Will best regards,
W. Kaiser

Acta zool. (Stockh.) 61: 93—103 (1980)

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung des Corpus cardiacum der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae) während der Metamorphose*

Helmut Kaiser

Zoologisches Institut der Universität Basel, Schweiz
(Received May 27, 1979)

Abstract

Kaiser, H. 1980. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung des Corpus cardiacum des Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae) während der Metamorphose. [Light- and electron microscopic investigation on the corpus cardiacum in the mayfly *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae) during metamorphosis.] (Zoologisches Institut der Universität Basel, Schweiz.) — *Acta zool.* (Stockh.) *61*(2): 93—103.

The corpus cardiacum (cc) of *Ephemera danica* is an unpaired organ in the dorsal wall of the aorta. During the last four instars there has been no significant change in the volume of the cc of the males. In the females, however, the cc enlarges in the final nymphal instar due to a thickening of the organ. Owing to a shortening prior to the subimaginal moult the volume has diminished in the subimagines and imagines. In the electron microscope different types of axons and secretory granules could be observed. The type a axons contain electron opaque granules with a mean diameter of 125 nm. The granules in the axons of type b are smaller (mean diameter 85 nm) and are more or less electron opaque, and the type c axons are filled with less electron opaque secretory droplets with mean diameters of 170 nm. In the fourth type of axons (d) the granules are approximately the same size as those of the type a but are more irregular in shape. In addition to the different axons two cell types—interstitial and secretory cells—are described, and the probable mechanism of the release of neurosecretory material is discussed. During metamorphosis only minor changes were apparent at the ultrastructural level.

Helmut Kaiser, Zoologisches Institut der Universität Basel, Rheinsprung 9, CH-4051 Basel, Schweiz.

Einleitung

Das Corpus cardiacum (Cc) verschiedener Ephemeriden-Arten wird erstmals von Hanström (1940) beschrieben. Cazal (1948) und Arvy und Gabe (1950, 1952, 1953 a, b) bestätigen seine Beobachtungen. Diese Autoren heben allerdings nicht — wie Hanström — hervor, dass bei *Ephemera*, im Gegensatz zu den anderen untersuchten Ephemeriden, paarige Cc ausgebildet seien. Arvy und Gabe beschreiben ausser den anatomischen Verhältnissen auch Sekretionsprozesse und die Veränderungen der Cc im Verlaufe der Entwicklung.

Die vorliegende Arbeit soll vor allem mit Hilfe

* Die vorliegende Arbeit ist im wesentlichen ein Teil der 1977 unter Leitung von Prof. Dr. H. Nüesch am Zoologischen Institut der Universität Basel abgeschlossenen Dissertation.

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

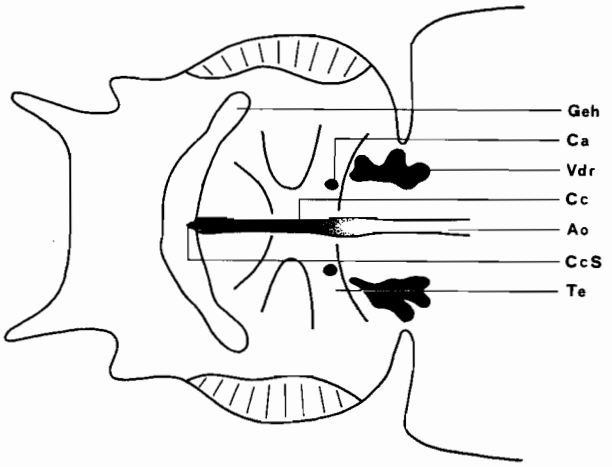


Abb. 1. Dorsale Ansicht der endokrinen Organe von *E. danica* (älteres Nymphenstadium). *Ao* Aorta, *Ca* Corpus allatum, *Cc* Corpus cardiacum, *CcS* Corpus cardiacum — Speicher, *Geh* Gehirn, *Te* Tentorium, *Vdr* Ventraldrüse.

der Elektronenmikroskopie genauere Informationen über die Veränderungen und Sekretionsvorgänge dieses endokrinen Organs liefern und auch die Frage abklären, ob *Ephemera* paarige oder unpaare Cc besitzt.

Material und Methoden

Neben jüngeren Nymphen wurden vor allem männliche und weibliche Tiere der drei letzten Entwicklungsstadien (letzte Nymphe, Subimago, Imago) untersucht. Von den für die Lichtmikroskopie benötigten Tieren wurden Kopf, Pro- und Mesothorax gesamthaft abgetrennt und in einem Glutaraldehyd/Formaldehyd/Pikrinsäure-Gemisch fixiert (Ito und Karnovsky 1968). Die Färbung der 7 μm dicken Paraplastschnitte erfolgte in Paraldehydfuchsin, Hämalaun und Pikroindigocarmin. Zur Volumenbestimmung der Cc diente die Methode der Flächenintegration mit Hilfe eines Quadratnetzes (Weibel und Elias 1967).

Die Präparation der für die Elektronenmikroskopie benötigten Cc war relativ einfach: Die Tiere wurden im oben erwähnten Fixierungsgemisch dorsal geöffnet. Anschliessend liess sich leicht der Oesophag mit dem vordersten Teil des Mitteldarms herauspräparieren. Dieser Abschnitt des Darmtraktes, an dem sich dorsal das Cc befindet, wurde in der üblichen Weise weiterverarbeitet: Fixieren, Waschen in Cacodylatpuffer, Nachfixieren und Kontrastieren in OsO_4 und Uranylacetat, Entwässern in einer Acetonreihe, Einbetten über Propylenoxid in Epon und schliesslich Kontrastieren der Schnitte mit Bleicitrat. Bei den Angaben der mittleren Durchmesser der verschiedenen Sekretgranula handelt es sich um die nach der Methode von Froesch (1973) korrigierten „wahren mittleren Durchmesser".

Insgesamt wurden für die Lichtmikroskopie vollständige Schnittserien von 30 Tieren verwendet. Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen standen 15 Cc zur Verfügung. Mehr Einzelheiten über Material und Methoden sind an anderer Stelle beschrieben (Kaiser 1977, 1978).

Ergebnisse

Das Cc von *Ephemera danica* ist ein unpaares Organ, das sich direkt an den hintersten Teil des Gehirns anschliesst und als Verdickung der dorsalen Aortawand nach caudal verläuft. Es endet zuerst im medianen Teil, während es sich lateral noch etwas weiter nach hinten fortsetzt (Abb. 1). Der vorderste, dem Gehirn anliegende Cc-Abschnitt ist zu einem speziellen Sekretspeicher umgewandelt. Dieser Teil des Organs wurde bereits in einer früheren Arbeit beschrieben (Kaiser 1979b).

Lichtmikroskopie

Abb. 5 zeigt einen Querschnitt durch das Cc einer letzten Nymphe. Bei jüngeren Stadien ist der Durchmesser des Organs deutlich geringer,

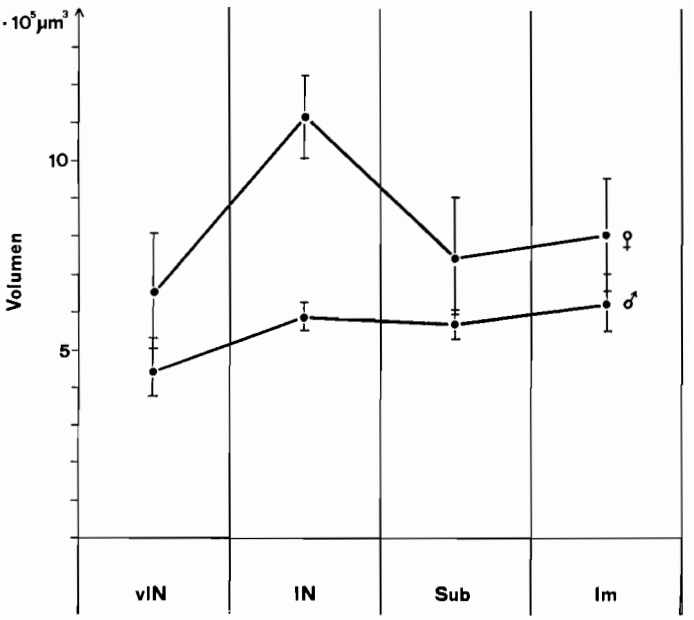


Abb. 2. Das Corpus cardiacum — Volumen während der letzten Entwicklungsstadien. Neben den Mittelwerten sind jeweils die maximalen und minimalen Messwerte angegeben. *vlN* vorletztes Nymphenstadium, *lN* letztes Nymphenstadium, *Sub* Subimago, *Im* Imago.

während es sich bei den Subimagines und Imagines im Vergleich zum letzten Nymphenstadium stellenweise noch weiter verdickt. Dennoch verändert sich das Volumen bei den letzten vier Entwicklungsstadien der Männchen nur unwesentlich (Abb. 2), da sich das Cc etwas verkürzt. Somit wird die Dickenzunahme weitgehend aufgehoben.

