestätigen oder widerlegen lassen. Nach dem oben über das Aufnehmen der Luft Gesagten, halte ich dies jedoch nicht für möglich. Eine derartig intensive und anstrengende Tätigkeit, wie es das Aufpumpen nach meinen Beobachtungen für das Tier offenbar ist, dürfte während des Fluges völlig unmöglich sein. Wie schon Drenkelfort zeigt, kommt dazu, daß das Vollpumpen mit Luft überhaupt nicht das Abdomen fallschirmartig verbreitern würde. Bei unserer Heptagenia sulphurea wenigstens ist das Abdomen auch bei der Imago ziemlich stark dorso-ventral abgeplattet. Durch den Druck der Luft würde es sogar das Bestreben haben, eine mehr cylinderförmige Gestalt anzunehmen, und die Tragfläche für das Schweben würde sogar verringert werden.

Schließlich hat sich dann noch Sternfeld (1907) speziell mit der Funktion des Vorderdarmes der Ephemeriden beschäftigt. Er schließt sich im allgemeinen den Ansichten Fritzes an, schreibt dann aber (pag. 427): „Vor allem vermag der Mitteldarm bei dem für die Ephemeriden so charakteristischen Auf- und Niedersteigen während des Hochzeitsfluges nach Art einer Schwimmblase zu wirken, da es dem Tiere ja völlig freisteht, ihn beliebig zu füllen und zu entleeren.“ Er geht noch weiter als Fritze und meint, daß sogar das spezifische Gewicht des Tieres während des Fluges dauernd geändert werden kann. Hierzu nimmt Sternfeld nun offenbar eine Vergrößerung des Volumens der Imago durch das Vollpumpen mit Luft an. Das ist aber zunächst bei der Konsistenz des Cuticularskeletts mit seinen rippenförmigen Verdickungen und der offenbar spröden Beschaffenheit der inneren (sich bei der van Gieson-Färbung mit Säurefuchsin rot färbenden) Schicht nicht anzunehmen. Selbst wenn dies aber der Fall wäre, dann müßte das spezifische Gewicht durch die komprimierte Luft nur noch ver-

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

größert werden, denn die komprimierte Luft würde das Tier mehr beschweren, als an Auftrieb durch die größere Luftverdrängung infolge des größeren Volumens gewonnen würde. Immerhin sind jedoch derartige Verschiedenheiten so klein, daß sie praktisch kaum in Frage kommen. Durch einen etwa anhaftenden Tautropfen z. B. würde eine größere Wirkung hervorgebracht werden. Vorstehende Darlegungen sollen ja auch nur dazu dienen, Sternfelds Vorstellungen über eine etwa mögliche Änderung des spezifischen Gewichts zu entkräften.

Sternfeld schreibt ferner, offenbar ohne Palméns Untersuchungen zu kennen, dem Vorderdarm mit seiner Ausrüstung mit Ringmuskeln und Dilatatoren die Rolle einer Luftpumpe für die Füllung des Mitteldarmes zu. Meine Beobachtungen bei der Häutung der Subimago zur Imago bei Heptagenia sulph. und Cloëon sprechen jedoch dagegen.

Endlich sucht Sternfeld dann noch den Oesophagus mit der senkrechten Stellung des Körpers der Ephemeriden beim Hochzeitstanze in Verbindung zu bringen. Er schreibt darüber: „Stellen wir uns nämlich vor, daß nach Füllung des Mitteldarmes mit Luft, der sowohl an der Mundöffnung wie an der Biegung vor dem Kropf geschlossene Oesophagus, durch die Dilatatoren erweitert wird, so muß notwendigerweise ein luftverdünnter Raum entstehen, was natürlich ein Leichterwerden des Kopfes und damit die aufrechte Stellung des Körpers zur Folge hat.“ Zunächst sehe ich hierbei nicht ein, wie Sternfeld diese Funktion mit der abwechselnden Entleerung und Füllung des Mitteldarmes mit Luft während des Fluges in Einklang bringen will; denn wenn der Oesophagus wirklich einen durch die Ringmuskeln an seinem oralen und analen Ende geschlossenen luftverdünnten Raum bildet, so schließt er doch dabei gleichzeitig den Mitteldarm ab und macht somit zum mindesten seine Füllung mit Luft durch pumpende Bewegungen des Oesophagus unmöglich, wenn man auch bei der Entleerung ein Entweichen der Luft aus dem After annehmen kann.

