

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

| | | | | |
|----------------------------|--------|---------|-------|-------------------------|
| Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. A | Nr. 384 | 59 S. | Stuttgart, 29. 11. 1985 |
|----------------------------|--------|---------|-------|-------------------------|

Vergleichend-anatomische Untersuchung der abdominalen Muskulatur und der Gonoducte männlicher Ephemeroptera-Imagines (Insecta)

Comparative Anatomical Study of the Abdominal Musculature
and of the Gonoducts in Male Ephemeroptera-Imagines (Insecta)

Von Roland Grimm, Tübingen

Mit 45 Abbildungen und 2 Tabellen

Summary

(1) The external morphology of the abdominal segments is treated, and the differences of *Campsurus* spec. are pointed out (chapter 3.1., 4.1.).

(2) The pre-genital, genital and post-genital musculature of 18 genera (*Siphonurus*, *Siphloplecton*, *Callibaetis*, *Centroptilum*, *Cloeon*, *Oligoneuriella*, *Isonychia*, *Ecdyonurus*, *Rhithrogena*, *Leptophlebia*, *Habroleptoides*, *Ephemerella*, *Dolania*, *Potamanthus*, *Ephemerella*, *Hexagenia*, *Palingenia* and *Campsurus*), pertaining to 12 families, are compared, and a reconstruction of the ground-plan of the abdominal musculature is suggested (3.2., 4.2.).

(3) The male gonoducts of representatives of the families Siphonuridae, Metretopodidae, Ametropodidae, Baetidae, Oligoneuriidae, Heptageniidae, Leptophlebiidae, Ephemerellidae, Tricorythidae, Neophemeridae, Caenidae, Baetiscidae, Behningiidae, Potamanthidae, Ephemeridae, Palingeniidae and Polymitarcidae (33 genera altogether) are investigated (3.3.).

(4) The gonoducts consist of the mesodermal vasa deferentia (*Vd*) and the ectodermal ductus ejaculatorii which are equipped with an intima. The ejaculatory ducts (*De*) form the shorter terminal part of the gonoducts and commence only inside the penes, with exception of *Oligoneuriella* and *Baetisca* (4.3.2.).

(5) The gonoducts are in most cases completely separated. Junctions are present in *Baetis*, *Centroptilum* and *Cloeon* (cranial) as well as in *Epeorus*, *Rhithrogena*, *Tricorythodes* spec., *Ephemerella major*, *Hexagenia*, *Dolania* and *Ephoron* (caudal). In *Cloeon*, *Neophemerella* and *Baetisca* the gonoducts are united in a single terminal duct (4.3.1.).

(6) In the vasa deferentia (*Vd*) often a narrower cranial part in succession of the rudiments of the testes can be distinguished from a heavily swollen caudal part functioning as vesicula seminalis (*Vs*) (4.3.3.).

(7) The *Vd* can be divided, according to their musculature, into seven different types. The *De* are nearly always lacking any muscles and only in *Oligoneuriella* and *Baetisca* they are equipped in their whole length with musculature (4.3.4.).

(8) Possibilities of sperm transport and sperm transfer are discussed. Two different types of sperm pumps have been observed (4.4.):

- a) The sperm pump consists of the caudal part of the Vd, which is surrounded by a mighty layer of ring muscles. The sperm transfer is certainly performed by peristaltic movements of the ring musculature. This type of pump was recorded only in representants of the family Leptophlebiidae and in the genera *Hexagenia*.
- b) The sperm transfer is achieved by contraction of the penis muscle M34; this leads to a decrease of the volume of the copulatory organ. This type is found in the genera *Siphonurus*, *Ameletus*, *Parameletus*, *Siphloplecton*, *Oligoneuriella*, *Isonychia*, *Coloburiscoides*, *Ephemerella*, *Tricorythodes*, *Potamanthus*, *Hexagenia*, *Ephoron*, *Palingenia*, *Neophemera* and *Baetisca*. In *Hexagenia* both pump types are present.

