

PROF. DR. MARTA GRANDI
Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna

CONTRIBUTI ALLO STUDIO DEGLI EFEMEROTTERI ITALIANI

XXV.

GLI ORGANI GENITALI ESTERNI MASCHILI NELLE FORME PREIMMAGINALI
DEGLI EFEMEROTTERI

Estratto dal
Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna
Vol. XXVII, 1964, pp. 77-117, figg. I-XVII
Pubblicato il 30 aprile 1964

Ricerche eseguite col contributo del C. N. R.



TIPOGRAFIA COMPOSITORI - BOLOGNA
1964

Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani.

XXV.

GLI ORGANI GENITALI ESTERNI MASCHILI NELLE FORME PREIMMAGINALI DEGLI EFEMEROTTERI

PREMESSA

Il presente lavoro fa seguito al mio XXIII Contributo allo studio degli Efemerotteri italiani ⁽¹⁾, nel quale ho preso in esame gli organi genitali esterni maschili delle immagini di 35 specie, appartenenti a quasi tutte le famiglie di quest'ordine esistenti in Italia. Lo studio comparato degli stessi organi in molte specie di famiglie diverse ha posto in luce un numero di reperti sufficiente a permettere considerazioni di carattere generale.

In questo Contributo compio uno studio sullo sviluppo degli stessi organi negli stadi preimmaginali, estendendo le mie osservazioni, anche oggi, ad un ragguardevole numero di specie rappresentanti tutte le principali famiglie italiane. Tali ricerche hanno servito, come si vedrà, a chiarire il significato morfologico di alcune parti e a modificare l'interpretazione di altre, riconducendo la costituzione dei genitali esterni maschili degli Efemerotteri ad un piano più semplice e generalizzato e possono contribuire infine a chiarire il problema dell'origine delle diverse parti di tali organi.

Come nella pubblicazione precedente le famiglie vengono trattate nello stesso ordine seguito nel volume « Ephemeroidea » della Fauna d'Italia ⁽²⁾. Le specie utilizzate sono le seguenti.

Baëtis rhodani Pict., *B. pseudatrebatinus* Grnd. M., *B. gemellus* Etn.

Caenis macrura Steph., *C. moesta* Bgtss.

Centroptilum pennulatum Etn.

⁽¹⁾ Grandi M. - *Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. XXIII. Gli organi genitali esterni maschili degli Efemeroidei.* - Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, Vol. XXIV, pp. 67-120, 26 gruppi di figg., 1960.

⁽²⁾ Grandi M. - *Ephemeroidea* - Fauna d'Italia, Vol. III, Ed. Calderini, Bologna, 472 pagg., 198 gruppi di figg., 1960.

Choroterpes Picteti Etn.

Cloëon dipterum L.

Ecdyonurus helveticus Etn., *E. venosus* Fab., *E. fluminum* Pict.

Epeorus torrentium Etn., *E. alpicola* Etn.

Ephemera danica Müll.

Ephemerella ignita Poda.

Habrophlebia fusca Curt.

Heptagenia lateralis Curt., *H. Concii* Grnd. M.

Oligoneuriella rhenana Imh.

Paraleptophlebia cincta? Retz.

Rhithrogena semicolorata Curt., *R. nivata?* Etn., *R. alpestris* Etn.

Siphonurus lacustris Etn.

Per comodità del lettore, ricordo brevemente che nelle immagini degli Efe-
merotteri gli organi esterni maschii che servono all'accoppiamento e alla
riproduzione sono i seguenti (1).

(1) Ripeto qui, con alcune aggiunte, la bibliografia riportata nella mia precedente pub-
blicazione.

Palmen J. A. — *Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten.* Helsing-
fors, 108 pp., 5 tavv., 1884.

Walker E. M. — *On the male and immature state of Grylloblatta campodeiformis Walk.*
Canad. Ent. Vol. 51, pp. 131-146, 1919.

Walker E. M. — *The terminal structures of Orthopteroid Insects: a phylogenetic study. Part. II.*
Ann. Ent. Soc. Amer., 15, n. 1, pp. 1-76, 11 tav., 1922.

Crampton G. C. — *Remarks on the basic plan of the terminal abdominal appendages of the males
of winged insects.* Canad. Ent., Vol. 52, pp. 178-184, 1920.

Singh Pruthi H. — *Development of the male genitalia of Homoptera.* Quart. J. micr. Sci.,
69, pp. 59-69, 1924.

Spieth H. T. — *The phylogeny of some Mayfly genera.* Jour. New York Ent. Soc., 41,
pp. 55-86, 327-391, 1933.

Needham J., Traver J., Yin-Chi-Hsu — *The biology of Mayflies.* Ithaca, New York, 759 pp.,
168 figg., 40 tavv., 1935.

Qadri M. A. H. — *On the development of the genitalia and their ducts of Orthopteroid In-
sects.* Trans. R. Ent. Soc. London, 90, pp. 121-175, 17 figg., 1940.

Levy H. A. — *The male genitalia of Ephemerida.* Jour. New York Ent. Soc., 56, pp. 25-37,
tav. III e IV, 1948.

Gustafson J. F. — *The origin and evolution of the genitalia of the Insecta.* Microent., 15,
2, pp. 35-67, figg. 21-29, 1950.

Brinck P. — *Reproductive system and mating in Ephemeroptera.* Opusc. Ent., 22, pp. 1-37,
14 figg., 1957.

Snodgrass R. E. — *A revised interpretation of the external reproductive organs of male in-
sects.* Smith. Misc. Coll. 135, 60 pp., 15 figg., 1957.

Nielsen A. — *On the evolution of the genitalia in male insects.* Ent. Medd., 28, n. 1-2,
pp. 27-57, 4 figg., 1957.

Gunter K. G. — *Funktionell-anatomische Untersuchung des männlichen Kopulationsappa-
rates der Flöhe unter besonderer Berücksichtigung seiner postembryonalen Entwicklung (Si-
phonaptera).* Dtsch. ent. Z. N. F., 8, pp. 258-349, 1961.

Gouin F. J. — *Anatomie Histologie und Entwicklungsgeschichte der Insekten und der My-
riapoden. Das Abdomen der Insekten.* Fortsch. Zool., 15, pp. 337-353, 7 figg., 1962.

1. — Uno stiligero, piastra situata dietro il 9° urosterno, cui si articolano i gonostili. Si ritiene derivata dai primitivi coxopoditi del 9° urite e consta di solito di due parti laterali, i gonocoxiti (contenenti i muscoli che muovono i gonostili), parti che talora si presentano bene distinte, talora del tutto fuse in un pezzo unico. Al suo margine anteriore si inserisce il muscolo dello stiligero.

2. — I gonostili, appendici mobili dello stiligero, che si ritengono omologabili agli stili dei Tisanuri. Sono di solito 3-4 articolati, più raramente di un solo articolo e servono ad afferrare la femmina durante l'accoppiamento.

3. — I peni, organi pari, del tutto distinti o più o meno fusi insieme, sorgenti ventralmente fra il 9° e il 10° urite. Di regola sono congiunti prossimalmente e ventralmente da una sclerificazione detta piastra peniale, che si prolunga lateralmente con i bracci peniali diretti verso gli angoli posteriori del 9° urotergo; piastra e bracci peniali sono sempre formazioni interne al 9° urite. Ad essi si inseriscono i muscoli peniali estrinseci, mediali e laterali, che raggiungono rispettivamente il 9° urosterno e il 9° urotergo. I peni possono contenere o no i muscoli intrinseci. I dotti genitali sono pari per tutta la loro lunghezza: essi penetrano ciascuno in un pene che attraversano per aprirsi alla sua estremità distale.

COSTITUZIONE DEGLI ORGANI GENITALI MASCHILI DELLE NINFE (1) E DELLE SUBIMMAGINI NELLE VARIE FAMIGLIE

Famiglia SIPHLONURIDAE

È stata studiata la specie *Siphonurus lacustris* Etn. la cui costituzione risulta tipica e che quindi si presta bene ad essere descritta con particolare cura. A questa specie si farà poi riferimento per trattare più brevemente le altre (2).

Le giovani ninfe di sesso maschile si possono agevolmente distinguere da quelle dell'altro sesso per due prominenze coniche situate al margine posteriore del 9° urosterno, che chiameremo gonostili ninfali. Essi mostrano già un accenno alla suddivisione in tre articoli. Il 9° uro-

(1) Non è facile procurarsi le neanidi degli Efemerotteri e quindi tale stadio è conosciuto solo per poche specie. Per quanto si sa finora in esso non sono presenti gli organi genitali esterni.

(2) La costituzione degli organi genitali esterni maschili degli stadi preimmaginali di *S. lacustris* Etn. è stata brevemente descritta, per essere contrapposta a quella dei Betidi, in una nota preventiva di recente pubblicazione: **Grandi M.** — *Gli organi genitali esterni maschili nelle forme preimmaginali degli Efemerotteri con particolare riguardo ai Betidi.* Rend. Accad. Naz. Lincei, serie VIII, vol. 36, fasc. 2, pp. 211-216, 2 figg., 1964.

sterno si protende caudalmente sotto il 10° urite a formare una lamina, che prende nome di lamina caudale del 9° urosterno, il cui margine posteriore, fortemente convesso, sporge fra i due piccoli gonostili. Alcuni Autori interpretano tale lamina come uno stiligero; essa però non è

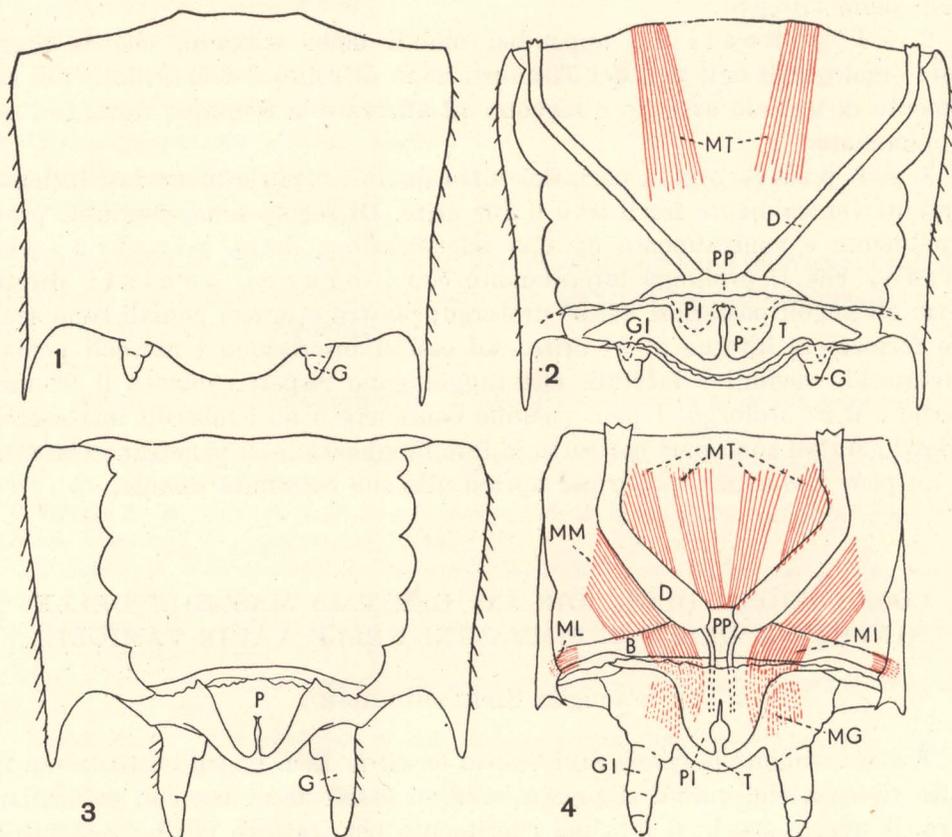


FIG. I.

Siphonurus lacustris Etn. — Ninfa. — 1. Nono urosterno di una ninfa giovane veduto ventralmente. — 2. Nono urosterno e organi copulatori della stessa veduti dal dorso internamente. — 3. Nono urosterno e organi copulatori ninfali in una ninfa matura, veduti come sopra (sono stati tolti gli abbozzi immaginali degli stessi organi, che si vedono a destra). — 4. Abbozzi immaginali degli organi copulatori in una ninfa matura, veduti come sopra (privati delle corrispondenti formazioni ninfali): B, bracci peniali; D, deferenti; G, gonostili ninfali; GI, abbozzi dei gonostili immaginali; MG, muscoli dei gonostili; MI, muscoli peniali intrinseci; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MT, muscolo dello stiligero; P, peni ninfali; PI, abbozzi dei peni immaginali PP, piastra peniale; T, abbozzo dello stiligero.

in alcun modo distinta dalla restante parte del 9° urosterno e pertanto nelle ninfe non si vede mai una regione definita che si possa chiamare stiligero. Esistono dunque i gonostili ninfali, ma non esiste uno stiligero ninfale.

La lamina caudale del 9° urosterno, allungandosi sotto il 10° urite, forma una specie di piccola sacca la cui parete dorsale è costituita dalla super-

ficie ventrale del 10° urite (i paraprocti) mentre quella ventrale è formata dalla sottile membrana ricoprente dorsalmente la lamina caudale stessa. La cavità così formata viene chiamata da QADRI, 1940, *cavità genitale maschile*. Sul fondo di questa sacca sporgono due estroflessioni membra-

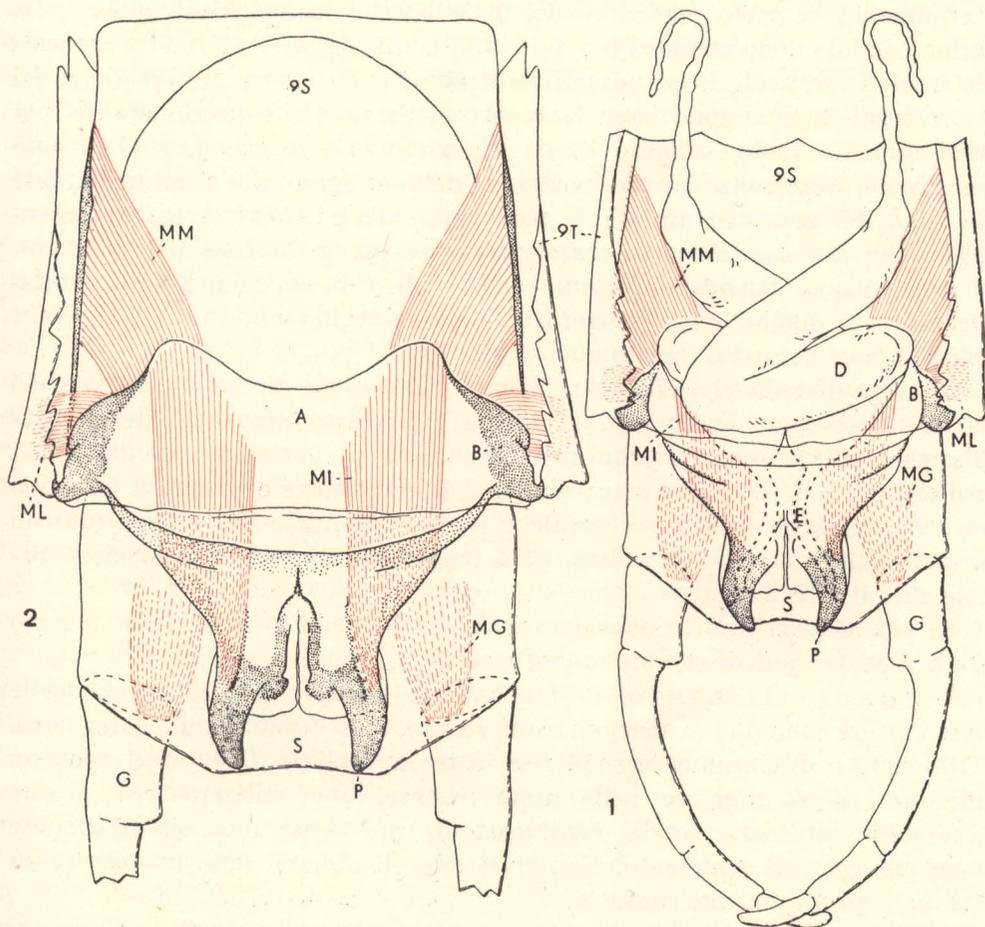


FIG. II.

Siphonurus lacustris Etn. — Immagine. — 1. Nono urosterno e organi riproduttori veduti dal dorso internamente. — 2. Lo stesso, previa asportazione dei dotti genitali: A, piastra peniale; B, bracci peniali; D, deferenti; E, dotti eiaculatori; G, gonostili; MG, muscoli dei gonostili; MI, muscoli peniali intrinseci; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; P, peni; S, stiligero; 9S, nono urosterno; 9T, nono urotergo.

nose, subconiche, con l'estremità arrotondata, la cui cavità è una continuazione di quella del 9° urite, le quali rappresentano i peni ninfali. Essi hanno infatti l'esatta posizione morfologica dei peni nelle immagini e sorgono al limite tra 9° e 10° urite. Pur essendo formazioni esterne al corpo,

tuttavia non si vedono osservando la ninfa dal lato ventrale perchè ricoperte dalla lamina caudale del 9° urosterno.