Vor allem aber ist eine Verringerung des spezifischen Gewichtes des Kopfes auf diese Weise überhaupt nicht möglich. Angenommen, daß wirklich durch Kontraktion der Dilatatoren bei gleichzeitigem Abschluß des Oesophagus nach beiden Seiten ein luftverdünnter Raum entstände, so bleibt doch sowohl das Volumen wie das absolute Gewicht des Kopfes das gleiche, mithin also auch das spezifische Gewicht.

Wenn wir nun die vorstehenden Ansichten der verschiedenen Autoren, welche sich mit der Physiologie des Darmes der Imagines der Ephemeriden beschäftigt haben, überblicken, so sehen wir, daß offenbar überall das Bestreben geherrscht hat, die Persistenz des Darmes und seiner Muskulatur physiologisch zu erklären; offenbar ist ihnen diese Persistenz bei Tieren, welche keine Nahrung mehr aufnehmen, äußerst merkwürdig erschienen. Wir finden jedoch das gleiche Verhalten auch bei gewissen Lepidopteren, die ebenfalls als Imagines keine Nahrung zu sich nehmen. So hat man denn offenbar larvalen Organen, vor allem der Oesophagusmuskulatur, auch durchaus eine Funktion bei der Imago zuschreiben wollen, die ihnen in Wahrheit nicht zukommt.

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

Betrachten wir nun die Physiologie des Darmes der Larve, wenigstens für Heptagenia sulphurea. Zunächst funktioniert hier offenbar wie bei anderen Insekten der Oesophagus und seine Muskulatur als eine Vorrichtung zum Transport der Nahrung von der Mundhöhle zum Mitteldarm, also zum Schlucken. Daneben spielt er aber bei unserer Larve noch eine wichtige Rolle bei der Nahrungsaufnahme. Wie schon oben erwähnt, besteht ja die Nahrung der Larve, wenigstens im Sommer, zum großen Teile aus Diatomeen. Diese können ihrer Kleinheit wegen jedoch nicht zerkaut werden, sie werden vielmehr direkt durch die Kontraktion der Dilatatoren des Oesophagus bei gleichzeitigem Verschluß des analen Endes desselben durch die kräftige Ringmuskulatur aufgesaugt, wobei das eigentümliche System von Borsten und Haaren an den Mundteilen ein Sieb bildet, welches gröbere Substanzen zurückhält. Ebenso wird auch feiner Detritus aufgesaugt. Man kann dies leicht beobachten, wenn man die Larven in flachen Schalen hält, deren Boden mit äußerst feinem organischem Faulschlamm bedeckt wird. Man sieht dann bei diesen ziemlich durchsichtigen Tieren direkt den Eintritt der Nahrung in den Darm, ohne daß dabei die Mundteile kauende Bewegungen ausführen.

Über die Funktion der folgenden Darmabschnitte wurde schon weiter oben gesprochen. Der Mitteldarm ist hier in seinem vorderen Teile sekretorisch, in seinem hinteren resorbierend tätig. Das Ileum funktioniert vor allem mit seinen Sphinkteren als Verschlußapparat, während für das Colon eine secernierende Tätigkeit wahrscheinlich ist.

Besondere Bemerkung jedoch verdient das Rectum. Dieser Darmabschnitt mit seiner kräftigen Muskulatur stellt nämlich hier, ähnlich wie bei den Libellenlarven, ein Bewegungsorgan dar. Eine wichtige Rolle spielt hierbei ferner der oben beschriebene mächtige muskulöse Ringwulst am analen Ende des Dickdarmes. Wenn dieser Ringwulst geschlossen und gleichzeitig das Rectum durch die Dilatatoren ausgedehnt wird, so muß sich das letztere mit Wasser füllen. Werden dann die Ringmuskeln plötzlich kontrahiert und dadurch das Rectum zusammengepreßt, so schießt das aufgenommene Wasser in einem kräftigen Strahl aus dem After hervor, und das Tier wird dadurch ziemlich rasch vorwärts geschnellt.

