

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

*Spuren Dr. Schmidt mit
freundl. Gruß
überlief. o. Prof.*

Über den Blutkreislauf der Ephemeriden

7. 6. 31

Von

Eckard Meyer

Mit 38 Textabbildungen

Sonderabdruck aus
**Zeitschrift für Morphologie und Ökologie
der Tiere**

(Abt. A der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie)

22. Band, 1. Heft

Abgeschlossen am 11. Juni 1931



Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

1931

ÜBER DEN BLUTKREISLAUF DER EPHEMERIDEN.

Von

ECKART MEYER.

(Kiel).

Mit 38 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. Dezember 1930.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Allgemeiner Teil	1
1. Einleitung	1
2. Material und Methode	2
B. Spezieller Teil	3
1. Das Rückengefäß und seine Anhänge	3
2. Die Blutbewegung im Kopfe	15
3. Die Blutbewegung in Thorax und Abdomen	18
4. Die Blutbewegung in den Körperanhängen	28
a) Die Durchblutung der Beine	28
b) Die Durchblutung der Tracheenkiemen	39
c) Die Durchblutung der Flügel	41
C. Über die BROCHERSche Ansicht über den Blutkreislauf der Insekten . .	47
D. Zusammenfassung	50
Literaturverzeichnis	50
Erklärung der Zeichen an den Abbildungen	51

A. Allgemeiner Teil.

1. Einleitung.

Das Zirkulationssystem der Insekten ist charakterisiert durch eine weitgehende Reduktion der Gefäße. Es bleibt nur ein dorsal durch den ganzen Körper verlaufender, kontraktile Schlauch, das Rückengefäß, das das Blut im Abdomen durch seitliche Spalten, die Ostien aufnimmt, durch peristaltisch nach vorn verlaufende Kontraktionen zum Kopf befördert und hier in die Leibeshöhle austreten läßt. Den Rückweg nimmt das Blut ohne eigenwandige Gefäße in den Lücken zwischen den Organen der Leibeshöhle.

Bei der starken Ausbildung des Tracheensystems ist nicht anzunehmen, daß das Blut wesentlich am Gasaustausch beteiligt ist, es bleiben nur die Funktionen des Transports von Nährstoffen und Exkretionsprodukten.

Zur Erfüllung dieser Funktionen muß das Blut an alle Organe, die einen lebhaften Stoffwechsel aufweisen, Muskulatur, Nervensystem, Sinnesorgane usw. herantreten können. Bei dem sehr ungünstigen Verhältnis zwischen Durchmesser und Länge der Körperanhänge, Beine, Antennen, Flügel ist nicht verständlich, wie dies sehr primitive Zirkulationssystem imstande sein sollte, ohne Hilfsorgane oder -organisationen diese Aufgabe zu bewältigen. In der Tat sind wir durch eine Reihe von Arbeiten zu der Erkenntnis gekommen, daß verschiedene Hilfsapparaturen die vollständige Durchblutung des Insektenkörpers regeln.

Aber diese Arbeiten haben noch keine vollständige Klarheit über die zum Teil sehr schwierigen Verhältnisse gebracht.

Bei der großen Verschiedenheit dieser Organe bei den einzelnen Insektengruppen schien die Untersuchung der ursprünglichsten Gruppen von besonderem Interesse. Auf Anregung von Herrn Prof. Dr. von BUDDENBROCK habe ich in der vorliegenden Arbeit den Blutkreislauf der Ephemeren näher untersucht, der sich durch große Einfachheit auszeichnet und manche Rückschlüsse auf das kompliziertere Verhalten anderer Gruppen zuläßt. Von den Ephemeren war bisher nur das Rückengefäß Gegenstand eingehender Untersuchungen.

Ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Freiherrn von BUDDENBROCK meinen herzlichsten Dank auszusprechen, sowohl für die Anregung zu dieser Arbeit, als auch für die mir in jeder Hinsicht zuteil gewordene Förderung.

2. Material und Methode.

Den wichtigsten Teil der vorliegenden Arbeit machen die Lebendbeobachtungen an den Larven aus, zu denen, zur Ergänzung der gewonnenen Ergebnisse Lebendbeobachtungen an Imagines, sowie Schnittuntersuchungen an Larven und Imagines traten. Zu den Beobachtungen benutzte ich zunächst ausschließlich Larven von *Cloëon dipterum*, die ich mir jederzeit in beliebiger Menge beschaffen konnte, und die durch ihre schwache Pigmentierung, durch ihre Kleinheit und vor allem durch ihre große Widerstandsfähigkeit vorzüglich zu Untersuchungen unter dem Deckglas geeignet waren. Alle Untersuchungen sind zuerst an ihnen gemacht mit Ausnahme des Thorax- und des Flügelkreislaufes. Zur Untersuchung dieser Körperteile erwiesen sich die Verhältnisse bei *Heptagenia* trotz der beträchtlichen Größe und der starken Pigmentierung geeigneter infolge der Abflachung des Körpers. Die bei diesen beiden Arten gewonnenen Ergebnisse habe ich dann an allen mir zugänglichen Arten nachgeprüft. Zur Beobachtung kamen als Larven: *Cloëon dipterum* und *similis*, *Baetis* sp., *Leptophlebia marginata*, *Habroleptoides modesta*, *Ephemerella ignita*, *Caenis* sp. und *Heptagenia sulphurea*, Larven von *Ephemerella vulgata* bekam ich zuerst nach Abschluß der Untersuchungen, konnte sie daher nicht in allen Teilen berücksichtigen, als Imagines die gleichen Arten mit Ausnahme von *Leptophlebia* und *Habroleptoides*. Am besten geeignet zur Untersuchung waren immer frischgehäutete Exemplare.

Bei den ersten an *Cloëon* angestellten Untersuchungen klemmte ich die Tiere einfach unter einem Deckglas mit Wachsfüßchen in der gewünschten Lage so weit fest, daß sie sich nicht vom Fleck rühren konnten, ohne aber besonders stark gequetscht zu werden. Diese bequeme Montierung erwies sich für die Untersuchung von *Heptagenia* und mehr noch *Baetis* als unzureichend. Die Tiere, die als Bewohner schnellfließender Bäche an einen hohen Sauerstoffgehalt gewöhnt waren, starben nach wenigen Minuten. Für längere Untersuchungen mußte ich sie in strömendem Wasser halten. Zu diesem Zwecke konstruierte ich mir eine kleine Kammer (Abb. 1), bestehend aus einem dünnen, paraffingetränkten Brettchen *B*, in das ich ein quadratisches Loch *K* von 16 mm Weite geschnitten hatte, das ich unten durch einen darunter geklebten Objektträger verschloß. Seitlich wurden rechts und links dünne Glasrohre eingepaßt, zur Zufuhr *Z* und Ableitung *A* des Wassers. Nachdem ich das zu untersuchende Tier in die Öffnung gebracht hatte, klebte ich mittels Klebwachs ein Deckglas 18 × 18 darauf und füllte die Kammer durch Ansaugen von Wasser. Der Durchstrom des Wassers erfolgte mit Hilfe angeschlossener Gummischläuche einfach durch Saugheberwirkung. Diese Einrichtung bewährte sich so gut, daß ich alle späteren Untersuchungen mit ihrer Hilfe ausführte. Es war allerdings nicht möglich, die Tiere festzulegen,

doch klammerten sie sich meist nach kurzer Zeit an einem eingeklebten Zellulidstreifen fest und waren dann der Beobachtung zugänglich.

Der Blutkreislauf ist in fast allen Teilen des Körpers gut zu verfolgen, da das Blut zahlreiche Blutzellen enthält, die unter dem Mikroskop die Richtung des Blutstromes mit Sicherheit erkennen lassen. Als besonders geeignet erwiesen sich einige *Cloëon*-Larven, die aus Moortümpeln stammten, da bei ihnen das Blut erheblich mehr Zellen enthielt als bei den anderen¹. Versuche, in weniger durchsichtigen Teilen, z. B. Thorax und Kopf, den Kreislauf durch Tuscheinjektionen oder Vitalfärbung des Blutes besser sichtbar zu machen, brachten keinen Erfolg.

Bei den Imagines beschränkten sich die Lebendbeobachtungen auf die Körperanhänge, da die starke Brechung an der Körperoberfläche auch bei den schwach pigmentierten Arten ein Hineinsehen fast unmöglich machte. Die Tiere wurden in einem Ring aus Klebwachs locker unter dem Deckglas eingeschlossen.

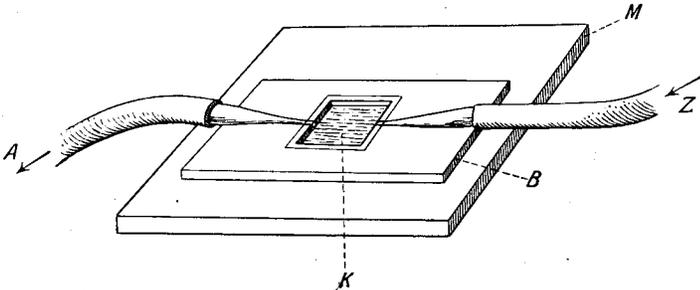


Abb. 1. Kammer zur Lebendbeobachtung in fließendem Wasser. M Mikroskopisch, B Grundbrett, K Kammer, Z Wasserzuführung, A Wasserabfluß.

Als Material für die Untersuchungen an fixiertem Material diente bei den Larven *Heptagenia sulphurea*, *Ephemerella ignita*, *Baetis* sp. und *Cloëon dipterum*, bei den Imagines *Cloëon similis*. Zur Fixierung benutzte ich fast ausschließlich ein Gemisch bestehend aus:

10 Teilen Pikrinsäure 1% in Alkohol 85%,
4 Teilen Formol 40%,
1 Teil Eisessig.

Nach Auswaschen in 70%igem Alkohol wurde mit Diaphanol behandelt und dann teils über Chloroform, teils über Terpeneol in Paraffin eingebettet. In einigen Fällen benutzte ich das Celloidin-Paraffineinbettungsverfahren, jedoch ohne besonderen Erfolg. Die Schnitte wurden in Hämatoxylin nach DELAFIELD und Eosin gefärbt.

B. Spezieller Teil.

1. Das Rückengefäß und seine Anhänge.

Das Rückengefäß der Ephemeriden ist ein durch segmental angeordnete Klappeneinrichtungen unterteilter kontraktile Schlauch, der sich dorsal vom 10. Abdominalsegment bis in den Kopf erstreckt. Ich beziehe die Beschreibung zunächst auf *Cloëon dipterum* (Abb. 2). In seinem hinteren Teil ist das Rückengefäß immer gut zu beobachten, an

¹ Ich beabsichtige diese interessante Abhängigkeit später genauer zu untersuchen.

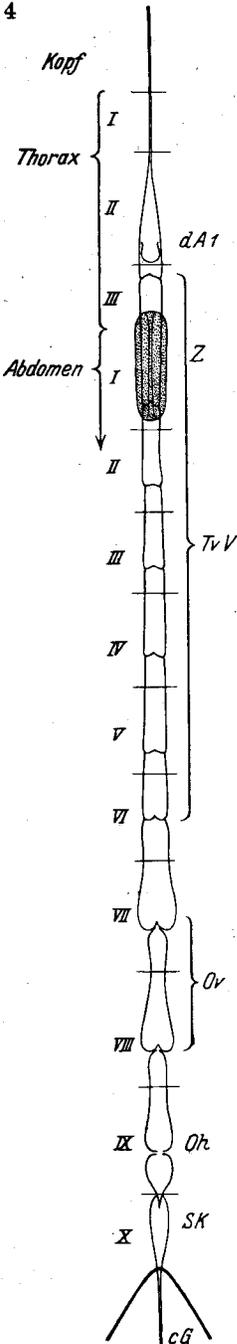


Abb. 2. *Cloëon dipterum*.
Rückengefäß, Dorsalansicht.

geeigneten Exemplaren ist es bis in den Prothorax zu erkennen. Auf Schnitten konnte ich es dann weiter bis zwischen die Cerebralganglien verfolgen. Caudalwärts setzt sich das Rückengefäß in drei enge Gefäße *cG* fort, die in den drei Schwanzfäden verlaufen. Der Blutstrom ist vom 9. Abdominalsegment an kopfwärts gerichtet, im 10. Segment, sowie in den caudalen Gefäßen dagegen caudalwärts. Der caudale Blutstrom ist bis ans Ende der Schwanzfäden zu beobachten.

Die Kontraktionen des Rückengefäßes nehmen ihren Ursprung im 9. Abdominalsegment und verlaufen peristaltisch nach vorn mit abnehmender Intensität. Vom 5. Abdominalsegment an ist eine eigene Pulsation nicht mehr wahrzunehmen, die Herzwandung wird nur noch durch das kopfwärts strömende Blut passiv im Rhythmus der Pulsationen gedehnt. Der dem 10. Abdominalsegment angehörende Abschnitt des Rückengefäßes *SK* ist in seiner Kontraktion unabhängig vom übrigen Rückengefäß. Während die Schlagfrequenz im vorderen Abschnitt etwa 60—70 Schlag/Min. beträgt, ist sie im 10. Abdominalsegment nur etwa 15 Schlag/Min.

(Abb. 3.) In jedem Abdominalsegment und im Metathorax besitzt das Rückengefäß entweder ein Paar seitliche Ostien *O* oder eine Klappeneinrichtung. Im 9. Abdominalsegment (Abbild. 3 *b*) finden wir ein Paar einfache Ostien, bestehend aus dorsoventral verlaufenden Spalten, deren Ränder nach innen als die sogenannten Lippen vorspringen. Bei genauer Beobachtung der Pulsationen sieht man, daß die hinteren Lippen *Li h* dorsal durch eine querverlaufene Verdickung *V* der Herzwandung verbunden sind, und sich in den verschiedenen Phasen nur wenig bewegen. Im Gegensatz dazu sind die vorderen Lippen *Li v* sehr beweglich. Sie schwingen in der Diastole weit nach vorn und innen und geben eine weite Öffnung für das einströmende Blut frei, während sie sich in der Systole eng an die hinteren Lippen anlegen. Im 8. und 7. Ab-

dominalsegment (Abb. 3 c) sind gleichfalls seitliche Ostien ausgebildet, die aber einen abweichenden Bau besitzen. Im Gegensatz zum 9. Segment sind die vorderen Ostienlippen nahezu unbeweglich, die hinteren sehr beweglich. Die vorderen Lippen ragen schräg kopfwärts in das Lumen

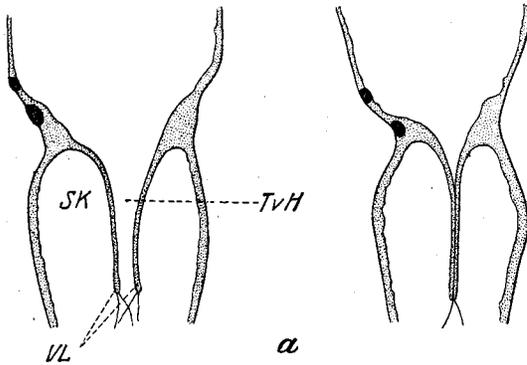


Abb. 3 a-d. *Cloëon dipterum*. Ostien und Taschenventile des Rückengefäßes, Dorsalansicht nach dem Leben. a Taschenventile der Schwanzkammer, 10. Abdominalsegment.

des Rückengefäßes hinein. Sie sind so stark entwickelt, daß sie während der Diastole in der Medianlinie zusammenstoßen. Da sie bis zu ihrem Ende dorsal und ventral mit der Rückengefäßwandung verwachsen sind, bilden sie zusammen ein Ventil. Dieses besteht aus zwei kopfwärts offenen Taschen, die einen senkrechten Spalt zwischen sich lassen. In

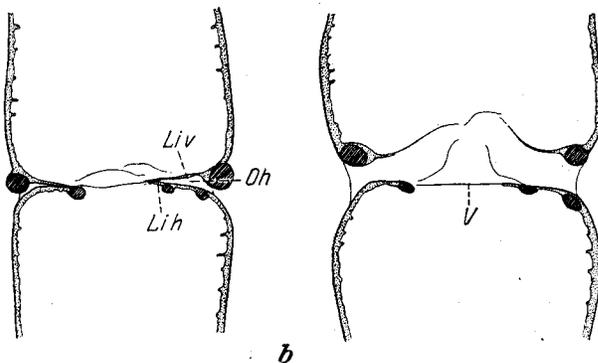


Abb. 3 b. Hauptostien. 9. Abdominalsegment.

der Diastole werden sie von dem zurückdrängenden Blut aufgebläht und versperren den Rückweg, während sie dem in der Systole strömenden Blut kein Hindernis bieten. Die jetzt nach vorn anschließenden Segmente (Abb. 3 d) besitzen keine seitlichen Ostien mehr, sondern nur noch Taschenventile *Tv V*. Sie bestehen aus einem nach vorn gerichteten Lippenpaar *VL*, das in der Systole geöffnet, in der Diastole

geschlossen ist. Im 10. Abdominalsegment ist das Rückengefäß sehr abweichend gebaut. Es ist birnförmig unter Bildung der sogenannten Schwanzkammer abgeschnürt und besitzt sehr viel stärkere Wandungen als das übrige Rückengefäß. Am vorderen Rande des Segments, un-

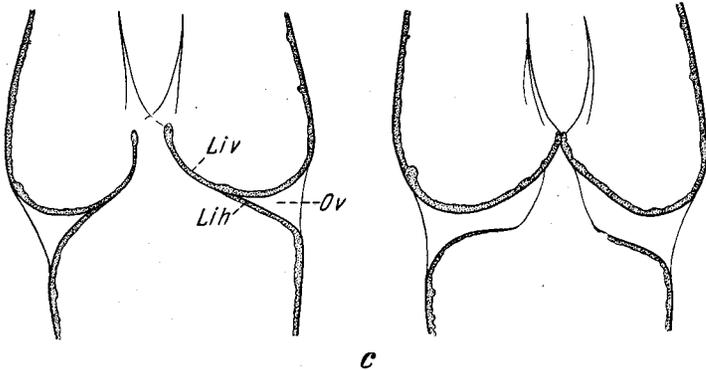


Abb. 3c. Vordere Ostien mit Taschenventilen.

mittelbar hinter der Einschnürung finden wir ein Paar dorsoventral angeordneter Taschenventile (Abb. 3 a) *TvH*, die eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der vorderen Segmente aufweisen, die aber caudalwärts gerichtet sind.

Der hier geschilderte Bau des Rückengefäßes ist im wesentlichen seit langem bekannt, doch geben alle früheren Autoren an, daß in jedem

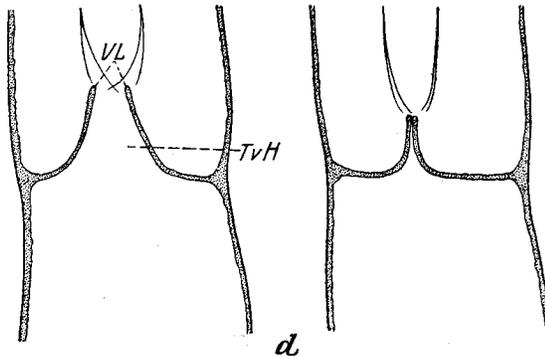


Abb. 3d. Vordere Taschenventile. 6. Abdominalsegment.

Abdominalsegment mit Ausnahme des letzten, sowie im Metathorax ein Paar seitlicher Ostien existiert. Dieser Irrtum ist leicht zu erklären. Die Taschenventile der vorderen Segmente sind bei oberflächlicher Beobachtung sehr ähnlich den Ostien des 8. und 7. Segments. Da diese sehr viel leichter zu beobachten sind, als die anderen, die von starkem Fett-

körper bedeckt sind, lag es nahe, die an ihnen gemachten Beobachtungen auf den ganzen vorderen Abschnitt des Rückengefäßes zu übertragen.

Die bisherigen Beschreibungen weichen zum Teil erheblich voneinander ab, doch handelt es sich bei näherem Zusehen nur um Unterschiede in der Auffassung der gleichen Beobachtungen, die zu einer verschiedenen Nomenklatur führen.

Die älteste genauere Beschreibung des Rückengefäßes der Ephemeriden gab ZIMMERMANN (1880). Er untersuchte insbesondere die eigentümliche, bisher nur bei den Ephemeriden beobachtete Organisation des Rückengefäßes im 10. Abdominalsegment, sowie die caudalen Gefäße in den Schwanzfäden. Zur Untersuchung dienten ihm Larven von *Cloëon dipterum* und *binocolata*, *Palingenia longicaudata* und zwei nicht bestimmten Arten. An Imagines suchte er an Hand von Querschnitten die gleiche Organisation festzustellen, kam aber zu keinem Ergebnis.