Bei der Entwicklung vom vorletzten zum letzten Nymphenstadium der Weibchen verdickt und verlängert sich das Cc, wodurch das Volumen beträchtlich zunimmt (Abb. 2). Bei den Subimagines geht das Volumen dann stark zurück, weil das Cc fast um die Hälfte verkürzt wird (Abb. 2).

Die im Diagramm (Abb. 2) bei beiden Geschlechtern dargestellte leichte Zunahme des Volumens im Imaginalstadium ist nicht völlig gesichert, da nur wenige Imagines ausgemessen werden konnten. Der Grund dafür liegt darin, dass in den meisten Fällen die Cc der Adulttiere ihre typische Gestalt verlieren. Sie sind stark verzerrt und können nach lateral verdrängt sein, so dass es nicht möglich ist, sie auf den Schnitten einigermassen genau abzugrenzen. Für diese — besonders bei weiblichen Tieren — starken Deformationen dürfte die enorme Ausdehnung des mit Gas gefüllten Mitteldarms mitverantwortlich sein.

Die Cc aller untersuchten Tiere — auch der jüngeren Stadien — enthielten mit Paraldehydfuchsin färbbares Sekret. Eine Abgabe dieses Sekrets ins Aortalumen konnte im Lichtmikroskop nicht beobachtet werden.

Elektronenmikroskopie

Weitaus der grösste Teil eines Cc zeigt im Querschnitt ein der Abb. 4 ähnliches Bild, das vor allem bei jüngeren Stadien stark an einen gewöhnlichen neurosekrethaltigen Nerv erinnert. Gegen die Hämolymphe und das Aortalumen ist das Cc durch eine der Neurallamelle entsprechende Bindegewebehülle abgeschlossen. Sie dringt stellenweise weit ins Innere des Organs vor und umhüllt gelegentlich sogar einige Axone vollständig (Abb. 4, 6, 11, 13). Ihre Dicke beträgt ungefähr 0,15 μm, kann aber im Inneren des Cc

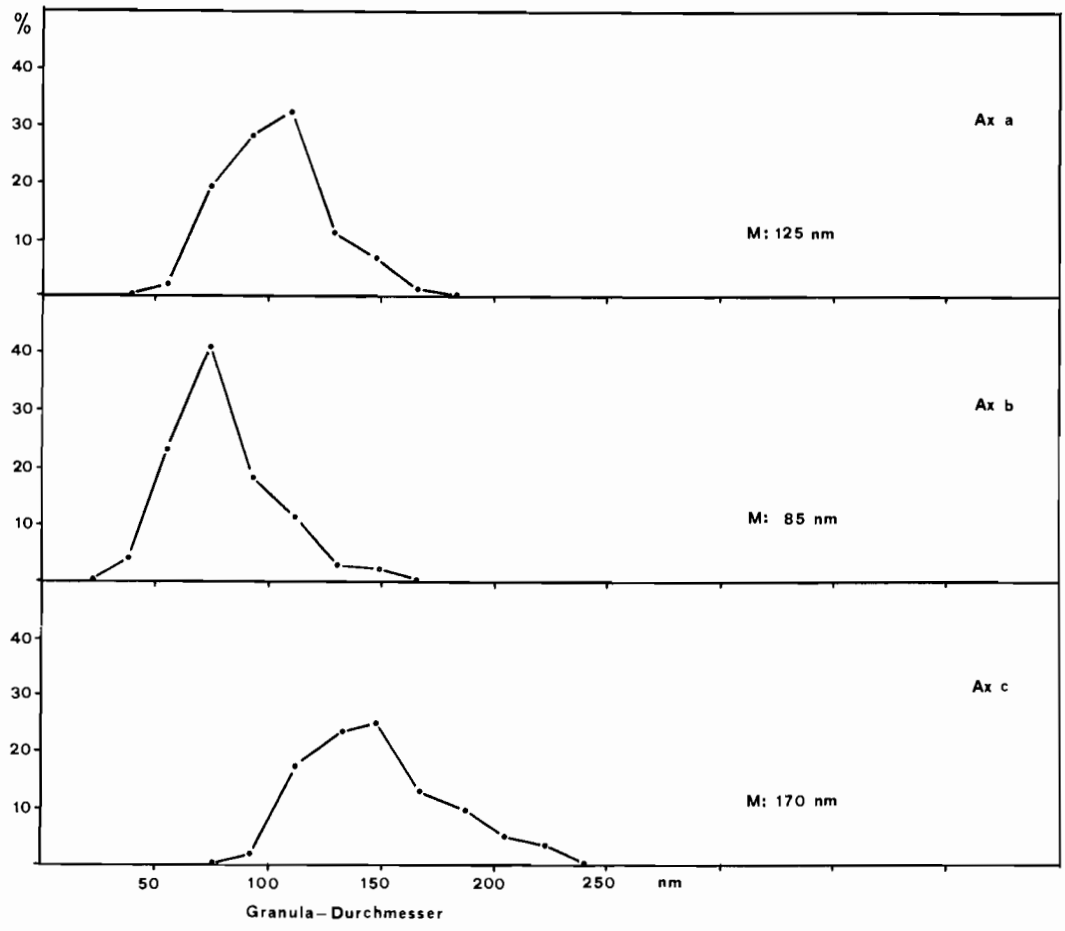


Abb. 3. Häufigkeitsverteilung der verschiedenen im Corpus cardiacum beobachteten Sekrettypen. *Ax a, b, c* Axontyp a, b, c, *M* mittlerer Durchmesser der Granula.

stellenweise bis über 1 μm erreichen. Sie besteht aus einer lockeren, manchmal leicht geschichteten Grundsubstanz, in die Kollagenfibrillen eingelagert sind.

