

Ent. Germ.	3 (4): 337-343	Stuttgart: 1977-12	ISSN: 0340-2266
------------	----------------	--------------------	-----------------

Die Sperma-Pumpe der Eintagsfliegen-Art *Habrophlebia lauta* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae)

ROLAND GRIMM

Eingang: 1976-09-09 / 1976-10-06

Annahme: 1976-10-10

GRIMM, R. [Inst. Biol. III (Spec. Zool.), Univ., D-7400 Tübingen 1]: **The Sperm-Pump of the Mayfly-Species *Habrophlebia lauta* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae).** – Ent. Germ. 3 (4): 337-343; Stuttgart 1977.

The male reproductive system of *Habrophlebia lauta* MCLACHLAN 1884 was studied with regard to sperm-transfer. It became apparent that this species has a sperm-pump. This consists of the caudal part of the vasa deferentia which is surrounded by a thick layer of circular muscles. The sperm-transfer probably takes place by peristaltic movement of these circular muscles. – A different type of sperm-pump was found in *Rhitrogena semicolorata* (CURTIS 1834) [Heptageniidae]. These two different sperm-pumps may have evolved in different ways.

I. Einleitung

In einer vergleichenden Untersuchung, bei der je ein Vertreter der Ephemeroptera mit einem Paar großer, hervorragender Penes und mit einem Paar nahezu reduzierter Penes in Hinsicht auf die Sperma-Auspressung untersucht wurde, stellte SCHLEE (1969) Unterschiede in der Wandstruktur und der Funktion der Gonodukte fest. Diese sowie die verschiedenartige Kommunikation zwischen den Gonodukten, weisen auf divergente Spezialisierungen des Geschlechtsapparates innerhalb der Ephemeroptera hin.

Es wäre denkbar, daß die Berücksichtigung dieser Unterschiede Grundlagen für ein konsequent phylogenetisches System der Ephemeroptera liefern kann, gemäß der von HENNIG (1966) eingeführten Methodik. Um zu einem solchen System zu gelangen, müssen jedoch Studien an möglichst vielen Arten der Ephemeroptera gemacht werden.

Bisher liegen nur wenige Arbeiten mit genaueren anatomisch-histologischen Details der männlichen Ausleitungsgänge vor. Die Mehrzahl der Untersuchungen beschränkt sich auf die äußeren Genitalien (MORGAN 1913; WALKER 1922; SPIETH 1933; SNODGRASS 1936, 1957; GRANDI 1943, 1960, 1964; NIELSEN 1957; BIRKET-SMITH 1971). Erste Angaben über die männlichen Ausleitungsgänge sind bei JOLY (1877), PALMÉN (1884) und DRENKELFORT (1910) zu finden. Eine allgemeine Beschreibung der inneren männlichen Organe der Ephemeroptera einschließlich ihrer Histologie gaben NEEDHAM & alii (1935). QUADRI (1940) berücksichtigte in seiner Untersuchung über die Entwicklung der Genitalien und ihrer Ausleitungsgänge bei den orthopteroiden Insekten auch die Ephemeroptera. Erst LEVY (1958), der die männlichen Genitalien von sieben Arten untersuchte, weist auf eine besondere Möglichkeit der Sperma-Auspressung hin (siehe 4.) und macht auch als erster den Versuch, die inneren männlichen Organe zur Feststellung von Verwandtschaftsverhältnissen heranzuziehen. Erwähnenswert ist auch die Arbeit von BRINCK (1957), die sich mit den Fortpflanzungsorganen und der Paarung bei den Ephemeroptera beschäftigt.

Die vorliegende Arbeit hat das Ziel, unsere Kenntnisse über die Sperma-Pumpe bei den Ephemeroptera zu erweitern.

2. Material und Methode

Für meine Untersuchung stand mir die recht kleine Art *Habrophlebia lauta* MCLACHLAN 1884 [Leptophlebiidae] zur Verfügung. Die Tiere stammen aus dem Goldersbachtal im Schönbuch bei Tübingen, wo die an kleinen Bächen der Mittelgebirge vorkommende Art (SCHOENEMUND 1930) in den Monaten Juni bis August oft in großer Anzahl anzutreffen ist.