In seiner 1882 erschienenen Arbeit „Recherches sur l'organisation des Larves des Éphémérines“ gibt VAYSSIÈRE eine Beschreibung des Rückengefäßes, die sich sachlich weitgehend mit der ZIMMERMANNschen deckt. Nach seiner Auffassung besteht das Rückengefäß im Abdomen und Metathorax aus einzelnen Kammern, die durch seitliche Klappen voneinander getrennt sind, in denen Öffnungen liegen, durch die das Blut ins Herz eindringt. Der vor der ersten Klappe gelegene Abschnitt ist nach VAYSSIÈRE als eine voluminöse Aorta aufzufassen.

1885 veröffentlichte CREUTZBURG eine Abhandlung „Über den Kreislauf der Ephemeridenlarven“. Er bringt gegenüber ZIMMERMANN nichts wesentlich Neues. Im Gegensatz zu diesem rechnet er die abgeschnürte Kammer des 10. Abdominalsegments nicht mehr zum Rückengefäß, sondern betrachtet sie als ein eigenes Organ.

In einer Reihe von Arbeiten beschäftigt sich POPOVICI BAZNOSANU mit dem Zirkulationssystem der Ephemeriden. In einer 1905 erschienenen Arbeit „Beiträge zur Kenntnis des Zirkulationssystems der Insekten“ behandelt er den Blutkreislauf der Chironomiden und der Ephemeriden. Er betrachtet das Rückengefäß als eine Einheit. Die caudalwärts gerichteten Taschenventile sieht er für die umgewandelten Lippen eines letzten Ostienpaares an, dem die seitlichen Öffnungen sowie das zweite Lippenpaar verloren gegangen sind. Irrtümlicherweise hält er, ebenso, wie die anderen Autoren die vorderen Taschenventile für voll funktionsfähige Ostien vom Typus des 8. und 7. Segments. Seine Ansicht über die Herkunft der caudalen Taschenventile erfährt durch meine Beobachtung ähnlicher Taschenventile im vorderen Abschnitt des Rückengefäßes eine neue Stütze. Wir können die vorderen Taschenventile aus den vorderen Ostien ableiten durch Reduktion der seitlichen Öffnungen und der hinteren Lippen. Wir können eine, natürlich hypothetische, Entwicklungsreihe aufstellen. Aus den seitlichen Ostien entwickeln

sich die Ostien mit Taschenventilen durch Verstärkung der vorderen Lippen. Aus diesen entstehen wieder durch Reduktion die vorderen Taschenventile. Diese Reihe gewinnt noch an Wahrscheinlichkeit dadurch, daß bei verschiedenen Arten die Zahl der funktionsfähigen Ostien nicht dieselbe ist (siehe unten). Die caudalwärts gerichteten Taschenventile unterscheiden sich von denen der vorderen Segmente nur durch die Anordnung. Wir können sie sehr gut als umgebildete Ostien auffassen, deren Entwicklung in entgegengesetzter Richtung erfolgt ist, so

daß die so verschiedenen Ventileinrichtungen des Ephemeridenherzens alle auf den Grundtypus der einfachen seitlichen Ostien zurückzuführen wären. In der gleichen Arbeit hat POPOVICI BAZNOSANU eine sehr ähnliche Entwicklungshemmung der seitlichen Ostien bei verschiedenen Chironomidenspecies beschrieben.

In zwei weiteren Arbeiten aus dem Jahre 1906 „Contributions à l'étude des Larves des Éphémérines“ und „Sur l'Existence des Vaisseaux caudaux chez les Éphémérines adultes“ untersucht POPOVICI BAZNOSANU die Ausbildung der caudalen Gefäße bei verschiedenen Ephemeridenarten und stellt auch die Existenz der gleichen Organisation bei den Imagines fest.

In seiner 1910 erschienenen Arbeit „Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphylurus lacustris*“ beschreibt DRENKELFORT einen etwas abweichenden Typus des Rückengefäßes. Nach seiner Angabe bildet das Rückengefäß in jedem Abdominalsegment Kammern, die durch enge, röhrenförmige Abschnitte voneinander getrennt sind, und in denen seitlich je ein Paar Ostien mit klappenartigen Lippen gelegen ist. Leider konnte ich

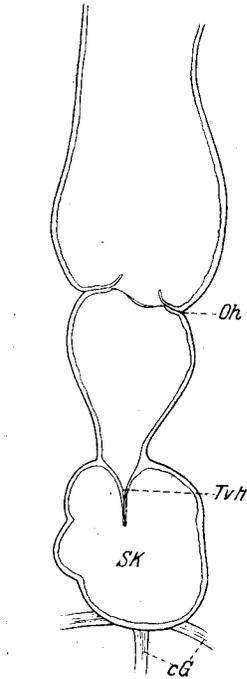


Abb. 4. *Heptagenia sulphurea*. Rückengefäß, 10. und 9. Abdominalsegment.

kein Material von *Siphylurus lacustris* beschaffen, so daß ich hier nur die Angaben DRENKELFORTS zitieren kann. DRENKELFORT betrachtet als eigentliches Rückengefäß oder Herz nur den Abschnitt von der durch die vordersten Ostien gebildeten bis zur caudalen Klappe. Den vordersten Abschnitt bezeichnet er als Aorta anterior, die Gefäße der Schwanzfäden als Aortae posteriores und betrachtet den abgeschnürten Teil als pulsierende Ampulle oder als eine Art Lymphherz. Er begründet dies folgendermaßen: „Die Wandung dieses birnförmigen Teiles ist genau so gebaut wie die der Thoraxaussackungen (siehe unten), dann fehlen auch völlig die Pericardialzellen und der Klappenverschluß nach

den Schwanzborsten zu, denn nach meiner Ansicht muß eine Herzkammer sich immer völlig von der übrigen Körperhöhle abschließen können; dadurch unterscheidet sich ja eine Herzkammer gerade von einer Aorta.“

Wie schon aus dem DRENKELFORTSchen Bericht hervorgeht, sind die Verhältnisse im einzelnen nicht bei allen Arten dieselben. Die Unterteilung durch enge röhrenförmige Abschnitte konnte ich bei keiner anderen Art feststellen, dagegen variieren insbesondere Zahl und Gestalt der ausgebildeten Ostien.

Die Verhältnisse von *Cloëon similis* und *Leptophlebia marginata* gleichen denen von *Cloëon dipterum*, nur liegt bei *Leptophlebia* das erste Taschenventil im ersten Abdominalsegment, nicht im Metathorax.

Bei *Caenis* sind im 7.—9. Abdominalsegment drei Paar seitliche Ostien entwickelt, die sich untereinander gleichen, und die eine Zwischenstellung zwischen den bei *Cloëon* beobachteten Typen einnehmen. Die Lippen aller Ostien sind schräg nach vorn gerichtet, stoßen aber nicht in der Medianebene zur Bildung der Taschenventile zusammen. Der vordere Abschnitt des Abdomens ist durch die darüberliegenden Tracheenkiemen der Beobachtung entzogen, so daß ich nicht feststellen konnte, ob noch weitere Ostien entwickelt sind. Bei *Heptagenia sulphurea*, *Ephemerella ignita* und *Ephemera vulgata* fand ich vier Paar funktionsfähige Ostien. Die des 9. Segments (Abb. 4) gleichen denen von *Caenis*, dagegen stoßen die Lippen der vorderen zur Bildung der Taschenventile zusammen. Im Gegensatz zu *Cloëon* sind an den vorderen Ostien auch die hinteren Lippen sehr stark entwickelt. Das vorderste Taschenventil liegt im ersten Abdominalsegment.

Im Gegensatz dazu fand ich bei *Baetis* nur ein funktionsfähiges Ostienpaar im 9. Abdominalsegment, das den entsprechenden von *Cloëon* glich, doch möchte ich diese Beobachtung nur mit Vorbehalt wiedergeben, da die Larven von *Baetis* unter dem Mikroskop immer sehr stark geschädigt waren und eine völlig einwandfreie Beobachtung nicht zuließen. Das erste Taschenventil liegt im 1. Abdominalsegment.

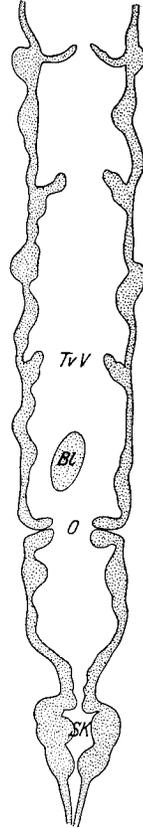


Abb. 5. *Baetis* sp. Rückengefäß einer frisch aus dem Ei geschlüpften Larve. Kontraktiles Abschnitt. 10.—6. Abdominalsegment.

Besonderes Interesse verdienen einige Beobachtungen über das Rückengefäß an ganz jungen, frisch aus dem Ei geschlüpften *Baetis*-Larven. Das Rückengefäß (Abb. 5) ist nur bis an den Hinterrand des Thorax zu verfolgen. Es besitzt nur ein Paar Ostien *O* und in den folgenden Segmenten drei Paar sehr unvollkommene Taschenventile *Tv V*. Der kontraktile Abschnitt umfaßt nur diese vier Segmente. Die Schwanzkammer *SK* ist bereits vollständig ausgebildet, dagegen sind

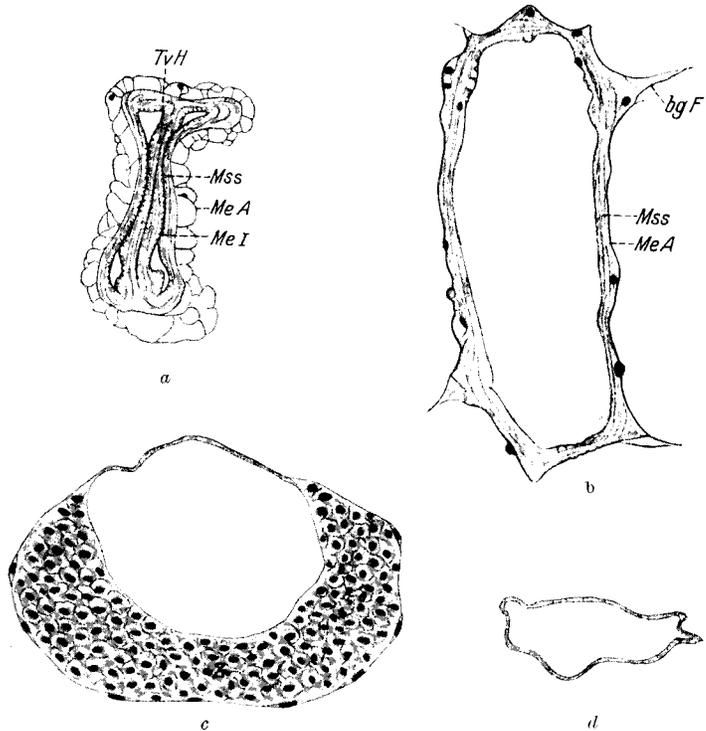


Abb. 6. *Cloëon dipterum*. Querschnitte durch verschiedene Abschnitte des Rückengefäßes. *a* 10. Abdominalsegment. Schwanzkammer mit Ventillippe kontrahiert. *b* 9. Abdominalsegment. Stark muskulöser Abschnitt. *c* 1. Abdominalsegment. Verdickter Abschnitt. *d* Mesothorax.

die Gefäße in den Schwanzfäden nicht zu erkennen. Die Wandungen des Rückengefäßes sind im Verhältnis zu denen erwachsener Larven sehr dick und scheinen zahlreiche Kerne zu erhalten. Auffallend ist auch die verhältnismäßig sehr beträchtliche Größe der Blutkörperchen *Bl*, die allerdings nur in sehr geringer Zahl vorhanden sind. Ihr größter Durchmesser beträgt etwa $12\ \mu$, während er bei erwachsenen Larven nur etwa $15\ \mu$ beträgt.

Eine Abweichung im Bau der Schwanzkammer *SK* fand ich nur bei der Gattung *Heptagenia* (Abb. 4). Sie ist viel voluminöser als bei den übrigen Arten und besitzt eine unregelmäßig kugelige Gestalt. Die

Pulsationen der Schwanzkammer sind fast so schnell wie die des übrigen Rückengefäßes, doch ist auch hier eine gegenseitige Abhängigkeit in der Schlagfrequenz nicht festzustellen. Die Durchblutung der Schwanzfäden ist entsprechend viel kräftiger als die der übrigen Arten.

An Imagines konnte ich wegen der geringen Durchsichtigkeit des Chitins keine Lebendbeobachtungen machen. Auf Schnitten schienen sich sehr ähnliche Verhältnisse zu ergeben, wie bei den Larven.

Eine genauere histologische Untersuchung des Rückengefäßes war bei der Kleinheit des Objektes leider nicht durchzuführen. Auf Querschnitten (Abb. 6) sind zwei Schichten in der Wandung zu erkennen, eine innere Muskelschicht *Mss* und eine äußere fast strukturlose Membran *Me A*, die sich in der Systole (Abb. 6 *a*) blasig abhebt, in der Diastole (Abb. 6 *b*) aber kaum sichtbar ist. Am kontrahierten Rückengefäß scheint sich außerdem eine innere Membran *Me I* abzuheben, die aber sehr zart und undeutlich ist. In der Wandung des Rückengefäßes liegen nur wenige Kerne,

die anscheinend jeder der beiden Schichten angehören können. Die Muskelschicht besitzt ihre größte Dicke im 10. Segment (Abb. 6 *a*). Vor der Einschnürung (Abb. 6 *b*) ist sie nur noch halb so dick, und nimmt nach vorn kontinuierlich an Durchmesser ab, so daß

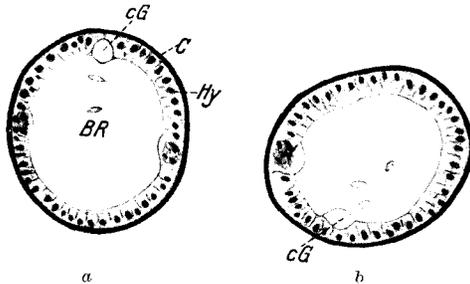
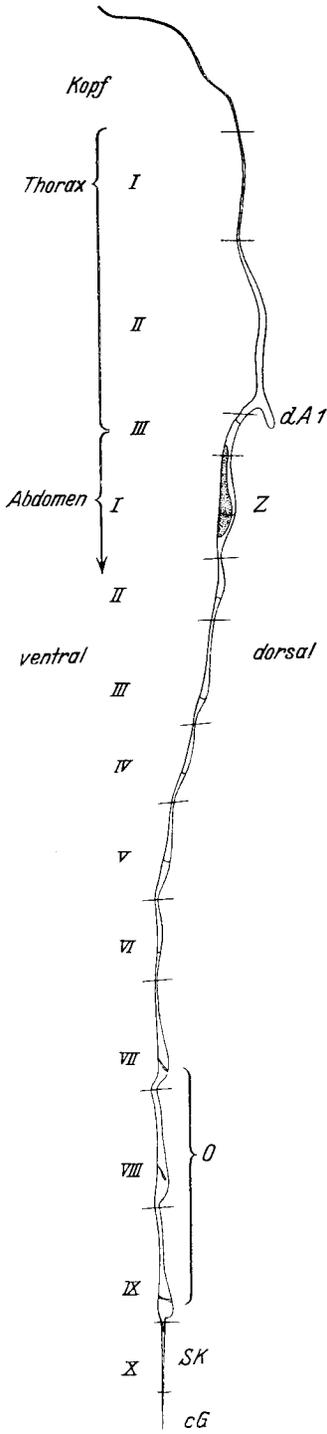


Abb. 7. *Cloëon dipterum*. Querschnitte durch *a* den mittleren, *b* den rechten Schwanzfaden.

das Rückengefäß in Thorax und Kopf (Abb. 6 *d*) nur äußerst dünne Wandungen besitzt. Im 1. Abdominalsegment und im hinteren Teil des Metathorax ist die Wandung lateral und ventral sehr stark verdickt zu einem Wulst (Abb. 6 *c*) *Z*, der sehr zahlreiche Kerne, aber nur undeutliche Zellgrenzen erkennen läßt. Außen scheint dieser Körper, über dessen Bedeutung ich nichts zu sagen weiß, durch eine epithelartige Zellschicht begrenzt zu sein. Ob er aus einer der Schichten der Rückengefäßwandung entstanden ist, oder ihr nur aufliegt, konnte ich nicht erkennen. Diese Bildung habe ich bei anderen Ephemeriden nicht mit Sicherheit finden können, auch andere Beobachter haben sie nicht beschrieben. Bei *Ephemera vulgata* glaube ich an der entsprechenden Stelle beim lebenden Tier eine Verdickung bemerkt zu haben.

Die caudalen Gefäße (Abb. 7) *cG* sind auf Querschnitten leicht zu untersuchen. Sie besitzen äußerst dünne, nur wenige Kerne enthaltende Wandungen und liegen so eng der Hypodermis *Hy* an, daß der anliegende Teil der Wandung oft nicht zu erkennen ist. Wir finden das Gefäß im



medianen Schwanzfaden (Abb. 7 a) dorsal, in den lateralen (Abb. 7 b) medioventral gelegen.

Die von ZIMMERMANN gegebene Zeichnung eines Querschnittes durch die caudalen Gefäße ist augenscheinlich falsch, das sehr dickwandige Gefäß, das er zeichnet, kann nichts anderes sein als die geschrumpfte Hypodermis, während er das eigentliche Gefäß übersehen hat. POPOVICI-BAZANOSANU gibt für *Baetis* an, daß das Gefäß frei im Lumen der Schwanzfäden verläuft. Auf meinen Schnitten fand ich auch bei *Baetis* das Gefäß stets an der Hypodermis angeheftet.

Der Verlauf des Rückengefäßes ist sehr gut an Hand eines Sagittalschnittes (Abb. 8) zu studieren. Es folgt vom Hinterrande bis zum Mesothorax den Wölbungen der dorsalen Cuticula. Dann, im vorderen Abschnitt des Mesothorax zieht es ventralwärts, legt sich bis zu seinem Ende im Kopfe eng dem Darmtraktus an und ist hier nur sehr schwierig zu sehen. Im Abdomen wird es durch die nach unten vorspringenden Vorderländer der Tergite an den Segmentgrenzen etwas zusammengedrückt, so daß eine Kammerung durch Einschnürung zwischen den Ostien, wie DRENKELFORT sie beobachtet hat, angedeutet ist.

Zur weiteren Untersuchung der Insertion des Rückengefäßes im Körper eignen sich am besten Querschnittserien. Vom Vorderrand des 10. Abdominalsegments bis zum Hinterrand des 4. ist ventral vom Rückengefäß ein Pericardialdiaphragma ausgespannt (Abb. 9 und 10) PD, das seitlich an der Grenze jeden Segments mit einem Paar Flügelmuskeln FL M am Integument inseriert. Das Diaphragma scheint aus einer annähernd

Abb. 8. *Cloëon dipterum*. Rückengefäß. Sagittalsicht.

geschlossenen Schicht großer Zellen zu bestehen, eine genauere Untersuchung war nach den Querschnitten nicht möglich. Die Flügelmuskeln sind nur sehr feine Muskelbüschel, die gegen das Pericardialdiaphragma wenig divergieren. Wegen ihrer Feinheit sind sie am lebenden Objekt nicht zu erkennen. Das Rückengefäß ist in dem durch das Diaphragma abgeteilten Raum durch ein Maschenwerk feiner Fasern *bg F*, das in der äußeren Schicht des Rückengefäßes zu inserieren scheint und in dem hier und da großen Zellen eingelagert sind, sowohl dorsal an dem Integument, als auch vor allen Dingen am

Pericardialdiaphragma befestigt, nach dem Fortfall des Diaphragmas nur noch dorsal. Im hinteren

Abschnitt des Meta- und Mesothorax ist das Rückengefäß von einem Diaphragma umschlossen (Abb. 35c) *ThD*, das auf Querschnittsbildern eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Pericardialdiaphragma besitzt, aber keine Flügelmuskeln entwickelt und unmittelbar seitlich vom Rückengefäß an der Hypodermis inseriert. Es gehört einem Organ an, das die Durchblutung der Flügel bewirkt. Ich werde an anderer Stelle genauer darauf eingehen. Nach dem Verlassen dieser Umhüllung ist das Rückengefäß dorsal an einer Art Mesenterium *m A* befestigt, das besonders bei Imagines (Abb. 22) auffällt, da hier das Rückengefäß eine beträchtliche Strecke zwischen den Flugmuskelbündeln verläuft. Nachdem das Rückengefäß den Darm erreicht hat, ist die weitere Insertion nicht mehr zu erkennen.