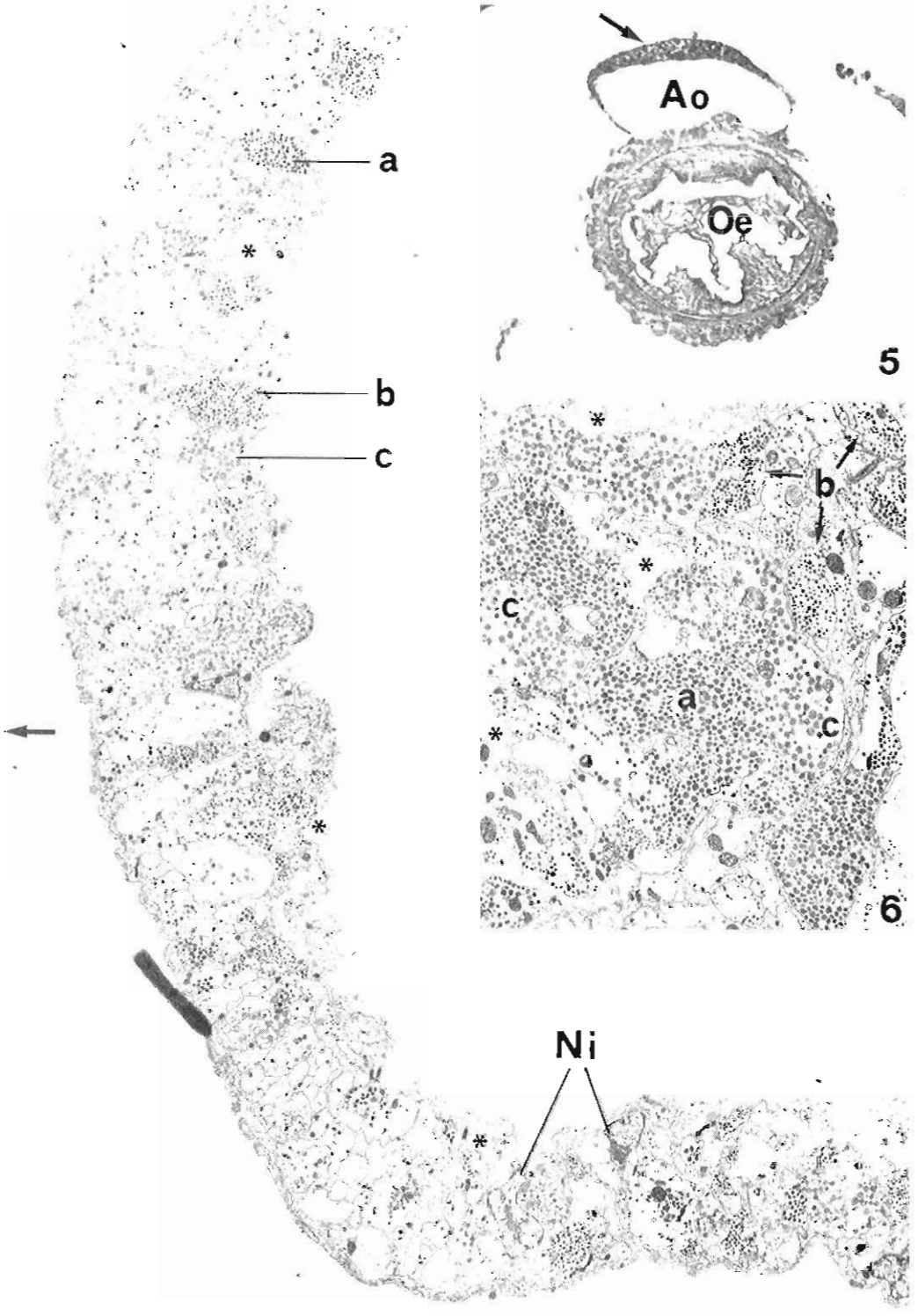
Abb. 4 zeigt das Cc einer vorletzten Nymphe. Hier lassen sich noch zahlreiche Axone finden, die wenig oder überhaupt keine sekretorischen Granula enthalten. Die sekretführenden Nervenfasern können in mehrere Gruppen unterteilt werden (Abb. 3, 4, 6): Der erste Typ (Ax a) enthält kugelförmige elektronendichte Granula, deren mittlerer Durchmesser 125 nm beträgt (Abb. 7). Im zweiten Axontyp (Ax b) setzt sich das Sekret aus durchschnittlich kleineren mehr

Abb. 4. Querschnitt durch ein nahezu vollständiges Corpus cardiacum einer weiblichen vorletzten Nymphe. Zahlreiche Axone enthalten kein oder nur wenig Sekret. *a, b, c* Axontyp a, b, c, *Ni* Kerne von interstitiellen Zellen, *Pfeil* Richtung nach dorsal, *Sterne* Bindegewebehülle. ×4550.

Abb. 5. Querschnitt durch Oesophag (*Oe*), Aorta (*Ao*) und Corpus cardiacum (*Pfeil*) einer weiblichen letzten Nymphe. ×190.

Abb. 6. Ausschnitt aus dem Corpus cardiacum einer weiblichen Imago. Aufgrund ihres Sekretinhaltes lassen sich deutlich verschiedene Axontypen unterscheiden. *a, b, c* Axontyp a, b, c, *Sterne* Bindegewebe. ×6900.

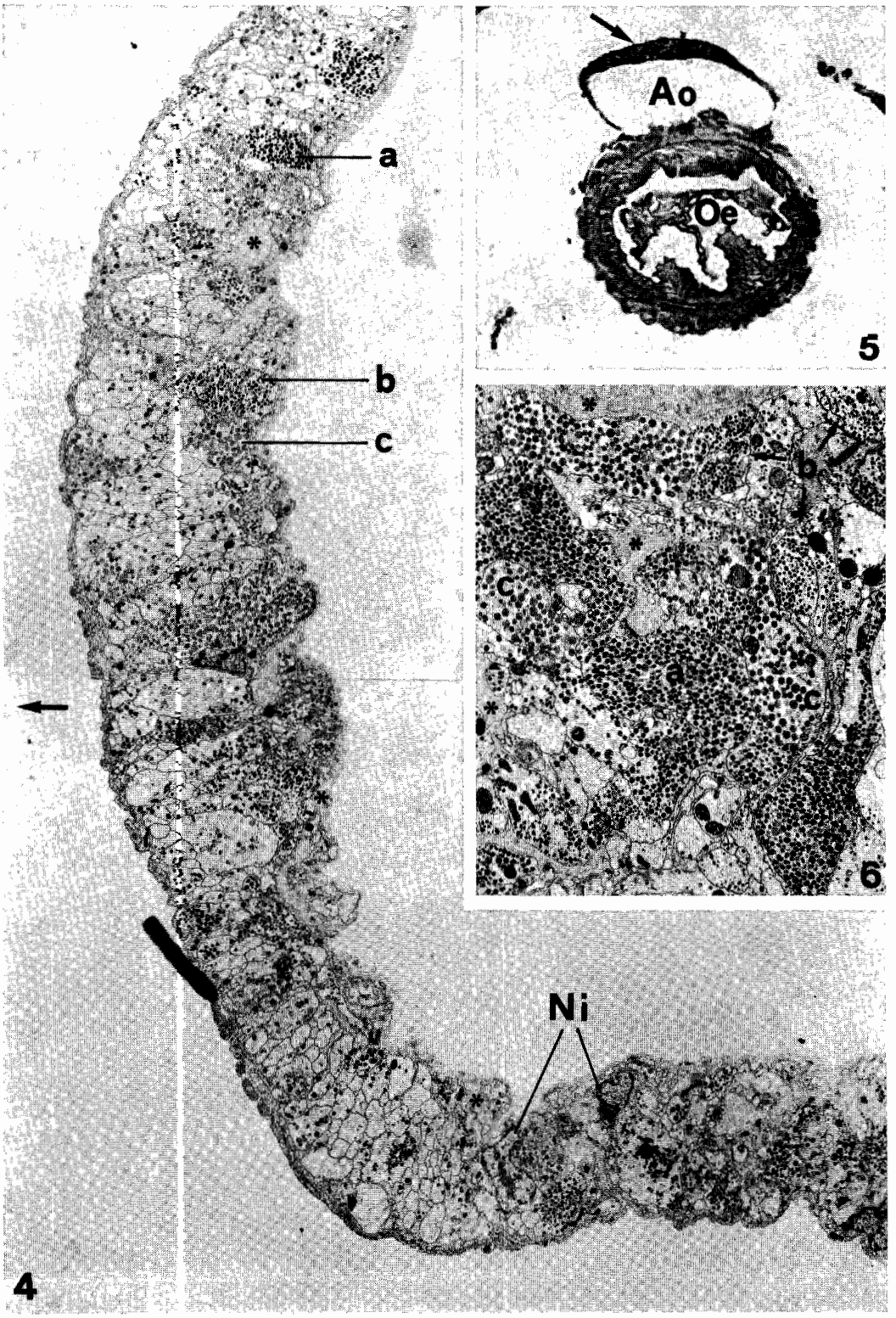
Abb. 7. Axon des Typs a im Corpus cardiacum einer weiblichen letzten Nymphe. Die elektronendichten Granula sind regelmässig geformt und weisen einen mittleren Durchmesser von 125 nm auf. *Pfeile* Granula mit „abgelöster" Membran. ×18 000.