Alle Tiere wurden in einem Formol-Alkohol-Eisessig-Gemisch (3:6:1) fixiert und anschließend in 70%igem Alkohol aufbewahrt. Die Untersuchung erfolgte hauptsächlich durch Rekonstruktion von Serienschritten. Vor dem Schneiden wurde das Abdomen abgetrennt, entwässert und schließlich in Paraplast eingebettet. Die Schnittdicke betrug 5 µm. Gefärbt wurde in Hämalun (nach MAYER) und Eosin. Außerdem wurden einige Tiere nach Anfärbung mit Borax-Carmin unter dem Stereomikroskop präpariert. – Zum Vergleich wurde noch *Rhitrogena semicolora* (CURTIS 1834) [Heptageniidae] querschnittlich.

3. Ergebnisse

3.1. Äußere männliche Genitalien

Die äußeren männlichen Genitalien der Ephemeroptera bestehen nach SNODGRASS (1936, 1957) aus einem Paar beweglicher «claspers», die zum Festhalten des ♀ während der Begattung dienen, und aus einem Penis-Paar. Die «claspers» setzen sich aus den distalen Styli (Abb. 1 u. 2, Sty) und einer proximalen Platte («styliker», BRINCK 1957) zusammen, von deren Ventralbereich die Styli kaudal vom IX. Segment ausgehen. Diese Platte ist ein Verschmelzungsprodukt der beiden Coxopodite (Cxp) des IX. Segments (SNODGRASS). Bei *H. lauta* sind sie nur an der Basis vereinigt (Abb. 2). Die Styli sind dreigliedrig.

Charakteristisch für die Ephemeroptera ist auch das Vorhandensein von paarigen Penes (Abb. 1 u. 2, Pen), die nach SNODGRASS von einer Platte (Sternum-X) in der Membran zwischen dem Sternum-IX und den Paraprocta (Pp) getragen werden. Die Verhältnisse bei *H. lauta* entsprechen laut GRANDI (1943) denen von *Habrophlebia fusca* (CURTIS 1834). Die an der Basis miteinander verbundenen Penes (Abb. 2) verjüngen sich zunächst distad (Abb. 1) und knicken auf etwa halber Länge ventral und kranial um. Der distad in eine Spitze auslaufende Teil legt sich von ventral eng an den proximalen Teil des Penis an und läuft dabei zur Penis-Basis zurück (Abb. 2).

3.2. Die Ausleitungsgänge

Die Testes, die schon vor dem Subimaginalstadium in die Ausleitungsgänge entleert werden (PALMÉN 1884, BRINCK 1957), sind bei den Imagines von *H. lauta* nur noch als schlecht erkennbare Strukturen im vorderen Bereich der Vasa deferentia (Vd) im VII. Segment anzutreffen. Die Vasa deferentia sind einfache röhrenförmige Gebilde, deren Aussehen in den verschiedenen Bereichen je nach Inhalt¹ (Menge und Zusammensetzung) variiert. Sie beginnen dorsolateral vom Darm, ziehen nach kurzer Strecke ventrad, um dann im weiteren Verlauf wieder in die dorsolaterale Ausgangslage zurückzukehren (Abb. 3), welche sie, parallel zum Darm, bis zum Anfang des X. Segments beibehalten. Dort knicken sie um (Abb. 7) und verlaufen bis kurz über die Mitte des IX. Segments hinaus schräg kranioventrad (Abb. 7). Hier verengen sie sich und ziehen mediad unter den Darm, bzw. unter den inneren ventralen Längsmuskel (i_9) (Abb. 3, 7). Nach einer

¹ Das Lumen der Ausleitungsgänge ist außer von den merkwürdigerweise schwanzlos erscheinenden Spermien von runden bis länglichovalen «Zellschollen» (SCHLEE 1969) ausgefüllt.