Internamente al 9° urite si trovano quegli abbozzi, ancora assai tenui e di forma indefinita, che diverranno poi gli organi genitali esterni dell'insetto adulto. Essi sono lo stiligero, i gonostili ed i peni immaginali. Lo stiligero è una lamina assai trasparente, di tessuto molle, che riveste internamente la parte posteriore del 9° urosterno insinuandosi anche nella lamina caudale dello stesso. Fino dai primi stadi ninfali sono inoltre presenti più fasci di muscoli longitudinali ventrali che dal margine anteriore del 9° urosterno raggiungono circa la metà del pezzo e che funzioneranno poi come muscolo dello stiligero (1). I gonostili immaginali sono due piccole prominenze laterali posteriori dello stiligero, che risultano situate alla base dei gonostili ninfali. I peni immaginali sono rappresentati da un abbozzo disposto trasversalmente presso la base dei peni ninfali entro i quali manda due prominenze. Tale abbozzo risulta dorsale relativamente a quello dello stiligero. Al suo margine anteriore giungono i deferenti che ivi terminano.

Gli organi della riproduzione, sempre nelle ninfe giovani, constano dei due testicoli, bene sviluppati, di forma cilindrica, allungati lateralmente all'apparato digerente dai primi uriti al 6°, ove si continuano con due sottili cordoncini, i deferenti, che attraversano il 7° e l'8° urite e, giunti al principio del 9°, si piegano in senso ventrale e mediale insinuandosi sotto i muscoli longitudinali ventrali dell'addome (2) e raggiungendo così la formazione peniale di cui si è detto.

Se ora si prendono in considerazione delle ninfe via via meno giovani si può osservare quanto segue.

I gonostili ninfali si sviluppano sempre più, tanto che nelle ninfe mature sono due formazioni assai vistose, digitiformi, lunghe circa come il 10° urite e distintamente suddivise in tre articoli (3). Il 9° urosterno non differenzia però, neppure nelle ninfe mature, uno stiligero (4). I peni ninfali subiscono scarse modificazioni, che consistono essenzialmente in un modesto allungamento. Essi rivestono gli abbozzi interni senza prendere con questi intimo contatto.

All'interno del 9° urite vanno invece evolvendosi gli abbozzi degli organi genitali esterni dell'immagine. Lo stiligero mantiene la posizione detta

(1) Per maggiori dettagli sui muscoli degli organi genitali rimando a un mio precedente lavoro: **Grandi M.** — *Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. XXIV. I muscoli somatici addominali degli Efemerotteri.* Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, Vol. XXVI, pp. 179-206, 13 gruppi di figg., 1962.

(2) Tale disposizione è identica a quella che si trova nell'immagine.

(3) Di questi il 1° corrisponde al 1° dell'immagine, il 2° al 2° e il 3° agli ultimi due.

(4) Talora nelle ninfe mature traspare attraverso il tegumento della ninfa lo stiligero subimmaginale, ormai quasi del tutto sviluppato e ciò può trarre in inganno l'osservatore.

sopra, ma si fa più consistente e a limiti meglio definiti. Esso differenzia inoltre una parte mediana, il cui margine posteriore convesso segue quello, pure convesso, del 9° urosterno e due parti laterali, in continuazione con la precedente, in cui si sviluppano via via i muscoli dei gonostili e che portano caudalmente i gonostili stessi. Al margine anteriore dell'abbozzo dello stiligero va ad inserirsi il muscolo dello stiligero che, nella ninfa matura, si distingue, come nell'immagine, in più fasci. I gonostili immaginali risultano contenuti entro quelli ninfali di cui presentano esattamente le dimensioni e la forma. Nella ninfa matura essi mostrano già abbastanza distinti i quattro articoli, che si svilupperanno ulteriormente nella subimmagine. I peni immaginali, a differenza di quelli ninfali, che restano, come si è detto, due semplici cappucci membranosi, si evolvono rapidamente con lo sviluppo della ninfa. Essi differenziano una parte posteriore, i peni propriamente detti, che si insinuano in quelli ninfali e assumono via via la forma e la costituzione che avranno nell'adulto (pur mantenendosi qui allo stato membranoso) e una larga piastra anteriore, la piastra peniale (anch'essa membranosa), che si prolunga lateralmente a formare i bracci peniali, diretti un po' dorsalmente. Già nelle ninfe di media età sono presenti sia i muscoli peniali intrinseci sia quelli estrinseci mediali e laterali nella posizione che manterranno nell'immagine (1).

I testicoli nella ninfa matura si mostrano ancora assai sviluppati, coi follicoli bene evidenti, occupando la stessa posizione che hanno nelle ninfe giovani. Nel 6° urite si continuano con due sottili deferenti che però nell'8° e nel 9° urite si mostrano assai più dilatati. Queste parti formeranno nell'immagine le vescicole seminali. Presso la base dei peni immaginali essi si restringono bruscamente e si continuano con due sottilissimi dotti che penetrano nei peni, terminando qui impervii.

Nella subimmagine si hanno ormai condizioni simili a quelle dell'immagine, sia perchè lo stiligero diviene esterno, sia per lo sviluppo dei gonostili (che restano tuttavia le parti che più differiscono, specialmente in lunghezza, da quelle immaginali), sia per il quasi completo sviluppo dei peni, le cui estremità distali sono visibili dietro lo stiligero, come avviene anche nell'adulto. Internamente i deferenti si mostrano già estremamente dilatati, funzionando, in questa specie, da vescicole seminali.

(1) Ricordo, per comodità del lettore, che i m. peniali intrinseci si inseriscono anteriormente al margine anteriore della piastra peniale e, dirigendosi in senso caudale, penetrano nella cavità dei peni raggiungendo la parete dorsale degli stessi. I m. peniali estrinseci mediali prendono inserzione anteriormente al margine laterale del 9° urosterno o alla regione antero-laterale di questo e posteriormente al margine anteriore della piastra peniale; quelli laterali congiungono la zona postero-laterale del 9° urotergo con le estremità dei bracci peniali. Vedi, per ulteriori particolari, il citato lavoro.

Volendo ora riassumere quanto è stato detto per *S. lacustris* Etn., si può affermare che nelle ninfe esistono gonostili e peni (chiamati, per chiarezza, gonostili e peni ninfali) che si presentano come prominenze od estroflessioni esterne al corpo, dipendenti rispettivamente dal margine posteriore del 9° urosterno e dal fondo della cavità genitale maschile. Tanto gli uni che gli altri sono di forma assai semplice e, salvo un certo accrescimento (notevole per i gonostili, assai modesto per i peni), presentano una costituzione uniforme dalle prime alle ultime età ninfali. All'interno del corpo, nella parte posteriore del 9° urite, si trovano gli abbozzi dello stiligero (che non trova corrispondenza all'esterno), dei gonostili e dei peni immaginali, situati questi ultimi rispettivamente entro i gonostili ninfali e, solo in parte, entro i peni ninfali. Tali abbozzi subiscono profonde modificazioni nelle dimensioni e nella forma, tanto che, da masse quasi informi di tessuto molle nelle prime età, diventano assai simili ai corrispondenti organi immaginali nelle ninfe mature. I deferenti si presentano come sottili cordoncini che solo nelle ultime età si dilatano per accogliere gli spermii defluenti dai testicoli. Essi terminano, impervii, entro i peni immaginali. La subimmagine presenta invece ormai la costituzione immaginale, salvo il non completo sviluppo dei gonostili e la scarsa sclerificazione di alcune parti dei peni.

Famiglia OLIGONEURIIDAE

Sono state studiate neanidi, ninfe e subimmagini di *Oligoneuriella rhenana* Imh., unica specie che rappresenta in Italia la famiglia.

Le neanidi e le ninfe delle prime età non presentano alcun accenno alla formazione dei gonostili e non sono pertanto distinguibili da quelle dell'altro sesso.

Dopo le prime mute ninfali, quando le pteroteche risultano ormai evidenti, le ninfe maschili sono a malapena distinguibili da quelle femminili per due piccole intaccature al margine latero-posteriore della lamina caudale del 9° urosterno che qui è assai sviluppata e ricopre, guardando la ninfa dal ventre, buona parte del 10° urite. Tali minuscole intaccature rappresentano il primo accenno ai gonostili ninfali. Al fondo della cavità genitale maschile (cioè, come si è detto prima, della cavità che resta fra la lamina caudale del 9° urosterno, che la limita ventralmente e il 10° urite, che la limita dorsalmente) si trovano i peni ninfali, simili per la forma e identici per la posizione a quelli di *Siphonurus lacustris* Etn.

Internamente al corpo, sempre nelle ninfe giovani, è presente inoltre il tenue e trasparente abbozzo dello stiligero e dei gonostili immaginali, sotto forma di una membrana aderente alla parte posteriore del 9° urosterno, quella che forma la lamina caudale. In questo abbozzo, che si presenta come un tutto unico disposto trasversalmente, si distingue una

parte di mezzo, il futuro stiligero, e due prolungamenti laterali posteriori, che sono i futuri gonostili. Questi però, a differenza di quanto avviene in *S. lacustris* Etn., non sono contenuti entro i gonostili ninfali ma restano nella cavità del 9° urite. In questi primi stadi non sono visibili gli abbozzi dei peni

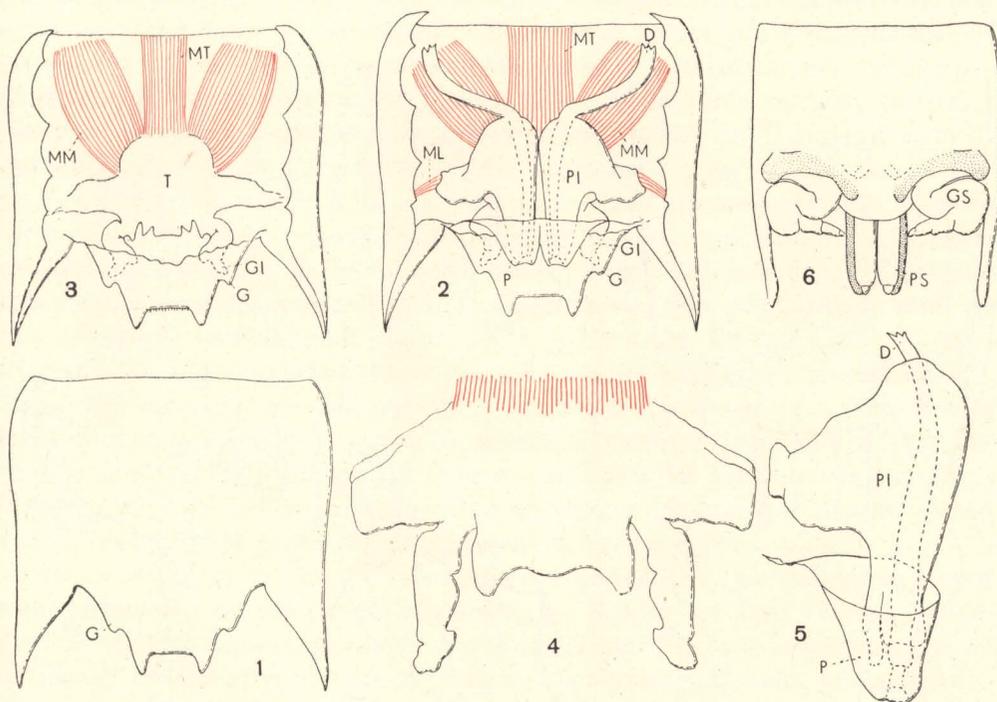


FIG. III.

Oligoneuriella rhenana Imh. — 1-5. Ninfa. — 1. Nono urite di una ninfa di media età veduto ventralmente. — 2. Nono urosterno e organi copulatori di una ninfa di età avanzata, veduti dal dorso internamente. — 3. Lo stesso dopo asportazione dei peni, per mostrare l'abbozzo dello stiligero. — 4. Abbozzo dello stiligero e dei gonostili immaginali di una ninfa matura. — 5. Un pene ninfale e relativo abbozzo immaginale di una ninfa matura. — 6. Subimmagine. Nono urite e organi copulatori veduti ventralmente: D, deferenti; G, gonostili ninfali; GI, abbozzi dei gonostili immaginali; GS, gonostili della subimmagine; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MT, muscolo dello stiligero; P, peni; PI, abbozzi dei peni immaginali; PS, peni della subimmagine; T, abbozzo dello stiligero.

immaginali. Testicoli e deferenti come in *S. lacustris* Etn., ma questi ultimi terminano sul 9° urosterno, ad una certa distanza dai peni ninfali.

Se ora si considerano ninfe di età via via più avanzata, si osserva quanto segue.

Le intaccature al margine posteriore del 9° urosterno si fanno più accentuate fino a divenire due dentelli, sempre di modesto sviluppo, che permettono tuttavia di distinguere abbastanza facilmente le ninfe maschili da quelle femminili. Poichè essi accolgono la porzione più distale dell'abbozzo dei gono-

stili immaginali, sono evidentemente da considerarsi come i gonostili ninfali. I peni ninfali subiscono un notevole allungamento, ma mantengono la loro forma a cappuccio.

A differenza delle formazioni ninfali, gli abbozzi degli organi genitali dell'immagine si evolvono rapidamente e vistosamente. L'abbozzo dello

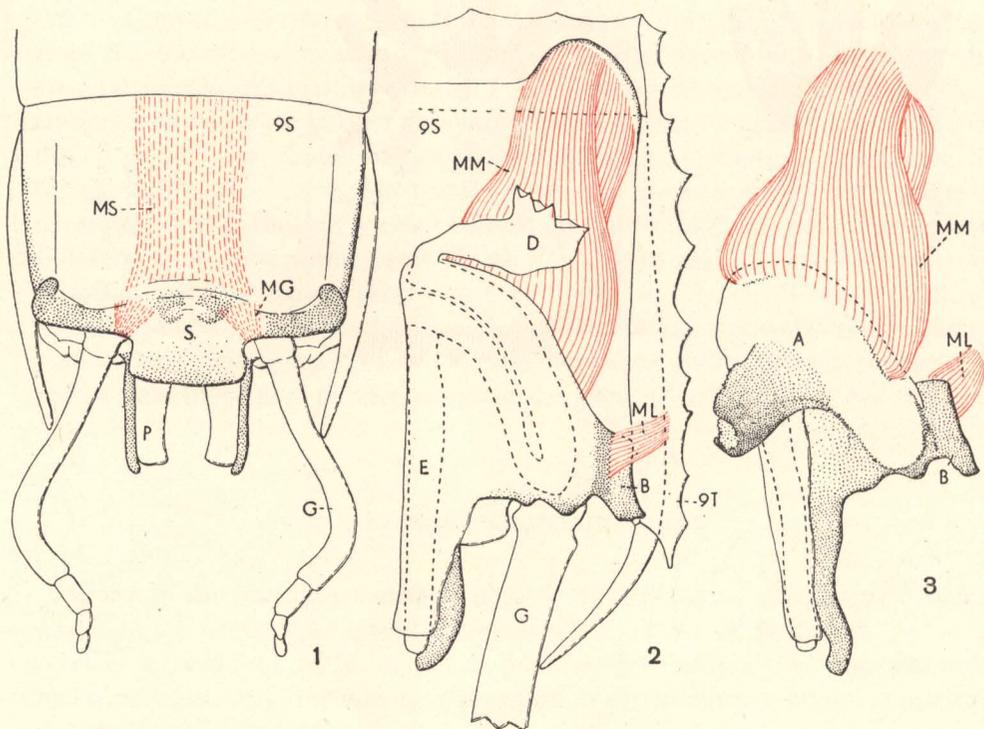


FIG. IV.

Oligoneuriella rhenana Imh. — Immagine. — 1. Nono urite e organi copulatori veduti ventralmente. — 2. Parte del nono urite e un pene veduti dal dorso, internamente. — 3. Un pene veduto ventralmente: A, piastra peniale; B, bracci peniali; D, deferenti; E, dotto eiaculatore; G, gonostili; MG, muscoli dei gonostili; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MS, muscolo dello stiligero; P, peni; S, stiligero; 9S, nono urosterno; 9T, nono urotergo.

stiligero e dei gonostili immaginali mantiene nel complesso una forma laminare. I gonostili mostrano però presto l'accento ad una suddivisione in tre articoli, l'ultimo dei quali insinua la sua estremità distale (almeno nelle ninfe di età più avanzata) entro i gonostili ninfali. Nelle ninfe mature lo stiligero ha ormai assunto l'aspetto che avrà nell'immagine, mentre i gonostili restano ancora laminari e suddivisi in tre articoli. Fino dai primi stadi è presente il muscolo dello stiligero, mentre solo nelle ninfe mature, o quasi, compaiono i due esili muscoli dei

gonostili. I peni immaginali si formano come abbozzi subconici, a contorni mal definiti, la cui parte apicale è situata entro i peni ninfali e la cui base viene ben presto raggiunta dalle estremità posteriori dei sottili deferenti. Mentre, come si è detto, i peni ninfali non subiscono modificazioni durante la vita delle ninfe e restano cappucci che incapsulano, senza aderirvi, la parte distale dei peni immaginali, questi ultimi si accrescono e si evolvono rapidamente, così che già nelle ninfe di media età si possono distinguere bene le loro diverse parti: asta di sostegno, piastra peniale, bracci peniali, ecc. anche se totalmente membranose. Nelle ninfe mature, invece, i pezzi presentano già un notevole grado di sclerificazione. Il rivestimento di fibre muscolari della parete dorsale dei peni ed i muscoli peniali estrinsecchi mediali compaiono in stadi piuttosto precoci. Questi ultimi nelle ninfe molto giovani hanno la loro inserzione posteriore al margine anteriore dell'abbozzo dello stiligero; poi, quando l'abbozzo dei peni assume una certa consistenza, si trasferiscono su di questo. Solo più tardi, in ninfe di età avanzata, compaiono i muscoli peniali estrinsecchi laterali. I deferenti aumentano via via di calibro col crescere della ninfa e, come si formano gli abbozzi peniali, li percorrono in linea retta per tutta la loro lunghezza. Alla loro estremità distale si mettono in rapporto con una breve introflessione tubulare che si forma all'apice dei peni ninfali. Fra tutte le specie studiate nel presente lavoro è questo l'unico caso in cui si sia potuto vedere una diretta presa di contatto fra deferenti e peni ninfali.