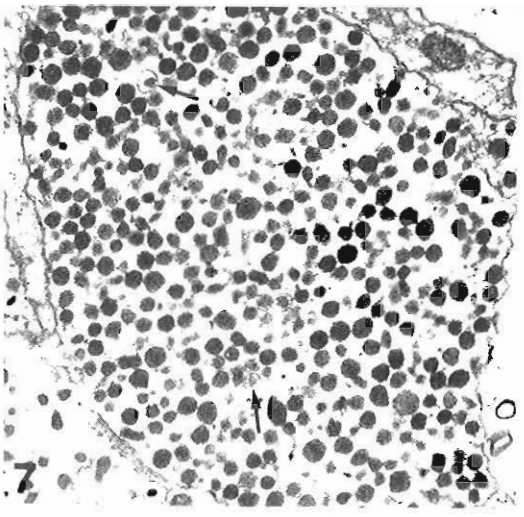


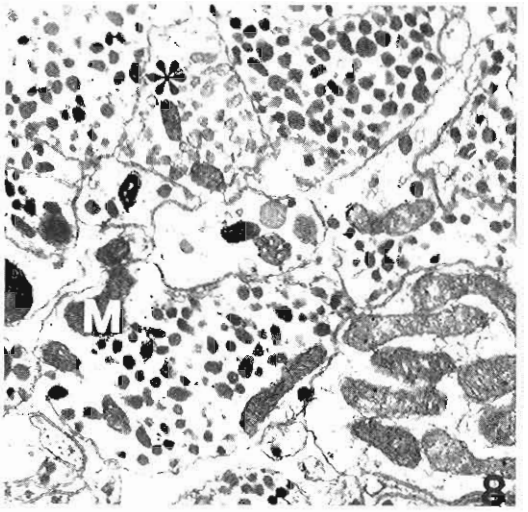
4

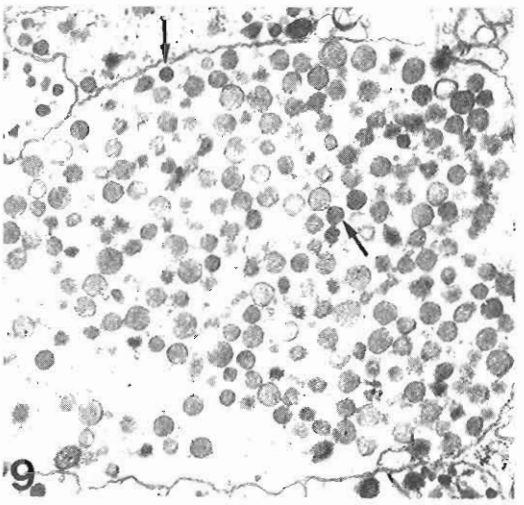
5

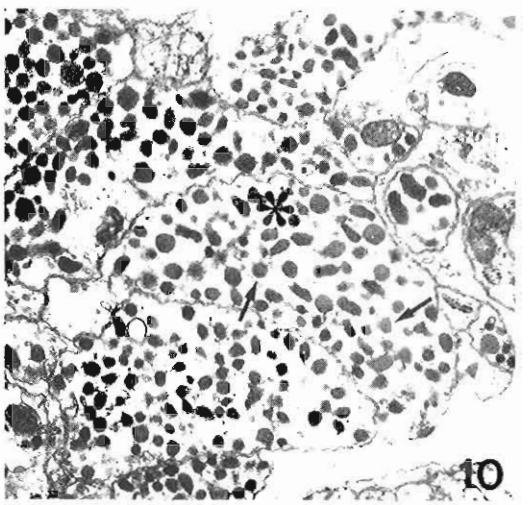
6

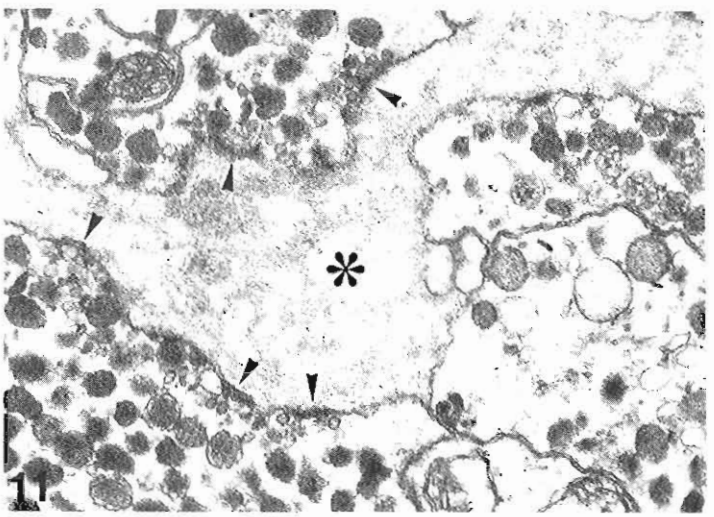

a
b
c
Ni
4
Ao
Oe
5
6

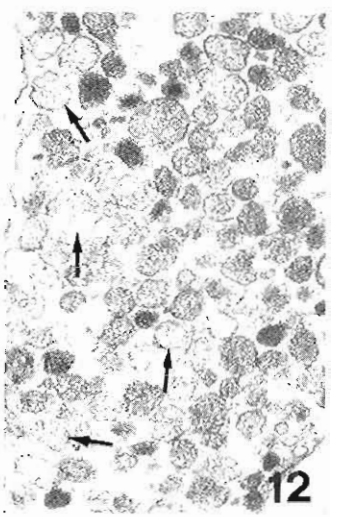


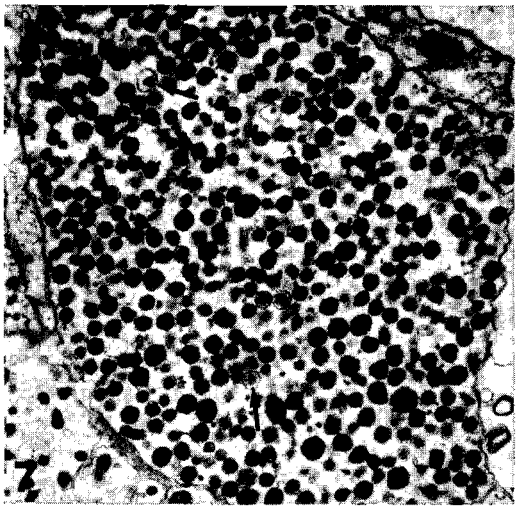

M

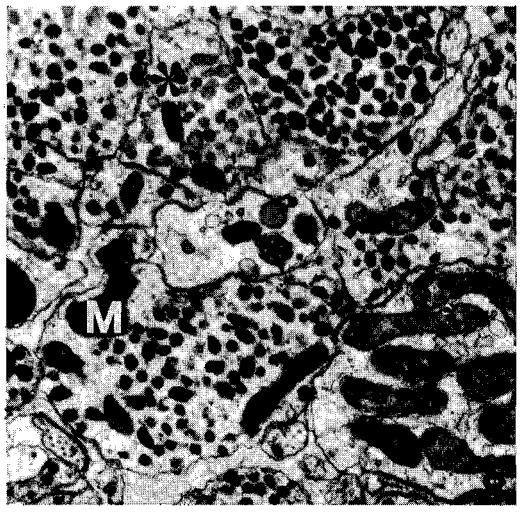


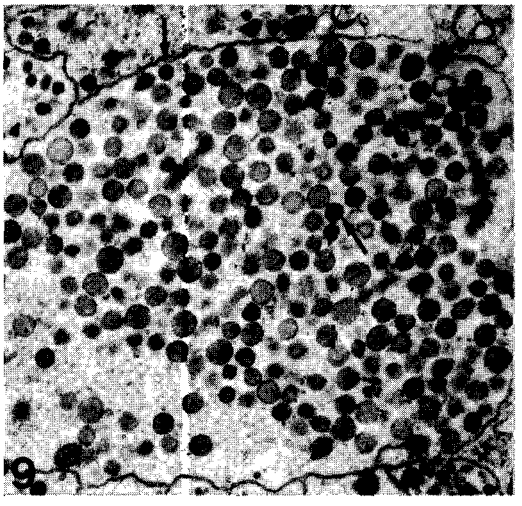


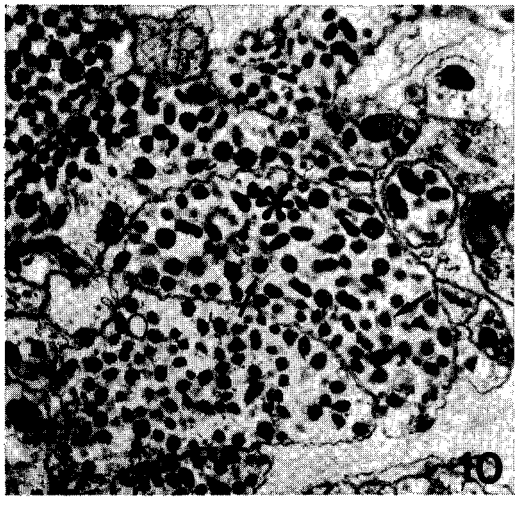


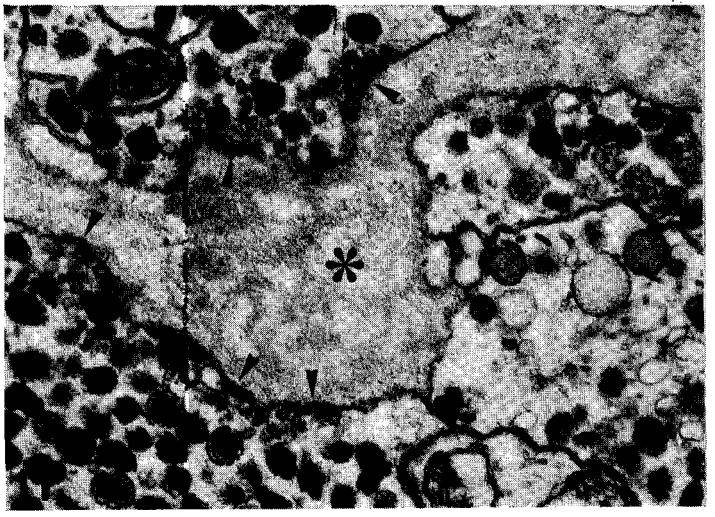


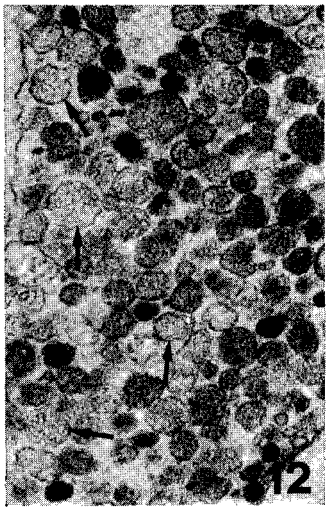

Z
O


M


9


10


*


12

oder weniger elektronendichten Granula zusammen mit Durchmessern von etwa 85 nm (Abb. 8). Die Granula weisen meist eine kugelförmige Gestalt auf, können aber auch länglich oder unregelmässig geformt sein. Axone des Typs b, die nur mit elektronendurchlässigen Vesikeln gefüllt sind, lassen sich nur selten finden. Im dritten Axontyp (Ax c) befinden sich vorwiegend elektronendurchlässigere Granula. Meist sind in diesen Nervenfasern aber auch einige „dunkle" Granula sowie Zwischenstufen zu erkennen. Die Durchmesser der Sekrettröpfchen im Axontyp c betragen im Mittel 170 nm (Abb. 9). Die Grösse der Granula im vierten Axontyp (Ax d) entspricht ungefähr den im Axontyp a gemessenen Werten (Abb. 10). Lediglich durch die unregelmässige Form weicht das Sekret der d-Axone vom Typ a ab.

Die Cc der letzten Nymphen, Subimagines und Imagines unterscheiden sich von denen jüngerer Tiere vor allem dadurch, dass sie stark verdickt sind. Ausserdem ist der Neurosekretgehalt bei diesen Stadien beträchtlich gesteigert. Auch hier treffen wir auf die verschiedenen beschriebenen Nervenfasern, wobei zu bemerken ist, dass Axontyp c verhältnismässig weniger häufig vorkommt, die anderen Axone dagegen zahlreicher und oft mit grösseren Durchmessern auftreten. Besonders in den Axonen des Typs a und d erkennt man eine besondere Form von Sekret: Zwischen der Membran, die diese Granula umgibt, und ihrem elektronendichten Inneren befindet sich ein „heller" Zwischenraum (Abb. 7, 10).