Die Larven benutzen jedoch diese Art der Bewegung hauptsächlich nur auf der Flucht. Man kann das heftige Ausstoßen des Wasserstrahles leicht beobachten, wenn man die Tiere in ein Beobachtungsaquarium setzt und dem Wasser etwas Farbstoff, etwa Neutralrot oder chinesische Tusche zusetzt. Wenn man die Tiere dann etwa mit einem Glasstab stört, so schnellen sie sich zunächst auf diese Art vorwärts, wiederholen jedoch diese Bewegung nicht wie die Libellen, sondern schwimmen dann gewöhnlich nur durch ihre eigentümliche Körperbewegung weiter.

Bei jungen Larven spielt das Rectum ferner noch eine wichtige Rolle als Atmungsorgan, wie dies schon Palmén (1877 pag. 6) für Baëtis und Cloëon beobachtet hat. Hier führt der Mastdarm, auch wenn das Tier ruhig dasitzt, die oben beschriebenen Bewegungen aus, nur wird

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

das Wasser nicht so kräftig wieder ausgestoßen. Doch ist hier nicht, wie bei vielen Libellenlarven, die Wand des Rectums mit Kiemen besetzt, diese funktioniert vielmehr mit ihrem reichen Tracheennetz gleichsam selbst als Kieme. Diese Art der Atmung kommt bei den Larven von Heptagenia sulphurea nicht nur während des sogenannten Larvulastadiums, vor der ersten Häutung, vor, ich habe sie vielmehr noch bei Larven nach der zweiten Häutung, wo die Tracheenkiemen schon als fadenförmige Gebilde deutlich sichtbar sind, beobachten können.

3. Exkretionssystem.

Die Malpighischen Gefäße haben hier etwa dieselbe Gestalt, wie sie von Vayssière (1882) für Heptagenia longicauda abgebildet worden ist. Jedes Gefäß besteht aus zwei Teilen, einem dickeren exkretorischen und einem dünneren mehr ausführenden. Der erstere Abschnitt ist an dem Ende, an welchem der dünnere Abschnitt ansetzt, etwas spiralig aufgerollt; der zweite Abschnitt ist etwa nur halb so dick als der erstere und zeigt je nach der Lage unregelmäßige Windungen. Je zwei oder drei der Malpighischen Gefäße münden hier in ein gemeinsames „Receptaculum.“ Im Ganzen zählte ich zehn derartige Receptacula, welche dem Darm ringförmig, auf der Grenze zwischen Imaginalring und Ileum aufsitzen; es sind hier im ganzen etwa 26 Malpighische Gefäße vorhanden. Die Mündungen liegen derartig dicht zusammen, daß sie den Imaginalring hier fast völlig vom Ileum trennen. Von dieser Einmündungsstelle aus erstrecken sich nun die meisten Gefäße analwärts, so daß ihre Hauptmasse im siebenten Abdominalsegment liegt, während sich nur wenige einerseits in das sechste und andererseits in das achte Abdominalsegment erstrecken. Sie bilden um das Ileum ein derartiges Gewirr, daß es mir nicht möglich war, ihre Anzahl durch makroskopische Präparation direkt festzustellen.

Die histiologische Struktur ist in allen Teilen etwa die gleiche, der Unterschied ist nur ein quantitativer. Überall finden wir vom Lumen nach außen zunächst die großen exkretorischen Zellen, dann die tunica propria und schließlich eine zarte Grenzlamelle mit kleinen verstreuten Kernen; eine Intima ist nicht vorhanden (Fig. 30).