Nella subimmagine lo stiligero, i gonostili e, parzialmente, i peni sono formazioni esterne, visibili guardando l'insetto dal lato ventrale, come avviene nell'immagine. A questo riguardo si può dunque affermare che le principali metamorfosi esterne avvengono nel passaggio dalla ninfa matura alla subimmagine. Come si vede nella figura, lo stiligero, tuttavia, è assai poco distinto dal 9° urosterno anche nelle sue parti laterali; i gonostili, suddivisi in 4-5 articoli, sono ancora piuttosto brevi e ripiegati ad S; i peni invece sono completamente sviluppati e bene sclerificati. Dentro di essi i deferenti formano una lunga ansa, come si trova nell'immagine.

In *O. rhenana* Imh. si trovano dunque le costituzioni viste in *Siphonurus lacustris* Etn., salvo i seguenti punti.

Mentre in *S. lacustris* Etn. i gonostili ninfali, digitiformi e pluriarticolati, contengono gli abbozzi di quelli immaginali, che vi si adattano perfettamente, in *O. rhenana* Imh. i gonostili ninfali sono rappresentati da due brevi processi dentiformi, mai suddivisi in articoli, nei quali si spingono (e solo nelle ninfe di età avanzata) le estreme punte distali dei due gonostili immaginali; questi si evolvono quindi completamente, in forma laminare, nella parte posteriore della cavità del 9° urite. Anche i peni immaginali si sviluppano quasi del tutto indipendentemente da quelli ninfali, che incapucciano la loro estrema parte distale senza aderirvi. I deferenti però, dopo aver attraversato i peni immaginali si mettono in rapporto con una introflessione di

quelli ninfali. Gli organi genitali esterni nelle ninfe di questa specie sono dunque di assai scarso rilievo e non presentano altro che un modestissimo accrescimento durante la vita ninfale. Gli abbozzi degli organi immaginali si evolvono internamente al 9° urite e quasi indipendentemente da essi.

Famiglia HEPTAGENIIDAE

Sono state prese in esame una o più specie dei quattro generi presenti in Italia: *Epeorus* Etn., *Rhithrogena* Etn., *Ecdyonurus* Etn. ed *Heptagenia* Walsh.

Descriviamo in particolare *Ecdyonurus helveticus* Etn.

Nelle giovani ninfe sono già bene evidenti i gonostili ninfali come due prominenze digitiformi, non articolate alla base e non suddivise in articoli, che fiancheggiano la parte posteriore del 9° urosterno, protesa caudalmente a formare, sotto al 10° urite, una larga lamina caudale. Anche qui, come in tutti gli altri Efemerotteri studiati, dal 9° urosterno non si separa uno stiligero. Nella solita posizione, cioè al fondo della cavità genitale maschile (vedi sopra), sono bene distinti i due peni ninfali in forma di cappuccetti membranosi, arrotondati distalmente.

Internamente ai gonostili ninfali si trovano, già nelle ninfe giovanissime, gli abbozzi dei gonostili immaginali che mostrano l'accento alla suddivisione in articoli. Essi sono congiunti da una lamina membranosa, a limiti non bene definiti, aderente internamente alla parte posteriore del 9° urosterno, lamina che rappresenta il primo abbozzo del futuro stiligero immaginale. Non sono ancora individuabili invece gli abbozzi dei peni immaginali. Testicoli e deferenti come in *S. lacustris* Etn.. I deferenti posteriormente penetrano per un breve tratto entro i peni ninfali.

Esaminando ninfe di età via via più avanzata si assiste allo sviluppo e all'evoluzione delle parti e degli abbozzi sopra indicati, secondo lo schema che è stato già visto in *Siphonurus lacustris* Etn. Basterà dunque riferire che i gonostili ninfali subiscono un forte accrescimento, tanto che, nella ninfa matura, formano due processi odontoidi, appuntiti, assai vistosi, con scarsi accenni però alla suddivisione in articoli⁽¹⁾.

⁽¹⁾ La scarsa tendenza dei gonostili ninfali a suddividersi in articoli parrebbe un carattere proprio del gen. *Ecdyonurus* Etn. essendo comune a tutte le specie di tale genere da me esaminate. Nelle forme del gen. *Heptagenia* Walsh., *Rhithrogena* Etn. ed *Epeorus* Etn. invece anche i gonostili ninfali si mostrano precocemente divisi in articoli. Le zone articolari sono anelli ove la cuticola è un poco più sottile.

Da segnalare a questo proposito che nel lavoro di SPIETH, 1933, vi sono due disegni di ninfe mature appartenenti al gen. *Ecdyonurus* Etn. ove i gonostili appaiono decisamente suddivisi in due articoli. Si ricordi tuttavia che, come è stato già detto a proposito dello stiligero, i gonostili ninfali sembrano talora erroneamente articolati per il trasparire dell'abbozzo dei gonostili immaginali.

Contengono gli abbozzi di quelli immaginali. I peni ninfali si allungano anch'essi notevolmente e vengono ad involgere la metà distale degli abbozzi dei peni immaginali, aderendovi strettamente e seguendone pertanto la forma (1).

In *E. helveticus* Etn., dunque, e così più o meno negli altri Eptageniidi studiati gli abbozzi degli organi genitali esterni maschili si sviluppano avvolti dal tegumento della ninfa, che differenzia le stesse formazioni esternamente al corpo. Gli organi genitali esterni, in altre parole, sono evidenti fin dai primi stadi ninfali e crescono insieme all'insetto.

L'abbozzo dello stiligero immaginale si inspessisce rapidamente; ha il margine posteriore nettamente trilobo (2) e le parti laterali, più robuste, alberganti, già in ninfe di media età, i muscoli dei gonostili. La costituzione tripartita dello stiligero dell'immagine (3)

si delinea dunque a poco per volta durante la vita ninfale, per progressiva differenziazione di un unico abbozzo. I gonostili si suddividono in tre articoli. Nelle ninfe ancora relativamente giovani i peni immaginali sono già bene sviluppati, strettamente uniti insieme e contengono il muscolo peniale intrinseco. Le piastre peniali e soprattutto i bracci peniali sono però ancora membranosi ed esili (4). Forse in relazione alla debolezza dei bracci

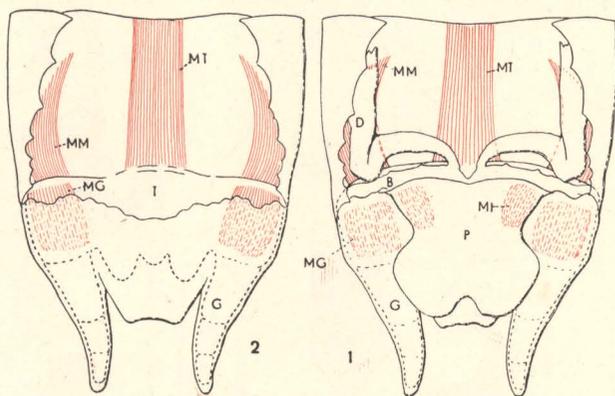


FIG. V.

Ectyonurus helveticus Etn. — Ninfa. — 1. Nono urosterno e organi copulatori di una ninfa di età avanzata, veduti dal dorso internamente. — 2. Lo stesso dopo asportazione dei peni, per mostrare l'abbozzo dello stiligero: B, bracci peniali; D, deferenti; G, gonostili ninfali (entro cui per trasparenza si vedono gli abbozzi di quelli immaginali); MG, muscoli dei gonostili; MI, muscoli peniali intrinseci; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MT, muscolo dello stiligero; P, peni ninfali, avvolgenti gli abbozzi di quelli immaginali; T, abbozzo dello stiligero.

(1) Mentre in *Oligoneuriella rhenana* Imh. i peni ninfali incapucciano l'estremità di quelli immaginali senza aderirvi e in *Silphionurus lacustris* Etn. si ha una condizione intermedia.

(2) Il margine posteriore dell'abbozzo dello stiligero si comporta diversamente nelle diverse specie studiate: in *Heptagenia lateralis* Curt., per esempio, è diritto; in *Rhithrogena semicolorata* Curt. segue il margine posteriore della lamina caudale del 9° urosterno ed è pertanto concavo.

(3) Costituito di un lobo mediano modestamente sclerificato e di due porzioni laterali assai robuste, che danno articolazione ai gonostili.

(4) Per quanto precocemente sviluppati, i peni non sporgono o sporgono pochissimo dietro il 9° urosterno e non sono perciò visibili, guardando l'insetto dal ventre, neppure nelle ninfe mature.

peniali, i muscoli peniali estrinsecchi mediali seguitano per un certo tempo ad avere la loro inserzione posteriore al margine anteriore dell'abbozzo dello stiligero e solo nelle ninfe prossime alla maturità raggiungono la formazione peniale. I muscoli peniali estrinsecchi laterali compaiono

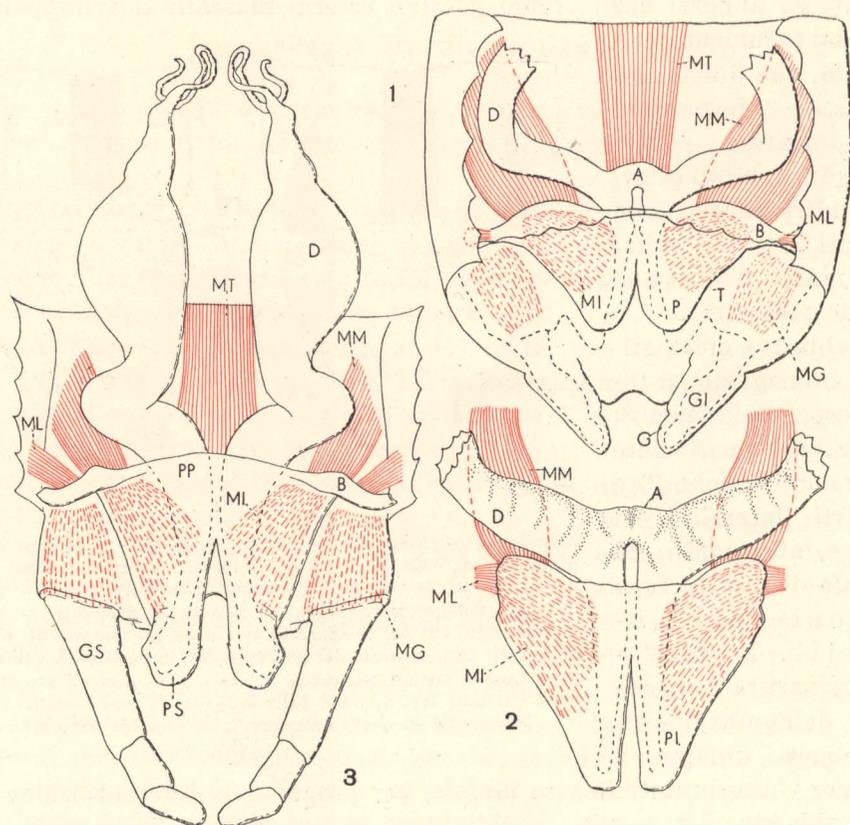


FIG. VI.

Rhithrogena semicolorata Curt. — 1-2. Ninfa. — 1. Nono urosterno e organi copulatori in una ninfa di media età, veduti dal dorso internamente. — 2. Abbozzi dei peni immaginali (asportati quelli ninfali) e parte posteriore dei deferenti in una ninfa di età avanzata. — 3. Subimmagine. Nono urosterno e organi copulatori, veduti internamente dal dorso: A, anastomosi dei deferenti; B, bracci peniali; D, deferenti; G, gonostili ninfali; GI, abbozzi dei gonostili immaginali (per trasparenza); GS, gonostili della subimmagine; MG, muscoli dei gonostili; MI, muscoli peniali intrinsecchi; ML, muscoli peniali estrinsecchi laterali; MM, muscoli peniali estrinsecchi mediali; MT, muscolo dello stiligero; P, peni ninfali (avvolgenti gli abbozzi di quelli immaginali); PI, abbozzi dei peni immaginali; PP, piastra peniale; PS, peni della subimmagine; T, abbozzo dello stiligero.

più tardivamente dei primi. I deferenti restano due sottili tubicini per buona parte della vita ninfale; le loro estreme porzioni posteriori attraversano longitudinalmente i peni e terminano impervie all'apice di questi. Solo nelle ninfe quasi mature i deferenti si presentano notevolmente dilatati, mentre i testicoli mostrano chiari segni di regressione.

La subimmagine, come già si è visto nelle specie precedenti, ha fondamentalmente la costituzione dell'immagine, pur differendone in numerosi dettagli (specialmente nella forma dello stiligero e dei gonostili), per i quali rimando alle figure. Bene evidente esternamente la distinzione fra

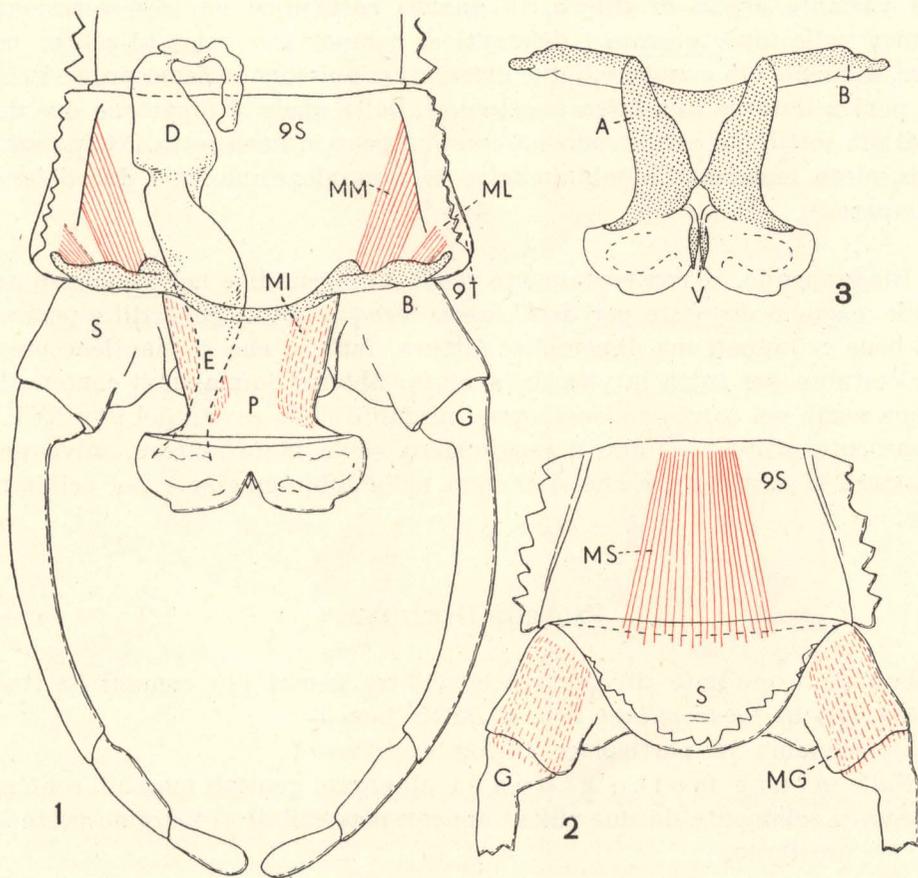


FIG. VII.

Ecdyonurus helveticus Etn. — Immagine. — 1. Nono urosterno e organi genitali, veduti dal dorso internamente (con asportazione di uno dei dotti genitali). — 2. Nono urosterno, stiligero e parti prossimali dei gonostili, veduti come sopra. — 3. Peni veduti ventralmente: A, piastra peniale; B, bracci peniali; D, deferenti; E, dotto eiaculatore; G, gonostili; MG, muscoli dei gonostili; MI, muscoli peniali intrinseci; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MS, muscolo dello stiligero; P, peni; S, stiligero; V, titillatori; 9S, nono urosterno; 9T, nono urotergo.

9° urosterno e stiligero. I peni sono sviluppati come nell'immagine, quasi del tutto sclerificati e facilmente visibili all'esterno oltre il margine posteriore dello stiligero. I testicoli risultano invece estremamente ridotti e contratti mentre i deferenti presentano la massima dilatazione.

Le costituzioni descritte per *Ecdyonurus helveticus* Etn. si ripetono con

assai scarse varianti negli altri Eptageniidi esaminati: *E. venosus* Fab., *E. fluminum* Pict., *Heptagenia lateralis* Curt., *H. Concii* Grnd. M., *Epeorus torrentium* Etn., *E. alpicola* Etn., *Rhithrogena semicolorata* Curt., *R. nivata*? Etn., *R. alpestris* Etn.