(9) The ultrastructure of the spermatozoa of *Siphonurus croaticus* (Siphonuridae) and *Habrophlebia lauta* (Leptophlebiidae) is compared. The spermatozoa of *H. lauta* are devoid of a flagellum and are therefore not able to propel themselves. Light-microscopic investigations proved this condition to exist also in other representatives of the family Leptophlebiidae. The assumption is promoted that the formation of the ring muscle pump in Leptophlebiidae has to be seen in direct connection with the loss of the spermatozoa to be able to propel themselves (3.4., 4.4.).

Zusammenfassung

1. Es wird auf die äußere Morphologie der Abdomensegmente eingegangen und dabei vor allem auf die Abweichungen bei *Campsurus* spec. hingewiesen (Kapitel 3.1., 4.1.).

2. Die praegenitale, genitale und postgenitale Muskulatur von 18 Gattungen (*Siphonurus*, *Siphloplecton*, *Callibaetis*, *Centroptilum*, *Cloeon*, *Oligoneuriella*, *Isonychia*, *Ecdyonurus*, *Rhithrogena*, *Leptophlebia*, *Habroleptoides*, *Ephemerella*, *Dolania*, *Potamanthus*, *Ephemera*, *Hexagenia*, *Palingenia* und *Campsurus*), die 12 Familien angehören, wird verglichen und es wird versucht, einen Grundplan der abdominalen Muskulatur aufzustellen (Kap. 3.2., 4.2.).

3. Die männlichen Gonoducte von Vertretern der Familien Siphonuridae, Metretopodidae, Ametropodidae, Baetidae, Oligoneuriidae, Heptageniidae, Leptophlebiidae, Ephemerellidae, Tricorythidae, Neophemeridae, Caenidae, Baetiscidae, Behningiidae, Potamanthidae, Ephemeridae, Palingeniidae und Polymitarciidae (insgesamt 33 Gattungen) wurden untersucht (3.3.).

4. Die Gonoducte bestehen aus den mesodermalen Vasa deferentia (Vd) und den ektodermalen, mit einer Intima versehenen, Ductus ejaculatorii (De). Letztere bilden den kürzeren Endabschnitt und beginnen, mit Ausnahme von *Oligoneuriella* und *Baetisca*, erst innerhalb der Penes (4.3.2.).

5. Die Gonoducte sind meist in ihrem ganzen Verlauf getrennt. Kommunikationen treten bei *Baetis*, *Centroptilum* und *Cloeon* (cranial) sowie bei *Epeorus*, *Rhithrogena*, *Tricorythodes* spec., *Ephemerella major*, *Hexagenia*, *Dolania* und *Ephoron* (caudal) auf. Zu einem unpaaren Endabschnitt vereinigen sich die Gonoducte bei *Cloeon*, *Neophemera* und *Baetisca* (4.3.1.).

6. Bei den Vd lassen sich oft ein schmalerer, cranialer, sich an die Reste der Testes anschließender Teil und ein caudaler, stark angeschwollener Teil unterscheiden, der als Vesicula seminalis (Vs) fungiert (4.3.3.).

7. Die Vd lassen sich aufgrund der Eigenmuskulatur in sieben verschiedene Typen einteilen. Die De sind fast immer muskellos und nur bei *Oligoneuriella* und *Baetisca* in ihrer ganzen Länge mit Eigenmuskulatur versehen (4.3.4.).