Bei allen untersuchten Stadien liessen sich Stellen beobachten, an denen das Axolemma etwas verdickt erscheint (Abb. 11). In unmittelbarer Nähe dieser Stellen, die häufig an die Bindegewebehülle grenzen, lassen sich Gruppen von kleinen Vesikeln mit Durchmessern von 40—45 nm erkennen. Möglicherweise besteht ein Zusammenhang zwischen diesen „synaptoiden Strukturen" (Scharrer 1968) und einem besonderen Sekrettyp, der in diesen Axonen auftritt. Es handelt sich dabei um grobkörnige Granula, in denen gelegentlich kleinere Vesikel erkannt werden können (Abb. 12).

Ausser den Nervenfasern mit ihren verschiedenen Sekretarten sind in den Cc noch zwei Zelltypen enthalten: Bei den interstitiellen Zellen (Abb. 4) handelt es sich um Gliaartige Zellen mit relativ wenig Cytoplasma. Es enthält neben wenig granulärem endoplasmatischem Reticulum zahlreiche freie Ribosomen, wie auch Mitochondrien und Mikrotubuli. Die meist unregelmässig geformten Kerne der Zellen erreichen maximale Durchmesser von 4 μm. Sie lassen ein ziemlich elektronendichtes Karyoplasma und kräftig ausgebildete, der Kernmembran anliegende Chromatinstrukturen erkennen (Abb. 4). Die interstitiellen Zellen weisen schmale Fortsätze auf, die sich ein Stück weit zwischen benachbarte Axone schieben, ohne sie aber vollständig zu umhüllen. Die Nervenfasern stehen deshalb meistens untereinander in direktem Kontakt.

Neben den interstitiellen Zellen sind in allen Cc auch spezielle sekretorische Zellen anzutreffen (Abb. 13). Der maximale Durchmesser dieser Zellen kann 10 μm erreichen, der ihrer Kerne 5 μm. Im Vergleich zu den interstitiellen Zellen ist das Karyoplasma meist deutlich elektronendurchlässiger und enthält neben einem grossen Nucleolus fein verteilte Chromatinstrukturen. Ausserdem sind die Kerne weniger unregelmässig geformt. Das Cytoplasma enthält neben Mitochondrien, lysosomenartigen Strukturen und freien Ribosomen auch unregelmässig verteiltes Ergastoplasma, Golgi-Körper und elektronendichte Granula mit mittleren Durchmessern von 85 nm (Abb. 13). Bei allen untersuchten Cc war in diesen Zellen die Zahl der Sekrettröpfchen nicht besonders gross. Damit wahrscheinlich zusammenhängend, blieb auch die Anzahl der Golgi-