Nelle tre specie del gen. *Rhithrogena* Etn. qui studiate ⁽¹⁾ si ha tuttavia una variante degna di rilievo, in quanto costituisce un caso eccezionale. Mentre nelle ninfe giovani i deferenti si comportano come al solito, nelle altre, di media età e mature, i due deferenti si uniscono insieme presso la base dei peni a formare una larga anastomosi, dalla quale si dipartono due dotte assai più sottili che percorrono ciascuno un pene in linea retta. Nel passaggio dalla ninfa matura alla subimmagine la comunicazione fra i due deferenti scompare ⁽²⁾.

Riassumendo, il comportamento degli Eptageniidi è nel complesso assai simile a quello descritto per *Siphonurus lacustris* Etn.: gonostili e peni ninfali bene sviluppati ma di semplice fattura, fattura che si mantiene pressochè costante per tutta la vita della ninfa; abbozzi immaginali contenuti in buona parte nei corrispondenti organi ninfali o nella cavità del 9° urite e vistosamente evolventisi fino a raggiungere, nelle ninfe mature, salvo pochi caratteri, la costituzione che si troverà nella subimmagine e poi nell'immagine.

Famiglia BAETIDAE ⁽³⁾

Sono state studiate diverse specie dei tre generi più comuni in Italia: *Cloëon* Leach, *Centroptilum* Etn. e *Baëtis* Leach.

Descriviamo in particolare *Cloëon dipterum* L.

Nelle ninfe molto giovani gli organi genitali maschili sono rappresentati solamente da due rilievi appena percettibili al margine posteriore del 9° urosterno.

⁽¹⁾ E quindi, probabilmente, in tutte le specie del genere.

⁽²⁾ A che cosa possa servire tale anastomosi non è chiaro: forse facilita l'accumulo dello sperma nelle ultime parti delle vie genitali durante la fase di maturazione della ninfa.

⁽³⁾ Ricordo qui brevemente che gli adulti di questa famiglia si comportano, a riguardo degli organi genitali esterni maschili, in maniera assai peculiare. Lo stiligero è costituito di due parti, i gonocoxiti, bene distinte, unite medialmente da una piccola zona membranosa. I gonostili constano di tre soli articoli. Mancano i peni propriamente detti, sostituiti parzialmente da due piastre o bracci sclerificati, che sono stati indicati come bracci peniali, mobili mediante muscoli omologabili ai muscoli peniali estrinseci degli altri Efemerotteri. Nei generi *Cloëon* Leach e *Centroptilum* Etn. esiste inoltre una formazione esterna impari situata fra i due gonocoxiti e collegante i bracci suddetti. I deferenti terminano separatamente nella regione centrale dello stiligero.

Negli individui di età più avanzata il 9° urosterno, che, a differenza di quanto avviene nelle specie studiate precedentemente, non si prolunga a formare la lamina caudale, mostra al suo margine posteriore, sub-lateralmente, due prominenze lobiformi, arrotondate, cave, che rappresentavano i gonostili ninfali. Non esistono peni ninfali.

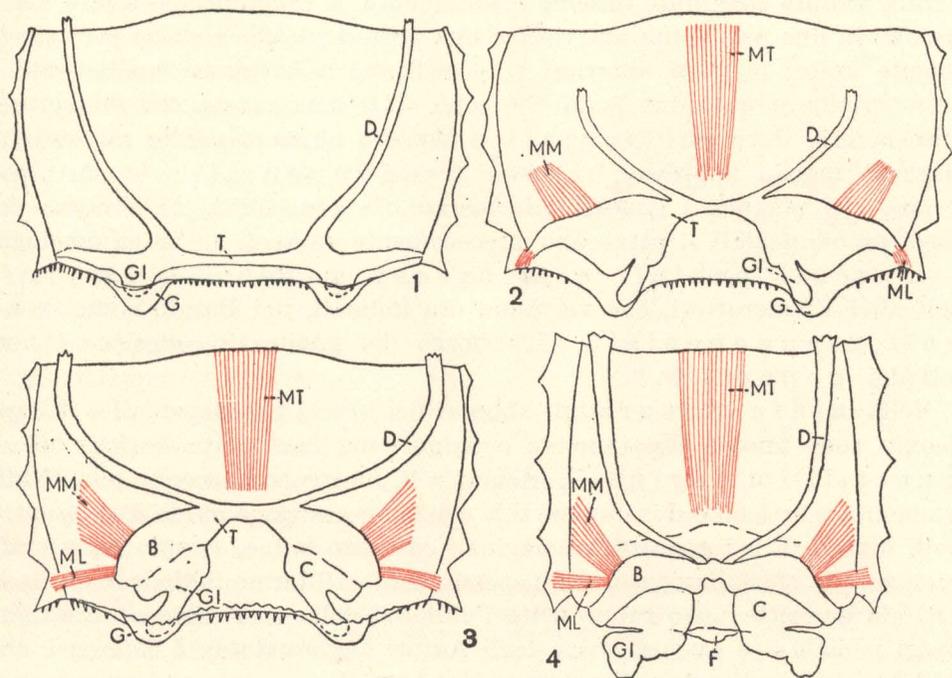


FIG. VIII.

Cloëon dipterum L. — Ninfa. — 1, 2, 3. Nono urosterno e organi copulatori in una ninfa rispettivamente giovane, di media età e di età avanzata, veduti dal dorso internamente. — 4. Abbozzi immaginali degli organi copulatori in una ninfa matura, veduti come sopra (privati degli involucri ninfali): B, abbozzi dei bracci pseudopeniali; C, abbozzi dei gonocoxiti immaginali; D, deferenti; F, formazione pseudopeniale impari mediana; G, gonostili ninfali; GI, abbozzi dei gonostili immaginali; ML, muscoli pseudopeniali laterali; MM, muscoli pseudopeniali mediali; MT, muscolo dello stiligero; T, abbozzo dello stiligero.

Internamente al 9° urite, nella sua parte ventrale-posteriore, è una stretta banderella trasversale, di tessuto molle, un poco più larga nelle parti laterali ove si differenziano in senso caudale due prominenze lobiformi che si insinuano entro i gonostili ninfali. La formazione rappresenta dunque il primo abbozzo dello stiligero e dei gonostili immaginali. Testicoli e deferenti come al solito. Questi ultimi terminano posteriormente contro il margine anteriore dell'abbozzo dello stiligero.

Osservando ora ninfe di sviluppo via via più avanzato si vede che i gonostili ninfali subiscono un modestissimo

accrescimento, restando, anche nelle ninfe mature, due piccole prominente lobiformi non articolate. Mancano sempre i peni ninfali. La formazione interna descritta prima subisce invece vistosi cambiamenti, come mostrano, meglio di una lunga descrizione, le figure. La sua parte centrale resta una breve e stretta banderella, mentre le porzioni laterali si sviluppano in larghezza e i gonostili immaginali si allungano. Poi le porzioni laterali, sempre congiunte insieme medialmente, si differenziano a loro volta ciascuna in due parti, una anteriore e una posteriore, che restano però strettamente unite: le parti anteriori si sclerificano abbastanza rapidamente e danno origine a quei due pezzi che sono stati denominati, nel mio precedente lavoro, bracci peniali e che ora chiamo, per le ragioni che spiegherò meglio appresso, bracci pseudopeniali; le parti posteriori, che portano i gonostili, formeranno i gonocoxiti. All'abbozzo dei bracci pseudopeniali si attaccano precocemente muscoli in tutto omologhi ai muscoli peniali estrinseci mediali e laterali degli altri Efemerotteri, che verranno ora indicati, nei Betidi, come muscoli pseudopeniali. L'abbozzo dei gonocoxiti contiene i muscoli dei gonostili.

Nella ninfa matura gli abbozzi dei bracci pseudopeniali e dei gonocoxiti sono ancora strettamente congiunti ma facilmente distinguibili. I gonostili immaginali, ricurvi a S, mostrano l'accento alla suddivisione in tre articoli e si insinuano solo con la loro estrema punta distale entro quelli ninfali. Fra i gonostili immaginali compare infine, sempre nelle ninfe prossime allo sfarfallamento, un inspessimento calliforme indipendente dalle parti già descritte: esso rappresenta l'abbozzo della così detta « formazione impari peniale » (o « peniscover » degli Autori anglosassoni). I deferenti, che si dilatano un poco solo nelle ultime età, si congiungono posteriormente, per tutta la vita della ninfa, alla parte mediale del margine anteriore dei bracci pseudopeniali.

Nel passaggio da ninfa a subimmagine scompare la banderella mediana che teneva uniti gli abbozzi dei bracci pseudopeniali, i quali assumono così l'aspetto proprio dell'adulto. Le estremità posteriori dei deferenti non vanno più ad attaccarsi agli stessi bracci pseudopeniali ma terminano contro la parete del corpo fra i due gonocoxiti. La sclerificazione impari si inspessisce e diviene esterna. Salvo dunque lo sviluppo dei gonostili, la subimmagine presenta la stessa costituzione dell'immagine.

Il genere *Centroptilum* Etn., di cui è stata studiata la specie *pennulatum* Etn., si comporta in tutto come *Cloëon dipterum* L.

Per le specie del genere *Baëtis* Leach prese in esame (*B. rhodani* Pict., *B. pseudatrebatinus* Grnd. M. e *B. gemellus* Etn.) basteranno poche osservazioni.

Nelle ninfe più giovani non sono visibili esternamente i gonostili ninfali, mentre internamente al 9° urite è presente l'abbozzo dello

stiligero e dei gonostili immaginali. Questi ultimi compaiono quindi prima delle corrispondenti formazioni ninfali. I due sottilissimi deferenti terminano contro la parete ventrale del 9° urite, circa a metà del segmento.

Nelle ninfe di media età compaiono i gonostili ninfali come due mal percettibili rilievi al margine posteriore del 9° urosterno e accolgono, come di regola nella famiglia, le estremità distali degli abbozzi dei gonostili immaginali. Gli abbozzi interni si evolvono intanto nella stessa maniera descritta per *Cloëon dipterum* L. Il loro sviluppo è tuttavia assai lento, così che solo nelle ninfe di età avanzata si possono distinguere le diverse parti. I deferenti si attaccano posteriormente al margine anteriore dell'abbozzo dei bracci pseudopeniali.

In una ninfa matura i gonostili ninfali sono individuabili ma restano di modestissimo sviluppo (1). Gli abbozzi dei gonostili immaginali sono pure poco evoluti e si mostrano come due brevi e tozzi mammelloni, non divisi o mal divisi in articoli. Gli abbozzi dei gonocoxiti contengono i muscoli dei gonostili e si presentano abbastanza nettamente delimitati da quelli dei bracci pseudopeniali. Questi ricevono pre-

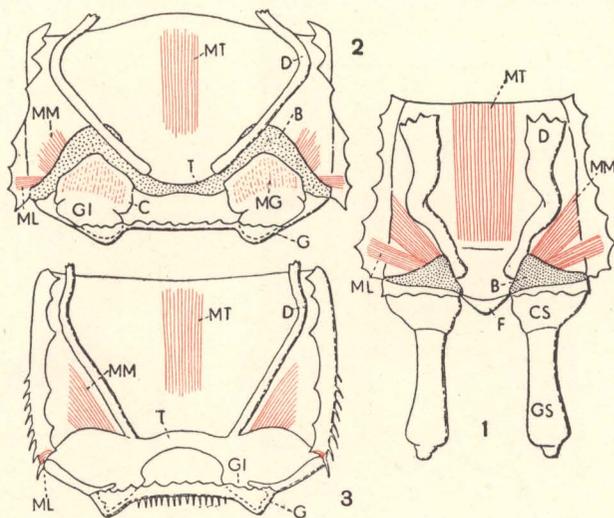


FIG. IX.

1. *Cloëon dipterum* L., nono urosterno e organi copulatori della subimagine, veduti dal dorso internamente. — 2. *Baëtis rhodani* Pict., lo stesso di una ninfa di età avanzata. — 3. *Centroptilum pennulatum* Etn., lo stesso di una ninfa di media età: B, bracci pseudopeniali; C, abbozzi dei gonocoxiti immaginali; CS, gonocoxiti della subimagine; D, deferenti; F, formazione pseudopeniale impari mediana; G, gonostili ninfali; GI, abbozzi dei gonostili immaginali GS, gonostili della subimagine; MG, muscoli dei gonostili; ML, muscoli pseudopeniali laterali; MM, muscoli pseudopeniali mediali; MT, muscolo dello stiligero; T, abbozzo dello stiligero.

(1) SPIETH, 1933, afferma che nelle ninfe del genere *Baëtis* Leach non sono visibili gli organi genitali esterni maschili, mentre nella figura da lui riportata appaiono chiaramente i gonostili ninfali. L'A. non ha evidentemente compreso il significato di quei due piccoli rilievi del margine posteriore del 9° urosterno.

cocemente l'inserzione dei muscoli peniali estrinseci ma, come già osservato in *Cloëon dipterum* L., restano congiunti insieme medialmente per tutta la vita della ninfa. A differenza di quanto avviene nelle specie dei generi *Cloëon* Leach e *Centropilum* Etn., in *Baëtis* Leach non si ha alcuna forma-

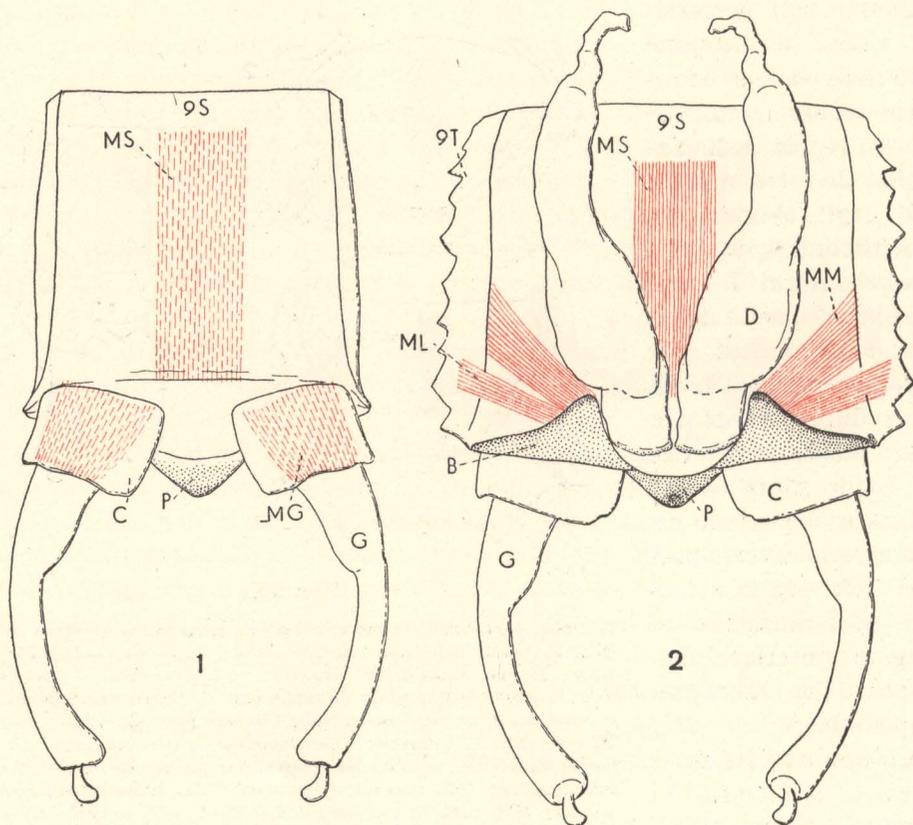


FIG. X.

Cloëon dipterum L. — Immagine. — 1. Nono urite e organi copulatori veduti ventralmente. — 2. Nono urosterno e organi riproduttori, veduti dal dorso internamente: B, bracci peniali; C, gonocoxiti; D, deferenti; G, gonostili; MG, muscoli dei gonostili; ML, muscoli pseudopeniali laterali; MM, muscoli pseudopeniali mediali; MS, muscolo dello stiligero, P, formazione pseudopeniale impari mediana; 9S, nono urosterno; 9T, nono urotergo.

zione impari. I deferenti restano uniti nella loro porzione posteriore alla parte mediale dei bracci pseudopeniali che servono appunto a sostenerli anche nell'insetto adulto.

La s u b i m m a g i n e presenta, come di regola, le stesse disposizioni che si trovano nell'immagine, salvo il fatto che i gonostili si mostrano brevi, dritti e poco evoluti; essi presentano però una netta distinzione fra il 1° e il 2° articolo, distinzione che nell'adulto va di solito perduta.

Le caratteristiche dei Betidi possono essere riassunte come segue.

1. — Le diverse parti degli organi genitali esterni, anche quelle che, come i gonostili, sono bene sviluppate nelle immagini, si evolvono nelle ninfe assai lentamente.