8. Möglichkeiten des Spermatransports und Spermatransfers werden diskutiert. Es wurden 2 verschiedene Typen von Spermapumpen festgestellt (4.4.):

- a) Die Spermapumpe besteht aus dem caudalen Teil der Vd, der von einer mächtigen Ringmuskelschicht umgeben ist. Der Spermatransfer erfolgt sicherlich durch peristaltische Bewegung dieser Ringmuskulatur. Dieser Pumpentyp wurde nur bei den Vertretern der Familie Leptophlebiidae und bei der Gattung *Hexagenia* festgestellt.
- b) Der Spermatransfer erfolgt durch Kontraktion des im Penis befindlichen Penismuskels M34, was zu einer Volumenverringerung des Kopulationsorganes führt. Dies ist bei den Gattungen *Siphonurus*, *Ameletus*, *Parameletus*, *Siphloplecton*, *Oligoneuriella*, *Isonychia*, *Coloburiscoides*, *Ephemerella*, *Tricorythodes*, *Potamanthus*, *Hexagenia*, *Ephoron*, *Palingenia*, *Neophemera* und *Baetisca* der Fall. Bei *Hexagenia* sind also beide Pumpentypen vorhanden.

9. Die Ultrastruktur der Spermatozoen von *Siphonurus croaticus* (Siphonuridae) und *Habrophlebia lauta* (Leptophlebiidae) wird verglichen. Die Spermatozoen von *H. lauta* sind

geißellos und besitzen keine Eigenbeweglichkeit mehr. Lichtmikroskopisch konnte dieser Befund auch bei den anderen untersuchten Vertretern der Leptophlebiidae festgestellt werden. Es wird vermutet, daß die Ausbildung der Ringmuskelpumpe bei den Leptophlebiidae in direktem Zusammenhang mit dem Verlust der Eigenbeweglichkeit der Spermatozoen steht (3.4., 4.4.).

Inhalt

| | |
|--|----|
| 1. Einleitung | 4 |
| 2. Material und Methoden | 5 |
| 2.1. Untersuchte Taxa | 5 |
| 2.2. Hinweise zur Methodik | 6 |
| 3. Ergebnisse | 6 |
| 3.1. Äußere Morphologie der Abdomensegmente | 6 |
| 3.2. Muskulatur der Abdomensegmente | 9 |
| 3.2.1. <i>Campsurus</i> spec. | 9 |
| 3.2.2. <i>Palingenia longicauda</i> | 11 |
| 3.2.3. <i>Potamanthus luteus</i> | 13 |
| 3.2.4. <i>Dolania americana</i> | 14 |
| 3.2.5. <i>Hexagenia limbata occulta</i> , <i>Ephemera danica</i> | 16 |
| 3.2.6. <i>Siphonurus croaticus</i> , <i>Siphonurus alternatus</i> | 17 |
| 3.2.7. <i>Oligoneuriella rhenana</i> | 19 |
| 3.2.8. <i>Isonychia</i> spec. | 21 |
| 3.2.9. <i>Siphloplecton speciosum</i> | 23 |
| 3.2.10. <i>Rhithrogena semicolorata</i> , <i>Ecdyonurus torrentis</i> | 23 |
| 3.2.11. <i>Cloeon dipterum</i> , <i>Centroptilum luteolum</i> , <i>Callibaetis floridanus</i> | 25 |
| 3.2.12. <i>Leptophlebia cupida</i> , <i>Habroleptoides modesta</i> | 27 |
| 3.2.13. <i>Ephemerella major</i> | 27 |
| 3.3. Die männlichen Ausleitungsgänge | 29 |
| 3.3.1. <i>Rhithrogena semicolorata</i> | 30 |
| 3.3.2. <i>Ecdyonurus torrentis</i> , <i>Stenonema vicarium</i> , <i>Stenacron coralina</i> | 31 |
| 3.3.3. <i>Epeorus vitreus</i> , <i>Epeorus sylvicola</i> , <i>Pseudiron</i> spec. | 32 |
| 3.3.4. <i>Siphonurus occidentalis</i> , <i>Siphonurus alternatus</i> , <i>Ameletus inopinatus</i> , <i>Ameletus oregonensis</i> , <i>Isonychia rufa</i> | 32 |
| 3.3.5. <i>Siphonurus croaticus</i> , <i>Parameletus chelififer</i> | 32 |
| 3.3.6. <i>Coloburiscoides munionga</i> | 34 |
| 3.3.7. <i>Siphloplecton speciosum</i> | 34 |
| 3.3.8. <i>Ametropus eatoni</i> | 34 |
| 3.3.9. <i>Oligoneuriella rhenana</i> | 34 |
| 3.3.10. <i>Habroleptoides modesta</i> , <i>Habrophlebia lauta</i> , <i>Leptophlebia vespertina</i> | 36 |
| 3.3.11. <i>Cloeon dipterum</i> , <i>Centroptilum luteolum</i> | 36 |
| 3.3.12. <i>Baetis rhodani</i> , <i>Baetis muticus</i> , <i>Callibaetis floridanus</i> | 37 |
| 3.3.13. <i>Ephemerella major</i> , <i>Ephemerella ignata</i> | 39 |
| 3.3.14. <i>Tricorythodes minutus</i> , <i>Tricorythodes</i> spec. | 39 |
| 3.3.15. <i>Caenis</i> | 39 |
| 3.3.16. <i>Baetisca rogersi</i> | 39 |
| 3.3.17. <i>Neophemera youngi</i> | 40 |
| 3.3.18. <i>Ephoron album</i> | 40 |
| 3.3.19. <i>Dolania americana</i> | 40 |
| 3.3.20. <i>Palingenia longicauda</i> | 40 |
| 3.3.21. <i>Potamanthus luteus</i> , <i>Potamanthus myops</i> | 40 |
| 3.3.22. <i>Ephemera danica</i> | 40 |
| 3.3.23. <i>Hexagenia limbata occulta</i> , <i>Hexagenia bilineata</i> | 41 |
| 3.4. Spermatozoen von <i>Siphonurus aestivalis</i> und <i>Habrophlebia lauta</i> | 42 |
| 4. Auswertung und Diskussion | 44 |
| 4.1. Äußere Morphologie der Abdomensegmente | 44 |
| 4.2. Muskulatur der Abdomensegmente | 45 |
| 4.2.1. VII. Abdomensegment. | 46 |