---

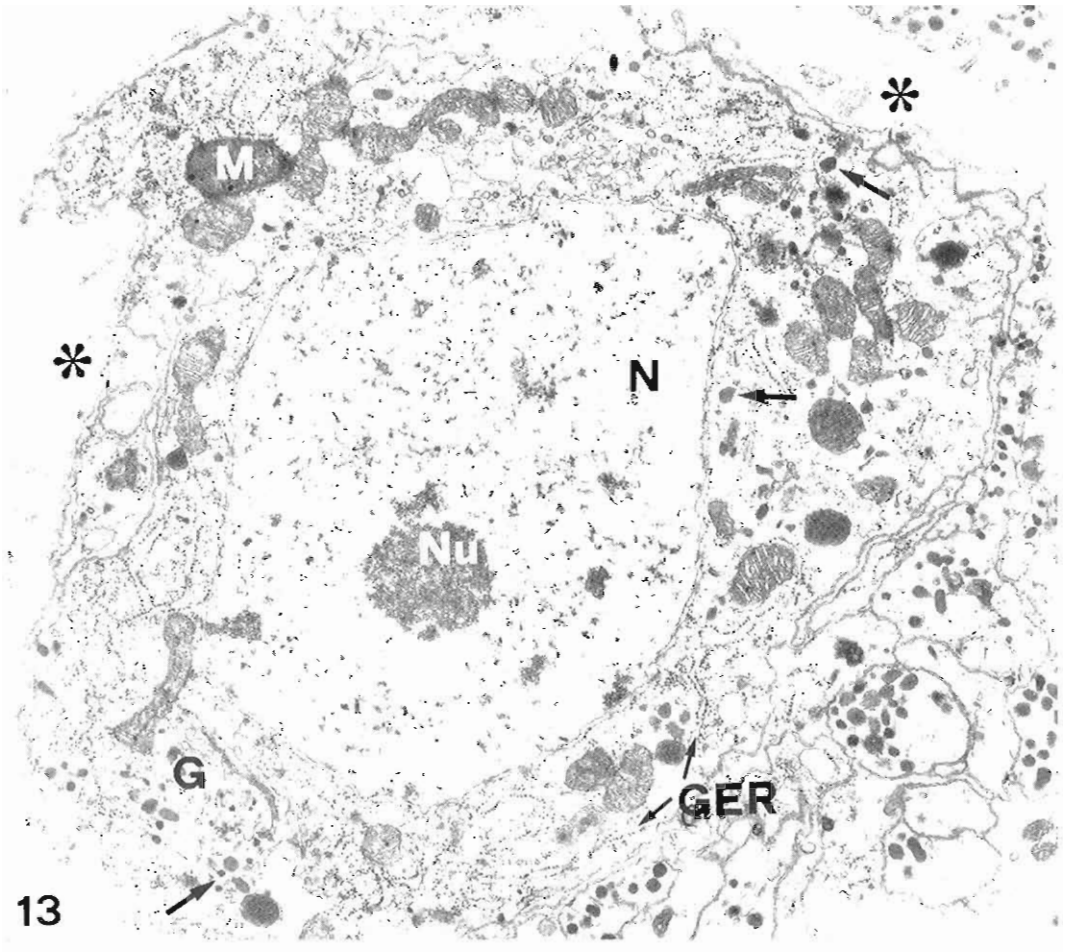
Abb. 8. Axone des Typs b im Corpus cardiacum einer weiblichen letzten Nymphe. Die Granula sind meist elektronendicht und häufig unregelmässig geformt. Ihr mittlerer Durchmesser beträgt 85 nm. *M* Mitochondrium, *Stern* Axon mit relativ elektronendurchlässigen Granula. ×18 000.

Abb. 9. Axon des Typs c im Corpus cardiacum einer weiblichen letzten Nymphe. Die gleichmässig runden Granula sind etwas elektronendurchlässiger und grösser (mittlerer Durchmesser 170 nm) als die Granula in Typ a. In den c-Axonen lassen sich meist auch einige elektronendichtere Sekretgranula beobachten (*Pfeile*). ×18 000.

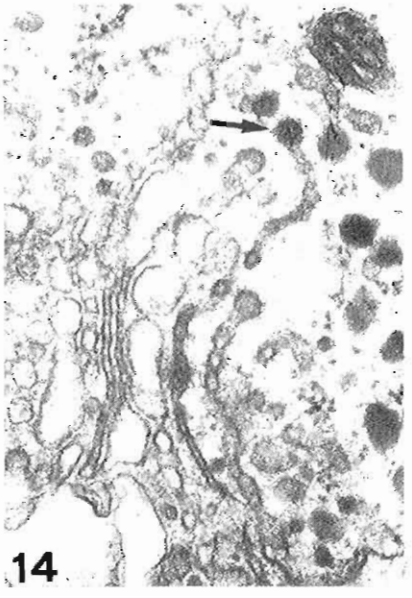
Abb. 10. Axon des Typs d (*Stern*) im Corpus cardiacum einer weiblichen letzten Nymphe. Die Granula in diesem Axontyp unterscheiden sich vom Typ a durch ihre unregelmässige Form. *Pfeile* Granula mit „abgelöster" Membran. ×18 000.

Abb. 11. Ausschnitt aus dem Corpus cardiacum einer weiblichen Imago. Es lassen sich mehrere synaptoide Strukturen erkennen (*Pfeilspitzen*), die vermutlich mit der Sekretabgabe aus dem Corpus cardiacum zusammenhängen. *Stern* Bindegewebe. ×38 500.

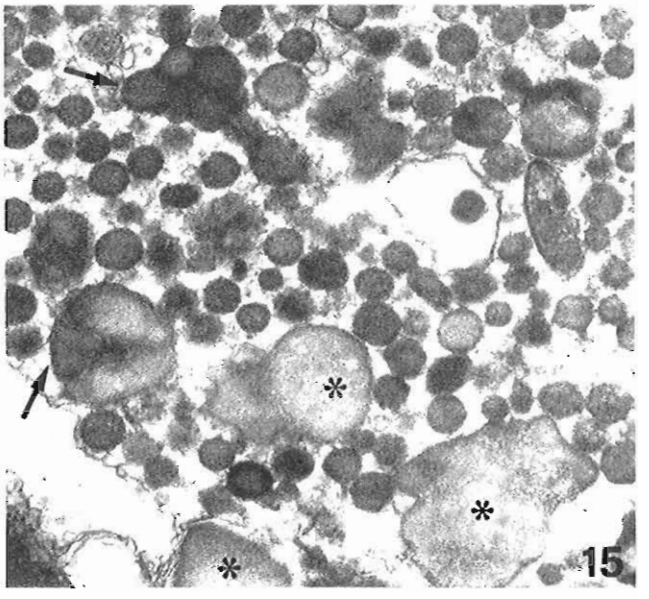
Abb. 12. Ausschnitt aus dem Corpus cardiacum einer weiblichen Subimago. In mehreren Granula (*Pfeile*) lassen sich vesikuläre Strukturen erkennen. ×39 500.