Etwas abweichende Verhältnisse finden wir bei *Cloëon dipterum*. Im vorderen Abschnitt des Abdomens ist das Rückengefäß vollständig von Fettkörper eingeschlossen, das Pericardialdiaphragma scheint degeneriert zu sein. POPOVICI BAZNOSANU gibt für *Cloëon* die Existenz von Flügelmuskeln im Abdomen an aber in recht unklarer Form.

Das thorakale Diaphragma ist bei *Cloëon* nur im Mesothorax entwickelt.

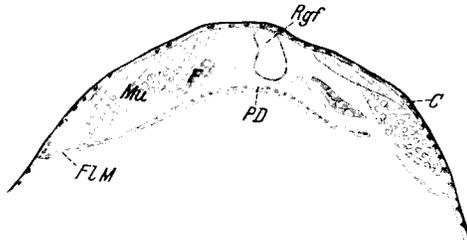


Abb. 9. *Heptagenia sulphurea*. Querschnitt durch das Pericardialdiaphragma mit den Flügelmuskeln. 7. Abdominalsegment.

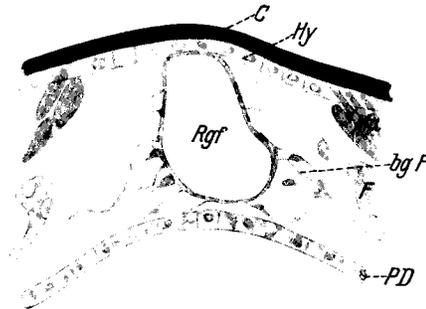


Abb. 10. *Heptagenia sulphurea*. Der gleiche Schnitt, wie in Abb. 9 stärker vergrößert.

An dieser Stelle möchte ich auf die allgemein übliche Einteilung des Rückengefäßes in Herz und Aorta eingehen. Der kontraktile, mit Ostien oder Klappen versehene Teil wird als Herz, der nicht kontraktile, nicht mit solchen versehene Teil als Aorta bezeichnet. Diese Trennung hat eine gewisse Berechtigung bei Tieren, bei denen wie z. B. bei der Biene die Aorta sehr scharf abgesetzt und durch ihre besondere Gestalt gekennzeichnet ist. In dem hier vorliegenden Falle führt sie dagegen zu einer unnötigen Komplikation, denn weder ist der vordere Abschnitt durch den Bau der Wandungen oder durch das Volumen scharf von dem hinteren Teil abgesetzt, noch ist der kontraktile Teil scharf von dem nicht kontraktilen zu trennen. Vielmehr ist das Rückengefäß im Prinzip in der ganzen Länge gleich gebaut, und die Stärke der Pulsationen nimmt von den Ostien des 9. Segments nach vorn gleichmäßig ab. Als weiteres, nach DRENKELFORT wichtigstes Merkmal, nach dem die Trennung des Rückengefäßes in Aorta und Herz erfolgen könnte, kommen die Ostien und Klappen in Frage. Der Abschnitt vor dem ersten Ostien- bzw. Klappenpaar könnte als Aorta, der hintere Teil als Herz bezeichnet werden. Aber gerade bei den Ephemeriden, und, nach den Untersuchungen von POPOVICI BAZNOSANU, bei den Chironomiden stoßen wir auch hier auf Schwierigkeiten. Wir finden bei den verschiedenen Ephemeridenarten zum Teil die vorderste Klappe im Metathorax, zum Teil im 1. Abdominalsegment. Bei den Chironomiden ist der Unterschied noch viel augenfälliger, während z. B. bei *Tanyptus* in 7 Abdominalsegmenten wohlentwickelte Lateralostien ausgebildet sind, finden wir bei *Chironomus dorsalis* nur ein Paar funktionierende und vier Paar zu Klappen reduzierte Ostien, während der vordere Abschnitt überhaupt ungeteilt ist. Demnach würde also bei nahe verwandten Arten der Anschein eines erheblichen Unterschiedes im Bau des Rückengefäßes erweckt. Ich halte es deshalb für richtiger, allgemein von Rückengefäß zu sprechen und die Ausdrücke Herz und Aorta zu eliminieren.

Genau so ungerechtfertigt erscheint mir die Abtrennung des letzten Abschnittes als besonderes Organ. Die abweichende Organisation ist einfach eine Anpassung an die veränderte Funktion. Dagegen sind die caudalen Gefäße, die sich auf kein allgemein verbreitetes Organ zurückführen lassen, nicht als ein Abschnitt des Rückengefäßes zu werten.

In den bei der Imago flügeltragenden Segmenten ist die Wandung des Rückengefäßes dorsal zu einer Ampulle ausgestülpt, die unabhängig vom Rückengefäß mehr oder weniger kräftige Pulsationen ausführt. Die Wandung ist etwas stärker als die der angrenzenden Teile des Rückengefäßes aber sonst gleich gebaut. Die Ampulle entspringt dicht vor dem Hinterrande des Segments und ragt schräg rückwärts aufwärts in einen Blutraum hinein, der zwischen dem hinteren Abschnitt des Notums

und der Gelenkhaut liegt. Bei der Besprechung des Flügelkreislaufes werde ich auf diese Bildung näher eingehen.

2. Die Blutbewegung im Kopfe.

Eine einwandfreie Beobachtung der Durchblutung des Kopfes war nur bei Larven, und auch hier nur bei wenigen Arten, *Cloëon*, *Caenis* und *Heptagenia* möglich. Ich beziehe mich bei der Beschreibung zunächst auf *Cloëon*, als die zuerst untersuchte Form, obwohl die Beobachtung von *Caenis* und *Heptagenia* zum Teil leichter zum Ziele führte.

Die Lebendbeobachtung stößt zunächst auf erhebliche Schwierigkeiten. Der Kopf hat langellipsoidische Gestalt und steht in seiner größten Ausdehnung senkrecht auf der Körperachse. Bei der Montierung unter dem Deckglas liegt der Kopf für die Beobachtung meist recht ungünstig. In der einzigen Lage, die einen größeren Teil des Kreislaufes im Zusammenhange zeigt, wenn der Kopf in der Mediane rückwärts, aufwärts gedreht ist, wird sehr leicht der Blutstrom des Rückengefäßes abgequetscht. Außerdem erschwert die geringe Durchsichtigkeit gerade des Kopfes die Beobachtung ungemein. Die besten Ergebnisse erzielte ich an den Tieren aus Moortümpeln.

(Abb. 11.) Zur besseren Orientierung möchte ich zunächst eine Übersicht über die Lage der Organe des Kopfes bei der oben bezeichneten Lage geben. Man sieht gerade auf die Stirn des Tieres. Die Facettenaugen *Fa* nehmen den äußeren hinteren Teil des Bildes ein. Außerdem besitzt das Tier drei Ocellen, ein Paar, *Ocl*, das dicht vor den Facettenaugen etwas weiter median liegt, und ein unpaares Auge *Ocm*, das dicht hinter dem Vorderrande des Kopfes in der Medianlinie liegt. Rechts und links von dieser Ocelle entspringen die Antennen *A*. Sie besitzen zwei kräftige Basalglieder und eine lange, dünne, gegliederte Antennengeißel. Vor den Antennen neigt sich das Integument unter Bildung eines stumpfen medianen Fortsatzes scharf abwärts. Am Vorderrande ist oft das vorgeklappte Labrum zu erkennen. Das Integument der Stirn ist durch eine mediane Naht, die sich zwischen den Ocellen nach vorn gabelt und an der Innenkante der Antennenwurzel verläuft, in drei Felder aufgeteilt.

Von den inneren Organen ist am auffallendsten das Tracheensystem *Tr*. Der seitliche Tracheenhauptstamm teilt sich im Prothorax auf in zwei, die dicht untereinander liegen und so in den Kopf eintreten. Etwa ein Viertel vor dem Hinterrande des Kopfes bilden diese vier Stämme eine Verwachsungsstelle, den PALMÉNSCHEN Körper *PK*. Hier zweigen einige kleine Tracheen zum Integument ab, und ein größerer Ast zieht jederseits weiter nach vorn, gibt noch einige Verzweigungen an die Ocellen, das Integument und die Antenne ab und verläuft bis in das

Labrum. Zwischen den Tracheenästen verläuft ein Teil der Kaumuskulatur, der am Hinterrand und der Stirnfläche des Kopfes inseriert und vor dem PALMÉNSchen Körper neben dem Ösophagus, der selbst nur undeutlich durchschimmert, abwärts zieht. Der jetzt nach vorn anschließende Teil ist stark mit Fettkörper *F* bedeckt, und bis zu einer Linie, die durch den Vorderrand der Ocellen geht, ist kein klarer Einblick möglich.

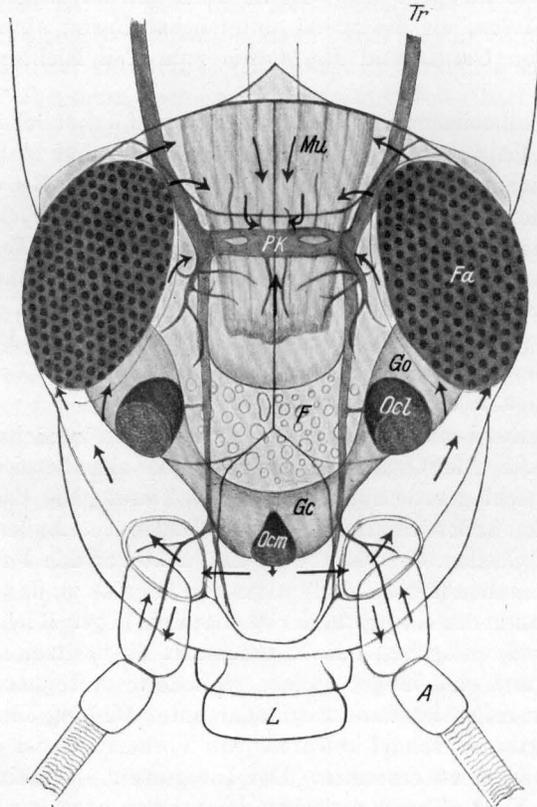


Abb. 11. *Cloëon dipterum*. Kopf, Dorsalansicht. Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Blutstromes.

Da mir die Lage des Nervensystems von Wichtigkeit schien, habe ich nach Schnitten die Umrissrekonstruiert und eingetragen. Danach deckt sich die vordere Kante des Gehirns *Gc*, *Go* mit der Linie, die den undurchsichtigen Teil begrenzt.

Ist das Tier richtig präpariert, so sieht man das Blut unter dem medianen Ocellus in kräftigem Strome hervorschießen und in zwei Teilen rechts und links abschnwenken. Diese Ströme verlaufen ungeteilt lateralwärts bis zur Antennenbasis. Ein Teil tritt jetzt in die Antenne ein,

fließt an der Innenseite des Basalgliedes distalwärts, tritt zum Teil schon im Verlaufe des Gliedes, sonst an seinem distalen Ende auf die Außenseite über, fließt an dieser entlang zum Körper zurück und vereinigt sich wieder mit dem Hauptteil des Blutes. Von den Antennen nimmt das Blut zunächst seinen Weg weiter lateralwärts vom Cerebralganglion in Richtung auf die Facettenaugen. Vor dem Ganglion opticum *Go* beginnt der Strom sich aufzuteilen. Unter dem Facettenauge nimmt der Blutstrom einen weiten Hohlraum ein, vereinigt sich dann aus nahezu allen Richtungen herbeiströmend in der Gegend des PALMÉNSchen Körpers und verschwindet in der Tiefe. Ein Teil des Blutes, der anscheinend bereits an der Mündung des Rückengefäßes in der Medianlinie caudalwärts geflossen ist, trifft hier mit dem Rest des Blutes zusammen.

Dieser Befund ist nicht in allen Teilen ganz leicht zu verstehen. Durch Zuhilfenahme von Schnittserien ist aber eine restlose Aufklärung möglich. Ein Sagittalschnitt (Abb. 12) zeigt, daß der Kopf sich dachartig über den Prothorax legt, der Thorax beginnt unmittelbar hinter dem PALMÉNSchen Körper *PK*. Es muß sich also an dieser Stelle das Blut sammeln, um in den Thorax zurückzuströmen.

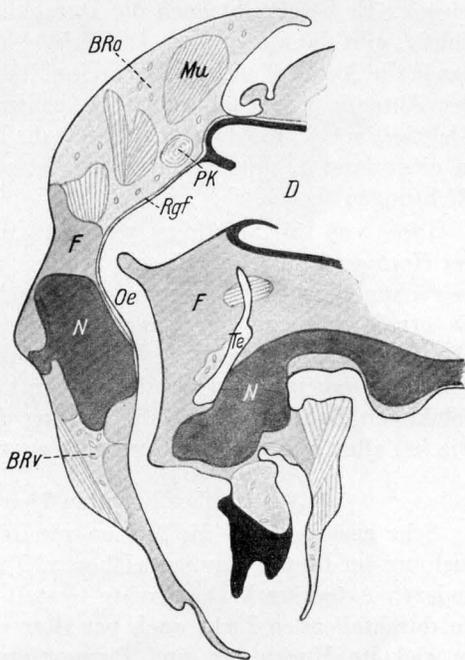


Abb. 12. *Cloëon dipterum*. Sagittalschnitt durch den Kopf.

Im Kopfe wird der Weg des Blutes durch die Lage der Organe bestimmt. Wir können zwei Hauptbluträume unterscheiden, einen vorderen *BRv*, der das aus dem Rückengefäß austretende Blut aufnimmt und vor den Cerebralganglien den ganzen vorderen und unteren Teil des Kopfes einnimmt, und einen oberen *BRo*, der den Hohlraum unter den Facettenaugen, sowie den ganzen Mittelteil des Kopfes bis an die Fettkörperumhüllung *F* der Ganglien erfüllt. Seitlich kommunizieren die beiden Räume vor und hinter den Ganglia optica, nach hinten münden sie in einen gemeinsamen, den Darm *D* umfassenden Blutsinus. Der vordere Blutraum erstreckt sich bis in die Mundgliedmaßen, doch konnte ich eine geregelte Durchblutung derselben nicht feststellen.

Über den Blutkreislauf im Kopfe hat keiner der früheren Autoren genauere Beobachtungen angestellt. VAYSSIÈRE, POPOVICI BAZNOSANU und DRENKELFORT erwähnen den Verlauf des Rückengefäßes bis an die Cerebralganglien. VAYSSIÈRE gibt für die Antennen einen dem Kreislauf der Schwanzfäden analogen Kreislauf an, der nur an ganz frischen Tieren erkennbar sein soll. Als propulsatorisches Organ nimmt er ein eigenes Paar pulsierender Ampullen an. Dieser Kreislauf ist von keinem anderen Beobachter bestätigt worden. POPOVICI BAZNOSANU weist auf Grund von Querschnittsbildern die Möglichkeit eines solchen Kreislaufs zurück. Er beschreibt auch die Durchblutung der Antennenbasis ganz richtig, gibt dann aber an: „In Wirklichkeit strömt ein Teil des Blutes, das in die Antenne eintritt, bis an ihr Ende. (Wenn wir durch die Spitze der Antenne von *Cloë* schneiden, sehen wir das Blut ausströmen.)“ Richtiger wäre wohl zu sagen, erfüllt die Antenne bis an ihr Ende, denn in einer langen, ungeteilten Röhre ist natürlich ein Strömen in zwei Richtungen unmöglich.

Diese von mir an *Cloëon* gemachte Beobachtung konnte ich später bei *Heptagenia* und *Caenis* sehr viel leichter wiederholen, da der Kopf hier schon von vornherein eine der Beobachtung günstige Lage einnimmt. Es ergab sich eine im wesentlichen vollständige Übereinstimmung. Die schildartige seitliche Verbreiterung des Kopfes zeigt eine schwache Durchblutung in Richtung des Gesamtkreislaufes in anscheinend vorgebildeten Bahnen. Die Durchblutung der Antennenbasis war ebenso wie bei allen anderen Arten weniger ausgeprägt als bei *Cloëon*.

3. Die Blutbewegung in Thorax und Abdomen.

Sehr geeignet sind die Larven von *Heptagenia* auch für die Untersuchung der Blutbewegung im Thorax. Die im Gegensatz zu den meisten anderen Arten stark abgeflachte Gestalt ermöglicht eine Beobachtung im durchfallenden Licht auch bei älteren Larven, bei denen die stark entwickelte Muskulatur und Pigmentierung die Durchsichtigkeit sehr herabsetzen.

Zur Beobachtung brachte ich die Tiere meistens in die Rückenlage (Abb. 13). Die Cuticula der Unterseite ist unpigmentiert und zarthäutig. Bauchmark *N*, Tracheensystem *Tr* und Darmtraktus *D* schimmern durch, sind aber zum größten Teil verdeckt durch Fettkörper *F*, der unmittelbar unter der Hypodermis liegt.

Der Kopf sitzt dem Thorax mit breiter Basis auf, so daß die Bluträume ohne starke Einengung ineinander übergehen. Das Blut strömt caudalwärts in den Lücken zwischen den Organen. Dabei prägen sich drei Hauptströme aus, in denen das Blut mit erheblich größerer Geschwindigkeit als in den dazwischenliegenden Partien fließt. Diese Bahnen überwiegen bei erwachsenen Tieren so sehr, daß das Blut in

einem Kanalsystem zu strömen scheint. Der erste dieser drei Ströme verläuft median entlang dem Darmtraktus. Er ist im Prothorax verhältnismäßig schwach und nimmt im Meso- und Metathorax stark an Intensität zu. Die anderen beiden Ströme werden sichtbar vor den Coxen *Co* der Vorderbeine und verlaufen caudalwärts ungefähr parallel dem ersten. Dabei findet eine besonders intensive Durchströmung der Coxenbasis statt. Die drei Bahnen behalten im großen und ganzen in jeder Stellung des Tieres ihre Lage, während das Blut, das in den da-

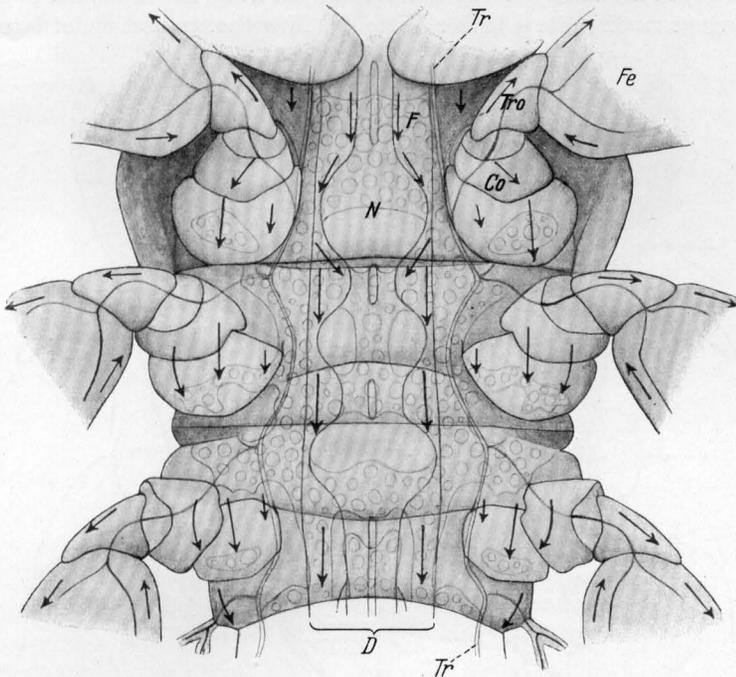


Abb. 13. *Heptagenia sulphurea*. Thorax. Ventralansicht nach dem Leben.

zwischenliegenden Partien strömt, vielfach durch Muskelbewegungen in der Richtung abgelenkt wird und seinen Weg anscheinend in engen Lücken zwischen den Muskelbündeln findet. Am Hinterrande der drei Thoraxsegmente kommunizieren die drei Bahnen miteinander, und zwar wird je nach der Lage des Tieres sowohl Blut aus den lateralen Bahnen zur medianen als auch umgekehrt abgegeben.