| | |
|--|----|
| 4.2.2. VIII. Abdomensegment | 47 |
| 4.2.3. IX. Abdomensegment | 48 |
| 4.2.4. X. und XI. Abdomensegment | 49 |
| 4.3. Die männlichen Ausleitungsgänge | 51 |
| 4.3.1. Verschmelzungstendenzen bei den männlichen Gonoducten | 51 |
| 4.3.2. Der Ductus ejaculatorius | 52 |
| 4.3.3. Die Vasa deferentia. | 53 |
| 4.3.4. Die Eigenmuskulatur der Gonoducte | 53 |
| 4.4. Möglichkeiten der Spermaauspressung | 54 |
| 5. Verzeichnis der Abkürzungen | 56 |
| 6. Literatur | 56 |

1. Einleitung

Die Ephemeroptera gehören innerhalb der Insecta zu den Gruppen, bei denen flüssiges Sperma übertragen wird (GHILAROV 1961, SCHLEE 1969), im Gegensatz zur Übertragung mittels Spermatophoren. Dazu besitzen einige Gruppen sogenannte Spermapumpen. Solche wurden unter anderem bei den Plecoptera (BRINCK & FROEHLICH 1960), Thysanoptera (KLOCKE 1926), Psylliformes (SCHLEE 1969), Aphaniptera (GÜNTHER 1961), Mecoptera (GRELL 1942, MICKOLEIT 1971) und Diptera (NEUMANN 1958) festgestellt.

Vertreter der Ephemeroptera, nämlich *Rhithrogena semicolorata* Curtis und *Cloeon* spec., untersuchte erstmals SCHLEE (1969) in Hinsicht auf den Spermatransfer. Während bei diesen beiden Arten keine Spermapumpe gefunden wurde, stellte GRIMM (1977) eine solche bei *Habrophlebia lauta* fest. Die dabei offenbar gewordene Verschiedenheit der Gonoducte in der Wandstruktur und in der Gestaltung, wies auf eine Spezialisierung innerhalb der Ephemeroptera hin. Dies war der Anlaß, vergleichende Untersuchungen an Vertretern möglichst vieler Familien durchzuführen, um so einen Überblick über die Gestaltung der Gonoducte bei den männlichen Imagines der Ephemeroptera zu erhalten.