2. — I gonostili ninfali hanno scarso rilievo ed albergano solo l'estremità distale dei gonostili immaginali i quali si evolvono dunque quasi completa-

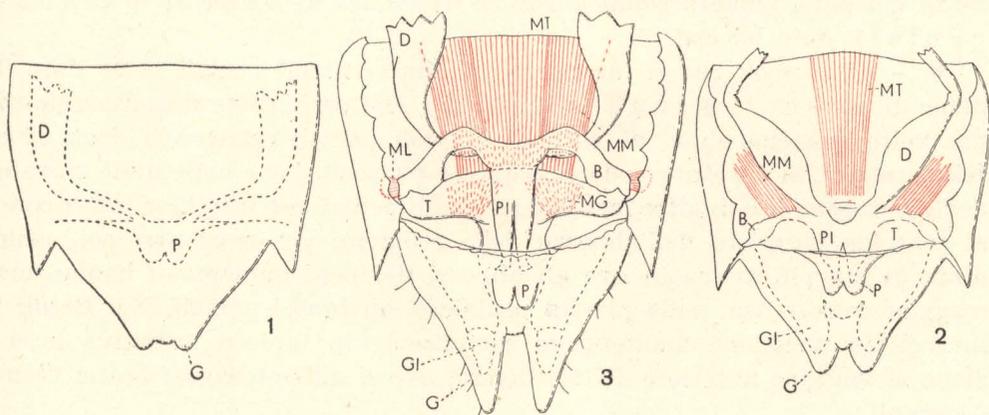


FIG. XI.

Choroterpes Picteti Etn. — Ninfa. — 1. Nono urosterno di una ninfa giovane veduto ventralmente (peni e deferenti visibili per trasparenza). — 2. Nono urosterno e organi copulatori di una ninfa di media età, veduti dal dorso internamente. — 3. Lo stesso di una ninfa matura: B, bracci peniali; D, deferenti; G, gonostili ninfali; GI, abbozzi dei gonostili immaginali; MG, muscoli dei gonostili; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MT, muscolo dello stiligero; P, peni ninfali; PI, abbozzi dei peni immaginali; T, abbozzo dello stiligero.

mente entro la cavità del 9° urite. Questa disposizione è comune a *Oligoneuriella rhenana* Imh.

3. — Nonostante che lo stiligero delle immagini sia costituito dai due gonocoxiti bene distinti, questi derivano però, anche nei Betidi, come in tutti gli Efemerotteri, dalla differenziazione di un unico abbozzo. Nelle ninfe mature gli abbozzi dei gonocoxiti sono ancora congiunti medialmente e si separano solo nella subimmagine.

4. — I peni ninfali e gli abbozzi dei peni immaginali mancano sempre e totalmente.

5. — Le parti che nell'immagine costituiscono la cosiddetta « formazione peniale » e cioè i bracci pseudopeniali e, quando c'è (gen. *Cloëon* Leach e *Centroptilum* Etn), la sclerificazione impari mediana, rivelano una diversa origine. I bracci pseudopeniali si differenziano precocemente dall'abbozzo dello stiligero, vale a dire dallo stesso abbozzo dal quale traggono origine gonocoxiti e gonostili; la sclerificazione impari si forma nella ninfa matura, fra i gonostili, ma indipendentemente da questi e dagli altri abbozzi. I bracci pseudopeniali dei Betidi sono dunque parti derivate dallo stiligero le quali, mancando

i peni, assumono parzialmente le funzioni di questi: ad essi infatti si attaccano, per tutto lo stadio ninfale o per tutta la vita dell'insetto, le estremità posteriori dei deferenti e su di essi mantengono la loro inserzione muscoli del tutto omologabili a quelli peniali estrinsechi degli altri Efemerotteri. Mediante questi pezzi sclerificati e mobili, congiunti in *Cloëon* Leach e *Centroptilum* Etn. da una sclerificazione mediana che ha evidentemente solo la funzione di irrigidire maggiormente il gonosomite, l'atto della copula si compie in assenza dei peni. Quanto sopra giustifica il termine di bracci pseudopeniali dato ad essi.

6. — Ai muscoli che si inseriscono ai bracci pseudopeniali viene dato il nome di muscoli pseudopeniali: essi però, come si è ormai detto più volte, corrispondono ai normali muscoli peniali estrinsechi degli altri Efemerotteri. Si è potuto vedere, a questo proposito, che nelle ninfe giovani degli Eptageniidi e di altre famiglie i muscoli peniali estrinsechi si inseriscono al margine anteriore dell'abbozzo dello stiligero, per trasferirsi poi, nelle ninfe di età più avanzata ove gli abbozzi dei peni immaginali hanno una maggior consistenza, sulla piastra peniale o sui bracci peniali. Nei Betidi i muscoli in questione mantengono semplicemente la loro primitiva inserzione al margine anteriore dello stiligero, ove si differenziano i bracci pseudopeniali.

Famiglia LEPTOPHLEBIIDAE

Ho studiato le specie *Habrophlebia fusca* Curt., *Paraleptophlebia cincta*? Retz. e *Choroterpes Picteti* Etn., le quali presentano un comportamento alquanto uniforme e riconducibile, nel complesso, a quello di *Siphonurus lacustris* Etn. Mi limito quindi a pochi cenni riferendomi in particolare a *Choroterpes Picteti* Etn.

Nelle ninfe molto giovani il 9° urosterno forma posteriormente una lunga lamina caudale⁽¹⁾, attenuata posteriormente e qui terminante con tre piccoli lobi arrotondati: i due laterali, più grandi di quello mediano, rappresentano i gonostili ninfali. Sul fondo della cavità genitale maschile sporgono i peni ninfali, che hanno la solita forma. Internamente non sono ancora individuabili gli abbozzi degli organi immaginali. I deferenti però raggiungono fin d'ora la base dei peni ninfali.

Considerando ninfe in stadi via via più avanzati si vedono i gonostili ninfali allungarsi a guisa di processi cavi, subconici, di notevoli dimensioni, ma non suddivisi in articoli. I peni ninfali crescono senza modificarsi. Nello stesso tempo si formano internamente gli abbozzi dello stiligero, dei gonostili e dei peni immaginali; questi ultimi, gonostili e peni, sono contenuti nei corrispon-

(1) SPIETH, 1933, interpreta la lamina caudale del 9° urosterno delle ninfe mature come uno stiligero: vedi quanto si è detto in proposito per *Siphonurus lacustris* Etn.

denti organi ninfali. Gli abbozzi dei peni immaginali, in particolare, si formano entro quelli ninfali, ma non vi aderiscono strettamente e ne restano piuttosto indipendenti.

Nelle ninfe mature, mentre i gonostili ninfali restano indivisi e non articolati alla base, gli abbozzi di quelli immaginali,

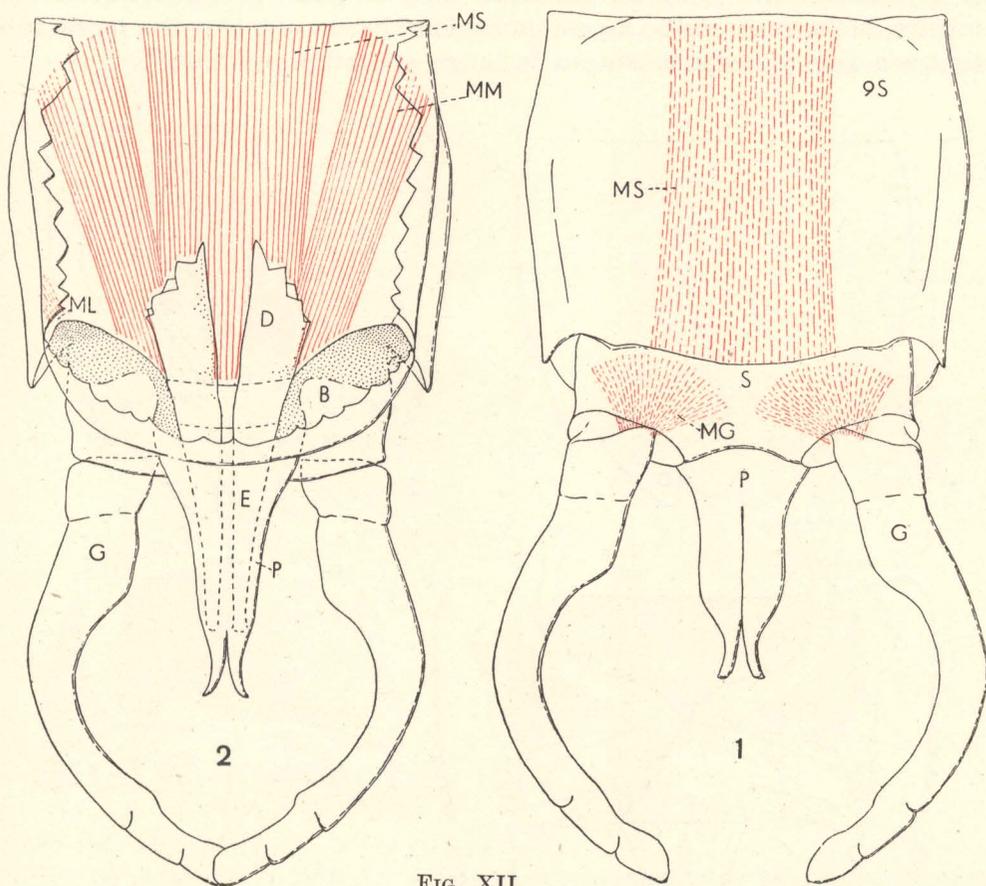


FIG. XII.

Choroterpes Picteti Etn. — Immagine. — 1. Nono urosterno e organi copulatori veduti ventralmente. — 2. Gli stessi dal dorso internamente: B, bracci peniali; D, deferenti; E, dotti eiaculatori; G, gonostili; MG, muscoli dei gonostili; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MS, muscolo dello stiligero; P, peni; S, stiligero; 9S, nono urosterno.

posti entro i primi, si mostrano suddivisi più o meno chiaramente in quattro articoli. Lo stiligero immaginale è una fascia trasversa contenente, nelle zone laterali più inspessite, i muscoli dei gonostili. I peni immaginali sono completamente formati in tutte le loro parti e assai simili a quelli dell'immagine, salvo il minor grado di sclerificazione.

La subimagine mostra la costituzione definitiva, salvo lo sviluppo dei gonostili.

Le specie *Habrophlebia fusca* Curt. e *Paraleptophlebia cincta?* Retz. si

comportano nella stessa maniera. Si osservi in particolare che i gonostili ninfali non si mostrano mai suddivisi in articoli ⁽¹⁾ e che in entrambe le specie l'abbozzo dello stiligero è un pezzo unico, mai nettamente diviso in due parti come si ha nell'immagine. Anche nei Leptoflebiidi dunque i gonocoxiti derivano dalla suddivisione in due di un unico abbozzo.

H. fusca Curt. presenta, già nella ninfa matura, le vescicole seminali, mentre, nello stesso stadio, i peni immaginali hanno una semplice forma subconica e non posseggono ancora la lunga appendice ventrale.

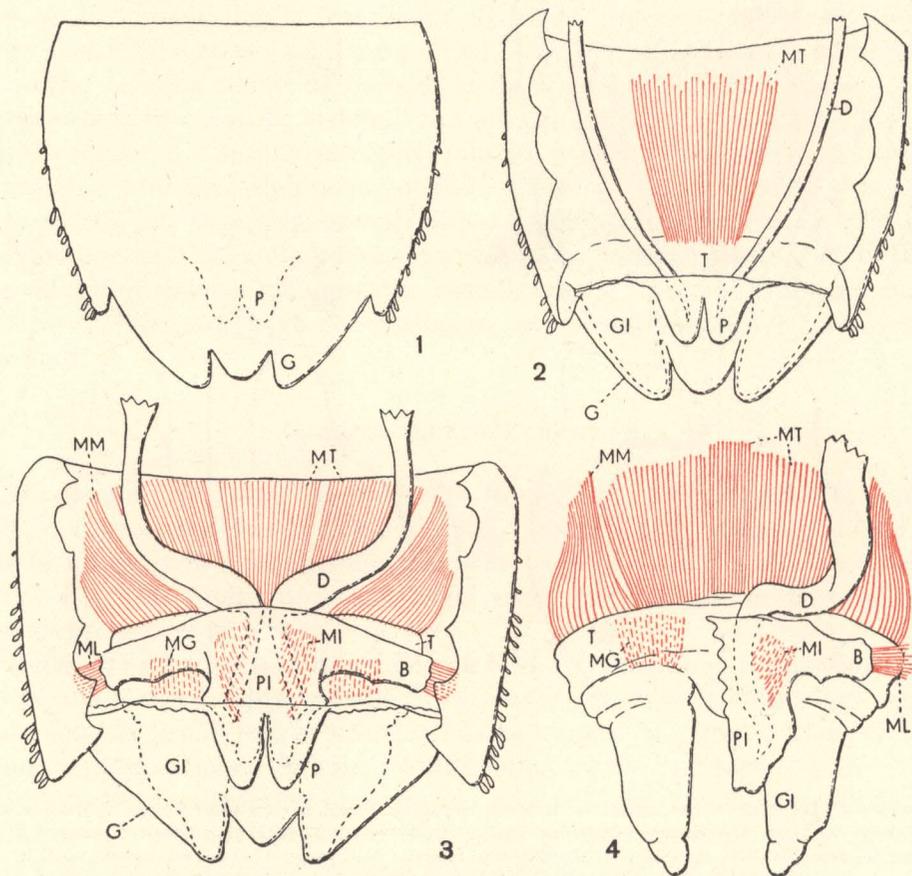


FIG. XIII.

Ephemerella ignita Poda. — Ninfa. — 1. Nono urite di una ninfa giovane veduto ventralmente (peni ninfali visibili per trasparenza). — 2. Lo stesso e organi copulatori, veduti internamente dal dorso. — 3. Lo stesso di una ninfa di media età. — 4. Abbozzi immaginali degli organi copulatori di una ninfa matura veduti dorsalmente (asportati gli organi ninfali e l'abbozzo del pene a sinistra): B, bracci peniali; D, deferenti; G, gonostili ninfali; GI, abbozzi dei gonostili immaginali; MG, muscoli dei gonostili; MI, muscoli peniali intrinseci; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MT, muscolo dello stiligero; P, peni ninfali; PI, abbozzi dei peni immaginali; T, abbozzo dello stiligero.

(1) Vedi nota 1) a pag. 88.

Famiglia EPHEMERELLIDAE

L'esame delle ninfe e delle subimmagini di *Ephemerella ignita* Poda ha messo in luce una costituzione non dissimile da quella trovata nei Leptoflebiidi. Anche qui i gonostili ninfali, brevi, subconici, restano indivisi per tutta la vita ninfale. I gonostili immaginali, che si sviluppano entro i primi, mostrano invece abbastanza precocemente l'ac-

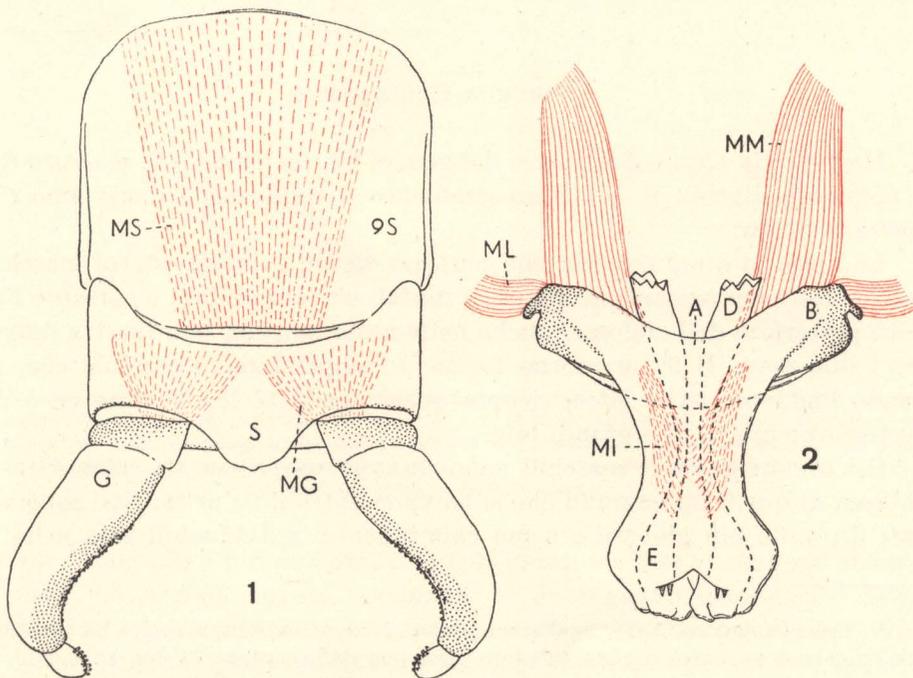


FIG. XIV.