Die Exkretionszellen lassen keine Grenzen untereinander erkennen, diese werden nur stellenweise durch Intercellularlücken angedeutet, welche vom Lumen aus vorspringen, jedoch stets nur sehr flach erscheinen. Auf einem Querschnitt findet man meist nur zwei oder drei Zellen. Diese sind in dem stärkeren Abschnitt etwa 17,5 μ hoch und bis 20 μ breit im ausführenden Teil und in den Receptacula nur 7,5 μ hoch und bis 9 μ breit. Die Kerne sind stets kugelig und zeigen einen ansehnlichen meist mittelständigen Nucleolus. Das Chromatin ist gleichmäßig und ziemlich fein verteilt. Die Größe der Kerne beträgt in dem dickeren Teil bis etwa 10 μ, in den übrigen Teilen 6 μ. Das Plasma der Zellen färbt sich bei der van Giesonschen Färbung der Hauptmasse nach rosa bis violett (Hämatoxylin), im apicalen Teile jedoch mit Pikrinsäure gelblich. Meistens finden sich im Plasma verteilt kleine

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

Körnchen von unregelmäßiger Gestalt, die sich mit Pikrinsäure stark gelb färben; es sind offenbar die Exkretkörnchen. An den Kern angrenzend findet sich häufig eine scharf umgrenzte Vakuole.

Das Lumen erscheint in dem verdickten Abschnitt auf Querschnitten stets als ein äußerst enger kreisrunder, stellenweise nur 1,5 μ weiter Kanal (Fig. 30, 1). In dem schmalen ausführenden Teile (Fig. 30, 2) dagegen sieht man das Lumen auf Querschnitten als einen schmalen Spalt von etwa 9 μ, Breite und etwa 1,5 μ Höhe. In diesem letzteren Teile wölben sich die gegenüberliegenden Zellen abwechselnd in das Lumen vor, so daß dieses selbst auf Längsschnitten als ein zickzackförmiges Band erscheint (Fig. 30,3).

Auf die übrigen Organsysteme will ich hier nicht eingehen. Meine Untersuchungen über das Nervensystem und das Tracheensystem haben keine neuen Momente ergeben. Ich verweise hierüber auf die Arbeiten von Palmén (1877 u. 1884) und Vayssière (1882).

* * *

Literaturverzeichnis.

1. 1734/42. **R. Réaumur,** Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Paris.

2. 1752. **J. Swammerdam,** Bibel der Natur. Leipzig.

3. 1779. **K. Degeer.** Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. Nürnberg.

4. 1779. **Schäffers.** Abhandlungen von Insekten, III.

5. 1835. **A. H. Davis.** Metamorphosis of Ephemera. Entomologic Magazin II London.

6. 1839. **H. Burmeister.** Handbuch der Entomologie. Berlin.

7. 1842. **Rambur.** Histoire naturelle des Insectes névroptères.

8. 1843. **F. J. Pictet.** Histoire naturelle des Insectes névroptères. Famille des Ephémérines. Genève et Paris.

9. 1848. **C. Cornelius.** Beiträge zur näheren Kenntnis der Palingenia longicauda. Elberfeld.

10. 1863. **F. Karsch.** Die Insektenwelt.

11. 1863/66. **J. Lubbock.** On the development of Cloëon dimitiatum Trans. Linn. Soc. London. Vol. 24, 1863 und Vol. 25, 1866.

12. 1876. **F. Brauer.** Die Neuropteren Europas und insbesondere Oesterreichs mit Rücksicht auf ihre geographische Verbreitung. Festschrift zur Feier des 25 jährigen Bestehens der k. k. zool. Ges. zu Wien.

13. 1877. **J. A. Palmén.** Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors.

14. 1880. **O. Zimmermann.** Ueber eine eigentümliche Bildung des Rückengefässes bei einigen Ephemeridenlarven. Z. wiss. Zool. 34.

15. 1882. **A. Vayssière.** Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines. Ann. d. Sciences natur. 6 sér. Zool. XIII.

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

16. 1884. **J. A. Palmén.** Ueber paarige Ausführgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors.