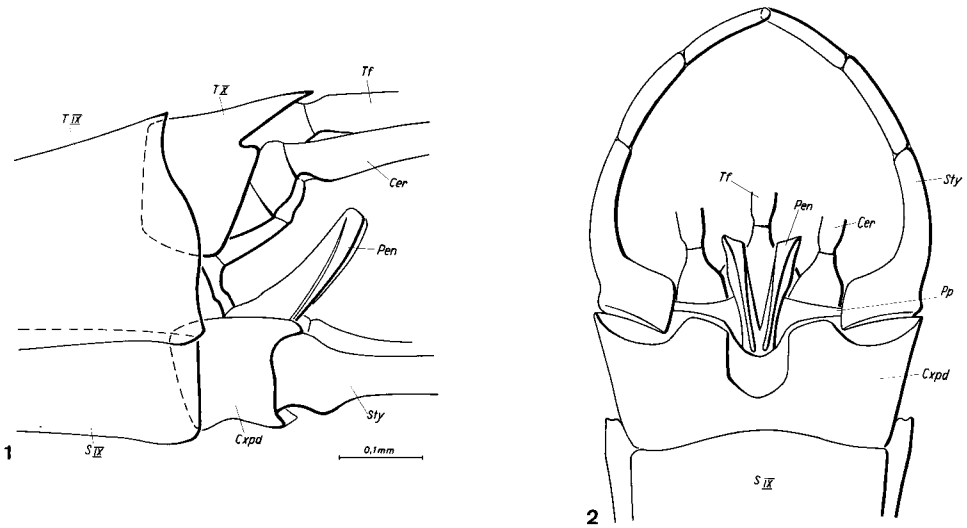


Abb. 1-2: Männliche Genitalsegmente von *Habrophlebia lauta* MCLACHLAN 1884 [Ephemeroptera: Leptophlebiidae]. 1 Lateralansicht, 2 Ventralansicht. Cer Cercus, Cxpd verschmolzene Coxopodite (Styliger), Pen Penis, Pp Paraproctum, S IX Sternum-IX, S X Sternum-X, Sty Stylus, T IX Tergum-IX, T X Tergum-X, Tf Terminalfilum.

abermaligen Biegung ziehen die sich nun stark flaschenbauchartig erweiternden Ausleitungsgänge kaudad (Abb. 7, 8). Beim Eintritt in die Penes verengen sich die Vasa deferentia mehr und mehr flaschenhalsartig (Abb. 7, 8) und gehen in dem Bereich, in dem sich die an der Basis noch miteinander verbundenen Penes trennen, in die nicht muskulösen Ductus ejaculatorii über, die an den Penis-Spitzen ausmünden.

Die Vasa deferentia, die je nach Inhalt einen Durchmesser bis zu 100 μm erreichen, sind bis zum Beginn des bauchig anschwellenden Teils nur von einer dünnen, einschichtigen Längsmuskellage umgeben. Kaudal der bereits erwähnten Engstelle (etwa 40 μm) der Vasa deferentia, also vom Beginn des sich flaschenbauchartig erweiternden Teils an (etwa 90 μm), tritt eine ungefähr 20 μm starke Ringmuskelschicht auf. Das Lumen beträgt also ungefähr 70 μm . An der Basis der Penes ist die Ringmuskelschicht noch etwa 10 μm stark. Sie wird kaudad dünner, bis sie beim Übergang in die Ductus ejaculatorii verschwindet. Im Bereich der flaschenbauchartigen Erweiterung berühren sich die Ausleitungsgänge teilweise. Eine Kommunikation, wie sie PALMÉN (1884) bei *Polymitarcis virgo* (OLIVIER 1791), LEVY (1948) bei *Hexagenia limbata occulta* WALKER 1853, und SCHLEE (1969) bei *Rhitrogena semicolorata* (CURTIS 1834) und *Cloëon* sp. feststellten, ist bei *H. lauta* nicht vorhanden. Auch akzessorische Drüsen fehlen.