Die Beobachtung von der Dorsalseite (Abb. 14) ist sehr viel schwieriger. Die Pigmentierung ist sehr stark, außerdem werden die lateralen Teile im Prothorax durch eine schildartige Verbreiterung des Pronotums *sV*, weiter hinten durch die Flügelscheiden *Fls* verdeckt. Median kann

man an günstigen Objekten das Rückengefäß *Rgf* und darunterliegend den mittleren caudalen Blutstrom entlang dem Darmrohr *D* erkennen. Dicht unter der Oberfläche verlaufen laterale Blutströme, die in der schildartigen Verbreiterung des Prothorax beginnen und sich caudwärts in die Flügelscheiden des Mesothorax fortsetzen. Andere Ströme verlaufen scheinbar im Widerspruch zu der allgemeinen Strömungsrichtung, der erste entspringt etwas lateral von dem vorderen Rande der dorsalen Ampulle *dA1* des Mesothorax und verläuft latero-apikalwärts gegen die Basis der Vorderrandader der Flügelscheiden, der zweite entspringt median etwa in der Mitte des Mesothorax und endet lateral

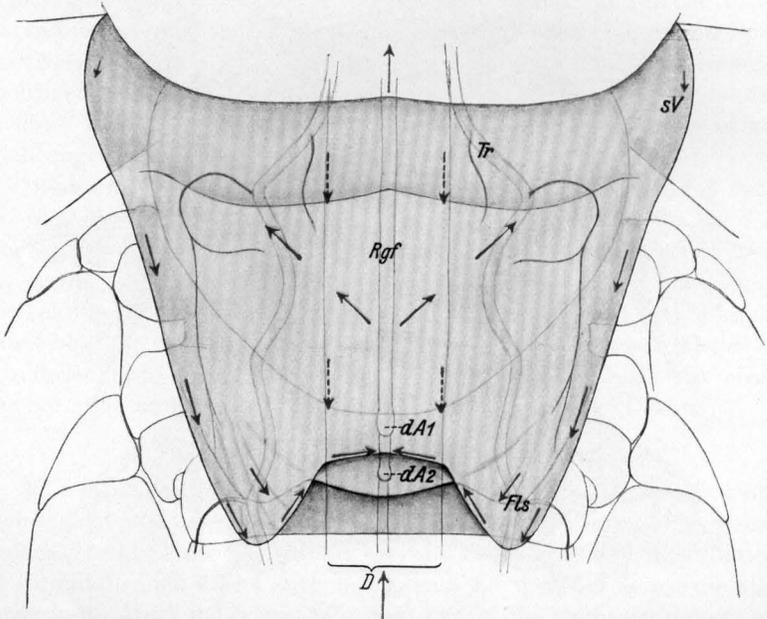


Abb. 14. *Heptagenia sulphurea*. Thorax. Dorsalansicht nach dem Leben.

dicht vor seinem Vorderrande. Bei der Besprechung der Flügeldurchblutung werde ich auf diese Beobachtung genauer eingehen.

Der Metathorax ist bei etwas größeren Tieren der Beobachtung von oben fast völlig entzogen durch die darüberliegenden Flügelscheiden des Mesothorax.

Die Beobachtung der anderen Arten blieb lückenhaft. Es war mir aber in allen Fällen möglich, eine sehr starke Durchblutung der Coxen festzustellen. Ebenso trat bei älteren Larven, die bereits Flügelscheiden entwickelt hatten, bei Beobachtung von der Dorsalseite eine Blutbahn hervor, die in den Außenrand der Flügelscheide mündete. Einzelne Beobachtungen an ganz jungen Larven zeigten auch bei *Heptagenia*

eine Durchblutung der Leibeshöhle, die nicht in besondere Bahnen eingeteilt war.

Im Gegensatz zum Thorax ist das Abdomen bei fast allen Arten leicht zu untersuchen. Wir finden hier sehr ähnliche Verhältnisse wie im Thorax, das Blut strömt in den Lücken zwischen den Organen. Die Abtrennung hervorragender Bahnen kann hier noch sehr viel ausgeprägter auftreten als im Thorax. Bei *Cloëon dipterum* (Abb. 15) finden

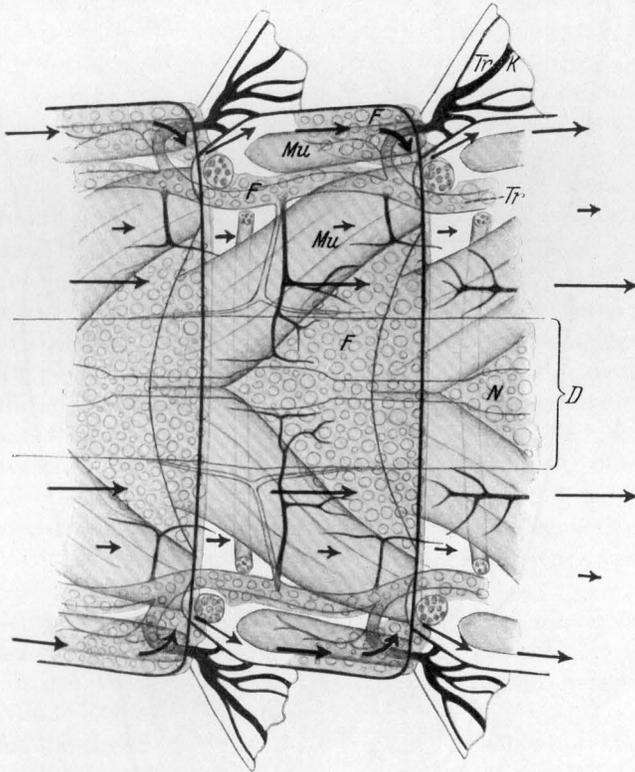


Abb. 15. *Cloëon dipterum*. 5. Abdominalsegment. Ventralansicht nach dem Leben.

wir einen medianen, den Darm *A* begleitenden Blutstrom abgetrennt von zwei lateralen, die an den Rändern des Abdomens entlang der Basis der Tracheenkiemen *Tr K* verlaufen. Die Trennung ist hier so scharf, daß in den dazwischen liegenden Partien eine Blutbewegung kaum zu erkennen ist. Die Blutströme kommunizieren am Hinterrande jeden Segments. Die Unterteilung tritt am schärfsten hervor bei annähernd erwachsenen Larven. Bei diesen sind die lateralen Ströme bis an den Hinterrand des 9. Abdominalsegments zu verfolgen (Abb. 16). Das Blut, das entlang dem Darmtraktus caudalwärts geströmt war, wird in der

Hauptsache von den beiden vorderen Ostienpaaren *Ov* aufgenommen, während das der lateralen Bahnen, vereinigt mit dem von den caudalen

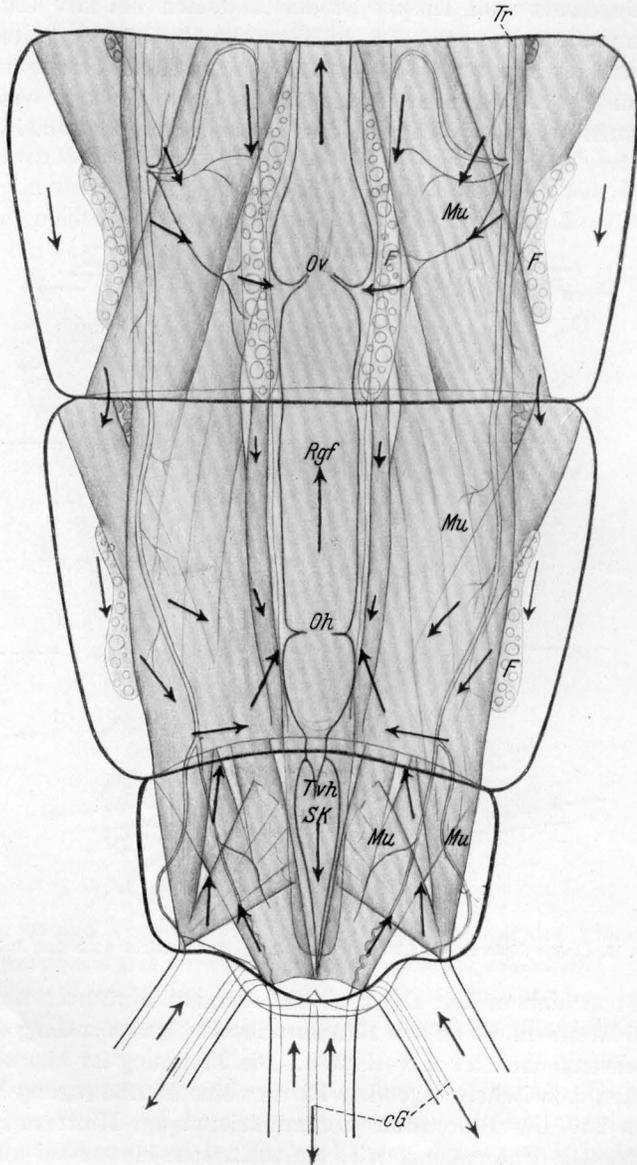


Abb. 16. *Cloëon dipterum*. 8.—10. Abdominalsegment. Dorsalansicht nach dem Leben.

Gefäßen *cG* kopfwärts strömenden größtenteils in die zunächst liegenden Hauptostien *Oh* eintritt. Bei jüngeren Larven ist die Abtrennung weniger

vollständig. Es tritt bereits vom 6.—7. Segment an eine Vermischung der Blutströme ein. Bei den anderen Arten ist die Unterteilung immer sehr viel weniger ausgeprägt. In allen Teilen des Abdomens strömt das Blut kräftig caudalwärts. Die bei *Cloëon* beobachteten Ströme sind lediglich als Bahnen größerer Strömungsgeschwindigkeit zu erkennen.

In seiner Arbeit: „Organisation des Larves des Éphémérines“ (1882) gibt VAYSSIÈRE nach Beobachtungen an *Cloëon* und *Cloëopsis diptera* an, daß das Blut ventral vom Darm bis ans Abdomenende strömt und hier ins Rückengefäß aufgenommen wird. In Anlehnung an die im Jahre 1876 erfolgte Entdeckung eines pulsierenden Bauchsinus bei verschiedenen Insekten durch GRABER sucht VAYSSIÈRE diesen auch bei den Ephemeriden nachzuweisen. Er kommt zu keinem endgültigen Ergebnis. In schwammigen Anhäufungen zu beiden Seiten des Nervensystems, die er auf Schnitten fand, und die nach seiner Ansicht sehr wohl kontraktile sein könnten, glaubt er mit einiger Wahrscheinlichkeit ein derartiges Organ zu erkennen. Diese Anhäufungen sind auf allen Schnitten zu beobachten, sie sind in Wirklichkeit Fettkörper. In den „Beiträgen zur Kenntnis des Zirkulationssystems der Insekten“ stellt POPOVICI BAZNOSANU diesen Fehler richtig. Er glaubt seinerseits das ventrale Diaphragma gefunden zu haben. Seine Ergebnisse hat er hauptsächlich durch Schnittuntersuchungen an *Cloë dipterum* gewonnen. Nach seinen Beobachtungen strömt das Blut hauptsächlich in zwei, durch Fettkörper abgetrennten, sinusartigen Hohlräumen, die dorsal und ventral vom Darmtraktus verlaufen und Rückengefäß und Bauchganglienlinie einschließen. Aus dem Vorhandensein des ventralen Sinus schließt POPOVICI BAZNOSANU auf das Vorhandensein eines ventralen Diaphragmas und glaubt es auch gefunden zu haben.

„Auf den von mir angefertigten Schnitten habe ich dies muskulöse Diaphragma gefunden, welches über die Ganglienlinie gelagert ist und seitwärts an den Wänden des Körpers in einer Gegend befestigt ist, wo diese Wände Einbuchtungen bilden.“

„Das die Bauchrinne gegen den Rest der Leibeshöhle abschließende Diaphragma hat eine gewölbte Form, die Konvexität der Wölbung ist gegen den Verdauungskanal gerichtet. Es ist keine zusammenhängende Membran, sondern durch einzelne Bänder gebildet, und es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Bänder durch Bindegewebe, wie GRABER es bei den Libellen gefunden hat, verbunden sind.“

Das von POPOVICI BAZNOSANU veröffentlichte Querschnittsbild zeigt dies muskulöse Diaphragma. Leider ist nicht angegeben, um welchen Körperabschnitt es sich handelt. Nach einem Vergleich mit meinen Schnittserien scheint der Schnitt dem Thorax einer ziemlich jungen Larve zu entstammen. Die Beziehung auf GRABER ist in diesem Falle nicht beweisend, da GRABER seine Untersuchungen nur am Abdomen

angestellt hat. Ich habe auf meinen Schnittserien (Abb. 17) festgestellt, daß der von POPOVICI BAZNOSANU gefundene Muskel (Abb. 17 b) *Mu qu* im 2. und 3. Thoraxsegment hinter dem Ganglion *N* gelegen ist und rechts und links in der Nähe der Coxenbasis am Integument *C* inseriert. Dieser Muskel hat mit dem Kreislaufsystem nichts zu tun. Eine

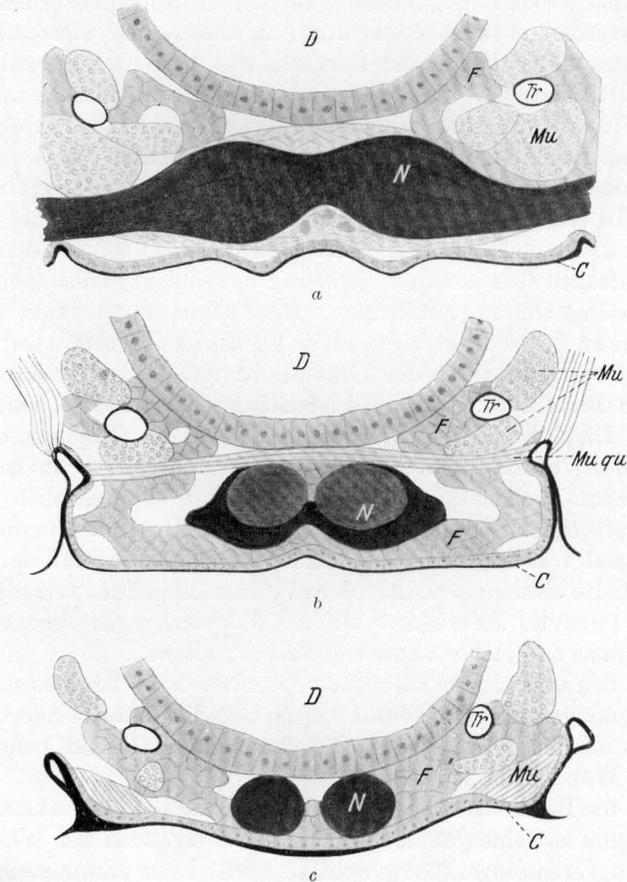


Abb. 17. *Heptagenia sulphurea*. Querschnitt durch den ventralen Teil des Mesothorax. b Schnitt mit querverlaufendem Muskel. a Schnitt 70 μ davor. c Schnitt 70 μ dahinter.

Untersuchung der vollständigen Schnittserie zeigt, daß weder zwischen den Muskeln eine bindegewebige Membran ausgebildet ist, noch überhaupt der ventrale Sinus als ein geräumiger, durchgehend ausgebildeter Blutraum existiert. Die Verhältnisse sind bei allen untersuchten Arten die gleichen, ich habe die Abbildung von *Heptagenia* gewählt, weil einerseits durch die bedeutende Größe, andererseits durch die schwächere Ausbildung des Fettkörpers eine bessere Übersicht möglich ist.

Die lateralen Ströme im Abdomen von *Cloëon dipterum* werden von POPOVICI BAZNOSANU richtig beschrieben.

Es ist schon nach meinen Lebendbeobachtungen sehr unwahrscheinlich, daß die Zirkulation des Blutes im Körper durch irgendwelche Hilfsorgane unterstützt wird. Auch auf Schnittserien durch verschiedene Arten habe ich keine Andeutungen davon gefunden. Die bei *Heptagenia* beobachteten Hauptbahnen sind, da sie keine eigenen Wandungen haben, nicht im einzelnen zu verfolgen (Abb. 18). Die Abtrennung derselben erfolgt durch die sehr starke dorsoventral den Thorax durchziehende Muskulatur *Mu* der Extremitätenbasis. Diese bildet rechts und links vom Darmrohr ungemein kräftige Bündel, die zu einer im ganzen Thorax fast geschlossenen Scheidewand hintereinander gelagert sind. Es werden auf diese Weise drei Räume abgeteilt, ein mittlerer,

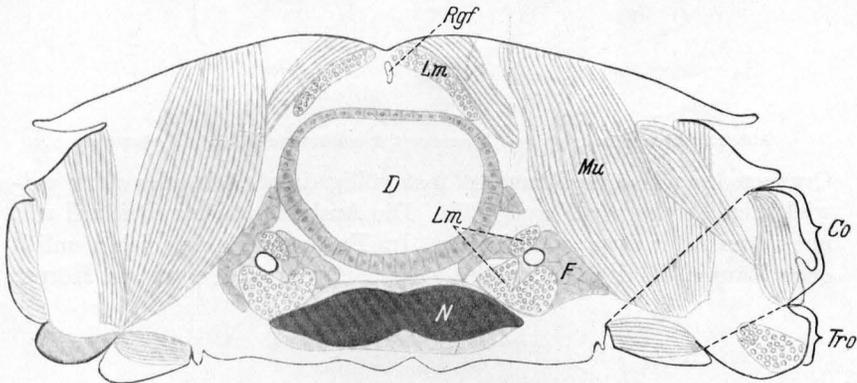


Abb. 18. *Heptagenia sulphurea*. Querschnitt durch den Mesothorax.

der Nervensystem *N*, Darmtraktus *D* und Rückengefäß *Rgf*, sowie einige Fettkörperlappen *F* und die bei den Larven von *Heptagenia* ziemlich schwache Längsmuskulatur *Lm* enthält, und zwei seitliche, die sich vom Außenrande der Hauptmuskelbündel bis zum seitlichen Rande des Thorax erstrecken. Diesen letzteren gehören auch die Coxen *Co* an, die sich nur als kurze Kegel über die Körperoberfläche erheben, und die zum größten Teil frei von Muskulatur sind.

Sehr einfach liegen die Verhältnisse im Abdomen von *Heptagenia* (Abb. 19). Die Muskulatur besteht fast ausschließlich aus ziemlich schwachen Längsmuskelbündeln *Lm*. Das Blut wird nirgends wesentlich in seinem Verlauf gehindert und strömt in einem einheitlichen Hohlraum, der nur vom 5. Abdominalsegment caudalwärts durch das Pericardialdiaphragma unterteilt wird.

Einen ganz ähnlichen Bau finden wir bei den Larven von *Baetis* und *Ephemerella*. Durch den mehr kreisförmigen Querschnitt des

Thorax wird die Unterteilung in drei Räume weniger klar und auch wohl weniger vollständig.

Ein ganz anderes Bild ergibt die Untersuchung einer Querschnittserie durch den Körper von *Cloëon dipterum*. Der von den übrigen

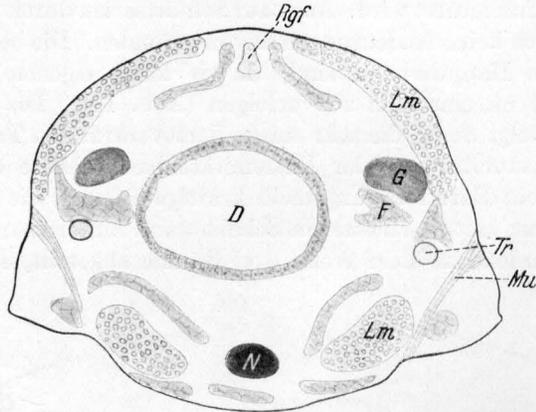


Abb. 19. *Heptagenia sulphurea*. Querschnitt durch das zweite Abdominalsegment.