Ephemerella ignita Poda. — Immagine. — 1. Nono urosterno, stiligero e gonostili veduti ventralmente. — 2. Peni, pure ventralmente: A, piastra peniale; B, bracci peniali; D, deferenti; E, dotti eiaculatori; G, gonostili; MG, muscoli dei gonostili; MI muscoli peniali intrinseci; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MS, muscolo dello stiligero; S, stiligero; 9S, nono urosterno.

cenzo a suddividersi in tre articoli, suddivisione che è nettissima nella ninfa matura. Essi sorgono al margine posteriore dell'abbozzo dello stiligero, che si sviluppa entro il 9° urite come una larga piastra subrettangolare. I peni ninfali sono bene sviluppati fino dalle prime età e sono raggiunti dai deferenti, che vi penetrano. Entro i peni ninfali incominciano a formarsi gli abbozzi dei peni immaginali, che si evolvono assai rapidamente. Nelle ninfe di media età essi constano dei peni propriamente detti, che sono ancora nettamente separati e ciascuno contenuto entro un pene ninfale (al quale tuttavia non aderisce strettamente), di una larga piastra peniale e dei

bracci peniali, che si formano entro la cavità del 9° urite, dorsalmente all'abbozzo dello stiligero. I muscoli peniali estrinseci mediali hanno la loro inserzione posteriore al margine anteriore dell'abbozzo dello stiligero e solo nelle ninfe vicine allo sfarfallamento vanno ad attaccarsi ai bracci peniali. Nella ninfa matura i due peni sono già fusi insieme per buona parte della loro lunghezza. Conviene pertanto osservare che il corpo peniale unico, proprio delle immagini di questa specie, deriva da due abbozzi bene distinti che si fondono insieme durante il corso della vita ninfale (1).

Famiglia CAENIDAE (2)

Ho preso in esame due specie del genere *Caenis* Steph. (*C. macrura* Steph. e *C. moesta* Bgtss.) il cui comportamento è uniforme. Descriviamo *Caenis macrura* Steph.

Le ninfe di questa specie non portano organi genitali esterni maschili (3), poichè non sono presenti nè gonostili ninfali nè peni ninfali, e pertanto l'estremità posteriore dell'addome, anche nelle ninfe mature, non mostra differenze fra i due sessi. Il 9° urosterno forma un'ampia lamina caudale che, guardando l'addome dal ventre, ricopre quasi del tutto il 10° urite ed è divisa posteriormente in due grandi lobi.

Gli organi genitali maschili sono dunque rappresentati solamente dagli abbozzi di quelli immaginali che si trovano entro il 9° urite. Essi sono accennati fin dalle più giovani età ma chiaramente individuabili solo nelle ninfe

(1) Secondo SPIETH, 1933, anche nel genere *Tricorythus* Etn. i peni, che costituiscono nell'immagine un unico organo tubolare, derivano dalla fusione di due abbozzi.

(2) Ricordo qui brevemente le caratteristiche degli organi genitali maschili nelle immagini del gen. *Caenis* Steph. Stiligero interno al 9° urite, di forma subrettangolare, disposto trasversalmente, aderente al 9° urosterno, fornito di due processi sclerificati agli angoli anteriori, che danno inserzione a due muscoli (chiamati m. laterali dello stiligero) che si inseriscono nella parte anteriore del 9° urosterno e sono caratteristici del genere. Non esiste un muscolo che (come il m. dello stiligero degli altri Efemerotteri) si inserisca alla parte mediana del margine anteriore del pezzo. Tale sclerificazione è stata interpretata da me come uno stiligero, soprattutto perchè lateralmente dà articolazione ai gonostili, ma, per altri caratteri, potrebbe anche essere considerata come una piastra peniale. Nel mio citato lavoro sugli organi esterni maschili delle immagini ho prospettato ambedue le ipotesi. Gonostili di un solo articolo, sorgenti dalle parti laterali membranose del 9°urosterno e articolati ai margini laterali dello stiligero anzichè a quello posteriore. Peni del tutto membranosi, fusi insieme in un unico corpo, senza parti sclerificate (cioè senza piastra e senza bracci peniali). Un solo paio di muscoli peniali che dalle prominenze sclerificate del margine anteriore dello stiligero penetrano nei peni.

(3) Nei Cenidi, a differenza degli altri Efemerotteri, i caratteri sessuali secondari (occhi, zampe anteriori) sono assai poco appariscenti.

di medio sviluppo ove si distinguono, come al solito, lo stiligero, i gonostili e i peni. Lo stiligero si presenta dapprima come una delicata membrana di forma subrettangolare, col margine posteriore convesso, disposta trasversalmente contro il 9° urosterno, davanti (e non entro) alla lamina caudale di questo. Nelle ninfe mature o quasi il suo margine anteriore incomincia a sviluppare ai lati quei due processi che nell'immagine daranno poi inserzione ai muscoli peniali e a quelli laterali dello stiligero. Lateralmente allo stiligero (e non posteriormente) sono i due gonostili, la cui parte

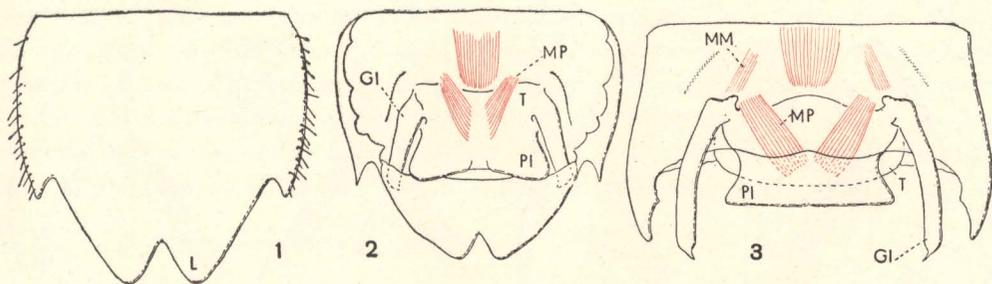


FIG. XV.

Caenis macrura Steph. — Ninfa. — 1. Nono urite di una ninfa di media età veduto ventralmente. — 2. Lo stesso e organi copulatori veduti dal dorso internamente. — 3. Abbozzi degli organi copulatori immaginali di una ninfa matura, veduti dorsalmente: GI, abbozzi dei gonostili immaginali; L, lamina caudale del nono urosterno; MM, muscoli pseudopeniali estrinseci mediali; MP, muscoli peniali; PI, abbozzo dei peni immaginali; T, abbozzo dello stiligero.

prossimale, nelle ninfe più giovani, è in continuazione con lo stiligero stesso. Nelle ninfe più anziane invece i gonostili si distinguono nettamente dallo stiligero cui restano articolati. Fin dalle prime età essi hanno però la forma di quelli dell'adulto, dai quali differiscono solo per essere più piccoli e di tessuto molle. Crescendo in lunghezza, raggiungono il limite posteriore della cavità del 9° urite e si insinuano allora con le loro estremità distali entro la lamina caudale del 9° urosterno.

Dorsalmente allo stiligero e unito ad esso col margine anteriore, si sviluppa l'abbozzo dei peni immaginali, i quali, caso eccezionale, sono strettamente uniti insieme, fin dall'inizio, in un unico corpo e presentano la stessa forma che avranno nell'adulto. Essi contengono, anche in stadi assai precoci, i muscoli peniali i quali però, a differenza di quanto si trova nell'immagine, non si inseriscono anteriormente ai processi anteriori dello stiligero (che non sono ancora formati) ma alla parete del 9° urosterno, davanti allo stiligero stesso. Solo nelle ninfe prossime alla maturità l'inserzione anteriore di questi muscoli si sposta sui processi suddetti.

La subimmagine presenta la stessa costituzione dell'immagine (riassunta nella nota 2) di pag. 102): gonostili e peni diventano organi esterni.

Lo studio delle ninfe di questa specie e di altre dello stesso genere conferma che la formazione immaginale interna al 9° urite descritta sopra deve effettivamente interpretarsi come uno stiligero e non come una piastra peniale. Essa infatti si sviluppa come tutti gli stiligeri degli altri Efemerotteri, mantenendo con le altre parti, e specialmente con la formazione peniale, gli usuali rapporti. La differenza consiste nel fatto che, col passaggio dalla ninfa alla subimmagine, lo stiligero diventa una parte esterna negli altri Efemerot-

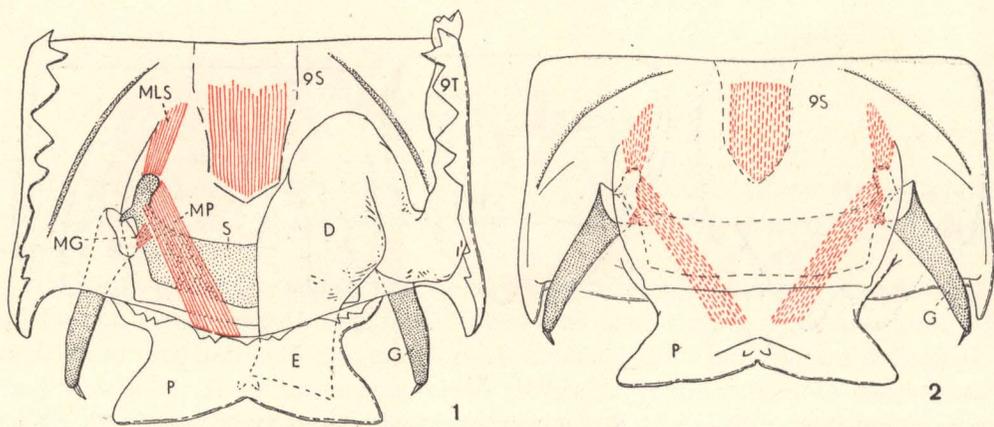


FIG. XVI.

Caenis macrura Steph. — Immagine. — Nono urosterno e organi copulatori, veduti dal dorso internamente (il dotto genitale di sinistra è stato asportato). — 2. Gli stessi dal ventre: D, deferente; E, dotto eiaculatore; G, gonostili; MG, muscoli dei gonostili; MLS, muscoli pseudopeniali estrinseci mediali; MP, muscoli peniali; P, peni; S, stiligero; 9S, nono urosterno; 9T, nono urotergo.

teri, mentre resta una lamina che riveste internamente una parte del 9° urosterno in *Caenis* Steph⁽¹⁾. In questo genere, insomma, lo stiligero resta allo stato ninfale. Questo fatto è concomitante ad altri: la formazione peniale non si sclerifica in nessuna parte (non si formano cioè nè piastra peniale nè bracci peniali), così che lo stiligero compie, insieme alle proprie, anche le funzioni della piastra peniale, ricevendo in appositi inspessimenti del suo margine anteriore l'inserzione posteriore dei muscoli peniali. Quelli che furono indicati nelle immagini (cfr. op. cit.) come muscoli laterali dello stiligero possono ora essere considerati omologhi ai muscoli peniali estrinseci mediali⁽²⁾ degli altri Efemerotteri ed essere chiamati (come nei Betidi) mu-

(1) Sono state studiate, nel mio precedente lavoro e in questo, solo poche delle molte specie del genere. Visto tuttavia il comportamento molto uniforme, relativamente agli organi studiati, delle diverse specie dello stesso genere, si hanno buone ragioni per ritenere che i reperti qui esposti possano estendersi a tutto il genere *Caenis* Steph.

(2) I m. peniali estrinseci laterali mancano totalmente nei Cenidi studiati.

scoli pseudopeniali. Si è visto infatti, e si è detto più volte, che in molti Efemerotteri i muscoli peniali estrinseci si inseriscono dapprima posteriormente al margine anteriore dell'abbozzo dello stiligero e solo più tardi, nelle ninfe di età avanzata, trasferiscono tale inserzione sul margine anteriore della piastra e dei bracci peniali. In *Caenis* Steph. i peni non sviluppano queste parti ed i muscoli peniali estrinseci restano attaccati allo stiligero. La situazione, se pure in generale molto diversa, è analoga, per questo riguardo, a quella dei Betidi, ove pure i muscoli peniali estrinseci rimangono inseriti a una parte che si differenzia dallo stiligero.

I Cenidi differiscono inoltre dagli altri Insetti dell'ordine perchè l'abbozzo dei peni è unico fin dal suo primo comparire e questo fatto può essere messo in relazione con l'assenza dei peni ninfali. Da osservarsi però che l'abbozzo peniale si forma dorsalmente a quello dello stiligero cioè nella usuale posizione. Nella subimmagine e quindi anche nell'immagine il complesso peniale diviene esterno al corpo e prominente dietro il 9° urite, spostandosi caudalmente rispetto lo stiligero, che mantiene la posizione primitiva.

Famiglia EPHEMERIDAE

Sono state studiate le ninfe e le subimmagini di *Ephemera danica* Müll. che presentano caratteri simili a quelli dei Siflonuridi, nel senso che gli organi genitali esterni delle ninfe sono notevolmente sviluppati e si evolvono di pari passo con gli abbozzi immaginali interni, così che formazioni ninfali e abbozzi immaginali formano un tutto unico. Anzi, tale corrispondenza è in queste ninfe assai più spinta che non in tutte le altre forme studiate.

Negli individui di media età i gonostili ninfali sono già assai sviluppati, superando in lunghezza tutto il 10° urite; hanno forma subcilindrica e si presentano nettamente divisi in tre articoli⁽¹⁾. Il 9° urosterno non si prolunga posteriormente a formare la lamina caudale, ma differenzia nella parte posteriore due zone laterali, separate mediante un lieve solco, che corrispondono alle parti laterali dell'abbozzo dello stiligero immaginale, quelle che contengono i muscoli dei gonostili. Si ha dunque qui un leggero accenno alla formazione di uno stiligero ninfale, caso che resta unico fra tutte le specie studiate. Lo stiligero immaginale si forma e si sviluppa come al solito. I gonostili immaginali, contenuti, come si è detto, entro quelli ninfali, di cui

(1) Gli stessi caratteri presentano, secondo SPIETH, 1933, anche i gonostili ninfali di *Hexagenia* sp. e di *Polymitarcys* sp. I disegni di queste specie mostrano inoltre i peni ninfali bene sviluppati.

hanno l'esatta forma, risultano abbastanza precocemente suddivisi in tre articoli, che sono nettamente distinti anche in ninfe di medio sviluppo. Solo nella subimmagine il 3° articolo dell'abbozzo ninfale appare suddiviso a formare il 3° e il 4° articolo della forma adulta.

I peni ninfali si sviluppano nella solita posizione, ma sono visibili all'esterno guardando l'addome dal lato ventrale, data l'assenza della lamina caudale del 9° urosterno. Essi avvolgono molto strettamente gli abbozzi dei peni immaginali (o almeno la loro parte distale) e crescono con questi. Internamente al 9° urite differenziano piuttosto precocemente la piastra peniale

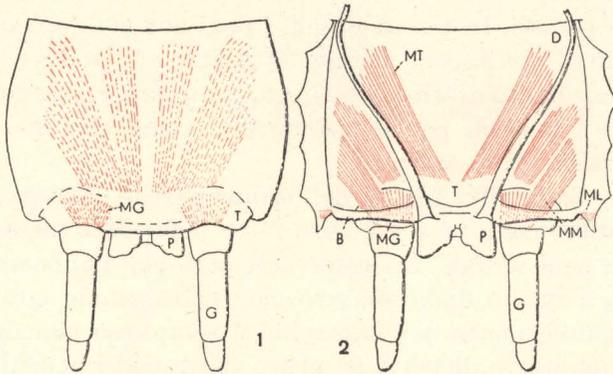


FIG. XVII.

Ephemera danica Müll. — Ninfa. — 1. Nono urosterno e organi copulatori di una ninfa di medio sviluppo, veduti ventralmente. — 2. Gli stessi veduti dal dorso internamente: B, bracci peniali; D, deferenti; G, gonostili ninfali contenenti gli abbozzi di quelli immaginali; MG, muscoli dei gonostili; ML, muscoli peniali estrinseci laterali; MM, muscoli peniali estrinseci mediali; MT, muscolo dello stiligero; P, peni ninfali contenenti gli abbozzi di quelli immaginali; T, abbozzo dello stiligero.

ed i bracci peniali, cui vanno ad inserirsi i muscoli peniali estrinseci.

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Gli organi genitali esterni maschili degli Efemerotteri sono già presenti, di regola, nelle ninfe e nelle subimmagini⁽¹⁾. Le ninfe di specie diverse possono mostrare tali organi in un grado di sviluppo assai vario oppure, eccezionalmente, ne possono essere prive. Le subimmagini invece li portano sempre e, più o meno, sempre in forma assai simile a quella delle immagini. Sono pertanto le ninfe ad offrirci una maggiore varietà di comportamento e a mostrarci come questi organi si evolvono negli stadi preimmaginali. Di esse tratteremo dunque, essenzialmente, nella presente discussione.

Nelle ninfe maschili degli Efemerotteri si riscontrano, come è noto, delle formazioni esterne (gonostili⁽²⁾ e peni ninfali) nonchè quegli abbozzi interni che formeranno poi i genitali esterni degli adulti. Tratteremo separatamente gli uni e gli altri.

(1) Vedi nota 1) a pag. 79.

(2) Vedi nota 2) a pag. 108.

Come appare nella seguente tabella, è possibile distribuire le famiglie studiate in una serie nella quale gradatamente si passa da forme col massimo sviluppo dei gonostili e dei peni ninfali a forme che ne sono prive. Da notare subito che la precocità della comparsa e l'entità dello sviluppo degli abbozzi interni non sono in stretta relazione con quelle delle formazioni esterne.

Famiglie	Gonostili ninfali	Peni ninfali
EPIHEMERIDAE	bene sviluppati e divisi in articoli	presenti
SIFILONURIDAE	bene sviluppati e divisi in articoli	presenti
HEPTAGENIIDAE	bene sviluppati e divisi, o no, in articoli	presenti
LEPTOPHLEBIIDAE	discretamente sviluppati, ma non divisi in articoli	presenti
EPIHEMERELLIDAE	discretamente sviluppati, ma non divisi in articoli	presenti
OLIGONEURIIDAE	appena accennati	presenti
BAËTIDAE	appena accennati	assenti
CAENIDAE	assenti	assenti

Le prime cinque famiglie, e precisamente Efemeridi, Siflonuridi, Eptageniidi, Leptoflebiidi ed Efemerellidi, presentano in tutte le loro specie un comportamento abbastanza uniforme, che può considerarsi tipico dell'ordine e le cui caratteristiche vengono ora riassunte e discusse.