Da für den Spermatransport und Spermatransfer jedoch nicht immer nur die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge verantwortlich ist (LEVY 1948, BRINCK & FROEHLICH 1960), wurde auch die abdominale Muskulatur vergleichend-anatomisch untersucht.

Genauere Angaben über die Muskulatur der praegenitalen Abdomensegmente einiger Ephemeroptera finden wir erstmals bei DÜRKEN (1907). Diese Kenntnisse wurden durch BRINCK (1957), GRANDI (1962) und BIRKET-SMITH (1971) erweitert, der eine ausführliche Beschreibung der gesamten Abdomenmuskulatur von *Povilla adusta* Navas gab. Die Muskulatur der männlichen Genitalanhänge wurden von BIRKET-SMITH (1971), BRINCK (1957), GRANDI (1960 a,b, 1964), LEVY (1948) und SNODGRASS (1936, 1957) untersucht.

Erste anatomisch-histologische Angaben über die männlichen Ausleitungsgänge der Ephemeroptera sind bei JOLY (1877), PALMÉN (1884), HEINER (1915) und DRENKELFORT (1910) zu finden. Eine ausführliche Beschreibung der inneren männlichen Genitalien, einschließlich ihrer Histologie, gaben NEEDHAM, TRAVER & HSU (1935). Diese Beschreibung basiert auf Untersuchungen an einem Vertreter der Gattung *Stenonema*. LEVY (1948) studierte die männlichen Ausleitungsgänge von *Hexagenia limbata occulta* (Walker) und verglich sie mit denen von sechs weiteren Arten. Weitere Angaben folgten bei BRINCK (1957), der sich vor allem mit den Fortpflanzungsorganen und dem Paarungsverhalten der Ephemeroptera befaßte und bei WISLEY (1965). QADRI (1940) berücksichtigte in seiner Untersuchung über die Entwicklung der Genitalien und ihrer Ausleitungsgänge bei den orthopteroiden Insekten auch die Ephemeroptera. Die Entwicklung der inneren männlichen Reproduktionsorgane stand auch bei SOLDÁN (1979 a) im Vordergrund. Untersu-

chungen, die auf Möglichkeiten der Spermaübertragung ausgerichtet waren, führten SCHLEE (1969) und GRIMM (1977) durch.

Für die Überlassung wertvollen Materials möchte ich auch an dieser Stelle folgenden Damen und Herren meinen herzlichen Dank aussprechen: Dr. N. W. BRITT (Columbus), Dr. J. E. BRITTAIN (Oslo), Dr. I. CAMPBELL (Caulfield), Dr. G. F. EDMUNDS jr. (Salt Lake City), W. S. ETTINGER (Pottstown), Dr. W. FLOWERS (Tallahassee), Dr. C. R. FREMLING (Winona), C. L. GODINHO (Rio de Janeiro), Dr. T. JADŹDŹEWSKA (Łódź), Dr. C. F. JENSEN (Århus), Dr. B. KONDRATIEFF (Blacksburg), Dr. V. LANDA (Prag), Dr. D. M. LEHMKUHL (Saskatoon), Dr. W. P. McCAFFERTY (West Lafayette), Dr. W. L. PETERS (Tallahassee), Dr. V. PUTHZ (Schlitz), Dr. O. SÖDERSTRÖM (Umeå).