Organen freigelassene Raum ist fast völlig durch den sehr stark entwickelten Fettkörper *F* ausgefüllt. Die Ausbildung ist individuell und nach dem Alter etwas verschieden. Im Extremfall lassen sich ziemlich enge Räume, in denen das Blut zirkuliert, durch den ganzen Körper

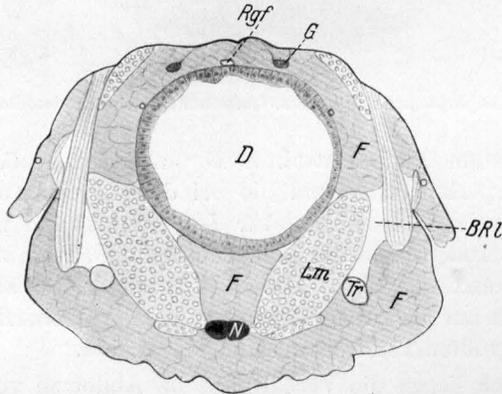


Abb. 20. *Cloëon dipterum*. Querschnitt durch den Mesothorax.

verfolgen. Im Thorax (Abb. 20) finden wir zwei lateral vom Darmtraktus gelegene Bluträume *BRl*, die sich vor den Coxen stark erweitern und sehr innig mit diesen, die immer frei von Fettkörper sind, kommunizieren. Etwas kleinere Räume finden wir direkt um den Darmtraktus *D* und das Nervensystem *N*. Im Abdomen (Abb. 21) finden wir die sehr starke Längsmuskulatur *Lm* überdeckt von starken Fettkörpern

F, die auch hier wieder eine scharfe Unterteilung bewirken. Ein zentraler Blutraum *BRc*, der den Darm umgreift, ist von zwei lateralen *BRL*

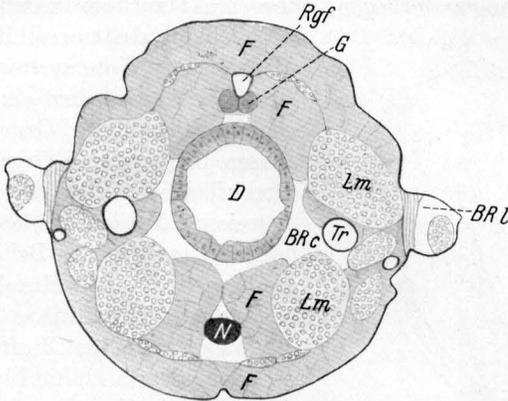


Abb. 21. *Cloëon dipterum*. Querschnitt durch das erste Abdominalsegment.

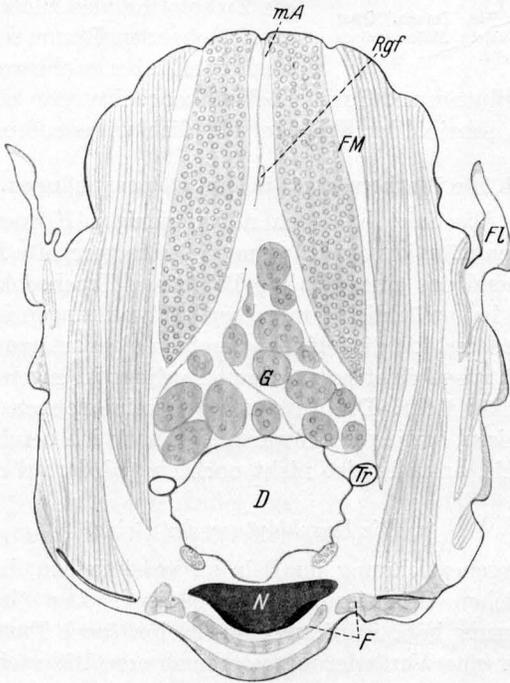


Abb. 22. *Cloëon similis*. Imago. Querschnitt durch den Mesothorax.

abgetrennt. Das Nervensystem liegt teilweise völlig von Fettkörpern eingeschlossen. Die lateralen Bluträume sind im allgemeinen bis ins 9. Abdominalsegment zu verfolgen.

Natürlich ist nicht anzunehmen, daß die außerhalb der Hauptbluträume liegenden Organe keine Blutversorgung haben. Da die Organe überall nur aneinanderliegen, ohne direkt zu verwachsen, besteht die

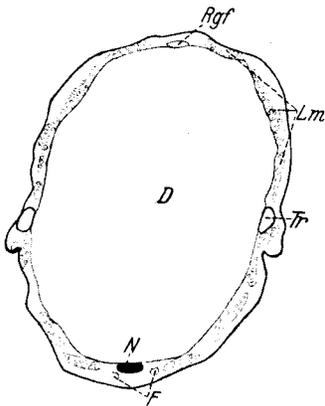


Abb. 23. *Cloëon similis*. Imago. Querschnitt durch das dritte Abdominalsegment.

Möglichkeit, daß überall Blut eindringt. Bei genauer Untersuchung sieht man hier und da zwischen den Muskelbündeln, sowie an den Grenzen zwischen diesen und anderen Organen an allen Grenzflächen geringe Blutmengen, die beweisen, daß auch hier eine Durchblutung stattfindet. Bei den Imagines finden wir für den Kreislauf erheblich veränderte Verhältnisse (Abb. 22 und 23). Der zu einem Luftkissen umgewandelte Darm *D*, die Flugmuskulatur *FM* und die Gonaden *G* engen den für die Zirkulation des Blutes zur Verfügung stehenden Raum sehr stark ein.

Es kommt aber nicht zur Ausbildung augenfälliger Bluträume. Soweit Lebendbeobachtungen ein Urteil darüber zulassen, scheint der Kreislauf ziemlich unbedeutend zu sein.

4. Die Blutbewegung in den Körperanhängen.

In diesem Abschnitt habe ich nur diejenigen Körperanhänge behandelt, die unabhängig vom Rückengefäß eine geregelte Durchblutung besitzen. Es sind das einerseits die Beine und Tracheenkiemen, deren Durchblutung hauptsächlich durch Druckschwankungen im Körper bewirkt wird, andererseits die Flügel, die einen eigenartigen propulsatorischen Apparat ausgebildet haben, der allerdings in engen Beziehungen zum Rückengefäß steht. Die Antennen, die keine nennenswerte Durchblutung aufweisen, sowie die Schwanzfäden habe ich bereits an anderer Stelle behandelt, brauche also nicht noch einmal darauf einzugehen.

a) Die Durchblutung der Beine.

Um die Lagebezeichnung im Bein zu vereinfachen, habe ich mich einer einheitlichen Orientierungsweise bedient. Den Grundgedanken dieser Orientierung habe ich SCHWABE entlehnt (nach FRIEDRICH 1929), doch habe ich eine Veränderung vorgenommen, die meinen Zwecken besser angepaßt war. Nach SCHWABES Bezeichnungsweise ist der Femur im rechten Winkel seitlich vom Körper abstehend gedacht, so daß die im rechten Winkel angebeugte Tibia senkrecht nach unten zeigt. Die Bezeichnungen sind dabei alle auf den Körper des Tieres zu beziehen. Um nicht für entsprechende Teile in Femur und Tibia verschiedene Be-

zeichnungen anwenden zu müssen, lasse ich bei sonst gleicher Lage des Beines die Tibia ausgestreckt.

Bei den ersten Beobachtungen des Beinkreislaufes habe ich *Cloëon*-Larven unter dem Deckglas mit Wachsfüßchen etwas auf der Seite liegend montiert, so daß die Beine der einen Seite einschließlich der Coxen sichtbar wurden. Es zeigte sich eine, oft von längeren Pausen unterbrochene, aber dann auch wieder sehr heftige Blutbewegung. Zur genaueren Untersuchung wählte ich Beine, auf die ich von vorn oder hinten darauf sah. In dieser Lage war die beste Orientierung möglich. Um nicht durch die etwas gewaltsame Montierung zu falschen Schlüssen zu gelangen, habe ich dann mit verschiedenen Arten, *Cloëon*, *Baetis*, *Caenis* und *Heptagenia* Beobachtungen in der durchströmten Kammer angestellt. Hierbei mußte ich zur Beobachtung günstige Stellungen der Tiere abwarten.

Bei den fest montierten *Cloëon*-Larven (Abb. 24) sieht man in der Basis der Coxa den lateral und ventral abgetrennten Blutstrom des Körperkreislaufes, der von den Unterbrechungen der Blutbewegung im Beine nicht betroffen wird. In den distalen Partien der Coxa ist die Muskulatur so stark, daß eine klare Beobachtung nicht möglich ist. Im Trochanter *Tro* finden wir zuerst zwei scharf voneinander getrennte antagonistische Strömungsrichtungen. In einem langsamen, fast das ganze Lumen des Trochanters erfüllenden Strome zieht das Blut distalwärts, *BR cf*. An der Dorsalseite ist ein rascher aber sehr enger proximaler Strom *BR cp* zu erkennen. Der distale Strom beschleunigt sich nach dem Trochanter-Femurgelenk hin und scheint sich direkt im Gelenk ventral durch eine enge Lücke hindurchzuzwängen.

In Femur *Fe*, Tibia *Ti* und Tarsus *Ta* sieht man bei voller Aus-

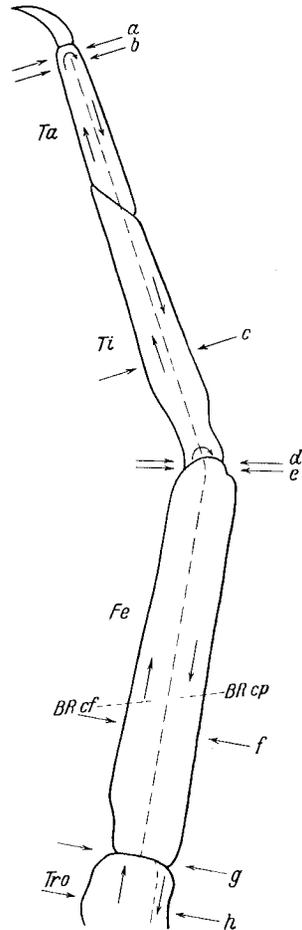


Abb. 24. *Cloëon dipterum*. Blutverlauf im Bein, schematisch. Die Pfeilpaare neben der Zeichnung geben die Lage der in Abb. 25 gezeichneten Querschnitte an.

prägung des Kreislaufs zwei annähernd gleich schnelle und gleich starke, entgegengesetzt gerichtete Blutströme, die zusammen den Hohlraum des Beines erfüllen. An der Ventralseite des Beines strömt das Blut in Femur, Tibia und Tarsen in centrifugaler Richtung *BRcf*, an der Dorsalseite in centripetaler Richtung *BRcp*.

Etwa in der Mitte bis gegen Ende des Tarsus geht der distale Strom in den proximalen über. Außerdem tritt ein großer Teil des Blutes bereits im Femur-Tibiagelenk über. An anderen Stellen ist eine Mischung der beiden Ströme nicht beobachtet worden.

In voller Stärke ist die Blutbewegung jedoch nur bei frisch gehäuteten *Cloëon*-Exemplaren zu beobachten. Im Normalzustande ist die Intensität herabgesetzt. Das Blut nimmt nicht mehr seinen Weg durch Tibia und Tarsus, sondern geht vollständig im Femur-Tibiagelenk aus dem centrifugalen in den centripetalen Strom über. Dies eigentümliche Ver-

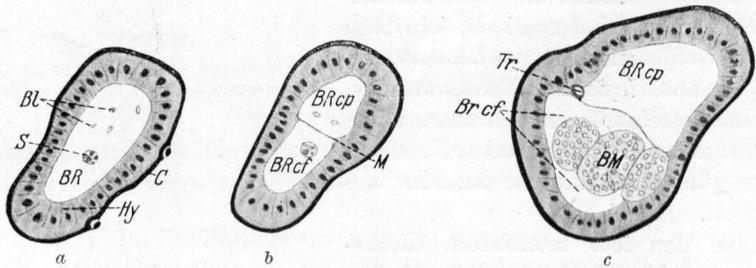


Abb. 25 a-h. *Cloëon dipterum*. Querschnitte durch ein linkes Bein. a-b Tarsus, aufeinanderfolgende Schnitte 10 μ Differenz, Beginn der Membran, c Tibia.

halten ist vielleicht aus dem anatomischen Bau der Tibia zu erklären. In der Tibia liegt sehr wenig Muskulatur, die sich außerdem größtenteils am proximalen Ende befindet. Außer in den Perioden größten Wachstums nach der Häutung könnte die Diffusion der Nährstoffe in der stagnierenden Blutflüssigkeit zur Ernährung der distalen Partien ausreichen. Bei den übrigen untersuchten Arten ist die Blutbewegung mehr oder weniger immer auf die Tibia ausgedehnt. Es findet nur eine Abschwächung der Blutstromes gegenüber dem Femur statt. Nur bei ganz jungen Exemplaren von *Caenis* fehlt jede Durchblutung der Tibia, während die großen Larven von *Heptagenia* eine sehr kräftige Blutbewegung besitzen.

Die vollständige Trennung des centrifugalen vom centripetalen Blutstrom läßt eine scharfe Unterteilung des Beinlumens in zwei Räume erwarten (Abb. 25, 26 und 27). In der Tat finden wir auf Querschnitten eine Membran *M*, die distal etwa in der Mitte des Tarsus beginnt (Abb. 25 a und b) und bis zum Trochanter-Femurgelenk (Abb. 25 a-f) den Hohlraum in zwei annähernd gleiche Teile zerlegt. In diesem Gelenk selbst tritt eine starke Verengung beider Räume ein (Abb. 25 g), jenseits im

Trochanter (Abb. 25 *h*) verläuft die Membran weit dorsal und trennt einen engen gefäßartigen Abschnitt ab. In der Coxa verschwindet die Membran, beide Blutströme münden in den gleichen Körperblutraum.

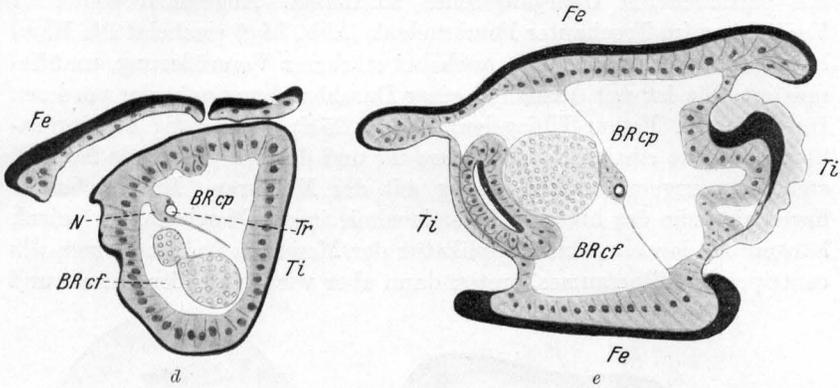


Abb. 25. *d* Tibia, proximales Ende, Unterbrechung der Membran. *e* Femur Tibiagelenk.

Die starke Verengung zwischen Femur und Trochanter ist bedingt durch die Ausbildung einer Autotomiestelle. Die Hypodermis *Hy* ist zu einem schwammigen Gewebe gewuchert, das sich proximalwärts in ein System von Taschen verlängert, so daß der ventrale Blutraum

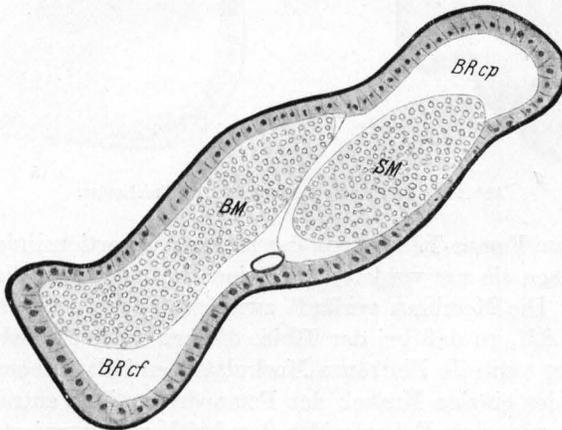


Abb. 25. *f* Femur.

im distalen Ende des Trochanter von Blutlakunen (Abb. 27) *Lac* umgeben ist, in denen das Blut stagniert. Bei eintretender Autotomie werden, wahrscheinlich durch das erste heftig ausströmende Blut, die Hypodermiswucherungen distalwärts zusammengedrängt und verschließen die Öffnung. In der Tibia und dem Tarsus inseriert die Membran etwa in der Mitte der vorderen und der hinteren Wand des Beines,

im Femur teilt sie das Lumen diagonal von hinten oben nach vorn unten. In der Insertionslinie geht die Membran allmählich in die etwas zipflig vorgezogene Hypodermis *Hy* über. Kerne sind nur in den der Hypodermis benachbarten Übergangsteilen zu finden. Abgesehen von einer Verdickung im Trochanter-Femurgelenk (Abb. 25 *g*) erscheint die Membran ganz gleichmäßig und, auch bei stärkerer Vergrößerung, undifferenziert. Sie ist mit Ausnahme einer Durchbrechung nahe der vorderen Insertion im Femur-Tibiagelenk (Abb. 25 *d*) vollständig zusammenhängend. Die einzige Haupttrachee *Tr* und der ihr anliegende Nerv *N* stehen in engem Zusammenhang mit der Membran. Im Trochanter liegen sie nahe der hinteren Insertionslinie in der Membran, im Gelenk hängen sie dann an einer Duplikatur der Membran frei im Lumen des centripetalen Blutraumes, treten dann aber wieder an diese heran und

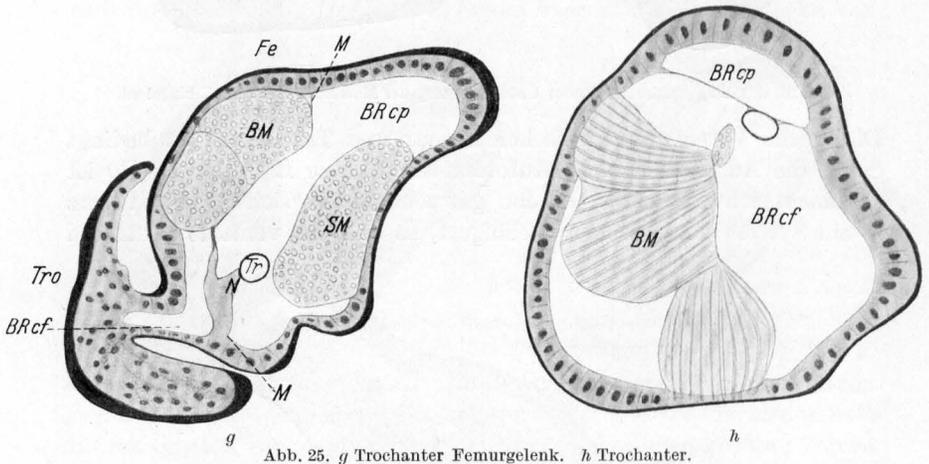


Abb. 25. *g* Trochanter Femurgelenk. *h* Trochanter.

folgen bis zum Femur-Tibiagelenk der hinteren Insertionslinie (Abb. 26) *Ih*, hier ziehen sie zur vorderen Insertion *Iv* und folgen dieser weiter distalwärts. Die Membran verläuft zwischen Beuge- *BM* und Streckmuskulatur *SM*, so daß bei der Tibia, die keine Streckmuskulatur besitzt, nur der ventrale Blutraum Muskulatur enthält. Ebenso liegt im Trochanter der einzige Muskel, der Femurdreher im Ventralblutraum.

Die hier von den Ephemeriden beschriebene Organisation ist im Prinzip bei den meisten bisher untersuchten Insektengruppen die gleiche, wie die Arbeiten von BROCHER gezeigt haben. Ein ventraler Blutraum ist von einem dorsalen durch eine mehr oder weniger vollständige Membran abgetrennt. Bei den hochentwickelten Lepidopteren (BROCHER 1920) ist diese Membran sekundär durch die sehr stark ausgebildeten, zu Luftsäcken ausgeweiteten Tracheen verdrängt, so daß hier zwei vollständig durch einen luftgefüllten Zwischenraum getrennte Blut-

räume entstehen. Nur bei wenigen Formen, z. B. den Odonaten (BROCHER 1917) und bei *Notonecta* (1909 BROCHER) existiert im Femur ein im Innern des Beines verlaufendes Gefäß, während bei *Periplaneta orientalis* (BROCHER 1922) eine Membran nur sehr lückenhaft ausgebildet ist. Die größte Ähnlichkeit weist die bei den Ephemeriden vorliegende Organisation mit der der Orthopteren auf, wie sie uns aus den Arbeiten über die Skolopalorgane bekannt ist, eine Ähnlichkeit, die noch verstärkt wird durch das Vorhandensein eines Skolopalorgans bei den Ephemeriden an der entsprechenden Stelle in der Tibia.

Trotz dieses allgemeinen Vorkommens besteht noch keine endgültige Klarheit über die propulsatorischen Organe oder Kräfte, die das Blut in dem durch die Membran geschaffenen Röhrensystem vorwärts treiben. Bei den Hemipteren (BEHN 1835, LOCY 1884, LEONTOWITSCH 1911, BROCHER 1909) hat man Muskeln entdeckt, die am proximalen Ende der Tibia an der Membran ansetzen und durch rhythmische Kontraktion und Erschlaffung eine abwechselnde Verengung und Erweiterung der beiden Bluträume erzielen, durch die das Blut mit Hilfe einer Klappeneinrichtung, die im proximalen Teil der Tibia gelegen ist, vorwärts getrieben wird.