17. 1888. **A. E. Eaton.** A revisional Monograph of recent Ephemeridae. Trans. Linn. Soc. of London. Zool.

18. 1888. **M. Rostock.** Die Netzflügler Deutschlands. Zwickau.

19. 1889. **A. Fritze.** Ueber den Darmkanal der Ephemeriden. Ber. d. naturforsch. Ges. Freiburg. Band IV.

20. 1896. **R. Heymons.** Fortpflanzung und Entwicklungsgeschichte der Ephemera vulgata L. Sitz. Ber. Ges. Nat. Fr. Berlin.

21. 1896. **R. Heymons.** Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anhang zu den Abhandl. d. Kgl. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin.

22. 1901. **R. Tümpel.** Die Gradflügler Mitteleuropas. Eisenach.

23. 1903. **J. Gross.** Über das Palménsche Organ der Ephemeriden. Zool. Jahrb. Bd. 19.

24. 1907. **R. Sternfeld.** Die Verkümmerung der Mundteile und der Funktionswechsel des Darmes bei den Ephemeriden. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 24. Jena.

25. 1909. **C. Börner.** Die Tracheenkiemen der Ephemeriden. Zool. Anz. Bd. 33.

26. 1909. **Fr. Klapálek.** Ephemeridae in Brauer, die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 8. Jena.

27. 1909. **P. Deegener.** Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion I. Teil. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 75, Band I, Heft 1, Berlin.

28. 1910. **H. Drenkelfort.** Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von Siphlurus lacustris. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 29. Jena.

* * *

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen.

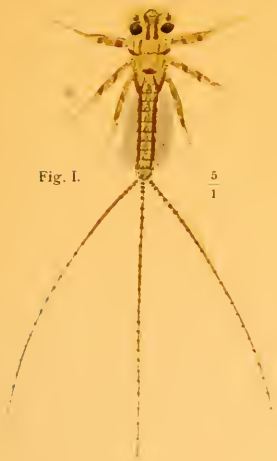
Af: After.
bm: Basalmembran.
c: Cuticula.
Co: Colon.
di: Dilatatoren.
em: Einmündung der Malpighischen Gefäße.
fk: Fettkörper.
gr: Grenzlamelle.
gf: Ganglion frontale.
i: Intima.
Il: Ileum.
im: Imaginalring des Vorderdarmes.
ir: Hinterer Imaginalring.
Kr: Kropf.
lm: Längsmuskel.
m: Muskel.
ma: Matrix.
Md: Mitteldarm.
mg: Malpighisches Gefäß.
Mh: Mundhöhle.
mo: Medianocellus.
nr: Nervus recurrens.
oe: Oesophagus.
og: Oberschlundganglion.
pm: Palpus mandibularis.
po: Palménsches Organ.
Py: Pylorus.
Re: Rectum.
rh: Rhabdorium.
rm: Ringmuskel.
sb: Sekretblase.
sh: Seröse Hülle.
sk: Sekretkörnchen.
Sph_2: Zweiter Sphinkter, zwischen Ileum und Colon.
Sph_3: Sphinkter zwischen Colon und Rectum.
te: Tentorium.
tp: Tunica propria.
ug: Unterschlundganglion.
v: Vakuole.

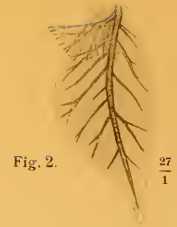
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