3.3. Die Sperma-Pumpe

Der flaschenähnliche von Ringmuskeln umgebene Teil der Vasa deferentia dürfte als Sperma-Pumpe für das Auspressen der Spermien bei der Begattung verantwortlich sein. Wie Sagittalschnitte zeigen, beginnt die Sperma-Pumpe ventral im kranialen Viertel des IX. Segments (Abb. 7) und reicht kaudad bis kurz hinter die Trennstelle der basal noch miteinander verbundenen Penes. Im Bereich des IX. Segments liegt sie dorsal des nahe der ventralen Mittellinie verlaufenden Muskels j_0 und ventral des unter dem Darm ent-

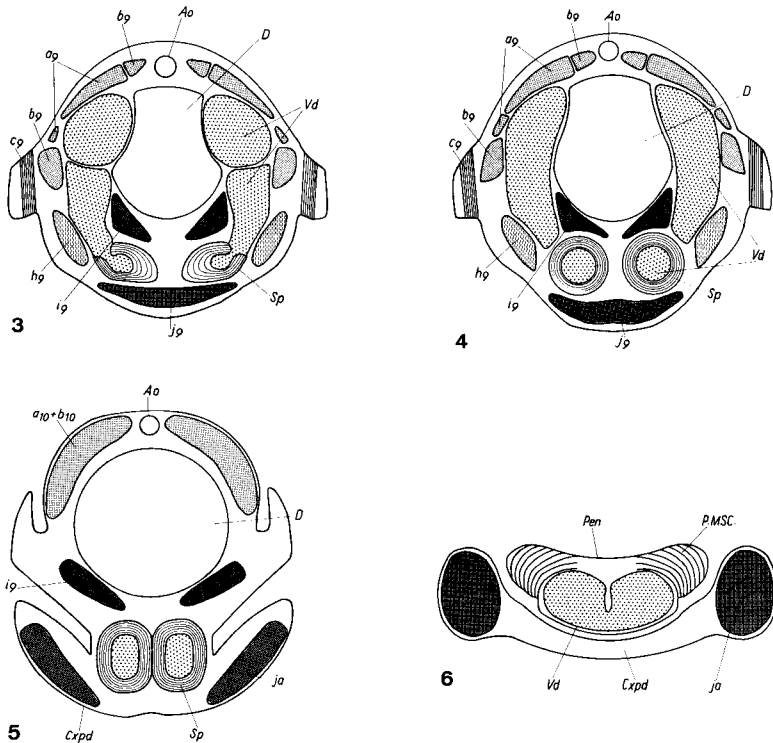


Abb. 3–5: Schematische Querschnitte durch die Genitalsegmente von *Habrophlebia lauta* MC-LACHLAN 1884 [Ephemeroptera: Leptophlebiidae] im Bereich der Sperma-Pumpe. (Lage der Querschnitte siehe Abb. 7). Ao Aorta, Cxpd Stylinger, D Darm, Sp Sperma-Pumpe, Vd Vas deferens. – Bezeichnung der Muskeln nach BIRKET-SMITH (1971): a₉, b₉ (a₁₀, b₁₀) dorsale Längsmuskulatur des IX. (X.) Segments; c₉ Dorsoventral-Muskel; h₉ zieht vom Sternum-IX zur Penis-Platte; i₉ innerer ventraler Längsmuskel; j₉ Stylinger-Muskel; j_a Styliger-Muskel.

Abb. 6: Schematischer Querschnitt durch Stylinger und Basis der Penes von *Rhitrogena semicolorata* (CURTIS 1834) [Ephemeroptera: Heptageniidae]. Cxpd Stylinger, j_a Stylus-Muskel, Pen Penis, P. MSC. Penis-Muskel.

langziehenden inneren ventralen Längsmuskels i₉ (Abb. 3, 4, 7). Lateral ist sie vom Muskel h₉ begrenzt.

Es ist anzunehmen, daß das Auspressen des Sperma aktiv mit Hilfe der eigenen Muskulatur der Ausleitungsgänge durch peristaltische Bewegung bewirkt wird.