Bei den Odonaten (BROCHER 1917) liegt der eigentliche Antriebsapparat im Körper selbst. Durch die peristaltischen Bewegungen des

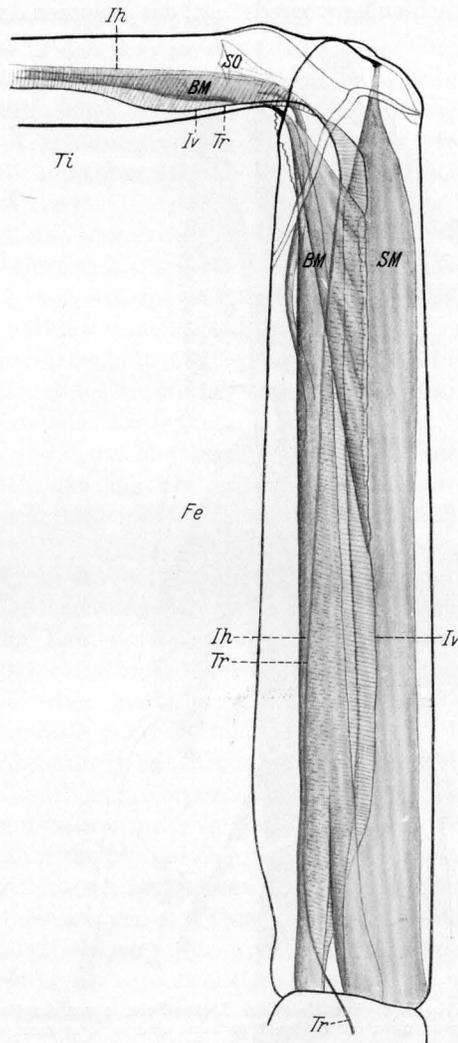


Abb. 26. *Ctoëon dipterum*. Femur eines rechten Beines, von vorn gesehen.

Enddarms, der zur Atmung Wasser aufnimmt, wird im Körper ein wechselnder Druck erzeugt. Bei Ausstoßen des Wassers steigt der Druck im Körper, die weichen Gelenkhäute zwischen den Beingliedern werden nach außen vorgedrängt, das Volumen des Beines vergrößert sich, und es kann neues Blut einströmen. Bei erneuter Wasseraufnahme sinkt der Druck im Körper wieder, die Gelenkhäute schnellen elastisch in ihre alte Lage zurück, das Blut wird aus dem Bein herausgedrängt. Auch hier wird durch eine besondere, am proximalen

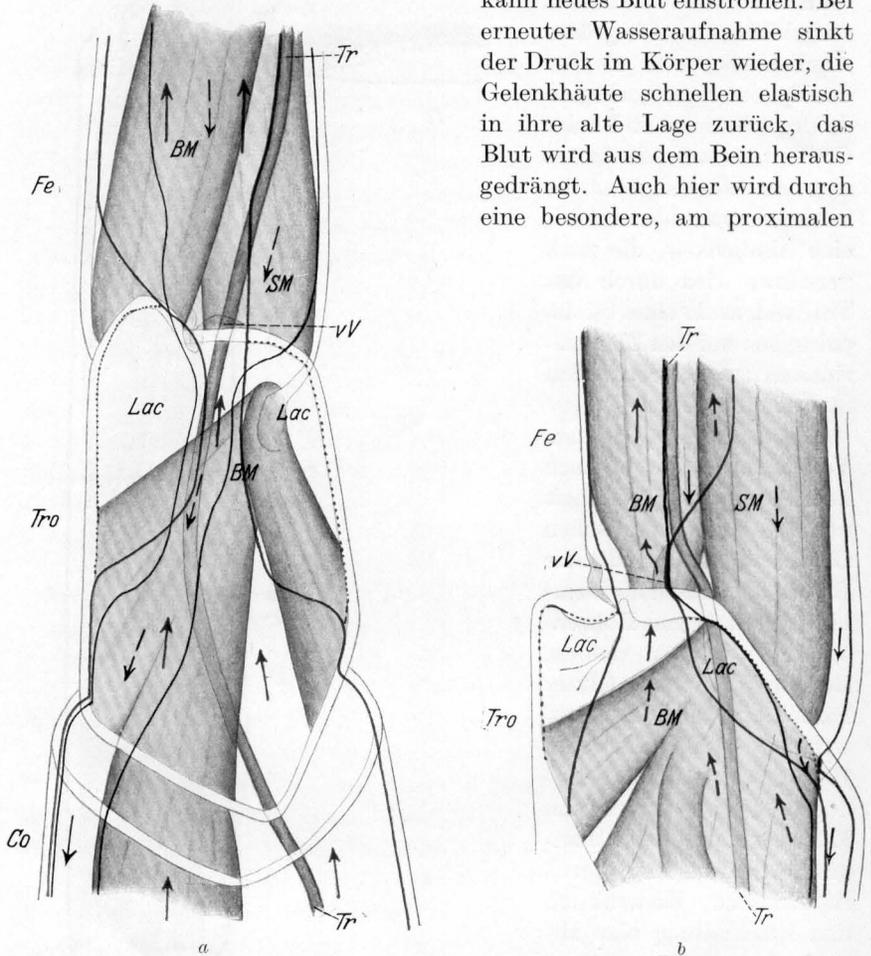


Abb. 27. *Cloëon dipterum*. Linkes Bein, *a* von der Ventralseite, *b* von hinten gesehen. Die Begrenzungen der beiden Bluträume sind in ihrer geometrischen Projektion, nach Schnitten rekonstruiert, eingetragen. Aus der Kombination der Zeichnungen ergibt sich der genaue Verlauf der Bahnen. Rot centrifugaler, schwarz centripetaler Blutraum. Die unterbrochenen Pfeile bezeichnen den Verlauf unter der Muskulatur.

Ende des Femurgefäßes liegende Ventileinrichtung die Richtung des Blutstromes bedingt.

In seiner Arbeit über *Periplaneta orientalis* (1922) bringt BROCHER eine Erklärung der Blutbewegung in den Beinen, die er auch für andere

Insekten für wahrscheinlich hält. Bei *Periplaneta orientalis* strömt das Blut in drei übereinander liegenden Räumen, dem Pericardialsinus, dem splanchnischen Raum, und dem Perineuralsinus. Die Ostien, deren erstes Paar bereits im Mesothorax gelegen ist, saugen Blut an und schaffen einen Unterdruck, der in den drei Räumen verschieden stark bemerkbar wird. Der ventrale Blutraum des Beines kommuniziert mit dem Perineuralsinus, der dorsale endet in der Nähe der Hauptlängstrachee und findet hier eine Verbindung zum Pericardialsinus. Der verschieden starke Unterdruck in beiden Räumen muß ein Strömen in dem beobachteten Sinne bewirken.

Den tatsächlichen Anschluß des Lacunensystems des Beines an die beiden Räume im Körper hat BROCHER anscheinend nicht beobachtet. Mir erscheint die Erklärung aus dem Grunde unwahrscheinlich, weil die Diaphragmen, die die drei Körperbluträume voneinander trennen, nach BROCHERS eigener Angabe sehr lückenhaft sind, so daß das Blut hier eine viel bequemere Möglichkeit des Druckausgleiches hat als durch die langgestreckten engen Blutlacunen des Beines.

Für die Ephemeriden, bei denen die Membran in der Coxa endet, und bei denen das Blut aus dem gleichen Blutraum entnommen wird, in den es nachher wieder zurückströmt, ist dieser Mechanismus völlig unmöglich.

Um das propulsatorische Organ, das das Blut durch die Beine treibt, zu erkennen, stellte ich Lebendbeobachtungen an, bei denen ich zunächst die Frequenz der Blutstöße im Bein feststellte und dann Vergleiche anstellte mit der Frequenz anderer rhythmisch pulsierender Organe, die die Blutbewegung im Bein bewirken konnten. Als solche kamen in Frage: das Rückengefäß, die dorsale Ampulle und der Enddarm, der auch bei den Ephemeriden als accessorisches Atmungsorgan ausgebildet ist. Außerdem konnten die willkürlichen Körperbewegungen zum mindesten zur Unterstützung der Blutbewegung in Frage kommen. Ich ging dabei so vor, daß ich mit der Stoppuhr die Zeit für je 15 Pulsationen feststellte. Die Kürze dieser Zählungen ist bedingt durch die häufigen Unterbrechungen durch Eigenbewegungen des Untersuchungsobjektes.

Bei Durchführung der Untersuchungen an mehreren Arten stellte es sich heraus, daß die Blutbewegung im Bein zwei Ursachen hat, die bei den einzelnen Arten in ganz verschiedenem Maße zur Geltung kommen. Extremfälle waren unter meinen Untersuchungsobjekten *Cloëon dipteryum* und *Heptagenia sulphurea*.

Bei *Cloëon* tritt eine Blutbewegung nur dann ein, wenn das Tier Eigenbewegungen ausführt. Frisch unter dem Deckglas eingeschlossene Tiere führen mit den Beinen heftige Kriech- oder Greifbewegungen aus, denen man mit dem Mikroskop nicht folgen kann. Erst wenn das Tier etwas ermattet ist, ist es möglich, Einzelheiten zu erkennen. Es zeigt

sich, daß nur die Bewegung im Femur-Tibiagelenk das Blut vorwärts treibt. An besonders durchsichtigen Objekten, bei denen auch die Membran schwach durchschimmert, erkennt man, daß durch die antagonistischen Kontraktionen der Femurmuskulatur die Membran verlagert wird, so daß abwechselnd der dorsale und der ventrale Blutraum verengert bzw. erweitert wird. Das Blut wird auf diese Weise vorwärts getrieben, da in die Bluträume eingeschaltete Ventileinrichtungen, auf die ich später zurückkomme, ein Zurückströmen verhindern. Bei besonders heftigen Abdomenbewegungen, die die gefesselten Tiere mitunter ausführen, dringt das Blut sehr heftig in beide Bluträume ein. Bei Aufhören der Bewegung strömt es nur durch den centripetalen Blutraum wieder ab, so daß auch auf diese Weise eine propulsatorische Wirkung erzielt wird, die allerdings wohl keine große Bedeutung besitzt.

Einen viel lebhafteren Kreislauf finden wir bei *Heptagenia*. Auch bei vollständig unbewegten Tieren treten nur selten kurze Pausen in der Blutbewegung ein. Durch aktive Beinbewegungen wird nur eine geringe Beschleunigung der Zirkulation erreicht. Die Zählung ergab eine Übereinstimmung des Rhythmus der Rektalatmung mit dem des Beinkreislaufes, während das Rückengefäß und die diesem synchron schlagende Ampulle eine viel größere Frequenz besaßen.

T/15 Schlag.

	Beinkreislauf	Rektalatmung	Rückengefäß
Zählungen	39, 37, 31 35, 42	34, 39, 31 35, 35	6, 6, 6 6, 6,
Durchschnitt	37	35	6

Die noch auftretenden Differenzen der Durchschnittswerte sind bedeutend kleiner als die Variationsbreite der Pulsationen.

Bei der beträchtlichen Größe des Untersuchungsobjektes war es nicht möglich, gleichzeitig das Rektum und ein Bein in das Gesichtsfeld des Mikroskops zu bringen. Die direkte Beobachtung, in welcher Weise der Kreislauf von der Bewegung des Rektums abhängt, war also nicht möglich. Diese Lücke suchte ich durch ein Experiment auszufüllen. Ich erwartete eine ähnliche Organisation, wie sie BROCHER bei den Odonaten gefunden hat. Bei unter dem Deckglas etwas gepreßten Tieren rief ich künstlich eine Erhöhung des Innendruckes hervor durch Aufdrücken mit einer Präpariernadel auf das Deckglas. Beim Loslassen wurden die alten Druckverhältnisse wieder hergestellt. Mit dieser etwas rohen Methode gelang es mir, eine der normalen vollständig analoge Pulsation zu erzielen. Die Frequenz konnte ich dabei durch verschiedenen schnelles Aufdrücken beliebig verändern und so auch den feineren Mechanismus beobachten. Bei anhaltendem Druck strömte das Blut

einen Augenblick kräftig centrifugal in Trochanter, Femur und Tibia und wieder zurück mit abnehmender Intensität bis gegen das proximale Ende des Femur. Im Trochanter-Femurgelenk und im Trochanter war ein centripetaler Blutstrom nicht festzustellen. Wurde die Nadel abgehoben, erfolgte ein neuer Impuls, das Blut strömte in der gleichen Richtung wie bisher, jedoch mit umgekehrt gegen Ende zunehmender Intensität. Die Bewegung hatte ihr Maximum im centripetalen Strom des Trochanter, während der centrifugale Strom völlig sistiert war.

Nachträglich habe ich auch bei der normalen Blutbewegung von *Heptagenia* diese Trennung der zwei Phasen feststellen können, die jedoch zeitlich sehr nahe aufeinander folgten.

Nach diesen Befunden entsteht der Kreislauf in den Beinen von *Heptagenia* in der gleichen Weise wie bei den Odonaten. Durch die mit dem Ausstoßen des Wassers verbundenen Kontraktionen der Abdomenmuskulatur (Abbild. 28 a) wird der Blutdruck im ganzen Körper erhöht. Die Cuticula des Beines gibt dem Druck nach, es strömt Blut ein. Durch die unmittelbar anschließend erfolgende Erschlaffung der Muskeln (Abb. 28 b), das die erneute Wasseraufnahme einleitet, wird der Druck wieder herabgesetzt, durch die Elastizität der Wandungen wird das überschüssige Blut aus dem Bein herausgedrängt. Da die Blutbewegung in beiden Phasen sich über den ganzen Femur erstreckt, muß die gesamte Cuticula deformiert sein, nicht wie bei den Odonaten nur die

Gelenkhäute. Bei *Ephemera vulgata* ist diese Deformation unter Umständen deutlich an den Bewegungen der langen, starren Borsten zu erkennen.

In beiden Fällen, sowohl bei *Cloëon*, als auch bei *Heptagenia* sind besondere Ventileinrichtungen zu erwarten, die ein Rückströmen des Blutes verhindern. Die Stellen, wo die Bluträume besonders eingengt sind, also der Durchtritt des centrifugalen Stromes durch das Femur-Trochantergelenk, und der centripetale Trochanterblutraum kommen

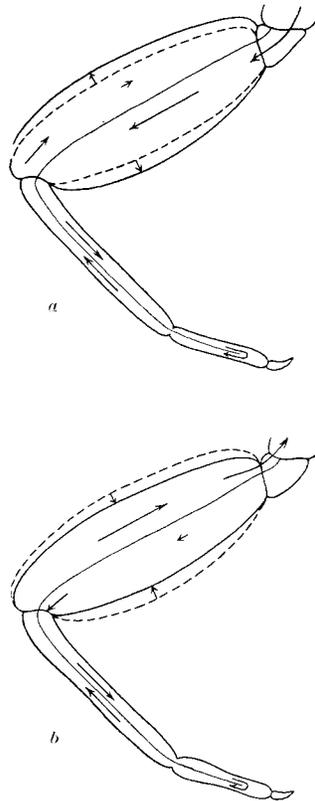


Abb. 28. *Heptagenia sulphurea*. Schema der Blutbewegung im Bein. a Steigender Druck, Deformation der Cuticula, Einströmen von Blut. b Sinkender Druck, Zurückschnellen der Cuticula, Ausströmen von Blut.

besonders dafür in Frage. Auf diese habe ich mein Hauptaugenmerk gerichtet. Bei einigen Exemplaren von *Cloëon* glaube ich an der ersten Stelle ein Ventil gefunden zu haben. Das Blut zwängt sich hier durch eine enge Lücke hindurch. An besonders günstigen Objekten sieht man einen Lappen *vV* von unbestimmter Form, der sich beim Einströmen des Blutes hebt, und dann sich wieder über die Öffnung legt. Es wäre möglich, daß dieser Lappen bei den meisten Tieren, bei denen er nicht zur Beobachtung kam, im Gelenk selbst läge, wo er durch das dicke Chitin verdeckt ist. Auch auf Schnittpräparaten habe ich diesen Lappen gesucht, jedoch ohne Erfolg. Im centripetalen Blutraum des Trochanter habe ich eine Ventileinrichtung nicht beobachtet, doch wird die starke Reibung in dem engen Lumen ein Rückströmen des Blutes an dieser Stelle sehr erschweren, während das Vorwärtsströmen erfolgt, da kein anderer Weg besteht.

Bei der Untersuchung sämtlicher mir zur Verfügung stehenden Arten zeigte sich, daß durch das Zusammenwirken der beiden bei *Heptagenia* und *Cloëon* beobachteten Faktoren die Blutversorgung der Beine bewirkt wird. Die Rektalatmung erzeugt einen regelmäßigen, nur selten auf längere Zeit unterbrochenen Blutstrom, der in dem Augenblick, in dem das Tier sich in Bewegung setzt, durch die Beinmuskulatur eine erhebliche Beschleunigung erfährt. Der Kreislauf wird so automatisch der gesteigerten Beanspruchung angepaßt. Dieses Verhalten habe ich bei *Baetis*, *Ephemerella* und *Leptophlebia* beobachtet. Die beiden zuerst beschriebenen Fälle sind Ausnahmen, die durch besondere biologische Eigentümlichkeiten bedingt sind. *Heptagenia sulphurea* ist eine Form, die extrem an das Leben in schnellfließenden Gewässern angepaßt ist. Wir finden sie an der Unterseite von Rollsteinen oder Holzstücken in flachen, schnellströmenden Bächen oder Flüssen. Durch die flache Körpergestalt wird das Anschmiegen an die Unterlage sehr erleichtert. Die Beine sind sämtlich nach vorn gerichtet und bleiben stets scharf im Femur-Tibiagelenk angewinkelt. Durch diese Haltung wird dem Tier das Anklammern mit gegen den Strom gerichtetem Kopfe sehr erleichtert. Ein von seiner Unterlage losgelöstes Tier sucht sich sofort wieder anzuklammern. Dabei führt es nach vorn medianwärts gerichtete Bewegungen der Beine aus, bei denen die Stellung des Femur-Tibiagelenkes nur wenig geändert wird. In strömendem Wasser erfolgt dies Anklammern stets mit gegen die Strömung gerichtetem Kopfe. Hat das Tier einmal eine Stellung erreicht, die ihm ein sicheres Festhalten sämtlicher Beine ermöglicht, bleibt es stundenlang fast unbeweglich sitzen. Auch beim Herumlafen auf der Unterlage scheint die Bewegung fast ganz auf die proximalen Gelenke beschränkt zu sein, so daß der Muskulatur des Femur, obwohl die Beweglichkeit vollständig erhalten ist, doch in erster Linie Haltefunktion zukommt.

Die Rektalatmung ist bei *Heptagenia* äußerst intensiv. Sie bewirkt in den Beinen einen sehr kräftigen Blutstrom. Die gewöhnlichen schwachen Beinbewegungen ergeben daneben keinen nennenswerten propulsatorischen Effekt. Wenn das Tier ausnahmsweise eine energische Beugung und Streckung im Femur-Tibiagelenk ausführt, ist sofort eine deutliche Beschleunigung des Kreislaufes zu erkennen.

Fast die entgegengesetzten Verhältnisse finden wir bei *Caenis*. Das Tier ist ein charakteristischer Bewohner von Bodenschlamm und Pflanzendickicht in langsamfließenden Flüssen und Seen. Die Rektalatmung ist, wohl im Zusammenhang mit der starken Verunreinigung des Wassers seiner Aufenthaltsorte, fast ganz reduziert. Ferner ist das Tier im Gegensatz zu *Heptagenia* sehr regsam. Entsprechend finden wir eine ausgiebige Blutbewegung durch die Muskelbewegung des Beines, während der Einfluß der Rektalatmung kaum zu erkennen ist.

Am klarsten lassen sich diese Verhältnisse durch einen Vergleich zweier ganz nahe verwandter Arten zeigen. *Cloëon dipterum*, eine Form des stagnierenden, selbst etwas fauligen Wassers stark verwachsener Teiche, besitzt keine Rektalatmung, die Blutbewegung wird ausschließlich durch die Eigenbewegungen ermöglicht. Bei *Cloëon similis* dagegen die ich in der flachen sandigen Uferzone größerer Seen fand, und die eine kräftige Rektalatmung besitzt, zeigt die Blutbewegung typisch die Erscheinungen der doppelten Entstehung. Die Rektalatmung führt eine gleichmäßige, kräftige Blutbewegung herbei, die durch aktive Beinbewegungen eine erhebliche Beschleunigung erfährt.

b) Die Durchblutung der Tracheenkiemen.

Über die Blutbewegung in den Tracheenkiemen habe ich in der Literatur keine Angaben gefunden. Dies mag sich daraus erklären, daß eine Blutbewegung nur bei den größeren Arten regelmäßig auftritt, während sie bei den kleineren Arten nur sehr schwach und in größeren Intervallen zu beobachten ist.