I gonostili ninfali sono due processi cavi, di solito digitiformi, che sporgono dal margine posteriore del 9° urosterno, presenti fin dalle prime età e di notevole sviluppo nelle ultime. Talora mostrano chiaramente una suddivisione in articoli (Efemeridi, Siflonuridi e alcuni Eptageniidi), talora tale suddivisione è appena accennata (altri Eptageniidi), talora si mantengono indivisi per tutta la vita della ninfa (Leptoflebiidi, Efemerellidi). La parte posteriore del 9° urosterno, quella che porta i gonostili ninfali, si prolunga di solito sotto il 10° urite in una lamina di sviluppo vario, che ho chiamata lamina caudale del 9° urosterno e che alcuni Autori considerano come uno stiligero, in base al fatto che regge i gonostili. Essa però non è mai distinta dalla restante area del 9° urosterno mediante un solco e quindi nelle ninfe non risulta mai delimitata morfologicamente una regione che si possa chiamare « stiligero ». Non esiste dunque uno stiligero ninfale, anche se la parte posteriore del 9° urosterno funziona come tale.

La lamina caudale del 9° urosterno, come si è detto, ha sviluppo assai vario e può anche mancare del tutto, come avviene in *Ephemera danica* Müll. Quando esiste, essa delimita fra sè e il 10° urite una cavità chiamata dagli Autori e da me cavità genitale maschile. Sul fondo di questa sorgono i peni ninfali che si presentano assai uniformi in tutte le specie studiate: sono due piccole estroflessioni emisferiche, subconiche o campaniformi la cui cavità è in continuazione con quella del 9° urite. Non risultano di solito visibili, guardando l'insetto dal ventre, perchè ricoperti dalla lamina caudale del 9° uro-

sterno (1). In tutti i casi però, esista o non esista la lamina caudale del 9° urosterno e quindi la cavità genitale maschile, i peni ninfali sono estroflessioni del tegumento nella regione ventrale del corpo al limite fra 9° e 10° urite. Sarà bene sottolineare inoltre il fatto ch'essi si mostrano sempre, fin dal loro primo comparire, formazioni pari, del tutto separate fra loro.

Entro le formazioni ora discusse (gonostili e peni ninfali) e, parzialmente, entro la cavità del 9° urite, si trovano gli abbozzi di quelli che saranno gli organi genitali esterni dell'immagine. Essi sono lo stiligero, i gonostili immaginali ed i peni immaginali e le numerose osservazioni compiute su queste parti possono essere riassunte come segue.

Lo stiligero immaginale è una lamina impari, membranosa, che riveste parzialmente la parte posteriore della superficie interna del 9° urosterno insinuandosi talora entro la lamina caudale dello stesso. Il suo margine anteriore riceve presto l'inserzione posteriore del muscolo dello stiligero; le sue parti laterali, durante la vita ninfale, si fanno via via più consistenti e albergano i muscoli dei gonostili; il suo margine posteriore, ai lati, differenzia assai precocemente gli abbozzi dei gonostili immaginali. Come è ben noto e come ho illustrato nel mio precedente lavoro, lo stiligero degli Efemerotteri adulti è una piastra posta trasversalmente dietro il 9° urosterno, con la funzione di reggere e di muovere i gonostili. Essa rivela quasi sempre due parti laterali più robuste, contenenti i muscoli dei gonostili, chiamate gonocoxiti ed una mediana più o meno membranosa, con la quale i gonocoxiti possono essere fusi in grado vario. È opinione generale che lo stiligero abbia un'origine pari e derivi precisamente dai due coxopoditi primitivi del 9° urite più o meno fusi con un'area mediana derivata probabilmente dal 9° urosterno. Le mie ricerche hanno però posto ora in luce il fatto che nell'evoluzione individuale lo stiligero deriva sempre da un unico abbozzo impari, disposto trasversalmente entro il 9° urite. Le parti laterali di tale abbozzo si inspessiscono a poco per volta durante la vita della ninfa, differenziano i muscoli dei gonostili e divengono i gonocoxiti, che nell'immagine possono farsi anche parzialmente indipendenti dalla regione mediana dell'abbozzo stesso. Si tratta dunque, nello sviluppo dell'individuo, di una formazione primitivamente impari che viene a suddividersi in due e non di due abbozzi che si congiungono insieme.

Gli abbozzi dei gonostili(2) immaginali si sviluppano, nel

(1) Sono visibili in *Ephemerida danica* Müll. perchè detta lamina manca.

(2) Mi pare opportuno fare qui un'osservazione di carattere generale. Come è ben noto i gonostili servono al maschio per afferrare la femmina durante l'accoppiamento. Per questo loro uso tali appendici sono state sempre descritte dagli Autori e da me insieme con gli organi genitali esterni maschili. È bene tuttavia sottolineare il fatto ch'essi negli Efemerotteri non hanno a che fare, dal punto di vista morfologico, con i veri genitali esterni derivanti dagli abbozzi primitivi. Tutti gli studi compiuti dagli Autori citati e le mie osservazioni

caso più tipico e più comune che ora stiamo esaminando, entro quelli ninfali, dapprima come semplici e informi prominenze, poi come formazioni subconiche o digitiformi che, nelle ninfe di media età, incominciano a suddividersi in articoli, suddivisione che diviene presto manifesta anche quando non appare affatto nei gonostili ninfali. Nelle ninfe mature dei Siflonuridi, dei Leptoflebiidi e degli Efemerellidi gli abbozzi dei gonostili immaginali hanno lo stesso numero di articoli che mostreranno nell'immagine; nelle ninfe pure mature degli Efemeridi e degli Eptageniidi gli articoli sono invece uno di meno di quelli presenti nell'adulto e ciò per ragioni diverse: negli Efemeridi il 3° articolo degli abbozzi dei gonostili si suddivide in due nel passaggio alla subimmagine; negli Eptageniidi invece è il 1° articolo degli abbozzi che si suddivide nella subimmagine. Quanto sopra appare meglio nella seguente tabella riguardante il numero degli articoli dei gonostili, limitatamente alle cinque famiglie di cui ora si parla. Da notare che in molti casi la separazione degli articoli dei gonostili immaginali è più completa nella subimmagine che non nell'immagine. Si veda, per esempio, la divisione fra il 1° e il 2° articolo dei gonostili degli Eptageniidi: non esiste ancora nella ninfa matura, è nettissima nella subimmagine e di nuovo incerta nell'immagine.

	gon. ninfali	gonostili immaginali		
	ninfe mature	ninfe mature	subimmagini	immagini
EPIHEMERIDAE	3	3	4	4
SIPHONURIDAE	3-4	4	4	4
HEPTAGENIIDAE	0-3	3	4	4
LEPTOPHLEBIIDAE	non articolati	3 o 4	3 o 4	3 o 4
EPIHEMERELLIDAE	non articolati	3	3	3

Gli abbozzi dei peni immaginali incominciano a formarsi nella parte posteriore della cavità del 9° urite, entro quelli ninfali o alla loro base e si evolvono a contatto più o meno diretto con questi ultimi. In alcuni casi infatti (Efemeridi, Eptageniidi) i peni ninfali avvolgono strettamente gli abbozzi immaginali, almeno nella loro parte distale, aderendo alla loro superficie, in altri (Siflonuridi, Leptoflebiidi, Efemerellidi) li ricoprono solamente a guisa di cappuccio o di campana senza tuttavia aderirvi. Mentre però i peni ninfali, come è stato più volte sottolineato, restano in tutte le età delle semplici estroflessioni membranose della parete del corpo, quelli immaginali si sviluppano e si modificano durante la vita della ninfa formando rapida-

confermano che i gonostili si formano e si evolvono in maniera indipendente. Essi sono omologhi, con ogni probabilità, agli stili dei Tisanuri, appendici metameriche primitive del 9° urite. In base a ciò mi è sembrato preferibile chiamarli « gonostili » piuttosto che « gonapofisi ». A questo proposito vedi però anche quanto si dice oltre, a pag. 113.

mente la piastra peniale e i bracci peniali. L'abbozzo peniale nel complesso risulta sempre dorsale rispetto a quello dello stiligero. Anche quando nell'immagine i due peni sono completamente fusi insieme (come avviene, per esempio, nel genere *Ephemerella* Walsh.), essi derivano però da due abbozzi bene distinti nella ninfa. I peni delle immagini possono o no contenere i muscoli peniali intrinseci: nel primo caso (Efemerellidi, Siflonuridi, Eptageniidi) essi si sviluppano assai presto entro gli abbozzi ninfali. Anche i muscoli peniali estrinseci mediali e laterali sono già presenti in ninfe molto giovani, ove l'abbozzo dei peni incomincia appena a individuarsi. Questi muscoli che, come risulta dal mio citato studio sulla muscolatura addominale degli Efemerotteri, rientrano rispettivamente nel gruppo dei muscoli sternali e in quello dei tergo-sternali posteriori del 9° urite, si inseriscono dapprima posteriormente all'abbozzo dello stiligero. Solo quando, dorsalmente ad esso, si saranno sviluppati la piastra peniale ed i bracci peniali e quando queste formazioni avranno una certa consistenza, condizione che si determina di regola solo nella ninfa matura o quasi, allora i muscoli sopra detti assumeranno le loro definitive inserzioni.

I deferenti rimangono per buona parte della vita ninfale due sottili cordoncini, spesso appiattiti, evidentemente impervii, che presentano però fin dall'inizio con gli altri organi e coi muscoli ventrali del 9° urite gli stessi rapporti visti nell'immagine (cfr. op. cit.). Nelle ninfe molto giovani possono talora terminare contro la parete del 9° urosterno, davanti all'abbozzo peniale in via di formazione; più spesso essi raggiungono i peni ninfali e vi penetrano prima ancora che i peni immaginali incomincino a formarsi. L'abbozzo di questi ultimi si sviluppa di regola attorno ad essi. Fra tutte le specie studiate, solamente quelle del genere *Rhithrogena* Etn. presentano una larga anastomosi fra le parti posteriori dei due deferenti, limitata, all'incirca, alla seconda metà della vita ninfale (1). In tutti gli altri casi i deferenti sono tubi pari e del tutto indipendenti fino alla loro estremità posteriore.

Solo in un caso (*Oligoneuriella rhenana* Imh.) è stata osservata una inflessione apicale dei peni ninfali che si congiunge con l'estremità posteriore dei deferenti. La questione se esistano o meno dotti eiaculatori di origine ectodermica negli Efemerotteri è stata a lungo dibattuta. Dopo PALMEN, 1884, i vecchi Autori hanno ritenuto che i dotti genitali di questi insetti fossero completamente mesodermici. QADRI, 1940, parve risolvere il problema affermando che l'ultimo tratto di tali dotti presenta un rivestimento cuticolare bene evidente; l'Autore (che ha limitato le sue osservazioni, in questo campo, ai generi *Rhithrogena* Etn. e *Heptagenia* Walsh.) aggiunge però che nelle forme giovanili gli eiaculatori non esistono ancora, ma che essi si formano negli stadi successivi per invaginazione dell'apice dei peni. A questo proposito posso affermare che l'apice dei peni ninfali non si introflette di regola a formare

(1) PALMEN, 1884, descrive una formazione simile nelle immagini di *Polymitaecys virgo* Oliv.

un tratto dei dotti genitali, dato che, fra tutte le forme esaminate, ciò è stato visto per una sola specie. L'invaginazione dei peni ninfali potrà dunque considerarsi un fatto possibile ma non comune. Se nelle immagini esistono come regola dotti eiaculatori di origine ectodermica, essi si formano evidentemente solo nella subimmagine. In particolare ritengo che i Betidi, privi del complesso peniale e di gonotremi definiti, abbiano anche allo stato di immagine dotti genitali completamente mesodermici.

Le tre famiglie che ora ci restano da esaminare, Oligoneuriidi, Betidi e Cenidi, presentano caratteristiche proprie, che sono state già messe in rilievo nel corso della trattazione e che ora si possono brevemente discutere. Le loro ninfe hanno in comune la riduzione o la totale assenza dei gonostili e dei peni.

Oligoneuriella rhenana Imh. e tutti i Betidi studiati hanno i gonostili ninfali ridotti, anche nelle ninfe mature, a due piccoli rilievi che accolgono solo l'estremità distale di quelli immaginali. Questi ultimi si sviluppano quindi completamente o quasi nella cavità del 9° urite. Nei Cenidi i gonostili ninfali mancano del tutto; quelli immaginali si evolvono all'interno del corpo. Solo nelle subimmagini delle suddette forme i gonostili diventano organi esterni.

L'abbozzo dello stiligero si forma in queste famiglie come nelle altre. Anche nei Betidi, le cui immagini hanno lo stiligero costituito dai due gonocoxiti quasi del tutto indipendenti, l'abbozzo ninfale dello stesso si forma come un'unica fascia trasversale, le cui parti laterali si inspessiscono a poco per volta, pur restando unite fino allo sfarfallamento. L'origine impari dello stiligero, nello sviluppo dell'individuo, resta dunque confermata anche in questo caso e si conferma al tempo stesso che il complesso dei due gonocoxiti dei Betidi è del tutto omologo allo stiligero degli altri Efemerotteri. Nei Cenidi lo studio dello sviluppo degli organi genitali maschili ha permesso di riconoscere come uno stiligero la piastra interna del 9° urosterno, cui si articolano lateralmente i gonostili e che, caso eccezionale, resta un organo interno anche nelle immagini.

Per ciò che riguarda lo sviluppo dei peni, queste tre famiglie si comportano invece diversamente. *O. rhenana* Imh. rientra nel caso generale, in quanto peni ninfali e abbozzi dei peni immaginali si sviluppano e si differenziano, salvo pochi particolari, come in tutti gli altri Efemerotteri. Nel genere *Caenis* Steph. mancano totalmente i peni ninfali; quelli immaginali si sviluppano in posizione normale, cioè dorsalmente allo stiligero, ma si mostrano fusi in un corpo unico fin dall'inizio e non differenziano mai la piastra ed i bracci peniali. Si è visto come tale deficienza del complesso peniale sia compensata dalla presenza dello stiligero interno, i cui margini anteriori sclerificati offrono inserzione a muscoli omologabili rispettivamente ai muscoli peniali intrinseci e ai muscoli peniali estrinseci mediali degli altri Efemerotteri. Assenza di piastra peniale e permanenza nelle immagini dello stiligero all'interno del corpo sono dunque due condizioni evidentemente collegate, ma è impossibile, naturalmente, stabilire se fra di esse corra un nesso di causa-effetto e

quale dei due fatti, in tal caso, possa essere considerato determinante dell'altro. I Betidi infine mancano totalmente sia dei peni ninfali sia di quelli immaginali. Anche qui la deficienza è compensata dall'abbozzo dello stiligero che, come si è diffusamente spiegato nel corso del lavoro, differenzia anteriormente i bracci pseudopeniali, formazioni che sostituiscono parzialmente i peni, sia col dare un punto di sostegno alle estremità posteriori dei deferenti, sia col ricevere l'inserzione posteriore dei muscoli pseudopeniali, omologhi ai peniali estrinseci degli altri Efemerotteri. I Betidi e i Cenidi, pur presentando costituzioni assai diverse, hanno tuttavia in comune una deficienza parziale o totale nello sviluppo del complesso peniale, deficienza compensata, sia pure in maniera diversa, dallo stiligero; in entrambi i casi i muscoli che negli altri Efemerotteri trovano inserzione alla formazione peniale qui si attaccano allo stiligero che la completa o la sostituisce (1). Le caratteristiche delle tre famiglie testè discusse sono riassunte nella vicina tabella.

famiglie	gonostili ninfali	gonost. immaginali	peni ninfali	peni imm.
OLIGONEURIIDAE	appena accennati	presenti, interni	presenti	presenti
BAËTIDAE	appena accennati	presenti, interni	assenti	assenti
CAENIDAE	assenti	presenti, interni	assenti	presenti

Da un punto di vista generale è di qualche interesse rilevare come l'assenza di un organo o di una parte di esso possa essere compensata da un altro organo di diversa origine e di diversa costituzione, il quale si adatta a compiere, sia pure parzialmente, le funzioni di quello assente. Ed è altresì utile constatare ancora una volta come gli stessi muscoli possano attaccarsi, per compiere una determinata funzione, a parti morfologicamente assai diverse. Questo conferma che l'inserzione dei muscoli non può sempre, da sola, servire a stabilire omologie fra organi diversi.

L'indagine da me compiuta può inoltre contribuire a gettar qualche luce sul problema dell'origine filogenetica degli organi studiati. In che misura lo sviluppo ontogenetico di un organo ci instruisca sulla sua origine filogenetica, è questione assai dibattuta e tutt'altro che chiara. È dunque opportuno procedere in tale campo con adeguata cautela. A questo proposito qui si può affermare obbiettivamente quanto segue.