4. Die Sperma-Pumpe bei anderen Vertretern der Ephemeroptera

Eine ähnliche Sperma-Pumpe wie *H. lauta* besitzt nach SCHLEE (1969) *Cloëon* sp. [Baëtidae]. Hier sind die Vasa deferentia mit einer dicken Muskelschicht umgeben. Dabei sind die Muskelfasern netzartig angeordnet, mit Ausnahme des distalen Teils, wo sie längsgerichtet sind.

Bei einer anderen Art (*R. semicolorata*, Heptageniidae) stellte SCHLEE jedoch nur eine hauchdünne Lage von Längsmuskeln fest, die die Vasa deferentia umgeben. Daher vermutet SCHLEE, daß das Auspressen des Sperma hier indirekt durch Erhöhung des Binnendrucks im Abdomen bewirkt wird.

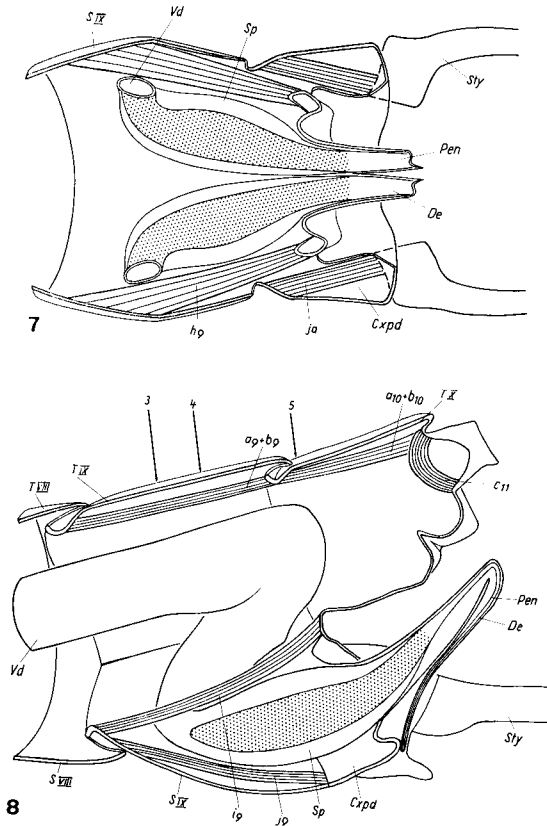


Abb. 7-8: Männliche Genitalsegmente von *Habrophlebia lauta* MCLACHLAN 1884 [Ephemeroptera: Leptophlebiidae]. 7 Medianschnitt, Ansicht von median nach lateral; 8 Horizontalschnitt, Ansicht von dorsal nach ventral. (Fettkörper, Darm, Malpighische Gefäße, Tracheen- u. Nervensystem sowie ein Teil der Muskulatur wurden nicht berücksichtigt.) Das Lumen der Sperma-Pumpe ist gepunktet. Cxpd Styliker, De Ductus ejaculatorius, Pen Penis, S VIII-IX Sternum-VIII/IX, Sp Sperma-Pumpe, Sty Stylus, T VIII-X Tergum-VIII/X. Die Pfeile 3-5 geben die Lage der Querschnitte (Abb. 3-5) an.

Wie Abb. 6 zeigt, besitzt *R. semicolorata* jedoch einen ganz anderen Typus einer Sperma-Pumpe. Diesen beschrieb LEVY (1948) für *Hexagenia limbata occulta* WALKER 1853 [Ephemeridae], *Isonychia bicolor* WALKER 1853 [Isonychiidae], *Heptagenia hebe* McDUNNOUGH 1924 [Heptageniidae] und *Stenonema rubromaculatum* McDUNNOUGH 1930 [Heptageniidae]. Bei diesen Arten ist der dorsale Teil der basalen zwei Drittel jedes Penis vollständig von einem Muskel (Abb. 6, P.MSC.) ausgefüllt. Der ventrale Teil wird vom Ductus ejaculatorius eingenommen. Der Penis-Muskel (P.MSC.) zieht schräg durch den Penis, so daß sich sein vorderer Befestigungspunkt an der dorsolateralen Wand des Penis und der hintere Ansatzpunkt an der Innenwand des distalen Teils befindet. LEVY vermutet, der Muskel habe die Funktion, die Penes in der Mitte zu kontrahieren, um die Ejakulation des Sperma zu unterstützen.