Besonders geeignet für das Studium sind die langen, zweiästigen, pfriemförmigen Tracheenkiemen von *Habroleptoides* (Abb. 29). Das Blut wird an der Basis aus dem lateralen Abschnitt des Körperblutraumes aufgenommen, strömt in rhythmischen Pulsationen centrifugal an der Innenseite der Haupttrachee *Tr*, bis etwa zum ersten Drittel der gesamten Länge. Hier tritt es an die Außenseite über und strömt wieder zum Körper zurück. Der rückfließende Strom ist noch im Körperblutraum eine kurze Strecke zu erkennen. Der Außenast *aA* der Tracheenkieme ist gewöhnlich stärker durchblutet als der Innenast *iA*, während fast immer ein lebhafter Blutstrom in ersterem kreist, ist im Innenast oft nur ein rhythmisches Vor- und Zurückströmen des Blutes zu beobachten, ohne daß ein Transport des Blutes stattfindet. Die Abbildung

zeigt dies Stadium. Eine genaue Beobachtung der Pulsationen ergibt, daß hier genau wie beim Beinkreislauf Einströmen und Ausströmen des Blutes zeitlich getrennt sind.

Die Larven von *Heptagenia* zeigen gleichfalls (Abb. 30) in dem blattartigen Abschnitt *aA* der Tracheenkiemen eine kräftige Blutbewegung. Der Verlauf des Blutstromes ist derselbe wie bei *Habroleptoides*, doch erstreckt er sich bedeutend weiter in die Tracheenkieme hinein bis kurz vor das Ende. An diesem Objekt ist die Ursache der Blutbewegung gut zu beobachten. Der Rhythmus der Pulsationen stimmt genau mit dem der Rektalatmung überein.

Das Ausstoßen des Wassers aus dem Enddarm bedingt das Einströmen von Blut in die Tracheenkiemen,

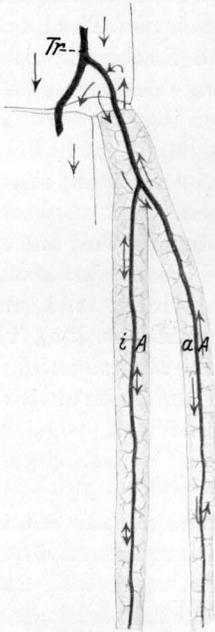


Abb. 29. *Habroleptoides modesta*.
Tracheenkieme, Dorsalansicht. Nach dem Leben.

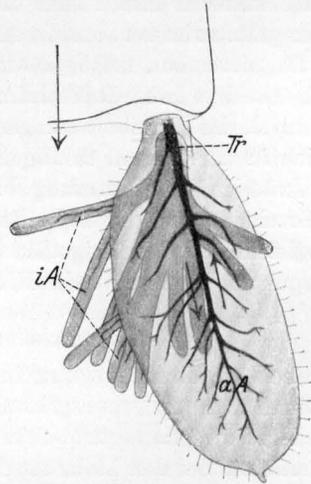


Abb. 30. *Heptagenia sulphurea*.
Tracheenkieme, Dorsalansicht. Nach dem Leben.

die erneute Wasseraufnahme das Ausströmen. Die Durchblutung geschieht hier also auf die gleiche Weise wie bei den Beinen. Eine Querschnittserie (Abb. 31) zeigt zwei ziemlich englumige Bluträume *BR*, die nur durch die Trachee *Tr* getrennt sind, die dorsal und ventral an der Hypodermis *Hy* inseriert. Die Trennung der Bluträume erstreckt sich noch durch die Basis der Tracheenkiemen hindurch in den Körper.

Die Blutbewegung in den Tracheenkiemen ist in voller Stärke nur an erwachsenen Larven zu beobachten. Jüngere Tiere zeigen entweder gar keine Blutbewegung oder nur ein schwaches Zucken, wie ich es bei *Habroleptoides* vom Innenast beschrieben habe. Bei *Cloëon dipterum*

(Abb. 32) habe ich selbst bei erwachsenen Larven nur diese Zuckbewegung feststellen können. Einen etwas komplizierteren Weg scheint das Blut in den zu Deckschuppen umgewandelten Tracheenkiemen von

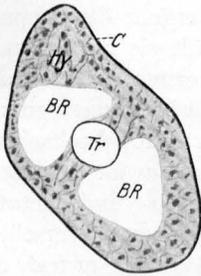


Abb. 31. *Heptagenia sulphurea*. Querschnitt durch eine Tracheenkieme.

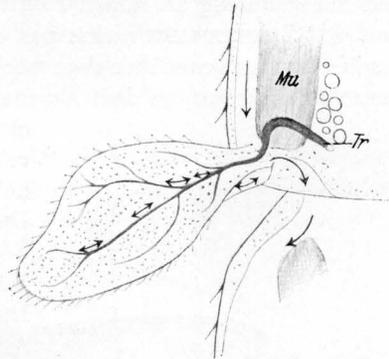


Abb. 32. *Cloëon dipterum*. Tracheenkieme, Dorsalansicht. Nach dem Leben.

Caenis zu nehmen, doch war die Blutbewegung zu schwach, um eine genauere Untersuchung zuzulassen.

c) Die Durchblutung der Flügel.

Die Durchblutung der Flügel ist bisher bei einer Reihe von Insektengruppen untersucht worden (*Blatta orientalis*, MOSELEY 1871; *Dytiscus*, *Äschna*, *Agrion*, *Sphinx*, *Vespa*, *Coccinella*, BROCHER 1917—1928; *Apis*, FREUDENSTEIN 1928). Das Blut wird durch ein im hinteren Abschnitt des Meso- und Metathorax gelegenes pulsierendes Organ in die Vorder- und Hinterrandader des Flügels eingesaugt, durchläuft das Gefäßnetz und sammelt sich in der Hinterrandader. Von hier aus wird es weiter durch einen hohlen, gefäßartigen Wulst am Hinterrande des Notums zu dem median gelegenen Pulsationsorgan angesaugt. Die Organe sind nur in den tatsächlich flügeltragenden Segmenten ausgebildet.

Bei *Dytiscus* und *Äschna* sind es ampullenartige Organe, deren Lumen mit dem des Rückengefäßes kommuniziert. Bei anderen Formen, Apiden, hat eine Reduktion stattgefunden, es existiert keine Verbindung mit dem Rückengefäß. Eine Zwischenform bildet *Sphinx convolvuli*, dessen vorderes Organ wohl entwickelt ist, während das hintere nicht mehr mit dem Rückengefäß kommuniziert. Bei den Dipteren ist nur ein Organ im Mesothorax ausgebildet. Das von den Pulsationsorganen aufgenommene Blut wird entweder direkt an das Rückengefäß weitergegeben oder kopfwärts in den Körperblutraum transportiert.

Ein Organ, das den thorakalen Pulsationsorganen entsprechen könnte, finden wir in der bei der Besprechung des Rückengefäßes bereits

erwähnten dorsalen Ampulle (Abb. 33). Sie wurde zuerst von ZIMMERMANN (1880) bei *Cloëon dipterum* beschrieben, als eine kurzgestielte Blase, die dem Rückengefäß im Mesothorax aufsitzt, und die sich schwach und unregelmäßig an seinen Kontraktionen beteiligt. Über die Funktion sagt ZIMMERMANN nichts aus, die Pulsationen hält er für ein passives Nachgeben gegenüber dem wechselnden Blutdruck. POPOVICI BAZ-NOSANU (1905) hat an dem gleichen Objekt ebenfalls die Ampulle beobachtet, er hält sie für eine vorübergehende Erweiterung, die durch abnorm hohen Blutdruck hervorgerufen sein soll.

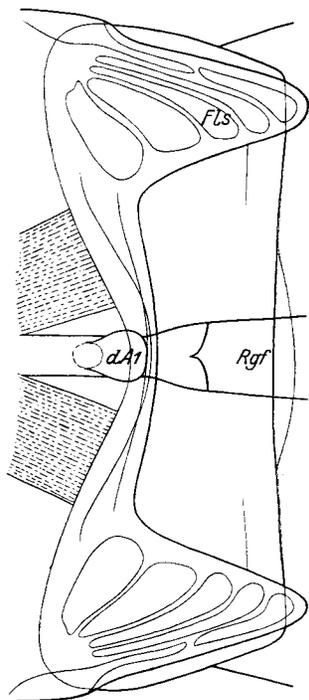


Abb. 33. *Cloëon dipterum*. Meso- und Metathorax. Rückengefäß mit vorderstem Taschenventil und dorsaler Ampulle, Dorsalansicht. Nach dem Leben.

DRENKELFORT (1910) beobachtete bei *Siphylurus lacustris* je eine derartige Bildung im Meso- und Metathorax. Durch Vergleiche mit verschiedenen Arten (Abb. 14) stellte er fest, daß die Ephemeriden, die zwei Flügelpaare besitzen, auch zwei Ampullen haben, die sich in ihrer Größe etwa wie die Flügelpaare verhalten, während die *Cloëon*-Arten (Abb. 33), die nur ein Flügelpaar besitzen, auch nur eine Ampulle haben.

DRENKELFORT stellte die Existenz der Ampullen auch bei den Imagines fest. Auf Grund seiner Beobachtungen kam er zu der Vermutung, daß es sich um eine Art Flügelherzen handeln müsse, die ähnlich den Kiemenherzen der Cephalopoden den großen Widerstand in den engen Lumina des Flügelgefäßes überwinden sollen. Diese angenommene Wirkungsweise ist der später bei anderen Insekten beobachteten gerade entgegengesetzt. DRENKELFORT hat seine Vermutung nicht durch Beobachtung

am lebenden Objekt stützen können, da die Untersuchung ziemlich schwierig ist.

In den ersten Larvenstadien der Ephemeriden, solange die Flügelscheiden noch sehr klein waren, konnte ich eine Blutbewegung nicht feststellen. Erst bei verhältnismäßig großen Exemplaren, die bereits ein ziemlich kompliziertes Flügelgefäß entwickelt hatten, war eine Blutbewegung zu erkennen, die entgegengesetzt der von DRENKELFORT vermuteten Richtung, also im gleichen Sinne, wie bei den übrigen Insekten verläuft. Sie nimmt ihren Anfang in dem bereits bei der Besprechung

des Thoraxkreislaufes erwähnten latero-dorsalen Strom, der in den Außenrand der Flügelscheiden, den Vorderrand des späteren Flügels, eintritt, verläuft dann größtenteils entlang dem Rande der Flügelscheiden bis zur Basis des Innenrandes. Dann ist der Strom weiter zu verfolgen entlang dem Hinterrande des Notums bis zur Medianlinie. Der Strom ist in beiden Flügelpaaren zu beobachten, doch liegen die Vorderflügel, die eine beträchtlichere Größe besitzen, für die Beobachtung wesentlich günstiger.

Der Blutstrom in den Flügeln erfolgt rhythmisch mit der gleichen Frequenz, wie die Pulsationen der Ampullen; wenn diese ihre Kontrak-

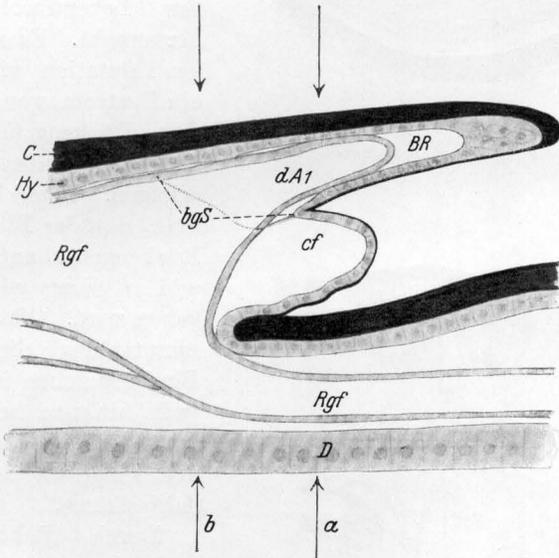


Abb. 34. *Heptagenia sulphurea*. Sagittalschnitt durch Rückengefäß und dorsale Ampulle. Mesothorax, rekonstruiert nach Schnitten. Die Pfeilpaare bezeichnen die Lage der Schnitte von Abb. 35.

tionen einstellen, ist auch augenblicklich der Blutstrom sistiert. Nach diesem Befund ist es als sicher anzunehmen, daß die Ampullen die Blutbewegung in den Flügeln bewirken. Ich nahm an, daß, entsprechend den Verhältnissen bei den anderen Insekten, das Blut durch irgendeine Klappeneinrichtung in die Ampulle aufgenommen würde, um dann an das Rückengefäß weitergegeben zu werden, aber obwohl bei verschiedenen Arten, insbesondere *Heptagenia*, die Ampullen sehr gut zu beobachten waren, konnte ich doch niemals eine Aufnahme von Blut feststellen und kam zu der Überzeugung, daß eine offene Kommunikation zwischen der Ampulle und dem umgebenden Blutraum nicht existiert.

Durch Untersuchung von Querschnittserien suchte ich Klarheit über das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein dieser Kommuni-

kation zu erlangen. Dabei kam ich zu dem Ergebnis, daß bei keiner Art, weder bei Larven, noch bei Imagines eine offene Verbindung zwischen der Ampulle und dem Blutraum besteht, und daß die Organisation

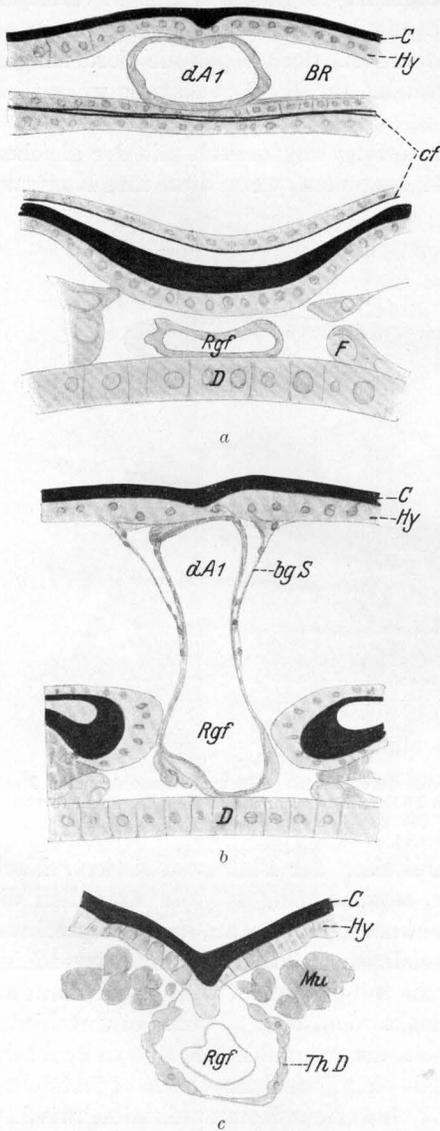


Abb. 35 a—c. *Heptagenia sulphurea*. Querschnitte durch Rückengefäß und dorsale Ampulle. a Ampulle und Rückengefäß. b Einmündungsstelle der Ampulle in das Rückengefäß. c Rückengefäß mit thorakalem Diaphragma vor der Einmündung.

der Ampulle auch aus anderen Gründen völlig ungeeignet ist für die vermutete Funktion. Die Verbindung der Ampulle mit dem Rückengefäß ist immer sehr weit (Abb. 34), wie das auch schon aus Lebendbeobachtungen hervorgeht. Es müßte also bei Dilatation viel leichter ein Zustrom von Blut aus dem Rückengefäß als aus dem umgebenden Blutraum erfolgen. Tatsächlich sieht man, daß das Blut aus dem Rückengefäß aufgenommen und an dieses wieder abgegeben wird. Oft kann man minutenlang die gleichen Blutkörperchen in der Ampulle hin und her strömen sehen, obwohl das Blut in den Flügelscheiden kräftig dahinströmt.

Durch Rekonstruktion nach einer Querschnittserie von *Heptagenia* (Abb. 36) konnte ich die Organisation der Flügeldurchblutung erkennen. Der die Ampulle umgebende Blutraum BR wird dorsal und ventral von der Hypodermis Hy begrenzt (Abb. 35). Lateral setzt er sich in zwei gefäßartige Lumina Lu fort, die mit der Hinterrandader HA der Flügelscheiden kommunizieren (Abb. 36). Die Gelenkhaut legt sich in ihrem hinteren

Teil eng an die Ampulle an, dann bildet sie aber noch eine caudal vorspringende Falte *cf* (Abb. 35 *a*). An der Stelle, wo sich die Hypodermis von der Ampulle entfernt, entspringt ein bindegewebiges Septum *bg S*, das den ganzen Blutraum nach vorn abschließt, sich weiterhin eng an die Ampullenwandung anlegt und auf Schnitten nur sehr schwer von dieser zu trennen ist. Nach der Einmündung der Ampulle in das Rückengefäß beginnt das schon erwähnte thorakale Diaphragma *Th D* (Abb. 35 *c*), das sich etwa bis zur Mitte des Segments erstreckt. Diese Umhüllung ähnelt im Querschnittsbild sehr dem vorderen Abschnitt des bindegewebigen Septums, doch scheint es sich nicht um eine

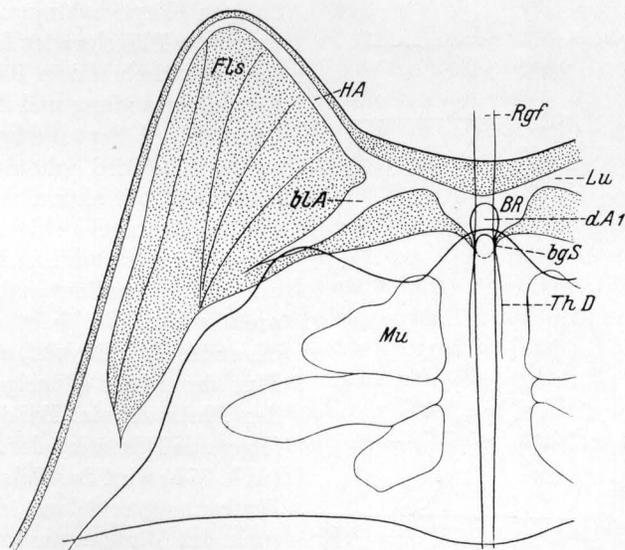


Abb. 36. *Heptagenia sulphurea*. Die Blutbahnen der mesothorakalen Flügelscheiden, rekonstruiert nach Schnitten.

direkte Fortsetzung zu handeln. Das Diaphragma fand ich bei allen Arten in den mit Ampullen und Flügeln versehenen Segmenten, bei *Cloëon*, die nur das vordere Flügelpaar besitzt, fand ich entsprechend nur eine Umhüllung, im Mesothorax. Bei den Imagines bleiben die medianen Teile dieses Apparates unverändert. Die Ausbildung des endgültigen Flügels erfolgt durch Einfaltung des Integuments in einen schon bei der Larve vorhandenen blind endigenden Abschnitt (Abb. 36) *bl A* des Blutraumes, der etwa von dem Punkt, wo die Hinterrandader des Flügels in den Hinterrand des Notums übergeht, gegen die Basis der Vorderrandader zieht. Auf diese Art wird sowohl das gefäßartige Lumen am Hinterrande des Notums, als auch die Hinterrandader des Flügels erheblich verlängert, und der anfänglich dem Körper eng anliegende Flügel kann nunmehr senkrecht dazu gestellt werden. Diese Veränderung ist an er-

wachsenen Larven, die dicht vor der Umwandlung zur Subimago stehen, bereits festzustellen. Eine prinzipielle Verschiedenheit zwischen den beiden Entwicklungsstadien besteht nicht.

Falls die beobachteten Verhältnisse tatsächlich die Durchblutung der Flügel bewirken, ist die Funktion etwa folgendermaßen zu denken (Abb. 37). Durch die Kontraktion der Ampulle wird das Volumen des

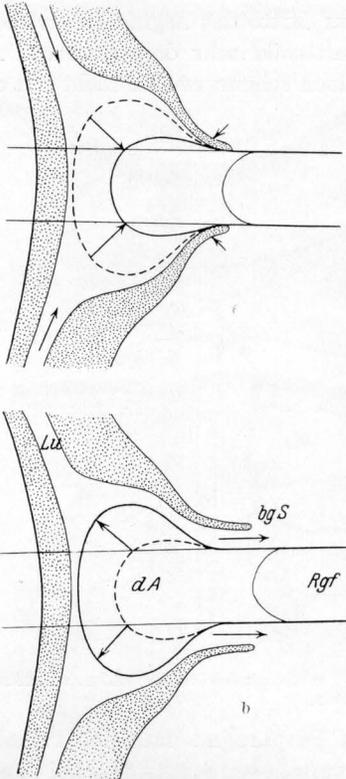


Abb. 37. Schema der Wirkung der dorsalen Ampulle. *a* Kontraktionsstadium. *b* Dilatationsstadium.