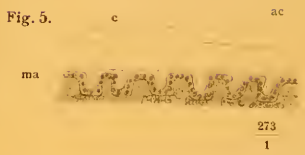
Fig. 1: Tracheenkieme des ersten Abdominalsegments.
Fig. 2: Tracheenkieme des fünften Abdominalsegments.
Fig. 3: Tracheenkieme des siebenten Abdominalsegments.
Fig. 4: Sagittalschnitt durch die Cuticula auf der ventralen Seite zwischen dem 6. und 7. Abdominalsegment.
Fig. 5: Sagittalschnitt, annähernd median, durch die mittlere Schwanzborste während der Häutung; ac: alte, abgeworfene Cuticula.
Fig. 6: Oberlippe.
Fig. 7: Rechte Mandibel.
Fig. 8: Linke Mandibel.
Fig. 9: Erste Maxille.
Fig. 10: Labium.
Fig. 11: Annähernd medianer Sagittalschnitt durch die Larve.
Fig. 12: Annähernd medianer Sagittalschnitt durch den Kopf.
Fig. 13: Querschnitt durch den Oesophagus dicht hinter der Mundhöhle.
Fig. 14—16: Quersehnitte durch den Oesophagus weiter analwärts.
Fig. 17: Querschnitt durch den Kropf.
Fig. 18: Sagittalschnitt durch den Imaginalring des Vorderdarmes.
Fig. 19: Stück einer annähernd medianen Sagittalschnittes durch den vorderen Teil des Mitteldarmes.
Fig. 20: Stück eines annähernd medianen Sagittalschnittes durch den hinteren Teil des Mitteldarmes.
Fig. 21: Sagittalschnitt, nahe der Medianebene durch den hinteren Imaginalring und den Pylorus.
Fig. 22: Querschnitt durch das Ileum.
Fig. 23: Fast medianer Sagittalschnitt durch den zweiten Sphinkter.
Fig. 24: Querschnitt durch das Colon.
Fig. 25: Stück eines annähernd medianen Sagittalschnittes durch das Colon.
Fig. 26: Annähernd medianer Sagittalabschnitt durch den dritten Sphinkter und das Rectum.
Fig. 27: Transversalschnitt durch das 10. Abdominalsegment mit dem Rectum.
Fig. 28: Querschnitt durch das Rectum in erweitertem Zutande.
Fig. 29: Querschnitt durch das Rectum; dieses ist zusammengefaltet.
Fig. 30: Malpighische Gefäße:
1. Querschnitt durch den dickeren Abschnitt.
2. Querschnitt durch den dünneren Abschnitt.
3. Längsschnitt durch den letzteren.

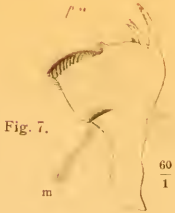
Fig. I. Dorsale Ansicht einer Larve von Heptagenia sulphurea von etwa 6 mm [Körperlänge.
Fig. II. Ein Bein des vordersten Paares.

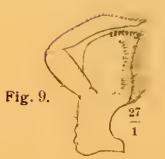
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

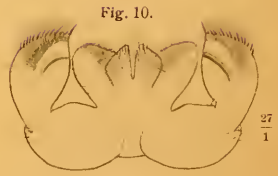












Leue, Beiträge zur Kenntnis der Ephemeriden.

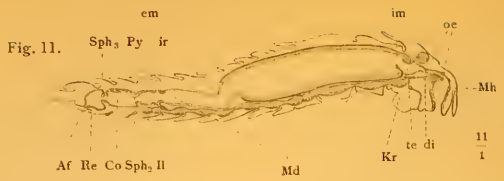
Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

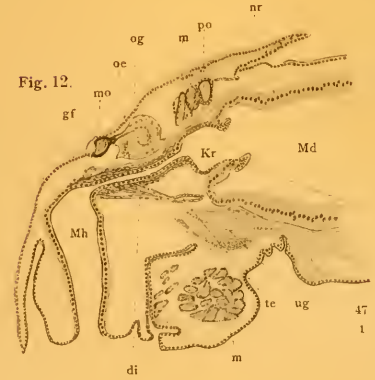
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

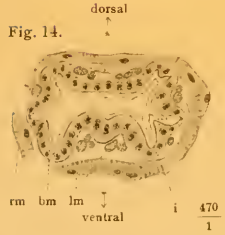
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

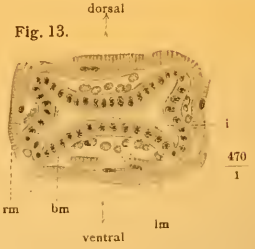
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