Lo sviluppo preimmaginale degli organi genitali esterni maschili degli Efemerotteri conferma l'origine pari dei peni e la loro derivazione da due estroflessioni della parete ventrale del corpo al limite fra 9° e 10° urite: tali sono, perlomeno, i peni ninfali. L'abbozzo dei peni immaginali si forma nella cavità del 9° urite, dorsalmente allo stiligero ed è solo parzialmente con-

(1) Sulla questione riguardante l'origine ecto- o mesodermica della parte posteriore dei dotti genitali si è già detto prima (vedi pagg. 110-111).

tenuto nei peni ninfali. Questo fatto non sostiene l'ipotesi che i peni derivino dal 10° urite, come in generale gli Autori recenti affermano. La piastra peniale in particolare, che QADRI, 1940, SNODGRASS, 1957, e altri ritengono un residuo del 10° urosterno, non ha nulla a che fare con questo segmento (1), mentre spesso l'abbozzo della stessa è in connessione con quello dello stiligero, che tutti riferiscono al 9° urite. Si osservi ancora che non sono di regola i peni propriamente detti a svilupparsi dalla piastra peniale, bensì al contrario è la piastra peniale che si forma da essi e dopo di essi. In base alle mie ricerche si direbbe più vicina al vero l'opinione di PALMEN e di altri vecchi Autori per i quali i peni degli Efemerotteri appartengono al 9° segmento.

Le mie osservazioni inoltre non confermano l'origine pari dello stiligero il quale, anche quando consta nell'immagine dei due gonocoxiti quasi del tutto indipendenti, deriva però sempre da un unico abbozzo, che si inspessisce ai lati nel corso della vita ninfale originando così a poco per volta i gonocoxiti. Derivano dunque davvero i gonocoxiti dai primitivi coxopoditi del 9° urite, come tutti gli Autori, senza eccezioni, ammettono? Anche questo fatto potrebbe esser posto di nuovo in discussione. Se sì, bisogna ritenere che la fusione dei coxopoditi sia avvenuta molto anticamente: di essa non vi è più traccia negli Efemerotteri di oggi, nei quali si assiste, per converso, ad una suddivisione dello stiligero in due articoli separati (2). La costituzione dei Betidi, ove lo stiligero consta appunto dei due gonocoxiti indipendenti, potrebbe dunque, in base a quanto sopra, essere considerata secondaria relativamente alla condizione degli altri Efemerotteri, dove lo stiligero è una piastra unica. Ciò si accorderebbe col fatto che anche la mancanza del com-

(1) SNODGRASS, 1957, parlando della piastra peniale dice: « These plates evidently represent the tenth abdominal sternum, since muscles from the ninth sternum are attached on them » Vedi quanto si dice a pag. 112 a proposito delle omologie basate sull'inserzione dei muscoli.

BRINCK, 1957, affronta la questione con un approfondito studio sul decorso dei nervi, studio che estende, per confronto, anche ai Plecotteri. Egli ritiene che la derivazione della piastra peniale dal 10° urosterno possa essere sostenuta solamente dal fatto che essa viene innervata da un ramo del nervo peniale, il quale si distacca dal 10° paio di nervi. Per ragioni analoghe l'Autore ritiene che i gonopori maschili primitivi si aprissero sul 10° sterno: « The fact that the duct passes between the tenth segmental nerve and the eleventh segmental nerve cannot be interpreted in any other way than also primarily the duct has passed by this way to an opening on the tenth sternum ». Alle conclusioni di BRINCK mi pare si possa obiettare che anche lo stiligero, da tutti ritenuto parte del 9° urite, è innervato da un ramo del 10° paio di nervi, fatto constatato e riportato dall'Autore stesso, che lo ritiene però di origine secondaria.

Sull'argomento è di notevole interesse il lavoro di GOUIN, 1962, riguardante in generale gli Insetti e i Miriapodi. Questo Autore giunge alla conclusione che i peni degli Insetti devono derivare dal 9° o dal 10° urite, poichè sarebbe insensato riferirli ad una regione intersegmentale, ma che, per ora, non è chiaro a quale dei due segmenti essi possano attribuirsi.

(2) Anche SPIETH, 1933, ammette che la condizione di piastra unica è quella primitiva in seno all'Ordine degli Efemerotteri e che la condizione di stiligero diviso, come nei Betidi, deriva secondariamente dalla precedente.

plesso peniale, propria della famiglia, viene logicamente considerata secondaria relativamente alla condizione, tanto più comune, di peni presenti. Tutto il complesso copulatorio dei Betidi sarebbe dunque altamente differenziato. Pure secondarie, quindi, si dovrebbero ritenere le caratteristiche degli organi maschili nei Cenidi e negli Oligoneuriidi.

Le diverse modalità dello sviluppo preimmaginale degli organi genitali esterni maschili nelle varie famiglie di Efemerotteri corrispondono in certi casi al modo di sviluppo degli insetti eterometaboli, in certi casi a quello degli olometaboli. Intendo dire che talvolta la loro evoluzione preimmaginale è palese all'esterno del corpo, talora nascosta entro il corpo stesso. In *Ephemerella danica* Müll., esempio tipico del primo caso, i genitali esterni sono tali, cioè esterni, fino dalle prime età della ninfa e il loro sviluppo può essere seguito via via osservando l'insetto esternamente; tale forma potrebbe essere detta *esogonica*. In *Caenis macrura* Steph., esempio del secondo caso, le ninfe non mostrano genitali esterni perchè questi organi si sviluppano completamente all'interno e solo nella subimmagine compariranno già compiutamente formati. Tale forma si potrebbe chiamare *endogonica*. Fra questi due casi estremi si ha tutta una sfumatura di condizioni intermedie, secondo l'ordine in cui le famiglie sono state poste nella tabella di pag. 107: le prime cinque famiglie comprendono specie esogoniche, Oligoneuriidi e Betidi rappresentano casi intermedi, i Cenidi sono endogonici. Non è possibile stabilire ora se tale distinzione possa o no avere un valore filogenetico: è certo che una classificazione delle famiglie dell'ordine in base ai caratteri degli organi esterni maschili sconvolgerebbe quella seguita ora dalla maggior parte dei sistematici moderni. Essa si accosterebbe piuttosto alla vecchia classificazione di ULMER, 1920 ⁽¹⁾, ove le famiglie *Oligoneuriidae*, *Baëtidae* e *Caenidae* sono poste vicine.

RIASSUNTO

L'Autore studia lo sviluppo degli organi genitali esterni maschili negli stadi preimmaginali di numerose specie di Efemerotteri, appartenenti alle principali famiglie presenti in Italia. Le poche *n e a n i d i* finora note non mostrano tali organi. Le *s u b i m m a g i n i* li portano in forma sempre assai simile a quella delle immagini. Nelle *n i n f e* invece le condizioni sono molto varie e su questo stadio pertanto verte, essenzialmente, la trattazione.

Le specie appartenenti alle famiglie *Ephemeridae*, *Siphonuridae*, *Heptageniidae*, *Leptophlebiidae* ed *Ephemerellidae* presentano il comportamento più comune, tipico dell'ordine, che può essere riassunto come segue.

Nelle ninfe si riscontrano formazioni esterne (gonostili e peni ninfali) e quegli abbozzi interni (stiligero, gonostili e peni immaginali) che formeranno poi i genitali esterni degli adulti.

1. - *G o n o s t i l i n i n f a l i*, processi cavi, digitiformi, suddivisi o no in articoli, presenti al margine posteriore del 9° urosterno fino dalle prime età e notevolmente sviluppati nelle ultime. Il 9° urosterno si prolunga di solito sotto il 10° urite con una « lamina caudale »

⁽¹⁾ Ulmer G. — *Ubersicht über die Gattungen der Ephemeropteren, nebst Bemerkungen über einzelne Arten.* Stett. Ent. Zeit., 81, pp. 97-144, 1920.

che alcuni Autori considerano uno stiligero (per il fatto che porta i gonostili) ma che non è mai distinta dalla restante parte del 9° urosterno mediante un solco, così che nelle ninfe non risulta mai delimitata esternamente una regione che si possa chiamare stiligero.

2. - **Peni ninfali**, estroflessioni pari, subconiche, cave, di modesto sviluppo, sorgenti al limite fra 9° e 10° urite, di solito sul fondo di quella cavità, detta « cavità genitale », delimitata dalla lamina caudale del 9° urosterno e dal 10° urite. In tutte le età mantengono forma pressochè costante. L'apice dei peni ninfali non si introflette, di regola, a costituire un tratto dei dotti genitali (unica eccezione: *Oligoneuriella rhenana* Imh.); si ritiene pertanto che, se nelle immagini esistono, come pare, dotti eiaculatori di origine ectodermica, essi si formino solo nelle subimmagini.

3. - **Abbozzo dello stiligero immaginale**, lamina impari, membranosa, aderente al 9° urosterno internamente al corpo, le cui parti laterali, durante lo sviluppo della ninfa, si fanno via via più consistenti e danno origine ai gonocoxiti dell'immagine (contenenti i muscoli dei gonostili). Nell'evoluzione individuale lo stiligero deriva dunque sempre da un unico abbozzo impari, anche quando l'immagine presenta i due gonocoxiti bene distinti.

4. - **Abbozzi dei gonostili immaginali**, prominenze del margine posteriore dell'abbozzo dello stiligero, che si sviluppano entro i gonostili ninfali e sono precocemente suddivisi in articoli, anche quando questi ultimi restano inarticolari.

5. - **Abbozzi dei peni immaginali**, formazioni pari, che si sviluppano nella cavità del 9° urite, e di regola sono parzialmente contenuti nei peni ninfali, che li rivestono almeno nella parte distale. Si sviluppano rapidamente differenziando le loro diverse parti (piastra peniale, bracci peniali) così che nelle ninfe mature risultano molto simili a quelli delle immagini. I muscoli peniali si sviluppano precocemente. Nelle ninfe giovani o di media età quelli peniali estrinseci si inseriscono spesso all'abbozzo dello stiligero fino che i bracci peniali non sono abbastanza robusti per poterli ricevere (cosa che talora avviene solo nelle ninfe mature).

Le famiglie *Oligoneuriidae*, *Baëtidae* e *Caenidae* presentano caratteristiche proprie. Le prime due hanno i gonostili ninfali ridottissimi, così che gli abbozzi dei gonostili immaginali sono contenuti nella cavità del 9° urite. I Betidi inoltre mancano dei peni. Tale deficienza è compensata, almeno in parte, dall'abbozzo dello stiligero che differenzia nelle parti laterali anteriori i « bracci pseudopeniali » con la funzione di sostenere la parte posteriore dei defereni e ricevere l'inserzione dei « muscoli pseudopeniali » omologhi ai peniali estrinseci degli altri Efemerotteri. Le ninfe dei Cenidi, infine, sono prive di organi genitali esterni. Internamente al 9° urite esse presentano gli abbozzi degli organi immaginali: lo stiligero, i gonostili monoarticolati e i peni che, caso eccezionale, si mostrano fusi in un corpo unico fino dai primi stadi. Lo stiligero dei Cenidi resta una formazione interna al corpo anche nell'immagine ed offre inserzione ai muscoli peniali intrinseci ed estrinseci, dato che i peni non sviluppano nè la piastra nè i bracci peniali. Anche qui dunque, come nei Betidi, l'assenza dei peni o di parti di essi viene in qualche modo compensata dallo stiligero.

Da un punto di vista generale la presente ricerca conferma l'origine pari dei peni, ma pone in dubbio la loro derivazione dal 10° urite, specialmente per quanto riguarda la piastra peniale. Viene discussa inoltre l'origine dello stiligero, il cui primo abbozzo nelle ninfe è sempre impari. Se davvero, come tutti gli Autori affermano, lo stiligero degli Efemerotteri deriva dai primitivi coxopoditi del 9° urite, bisogna ammettere che la fusione di questi due pezzi sia avvenuta molto anticamente. La condizione dei Betidi (gonocoxiti indipendenti) parrebbe pertanto secondaria rispetto quella degli altri Efemerotteri, come del resto secondaria risulterebbe l'assenza dei peni.

L'autore infine osserva che nei riguardi delle modalità di sviluppo degli organi genitali esterni maschili, gli Efemerotteri si possono distinguere in forme **esogoniche** (organi genitali evolvendosi all'esterno del corpo: esempio tipico *Ephemera danica* Müll.) e in forme **endogoniche** (organi genitali evolvendosi all'interno del corpo: esempio tipico *Caenis macrura* Steph.). Fra le prime e le seconde esiste una gamma di comportamenti intermedi.

S U M M A R Y

The author studies the development of the exterior male reproductive organs during the pre-imaginal stages of many species of Ephemeroptera belonging to the principal families living in Italy. The few neanides presently known do not exhibit such organs. In the sub-imagoes they have always the same shape as in the imagoes; the nymphs, instead, exhibit very different conditions and, therefore, the author deals chiefly with this stage.

The species belonging to the families *Ephemeridae*, *Siphonuridae*, *Heptageniidae*, *Leptophlebiidae* and *Ephemerellidae* show the most common behaviour, typical of the order, which may be summarized as follows: The nymphs exhibit outer formations (gonostyles and nymphal penes) and those inner rudiments (styli, gonostyles and imaginal penes) which will form the exterior sexual organs of the adults.

1. — Nymphal gonostyles. These processes are hollow, finger-like, divided or not into joints; they are present in the posterior margin of the 9th urosternum since the first ages and noticeably developed in the last ages. The 9th urosternum usually extends under the 10th urite with a «caudal lamina», which some Authors regard as a styli (as it bears the gonostyles); this thin plate, however, is never distinct from the remaining part of the 9th urosternum by means of a furrow, so that in the nymphs a region, which may be called styli, is never delimited externally.

2. — Nymphal penes. These paired sub-conical hollow evaginations, which are moderately developed, arise between the 9th and 10th urites, usually at the bottom of the so called «genital cavity» delimited by the caudal lamina of the 9th urosternum and by the 10th urite. In all the stages they maintain their shape nearly unaltered. As a rule the apex of the nymphal penes does not introflex as to form a portion of the genital ducts (the sole exception is given by *Oligoneuriella rhenana* Imh.). Therefore it is thought that, if ejaculatory ducts ectodermal in origin are present, as it seems, in the imagoes, they become formed only in the sub-imagoes.

3. — Rudiment of the imaginal styli. This unpaired membranous plate is attached to the 9th urosternum in the interior of the body, the sides of which during the development of the nymph become more and more solid and give rise to the imaginal gonocoxites (containing the muscles of the gonostyles). Therefore in the individual evolution the styli takes always origin from an only unpaired rudiment, even though the imago exhibits the two gonocoxites well distinct.

4. — Rudiments of the imaginal gonostyles. They are outgrowths of the posterior edge of the styli rudiment, which develop within the nymphal gonostyles and precociously divide into joints, even if the latter remain inarticulated.

5. — Rudiments of the imaginal penes. These paired formations develop in the cavity of the 9th urite and, as a rule, are partly contained within the nymphal penes, which envelop them at least in their distal part. They develop rapidly differentiating their various parts (penial plate, penial arms) so that in the full-grown nymphs they are very like those of the imagoes. The penial muscles develop early. In the young or middle-aged nymphs the extrinsic muscles are often inserted into the rudiment of the styli up to the time when the penial arms are not strong enough to be able to support them (This fact sometimes happens only in the mature nymphs).

The families *Oligoneuriidae*, *Baëtidae* and *Caenidae* exhibit peculiar characteristics; in the first two families the nymphal gonostyles are very small, so that the rudiments of the imaginal gonostyles are contained within the cavity of the 9th urite. Moreover, the penes are wanting in the *Baëtidae* and the rudiment of the styli compensates at least to some extent for this deficiency; in the lateral-anterior parts the latter differentiates the «pseudo-penial arms» having the function to support the posterior part of the vasa deferentia and receive the insertion of the «pseudo-penial muscles», which are homologous with the ex-

trinsic penial muscles of the other Ephemeroptera. Finally, the external genital organs are absent in the nymphs of the *Caenidae*; within the 9th urite they exhibit the rudiments of the imaginal organs: styliger, one-jointed gonostyles and penes, which, exceptionally are coalescent in one body since the early stages. In the imago, too, the styliger remains a formation within the body and gives insertion to the intrinsic and extrinsic penial muscles, as the penes develop neither the penial plate nor the penial arms. Therefore, as in the *Baëtidae*, in this case, too, the styliger compensates somehow for the absence of the penes or parts of them.

From a general point of view this research confirms the paired origin of the penes, but raises doubts about their derivation from the 10th urite, particularly as regards the penial plate. Besides, the origin of the styliger, the first rudiment of which is always unpaired, is discussed. If really, as all the Authors affirm, the styliger of the Ephemeroptera derives from the primitive coxopodites of the 9th urite, it is necessary to admit that the coalescence of these two pieces happened in very ancient times. The condition of the *Baëtidae* (independent gonostyles) would seem to be secondary in respect of the conditions of the other Ephemeroptera as, of course, the absence of the penes would be secondary. At the end the author observes that, as regards the forms of development of the exterior male reproductive organs, the Ephemeroptera can be distinguished in *e s o g o n i c* forms (the reproductive organs develop outside the body: a typical example is given by *Ephemera danica* Müll.) and *e n d o g o n i c* forms (the reproductive organs develop inside the body: a typical example is given by *Caenis macrura* Steph.). Between the former and the latter there is a range of intermediate behaviours.