Bei *Siphonurus quebecensis* PROVANCHER 1876 [Siphonuridae] ist zwar ein Penis-Muskel vorhanden (LEVY), doch befindet sich der vordere Ansatzpunkt desselben außer-

halb des Penis an der ventrolateralen Wand des Sternum-IX. Dieser Penis-Muskel, der schon von PALMÉN (1884) erwähnt wurde, ohne daß dieser die Bedeutung erkannte, fehlt nach LEVY bei *Ephemera guttulata* PICTET 1843 [Ephemeridae] und *Blasturus cupidus* SAY 1823 [Leptophlebiidae]. Auch bei *H. lauta* ist kein derartiger Muskel vorhanden.

Interessanterweise besitzen die Ausleitungsgänge bei *E. guttulata* und *B. cupidus* auch keine verstärkte Muskulatur. Die Art der Sperma-Auspressung wäre hier noch zu klären. *H. limbata occulta*, *H. hebe* und *I. bicolor* dagegen besitzen sowohl einen Penis-Muskel als auch eine verstärkte Muskulatur der Ausleitungsgänge (LEVY 1948). Tab. 1 stellt die erwähnten Befunde nochmals klar heraus.

Tab. 1: Muskulatur-Verhältnisse von Penis und Ausleitungsgängen bei verschiedenen Genera der Ephemeroptera.

Gattung	Familie ^a	verstärkte Muskulatur der Ausleitungsgänge	Penis-Muskel
<i>Cloëon</i> LEACH 1815	Baetidae	+	?
<i>Rhitrogena</i> EATON 1882	Heptageniidae	—	+
<i>Heptagenia</i> WALSH 1863	Heptageniidae	+	+
<i>Stenonema</i> TRAVER 1933	Heptageniidae	—	+
<i>Isonychia</i> EATON 1871	Isonychiidae	+	+
<i>Siphonurus</i> EATON 1868	Siphonuridae	+	(+)
<i>Hexagenia</i> WALSH 1863	Ephemeridae	+	+
<i>Ephemera</i> LINNAEUS 1758	Ephemeridae	—	—
<i>Blasturus</i> EATON 1881	Leptophlebiidae	—	—
<i>Habrophlebia</i> EATON 1881	Leptophlebiidae	+	—

+ : vorhanden; — : nicht vorhanden; ? : noch nicht untersucht; (+) : vorderer Ansatzpunkt des Penis-Muskels außerhalb des Penis.

^a Familienzugehörigkeit nach EDMUNDS & TRAVER (1954).

5. Diskussion

Die bisher hinsichtlich des Baues ihrer Sperma-Pumpe untersuchten Vertreter der Ephemeroptera lassen zwei (mit Vorsicht zu behandelnde) unterschiedliche Schlußfolgerungen zu:

a) Die ♂♂ der Ephemeroptera haben eine Sperma-Pumpe, an welcher ursprünglich sowohl die Penis-Muskulatur als auch die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge beteiligt ist. Im Laufe der Evolution der Ephemeroptera erfolgt eine Abwandlung dieses Grundbauplans in zwei Richtungen: Jeweils eine der beiden Komponenten wird betont, die andere dagegen mehr oder weniger vollständig reduziert.

b) Die Sperma-Pumpe besteht ursprünglich aus der Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge. Im Laufe der Evolution erfolgt dann eine Umwandlung: Zunächst tritt der Penis-Muskel, der ursprünglich vermutlich eine Funktion außerhalb des Penis hat, in den Dienst der Sperma-Auspressung; danach wird die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge reduziert.

Es erhebt sich die Frage, welche der beiden Möglichkeiten zutrifft, und ob diese «Vereinfachung» bzw. «Umwandlung» der Sperma-Pumpe in mehreren Linien innerhalb der Ephemeroptera unabhängig voneinander aufgetreten ist, oder ob sie jeweils eine monophyletische Teilgruppe kennzeichnet.