Es wird also durch eine typische Ventilsteuerung ein gerichteter Blutstrom erzeugt. Das nach vorn ausströmende Blut kann entweder unmittelbar vor der Ampulle in den Körperhohlraum übertreten, oder aber, falls eine mehr oder weniger enge Verbindung des Septums mit dem thorakalen Diaphragma besteht, in dem durch dieses gebildeten Rohr weiter kopfwärts strömen und erst in der Mitte des Segments den Weg zum Körperblutraum finden.

Die aus den Schnittbildern abgeleitete Organisation habe ich durch

umgebenden Blutraumes vergrößert (Abb. 37 *a*), es muß Blut nachströmen. Der Blutraum besitzt zwei Verbindungen mit dem übrigen Körperhohlraum, einmal durch das Flügelgeäder *Lu*, andererseits zwischen dem Raum der Ampullenwandung und dem bindegewebigen Septum *bgS*. Der zweite Weg wird schon mit Beginn der Kontraktion verschlossen, da das nachgiebige Septum durch das zuströmende Blut fest an die Ampullenwandung gepreßt wird. Es bleibt also nur die andere Möglichkeit, es strömt Blut durch das Flügelgeäder in den Blutraum ein. Bei der nachfolgenden Dilatation der Ampulle (Abb. 37 *b*) wird das Volumen des Blutraumes verkleinert, die Richtung des Blutstromes muß sich umkehren. Jetzt wird das bindegewebige Septum durch das Blut auseinander gedrängt und läßt es leicht nach vorn ausströmen, während durch das enge Flügelgeäder, das eine große Reibung besitzt, nur sehr wenig Blut zurückströmt.

Lebendbeobachtung zu beweisen gesucht. Bis an die Ampulle ist der Weg des Blutes leicht zu beobachten, dagegen ist der weitere Weg nur in wenigen Fällen zu verfolgen. Erst nach Abschluß meiner Untersuchungen bekam ich in *Ephemera vulgata* ein Material, das sich für die beabsichtigte Untersuchung vorzüglich eignete. Die Befunde decken sich vollständig mit dem aus den Schnitten gefolgerten. Das Blut schwenkt etwa am Vorderrande der Ampulle lateral ab und bildet einen Strom, der deutlich den Rhythmus der Ampullenpulsationen erkennen läßt. In dem bei *Ephemera* schwach durchschimmernden thorakalen Diaphragma ist ein Strömen in apikaler Richtung nicht zu beobachten. Etwas abweichende Verhältnisse finden wir bei *Heptagenia sulphurea*. Der Teil des Kreislaufes, der direkt dem Rückengefäß anliegt, ist der Beobachtung entzogen. Außer dem bei *Ephemera* beobachteten Strom, der von dem Vorderrande der Ampulle lateralwärts zieht, finden wir einen anderen, der von der Mitte des Segments latero-apikalwärts zieht. Diese beiden Ströme habe ich bereits bei der Besprechung des Thoraxkreislaufes erwähnt, ihre Zugehörigkeit zu dem geschilderten Apparat läßt sich leicht durch Beobachtung des Pulsationsrhythmus feststellen. Bei *Heptagenia* ist der vordere Strom oft sehr viel stärker als der hintere, so daß letzterer in einigen Fällen ganz verschwinden konnte.

Bei den Imagines sind die Verhältnisse im Thorax nicht zu beobachten. In den Flügeln gleichen die Erscheinungen bei jungen Tieren denen an den Larven, bei älteren Tieren tritt bereits sehr bald ein Verkümmern der Flügeldurchblutung ein, das Blut pulsiert nur noch unregelmäßig und schließlich hört jede Blutbewegung auf, obwohl das Tier im übrigen noch kräftig ist.

C. Über die Brochersche Ansicht über den Blutkreislauf der Insekten.

In einer Reihe vorzüglicher Arbeiten hat BROCHER den Blutkreislauf verschiedener Insekten behandelt. Die Erscheinungen der Blutbewegung im Insektenkörper lassen sich nach seiner Auffassung ohne Schwierigkeiten aus zwei Tatsachen erklären. Er hat diese am schärfsten und klarsten in seiner Arbeit über *Periplaneta orientalis* ausgesprochen.

„Je terminerai en faisant observer que, si le mécanisme de la circulation du sang, chez les Insectes, est presque impossible à comprendre, si l'on admet que, chez eux, le sang circule sous une certaine pression, par suite d'une propulsion, il devient facile à expliquer, dès que l'on a reconnu — ce que les expériences nous ont permis de constater — que chez ces animaux, la circulation du sang résulte d'une aspiration interrompue et que la pression à l'intérieur de leur corps est, en général, négative. Cette aspiration continuant, du reste, même, lorsque tempo-

rairement, le sang se trouve être sous une pression positive, comme c'est le cas, par exemple, quand l'Insecte fait un effort.

En somme, on peut dire que le cœur des insectes fonctionne ‚sur-tout‘ comme une pompe aspirante; tandis que celui des Vertébrés fonctionne comme une pompe foulante.“

Diese Darstellung macht sich in seiner Arbeit über das Zirkulationssystem der Honigbiene auch FREUDENSTEIN (1928) zu eigen, während ich zu anderen Ergebnissen gekommen bin. Nach BROCHER ist das Rückengefäß eine Saugpumpe, im Gegensatz zu dem Herzen der Wirbeltiere. Nach seiner Ansicht ist die Saugwirkung, die das Rückengefäß im Abdomen ausübt, von größerer Bedeutung für den Transport des Blutes, als die Druckwirkung im Kopfe. In Wirklichkeit sind diese Wirkungen gar nicht zu trennen. Das Blut, das im Abdomen aufgenommen wird, wird kopfwärts transportiert. Der Druck wird bei diesem Vorgang im Abdomen vermindert, im Kopfe erhöht, es entsteht ein Druckgefälle. Dieses Druckgefälle ist die physikalische Ursache des caudalen Blutstromes, nicht etwa die Saugwirkung im Abdomen, oder die Druckwirkung im Kopfe allein. Ein prinzipiell wichtiger Unterschied in der Wirkungsweise des Insektenherzens und des Wirbeltierherzens existiert nicht.

Der Anschein eines Überwiegens der saugenden Wirkung kann erweckt werden, wenn die Blutbewegung, die durch das Rückengefäß hervorgerufen wird, sekundär verändert wird. Ein derartiges Beispiel finden wir bei *Äschna* (Abb. 38). Außer dem ziemlich regelmäßigen Strom (Pfeil I des Schemas), der durch die Arbeit des Rückengefäßes erzeugt wird, wird durch die starken, rhythmischen Kontraktionen des Abdomens im Zusammenhang mit der Rektalatmung das Blut in eine sehr starke vor- und rückschwingende Bewegung versetzt (Pfeil II des Schemas). Diese Bewegung bewirkt von sich aus keinen Transport des Blutes. Bei Kontraktion des Abdomens (Abb. 38 b) wird das Blut kopfwärts gepreßt. Bei Dilatation (Abb. 38 a) strömt es um den gleichen Betrag abdominalwärts. In der Phase a unterstützen sich die beiden Einwirkungen des Rückengefäßes und der Rektalatmung, es findet ein starkes Strömen in abdominaler Richtung statt (Abb. 38 a, Pfeil A). In der anderen Phase wirken sie einander entgegen, das Blut staut sich im ganzen Körper (Abb. 38 b, Pfeil B). Bei oberflächlicher Beobachtung hat man den Eindruck, daß der Bluttransport nur in geringem Maße durch das Rückengefäß bewirkt wird, während die Hauptarbeit durch das Ansaugen des Blutes infolge der Dilatation des Abdomens geleistet wird. In Wirklichkeit haben die Abdomenkontraktionen auf den Bluttransport keinen Einfluß, ihre Einwirkung überlagert die gleichmäßige Wirkung des Rückengefäßes und prägt ihr ihren Rhythmus auf. Ein tatsächlicher Transport durch die isolierte Saugarbeit ist nicht möglich.

Ähnlich liegt die Sache bei dem negativen Druck. BROCHER und auch FREUDENSTEIN haben ihre Arbeiten an narkotisierten bzw. schlafenden Tieren ausgeführt. In der Tat ist an diesen Objekten ein Unterdruck im Körper zu beobachten. Es tritt keine Blutung bei Verletzungen ein, sondern es wird sogar Tusche, Wasser, Luft, je nach der Versuchstechnik angesaugt. Das Bild ändert sich aber schon, wenn das Tier beginnt, aufs neue Bewegungen zu machen, und erst recht, wenn man die Verletzung einem gesunden, wachen Tier zufügt. Es tritt eine lebhaftere Blutung ein, im Innern des Körpers herrscht Überdruck.

Der Insektenkörper, der von einem festen Hautskelett umgeben ist, muß in seinem Innern notwendig größere Druckschwankungen zeigen, als etwa der Körper eines Weichtieres.

Jede Muskelwirkung, sei es die Kontraktion des Abdomens bei der Atmung, sei es die Deformation des Thorax bei der Flügelbewegung, muß zu einer Veränderung des Volumens und damit zu einer Änderung des Druckes führen. Wir haben bei Besprechung des Beinkreislaufes, der ja auch von BROCHER an den Odonaten in gleicher Weise beobachtet ist, ferner an den Tracheenkiemen gesehen, daß gerade diese Druckschwankungen einen Teil der Arbeit des Bluttransportes übernehmen. Die absolute Höhe des Druckes ist

dabei gleichgültig und hat eine Bedeutung nur für die Technik der von BROCHER durchgeführten Experimente. Es ist leicht verständlich, daß gerade die betäubten Tiere einen negativen Druck aufweisen. Die Muskeln, die am Chitinskelett inserieren, müssen in ihrer großen Mehrzahl bei Anspannung eine Verringerung des Volumens des Körperhohlraumes bewirken. Wenn nun bei Narkose sämtliche Muskeln erschlaffen, wird das Volumen am größten, der Druck am kleinsten.

Wir hätten also als wichtigste Faktoren, die den Transport des Blutes im Insektenkörper bewirken zu setzen, einmal das allgemeine Druckgefälle vom Kopf zum Abdomen, das durch die Arbeit des Rückengefäßes entsteht, andererseits die Druckschwankungen, die durch Bewegung, Atmung usw. im Körper des Tieres hervorgerufen werden.

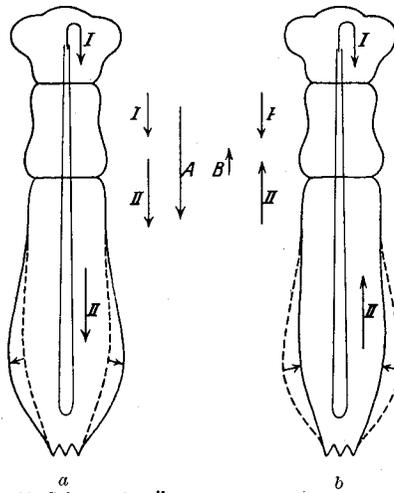


Abb. 33. Schema der Überlagerung der Wirkung von Rückengefäß und Rektalatmung bei *Äschna*.

D. Zusammenfassung.

I. Das Rückengefäß der Ephemeriden ist ein kontraktiles Schlauch, der sich dorsal durch sämtliche Segmente des Körpers erstreckt. Es hat in sämtlichen Abdominalsegmenten, oft auch im Metathorax Ventileinrichtungen ausgebildet, die sich auf seitliche Ostien zurückführen lassen, aber zum Teil stark umgewandelt sind. Bei den verschiedenen Arten finden wir 1—4 funktionsfähige Ostienpaare. Im 10. Abdominalsegment ist das Rückengefäß umgewandelt zu einer den Ephemeriden eigentümlichen Kammer, die das Blut caudalwärts transportiert.

II. In Kopf, Thorax und Abdomen sind besondere Organe zur Regulation des caudalen Blutstroms nicht ausgebildet, es prägen sich Hauptblutströme aus, die durch die Richtung des geringsten Widerstandes bedingt sind.

III. Die Bluträume der Beine sind durch eine Längsscheidewand unterteilt. Die Durchblutung wird bewirkt durch den infolge der Atmungsbewegungen rhythmisch wechselnden Druck und durch die Beinbewegung. Bei Ausschaltung des einen der beiden Faktoren tritt der andere mit an seine Stelle.

IV. Die Tracheenkiemen sind schwach durchblutet infolge der wechselnden Druckverhältnisse in der gleichen Art wie die Beine.

V. Die Flügel werden durchblutet durch ein Organ, das sich aus einer Ausstülpung der dorsalen Rückengefäßwand und einem umgebenden Blutraum, der mit dem Flügelgefäß kommuniziert, zusammensetzt. Die Ausstülpung nimmt kein Blut auf, sondern saugt das Blut durch Kontraktion aus dem Flügelgefäß in den Blutraum, und preßt es bei Dilatation apikalwärts in den Thorax.

Literatur.

Behn: Découverte d'une circulation de fluide nutritif dans les pattes de plusieurs Hémiptères. Ann. des Sci. natur. Zool., sér. 2, 4 (1835). — **Brocher, F.:** Sur l'organe pulsatile observé dans les pattes des Hémiptères aquatiques. Annales de Biologie lacustre 4. Bruxelles 1909. — Nouvelles observations biologiques et physiologiques sur les Dyticides. Étude anatomique et physiologique de deux organes pulsatiles aspirateurs, destinés à faciliter la circulation du sang dans les ailes et dans les elytres, chez les Dytiques et chez divers autres Insectes. Archives de Zool. 55. Paris 1916. — a) Étude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal, et sur la circulation du sang chez les Insectes. 1. *Le Dytiscus marginalis*. Ebenda 56. Paris 1917. — b) Étude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal, et sur la circulation du sang chez les Insectes. 2. Les Larves des Odonates. Ebenda 56. Paris 1917. — Les organes pulsatiles méso- et métatergaux des Lépidoptères. Ebenda 58. Paris 1919. — Étude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes. 3. *Le Sphinx convolvuli*. Ebenda 60. Paris 1920. — Étude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes. 4. *La Vespa Crabro*. Ann. Soc. entomol. France 89. Paris 1921. — Étude ex-

périmentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes. 5. La *Periplaneta orientalis*. Ebenda 91. Paris 1922. — Étude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes. 6. Observations physiologiques sur la circulation du sang dans les ailes et dans les élytres chez la coccinelle. Rev. suisse Zool. 36 (1929). — **Brohmer, Ehrmann, Ulmer**: Die Tierwelt Mitteleuropas. Insekten. 1. Teil: Eintagsfliegen (Ephemeroptera). Bearb. von Ulmer. — **Creutzburg**: Über den Kreislauf der Ephemeridenlarven. Zool. Anz. 8 (1885). — **Dahl**: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. Bearb. von E. Schoenemund. — **Deegener** siehe Schröder. — **Drenkelfort, H.**: Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphylurus lacustris* Eaton. Zool. Jb., Abt. Anat. 29 (1910). — **Freudenstein, K.**: Das Herz und das Circulationssystem der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Z. Zool. 132 (1928). — **Friedrich, H.**: Vergleichende Untersuchungen über die tibialen Skopalorgane einiger Orthopteren. Ebenda 134 (1929). — **Graber, V.**: Über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. mikrosk. Anat. 8 (1872). — Über den pulsierenden Bauchsinus der Insekten. Ebenda 12 (1876). — **Imms, A. D.**: Textbook of Entomology. London 1925. — **Janet, Ch.**: Sur un organe non décrit dans le thorax des fourmis ailées. C. r. Acad. Sci. Paris 143 (1906). — Sur l'existence d'un organe chordotonal et d'une vésicule pulsatile chez l'abeille et sur la morphologie de la tête de cette espèce. Ebenda 152 (1911). — **Leontowitsch**: Über eine neue physiologische Untersuchungsmethode zum Studium der Circulation der Wirbellosen, und einige Resultate derselben bei *Ranatra* und *Palaemon squilla*. Z. allg. Physiol. 12 (1911). — **Leydig**: Über das sogenannte Bauchgefäß der Insekten und die Muskulatur der Nervenzentren. Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1862. — **Loey**: Observations on the pulsating organs in the legs of certain Hemiptera. Amer. Naturalist. 1884. — **Moseley**: On the circulation in the wings of *Blatta orientalis* and other Insects, and on a new method of injecting the vessels of Insects. Quart. J. microsc. Sci., N. s. 11. London 1871. — **Pawlowa, M.**: Über ampullenartige Blutzirkulationsorgane im Kopf verschiedener Orthopteren. Zool. Anz. 18 (1895). — **Popovici Baznosanu, A.**: Beiträge zur Kenntnis des Zirkulationssystems der Insekten. Jena. Z. Naturwiss. 40 (1905). — Sur la morphologie du cœur des Arthropodes. Bull. Soc. Sci. Bucarest 15 (1906). — Contributions à l'étude de l'organisation des larves des Éphémérides. Zool. Expér. (4) 5 (1906). — Sur l'existence des vaisseaux sanguins caudaux chez les Éphémérides adultes (1906). — Le cœur et la fonction circulatoire chez *Megachile bombycina*. Zool. Anz. 35 (1910). — **Schoenemund, E.** siehe **Dahl**. — **Schröder, Chr.**: Handbuch der Entomologie. Kap. 5. Circulationsorgane und Leibeshöhle. Bearb. von Deegener. Jena 1913. — **Ulmer** siehe **Brohmer**. — **Vayssière, Alb.**: Recherches sur l'organisation des Larves des Éphémérides. Ann. des Sci. natur. Zool. (6) 13 (1882). — **Zimmermann, O.**: Über eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. Z. Zool. 34 (1880).

Erklärung der Zeichen an den Abbildungen.

A, Antenne;	BR, Blutraum;
a A, Außenast der Tracheenkieme;	BR c, Blutraum, zentraler;
bg F, bindegewebige Fasern;	BR cf, Blutraum, zentrifugaler;
bg S, bindegewebiges Septum;	BR cp, Blutraum, zentripetaler;
Bl, Blutkörperchen;	BR l, Blutraum, lateraler;
bl A, blind endigender Abschnitt des Blutraumes;	BR o, Blutraum, oberer;
BM, Beugemuskulatur;	BR v, Blutraum, vorderer;
	C, Cuticula;

- cf*, caudal vorspringende Falte;
cG, caudale Gefäße;
Co, Coxa;
D, Darmtraktus;
dA 1, dorsale Ampulle Mesothorax;
dA 2, dorsale Ampulle Metathorax;
F, Fettkörper;
Fa, Facettenauge;
Fe, Femur;
Fl, Flügel;
Fl M, Flügelmuskeln;
Fls, Flügelscheiden;
FM, Flugmuskulatur;
G, Gonade;
Gc, Ganglion cerebrale;
Go, Ganglion opticum;
Hy, Hypodermis;
HA, Hinterrandader des Flügels;
iA, Innenast der Tracheenkieme;
Ih, hintere Insertion der Membran;
Iv, vordere Insertion der Membran;
L, Labrum;
Lac, Blutlacune;
Li h, hintere Ostienlippe;
Li v, vordere Ostienlippe;
Lm, Längsmuskulatur;
Lu, gefäßartiges Lumen;
M, Membran;
m A, mesenterienartige Aufhängung
des Rückengefäßes;
Me A, äußere Membran der Herzwan-
dung;
- Me I*, innere Membran der Herzwan-
dung;
Mss, Muskelschicht;
Mu, Muskulatur;
Mu qu, querverlaufender Muskel;
N, Nervensystem bzw. Nerv;
O, Ostie;
Ov, vordere Ostien;
Oh, hintere Ostien;
Ocl, laterale Ocelle;
Ocm, mediane Ocelle;
Oe, Ösophagus;
PD, Pericardialdiaphragma;
PK, PALMÉENScher Körper;
Rgf, Rückengefäß;
S, Sehne;
SK, Schwanzkammer;
SM, Streckmuskulatur;
SO, Sinnesorgan;
sV, schildartige Verbreiterung;
Ta, Tarsus;
Te, Tentorium;
Th D, thorakales Diaphragma;
Ti, Tibia;
Tr, Trachee;
Tr K, Tracheenkieme;
Tro, Trochanter;
Tv H, hinteres Taschenventil;
Tv V, vorderes Taschenventil;
V, Verdickung;
VL, Ventillippe;
v V, vermutete Ventileinrichtung;
Z, Zellanhäufung.