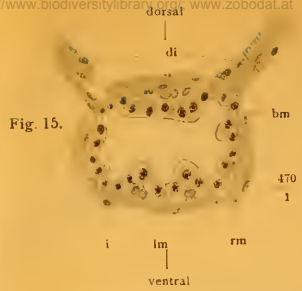
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

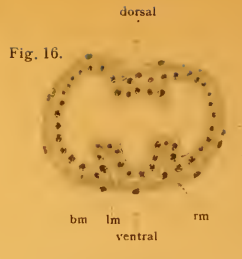


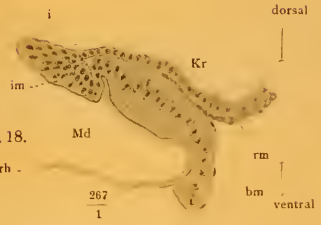


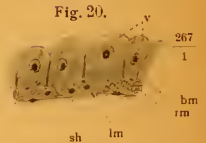


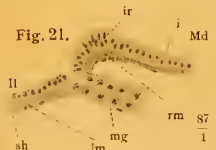


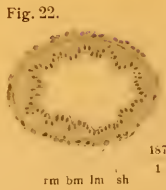


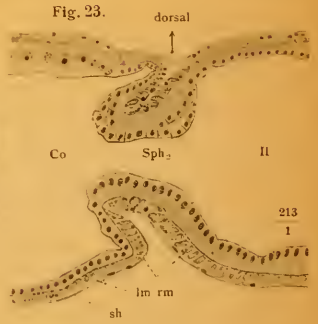


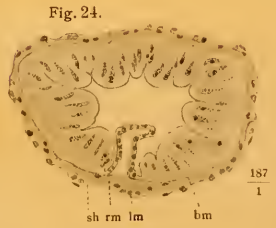


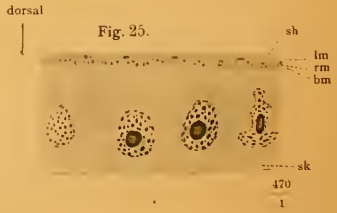












Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

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

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

Fig. 26.

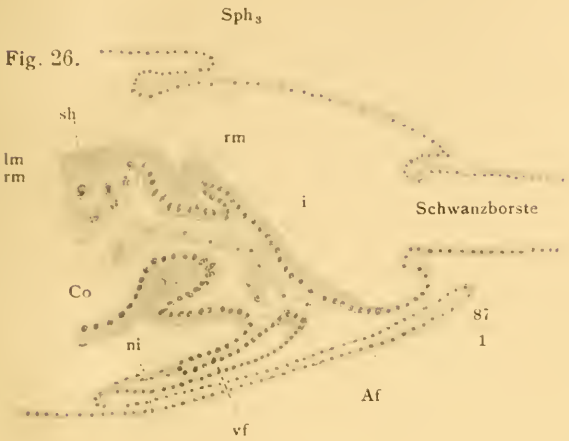


Fig. 27.

Fig. 28.

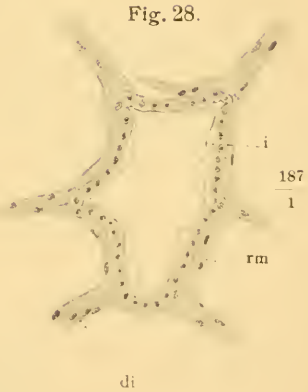
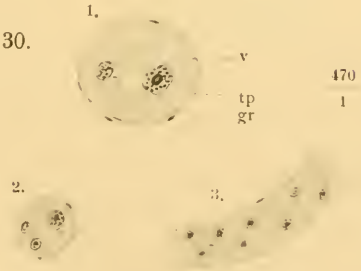


Fig. 29.

Fig. 30.



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

Leue, Beiträge zur Kenntnis der Ephemeriden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Naturgeschichte

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 77-1_Supp3

Autor(en)/Author(s): Leue Fr. Wilh.

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Ephemeriden. Untersuchungen über die Larve von Heptagenia sulphurea Müller. 202-231