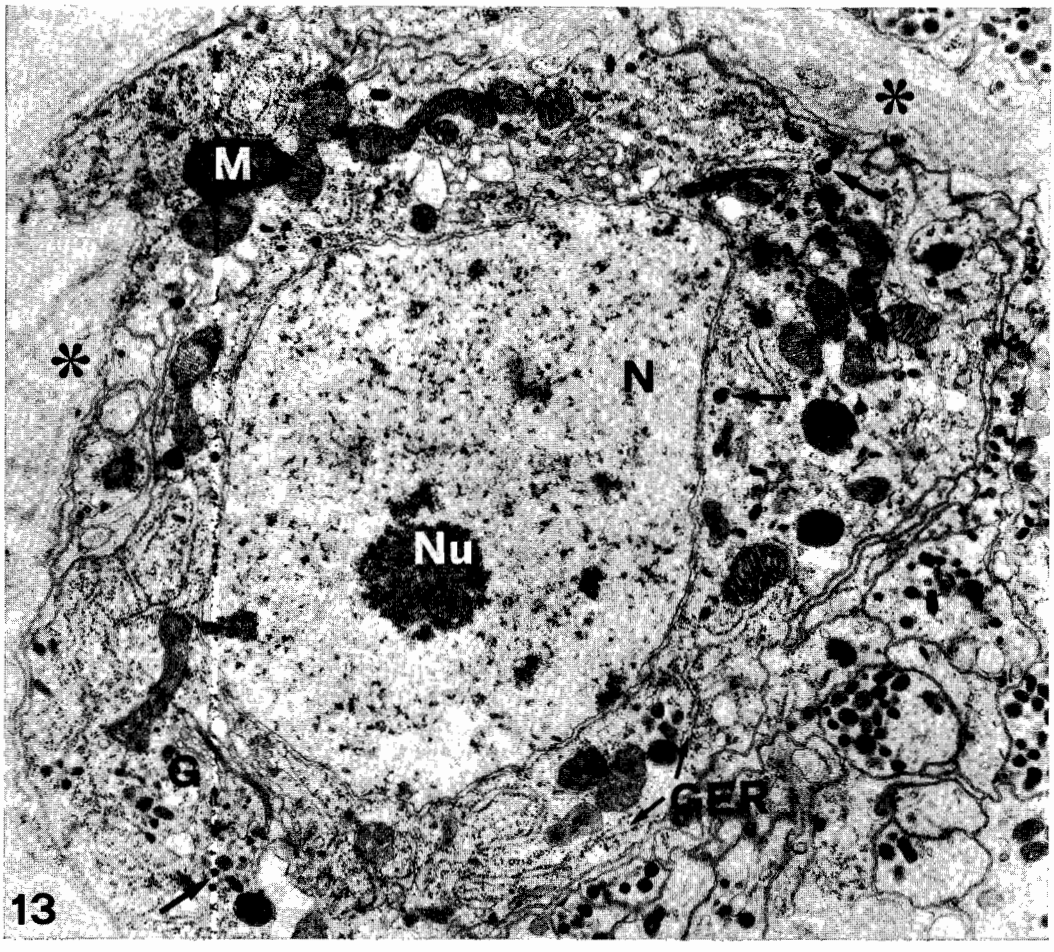
13



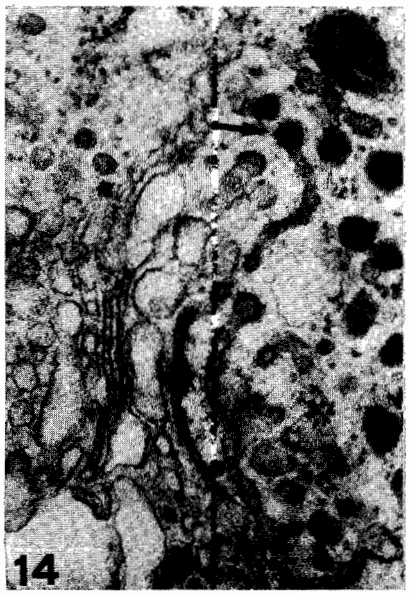
14



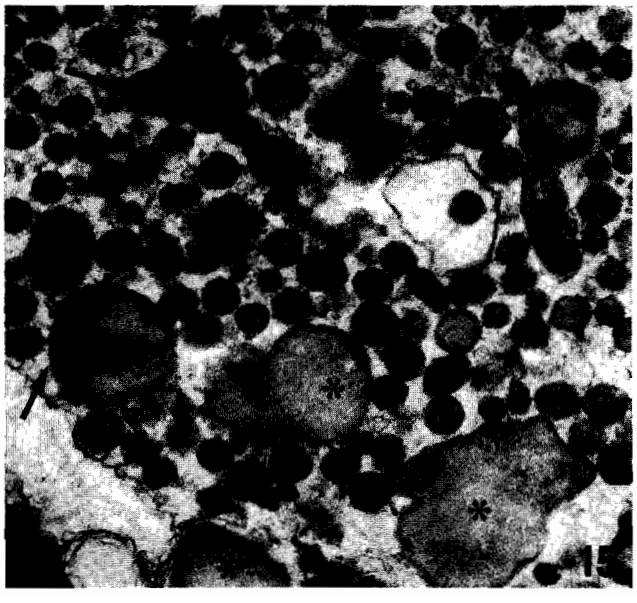
15



13



14



Körper sowie die Ausdehnung des rauhen endoplasmatischen Reticulums eher gering. In mehreren Fällen liess sich beobachten, dass sich das Sekret in den Golgi-Cisternen verdichtet und sich die fertig ausgebildeten Granula von den Golgi-Körpern abschnüren (Abb. 14).

Von einer weiblichen und einer männlichen letzten Nymphe wurde auch der hinterste Teil des Cc untersucht. In diesem Bereich trifft man nur noch lateral auf die letzten Axone des Cc (vgl. Abb. 1). Dabei handelt es sich um meist relativ grosse Nervenfasern, die mit sekretorischem Material gefüllt sind. Es fällt auf, dass die Granula meist nicht gleichmässig elektronendicht sind, sondern eine schmale, dunklere Randzone besitzen (Abb. 15). Aufgrund ihres Aussehens und der Durchmesser dieser Sekrettröpfchen (etwa 125 nm) lässt sich vermuten, dass in diesem caudalen Cc-Abschnitt vor allem Axonendigungen des Typs a auftreten. Nicht selten sind unregelmässig geformte Körper anzutreffen, die sich aus miteinander verschmelzenden Elementargranula bilden (Abb. 15). Die vermutlich älteren dieser Gebilde, bei denen sich der Inhalt mehrerer Sekrettröpfchen bereits völlig durchmischt hat, sind wesentlich elektronendurchlässiger.

Diskussion

Die vorliegende Untersuchung ergab, dass die Cc von *Ephemera* nicht paarig sind, wie es von Hanström (1940) angegeben wird. Da diesem Autor allerdings *E. vulgata* zur Verfügung stand, wurden zur Kontrolle auch einige Imagines dieser Art untersucht. Doch auch sie besitzen wie *E. danica* ein unpaares Cc.

Die lichtmikroskopischen Befunde von Arvy und Gabe (1950, 1953 a, b) lassen sich ebenfalls teilweise nicht bestätigen. So kann bei *E. danica* ohne weiteres auch bei jüngeren Nymphenstadien neurosekretorisches Material im Cc beobachtet werden. Auch weichen die Ergebnisse, die das Volumen dieses Organs und die verschiedenen Zelltypen des Cc betreffen, von den hier beschriebenen Resultaten ab.

Die elektronenmikroskopischen Beobachtungen stimmen dagegen mit den an den Cc anderer Insekten gemachten Befunden gut überein (für Lit. über Cc-Arbeiten vgl. Kaiser 1977). Sowohl die azelluläre Bindegewebehülle, welche das Cc umgibt und häufig weit in sein Inneres vordringt, als auch die interstitiellen Zellen zeigen ein Aussehen wie es in den meisten Fällen beschrieben wird. Bei den interstitiellen Zellen muss allerdings eine Besonderheit hervorgehoben werden: Die Cytoplasmafortsätze umhüllen in der Regel die Axone oder sekretorischen Zellen nicht vollständig, wie bei anderen Insekten. Die einzelnen Elemente des Cc von *E. danica* sind deshalb nur selten voneinander isoliert. Falls Axone oder Axongruppen getrennt auftreten, liegt das meist daran, dass sie von Bindegewebe, nicht aber von Plasmafortsätzen einer interstitiellen Zelle eingehüllt werden.

Die sekretorischen Zellen fügen sich ebenfalls gut in das allgemeine Bild dieses Zelltyps ein. Auffallend ist allerdings die bei allen Stadien beobachtete geringe Menge sekretorischen Materials. Der bei weitem grösste Teil des in den Axonen sichtbaren Sekrets kommt aus dem Gehirn bzw. aus dem rostralen Cc-Speicher und dem Speicher des Nervus corporis cardiaci 1 (Ncc1; Kaiser 1979 a, b). Aus dem Cc-Speicher müssen die Granula der Axone des Typs b (Abb. 3) stammen, die sowohl in ihrem Aussehen als auch in der prozentualen Verteilung mit dem häufigsten Sekret-Typ dieses Speichers übereinstimmen (Kaiser 1979b). Die Granula-Verteilung (Abb. 3) sowie das Aussehen des Sekrets in Axontyp a entspricht recht gut dem a_1-Sekret im Ncc1-Speicher, das von den neurosekretorischen Zellen 1 und 2 der *pars intercerebralis* produziert wird (Kaiser 1979 a, b). Auch das sekretorische Material der c-Axone (Abb. 3) lässt sich anscheinend bis ins Gehirn zurückverfolgen. Die Granula-Verteilung stimmt mit dem Sekret a_2 im Ncc1-Speicher und dem Sekret der neurosekretorischen Zellen des Typs 3 im Gehirn gut überein (Kaiser 1979 a, b). Allerdings sind diese Granula im

---

Abb. 13. Sekretorische Corpus cardiacum — Zelle einer weiblichen Subimago. Wie in allen beobachteten Zellen dieser Art lassen sich nur wenige Sekret-Granula erkennen (*Pfeile*). *G* Golgi-Körper, *GER* granuläres endoplasmatisches Reticulum, *M* Mitochondrium, *N* Zellkern, *Nu* Nucleolus, *Sterne* Bindegewebe. ×17 500.