Erst die Untersuchung von Vertretern möglichst sämtlicher höherer Taxa der Ephemeroptera und insbesondere das Auffinden weiterer und eindeutiger Synapomorphien kann hier zu einer Klärung führen. Dies soll in weiteren Untersuchungen geschehen.

6. Literatur

- BIRKET-SMITH, J. (1971): The abdominal morphology of *Povilla adusta* Navas (Polymitarciidae) and Ephemeroptera in general. – Ent. Scand. 2: 139–160; Kopenhagen/København.
- BRINCK, P. (1957): Reproductive system and mating in Ephemeroptera. – Opusc. Ent. Lund 22: 1–37; Lund.
- DRENKELFORT, H. (1910): Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphurus lacustris* Eaton. – Zool. Jb. Anat. 29: 527–309; Jena.
- EDMUNDS, G. F. Jr., & TRAVER, J. R. (1954): An outline of a reclassification of the Ephemeroptera. – Proc. Ent. Soc. Wash. 56: 236–240; Washington.
- GRANDI, M. (1943): Contributi allo studio degli Efemeroidi italiani V. Reperti su *Habrophlebia fusca* (Curtis). – Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 14: 114–130; Bologna.
- GRANDI, M. (1960): Contributi allo studio degli Efemeroidi italiani XXIII. Gli organi genitali esterni maschili degli Efemeroidi. – Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 24: 67–120; Bologna.
- GRANDI, M. (1964): Contributi allo studio degli Efemeroidi italiani XXV. Gli organi genitali esterni maschili nelle forme preimaginali degli Efemeroidi. – Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 27: 77–117; Bologna.
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic systematics. – University of Illinois Press, Urbana–Chicago–London.
- JOLY, M. (1877): On the reproductive apparatus of Ephemeridae. – Ann. Mag. Nat. Hist. 19: 193–195; London.
- LEVY, H. A. (1948): The male genitalia of Ephemeridae (mayflies). – J. N. Y. Ent. Soc. 56: 25–41; Lancaster.
- MORGAN, A. H. (1913): A contribution to the biology of mayflies. – Ann. Ent. Soc. Am. 6: 371–411; Columbus.
- NEEDHAM, J. G., TRAVER, J. R., & HSU, Y. C. (1935): The biology of mayflies. – Comstock Publishing Co., Ithaca, New York.
- NIELSEN, A. (1957): On the evolution of genitalia in male insects. – Ent. Medd. 28: 27–57; Kopenhagen/København.
- PALMÉN, J. A. (1884): Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. – Dissertation Helsingfors/Helsinki.
- QUADRI, A. H. (1940): On the development of genitalia and their ducts of orthopteroid insects. – Trans. Roy. Ent. Soc. Lond. 90: 121–173; London.
- SCHLEE, D. (1969): Sperma-Übertragung (und andere Merkmale) in ihrer Bedeutung für das phylogenetische System der Sternorrhyncha (Insecta, Hemiptera). – Z. Morph. Tiere 64: 95–138; Berlin–Heidelberg–New York.
- SCHOENEMUND, E. (1930): Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. – In DAHL, F. (Herausgeber): Die Tierwelt Deutschlands, Teil 19; Gustav Fischer-Verlag, Jena.
- SNODGRASS, R. E. (1936): Morphology of insect abdomen. III. The male genitalia. – Smith. Misc. Coll. 95 (14): 1–96; Washington.
- SNODGRASS, R. E. (1957): A revised interpretation of external reproductive organs of male insects. – Smith. Misc. Coll. 135 (6): 1–60; Washington.
- SPIETH, H. T. (1933): The phylogeny of some mayfly genera. – J. N. Y. Ent. Soc. 41: 55–86, 327–391; Lancaster.
- WALKER, E. M. (1922): The terminal structures of orthopteroid insects: a phylogenetic study (part II). – Ann. Ent. Soc. Am. 15: 1–87; Columbus.

Anschrift des Verfassers – Author's address: Dipl.-Biol. Roland Grimm, Institut für Biologie III, Lehrstuhl für Zoologie, Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen 1, Bundesrepublik Deutschland. – F.R. Germany.