Abb. 14. Golgi-Körper in einer sekretorischen Corpus cardiacum — Zelle einer männlichen Subimago. In den distalen Cisternen sammelt sich elektronendichtes Material, das in Form von Granula abgeschnürt wird (*Pfeil*). ×56 000.

Abb. 15. Ausschnitt aus dem hintersten Teil des Corpus cardiacum einer weiblichen letzten Nymphe. Die Granula besitzen eine dunklere Randzone und verschmelzen teilweise miteinander (*Pfeile*). Die Verschmelzungsprodukte (*Sterne*) sind elektronendurchlässiger als die Granula. ×40 000.

Ncc1-Speicher elektronendicht. Die Anwesenheit von Übergangsstadien und elektronendichen Granula in Axonen des Typs c (Abb. 9) zeigt jedoch, dass sich die Elektronendurchlässigkeit verändern kann.

Überhaupt weisen mehrere Beobachtungen im Cc darauf hin, dass Umwandlungen von sekretorischem Material auf dem Weg vom Gehirn bis zum Ort seiner Freisetzung möglich sind:

— Für die unregelmässig geformten Granula der d-Axone lässt sich kein bestimmter Ursprungsort finden. Sie dürfen sich deshalb aus einem anderen Sekrettyp (vermutlich der Axone a) entwickeln.
— In den Axonen der Typen a und d treten häufig Granula mit abgelöster Membran auf.
— Zwischen den hellen und dunklen Granula der b-Axone sind Übergangsstadien zu finden.
— Im hintersten Teil des Cc zeigen die Granula der a-Axone ein verändertes Aussehen (Abb. 15). Auch vereinigen sie sich zu Verschmelzungskörpern, deren Inhalt deutlich elektronendurchlässiger ist. Die Frage nach der Bedeutung dieser Verschmelzungskörper kann noch nicht beantwortet werden. Das Sekret könnte sich hier verändern, bevor es aus dem Cc austritt, es könnte aber auch der Abbau von überschüssigem Sekret eingeleitet werden.

In der vorliegenden Arbeit wurde auch nach Hinweisen auf die Sekretabgabe aus dem Cc gesucht. Sowohl die „synaptoiden Strukturen" als auch der Zerfall von Granula in kleine Vesikel dürften damit zusammenhängen. Aufgrund von Beobachtungen an anderen Insekten wurden verschiedene Mechanismen erwogen (vgl. dazu Kaiser 1977). Neuerdings wird eine Möglichkeit diskutiert, bei der die unterschiedlichen Befunde zum Teil anders gedeutet und miteinander in Verbindung gebracht werden (Normann 1976, Krogh und Normann 1977, Rademakers und Beenakkers 1977, Scharrer und Wurzelmann 1974, 1978). Danach würden vollständige Granula (oder kleinere Vesikel, die durch Fragmentierug grösserer Sekrettröpfchen entstehen) äusserst rasch aus den Axonen austreten, so dass die Wahrscheinlichkeit, beim Präparieren gerade einen solchen Moment zu fixieren, sehr gering ist. Die synaptoiden Strukturen könnten dann in Zusammenhang mit der Wiederherstellung des Axolemmas nach der Sekretabgabe stehen. Die an *E. danica* gemachten Beobachtungen passen gut zu dieser Vorstellung. Auf diese Weise würde auch verständlich, warum der Austritt von Granula aus den Axonen („Omega-Figuren") nur ganz selten gesehen werden konnte.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass das Cc von *E. danica* ein hochentwickeltes Organ ist, das — anders als die Ventraldrüsen (Kaiser 1977, 1978) — bis zuletzt funktionsfähig bleibt. Die grosse Ähnlichkeit mit den Cc anderer Insekten sowie die Vielfalt der darin enthaltenen Sekrete weist darauf hin, dass es auch bei der primitiven Ordnung der Ephemeriden bereits eine grosse Zahl komplexer Vorgänge beeinflusst.

Danksagung

Allen Mitarbeitern des Schweizerischen Tropeninstitutes, die mir bei der vorliegenden Arbeit behilflich waren, sei an dieser Stelle mein herzlicher Dank ausgesprochen.

Literatur

Arvy, L., Gabe, M. 1950. Données histophysiologiques sur les formations endocrines rétrocérébrales chez les Ecdyonuridae (Ephéméroptères). *Bull. Soc. Zool. Fr. 75*: 267—285.
— 1952. Particularités morphologiques des formations endocrines rétro-cérébrales chez *Ecdyonurus dispar* (Curt.) et chez *Ecdyonurus torrentis* Kimmins. *Bull. Soc. Zool. Fr. 77*: 229—230.
— 1953a. Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez quelques Ephéméroptères. *Cellule 56*: 203—222.
— 1953b. Contribution à l'histologie des glandes endocrines céphaliques chez la larve de *Prosopistoma foliaceum* Fourcroy. *Bull. Soc. Zool. Fr. 78*: 451—461.
Cazal, P. 1948. Les glandes endocrines rétrocérébrales des insectes. *Bull. biol. Fr. Belg. Suppl. 32.*
Froesch, D. 1973. A simple method to estimate the true diameter of synaptic vesicles. *J. Microsc. 98*: 85—89.
Hanström, B. 1940. Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. *Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl. III 18 No. 8.*
Ito, S., Karnovsky, M. J. 1968. Formaldehyde-glutaraldehyde fixatives containing trinitro compounds. *J. Cell Biol. 39*: 168 a, b.
Kaiser, H. 1977. Das endokrine System der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. während der Metamorphose: eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung. Cratander AG, Basel.
— 1978. Licht- und elektronenmikroskopische

Untersuchung der Ventraldrüsen von *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae) während der Metamorphose. *Int. J. Insect Morphol. Embryol. 7*: 377—385.

— 1979a. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung von neurosekretorischen Zellen im Gehirn der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae). *Acta zool.* (Stockh.) *60*: 93—104.

— 1979b. Nachweis von Neurosekretspeichern bei der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae). *Eur. J. Cell Biol. 19*: 145—148.

Krogh, I. M., Normann, T. C. 1977. The corpus cardiacum neurosecretory cells of *Schistocerca gregaria*. Electron microscopy of resting and secreting cells. *Acta zool.* (Stockh.) *58*: 69—78.

Normann, T. C. 1976. Neurosecretion by exocytosis. *Int. Rev. Cytol. 46*: 1—77.

Rademakers, L. H. P. M., Beenakkers, A. M. Th. 1977. Changes in the secretory activity of the glandular lobe of the corpus cardiacum of *Locusta migratoria* induced by flight. A quantitative electron microscopic study. *Cell Tiss. Res. 180*: 155—171.

Scharrer, B. 1968. Neurosecretion XIV. Ultrastructural study of sites of release of neurosecretory material in blattarian insects. *Z. Zellforsch. 89*: 1—16.

Scharrer, B., Wurzelmann, S. 1974. Observations on synaptoid vesicles in insect neurons. *Zool. Jb. Physiol. 78*: 387—396.

— 1978. Neurosecretion XVII. Experimentally induced release of neurosecretory material by exocytosis in the insect *Leucophaea maderae*. *Cell Tiss. Res. 190*: 173—180.

Weibel, E. R., Elias, H. 1967. *Quantitative Methoden in der Morphologie*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.