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchte Taxa

Siphonuridae

Siphonurinae

Siphonurus croaticus Ulmer 1920, *S. alternatus* (Say 1824), *S. occidentalis* (Eaton 1885); — *Ameletus inopinatus* Eaton 1887, *A. oregonensis* McDunnough 1933; — *Parameletus chelifera* Bengtsson 1908

Metretopodidae

Siphloplecton speciosum Traver 1932

Ametropodidae

Ametropus eatoni Brodsky 1930

Baetidae

Baetis rhodani (Pictet 1843—1845), *B. muticus* Linnaeus 1758; — *Callibaetis floridanus* Banks 1900; — *Centroptilum luteolum* (Müller 1776); — *Cloeon dipterum* (Linnaeus 1761)

Oligoneuriidae

Oligoneuriinae

Oligoneuriella rhenana (Imhoff 1852)

Isonychiinae

Isonychia rufa McDunnough 1931, *Isonychia* spec.

Coloburiscinae

Coloburiscoides munionga (Tillyard 1933)

Heptageniidae

Heptageniinae

Epeorus sylvicola Pictet 1865, *E. vitreus* (Walker 1853); — *Ecdyonurus torrentis* Kimmins 1942; — *Rhithrogena semicolorata* (Curtis 1834); — *Stenacron coralina* (Banks 1914); — *Stenonema vicarium* (Walker 1853)

Pseudironinae

Pseudiron spec.

Leptophlebiidae

Leptophlebia vespertina (Linnaeus 1758), *L. cupida* (Say 1823); — *Habroleptoides modesta* (Hagen 1864); — *Habrophlebia lauta* Eaton 1884; — *Thraulodes* spec.

Ephemerellidae

Ephemerellinae

Ephemerella ignata (Poda 1761), *E. major* (Klapalek 1905)

Tricorythidae

Leptohyphinae

Tricorythodes minutus Traver 1935, *Tricorythodes* spec.

Neophemeridae

Neophemera youngi Berner 1953

Caenidae

Caenis macrura Stephens 1835, *C. horaria* (Linnaeus 1758), *C. rivulorum* Eaton 1884

Baetiscidae

Baetisca rogersi Berner 1940

Behningiidae

Dolania americana Edmunds & Traver 1959

Potamanthidae

Potamanthus luteus (Linnaeus 1767), *P. myops* (Walsh 1863)

Ephemeridae

Ephemerinae

Ephemera danica Müller 1764; — *Hexagenia bilineata* (Say 1824), *H. limbata occulta* (Walker 1853)

Palingeniidae

Palingeniinae

Palingenia longicauda (Olivier 1791)

Polymitarcidae

Polymitarcinae

Ephoron album (Say 1824)

Campsurinae

Campsurus spec.

2.2. Hinweise zur Methodik

Die Untersuchung erfolgte durch manuelle Präparation unter dem Stereomikroskop — wozu die Tiere manchmal vorher mit Borax-Carmin angefärbt wurden — und durch Rekonstruktion von Serienschritten. Vor dem Schneiden wurde das Abdomen abgetrennt, entwässert und schließlich in Paraplast eingebettet. Die Schnittdicke betrug 3—5µm. Gefärbt wurde in Hämalan nach MAYER oder Hämatoxylin nach DELAFIELD, in Eosin sowie in Azan nach HEIDENHAIN. Bei der manuellen Präparation zur Untersuchung der Muskulatur wurde das Abdomen halbiert und danach Tracheen, Darm, Fettkörper etc. entfernt. Zur Anfertigung der Zeichnungen wurde eine Netzstrichplatte verwendet.

Zur ultrastrukturellen Untersuchung der Spermatozoen wurden die Tiere in 3%igem Serra Glutaraldehyd in 0,1 M Kakodylatpuffer bei einem pH-Wert von 7,3 fixiert. Bei *S. croaticus* wurden dazu die hinteren Abdomensegmente abgetrennt, während bei *H. lauta* die ganzen Tiere fixiert wurden. Die Fixierzeit betrug 30 bis 40 Minuten. Danach wurde das Material in 0,1 M Kakodylatpuffer aufbewahrt. Vor dem Nachfixieren in 2%igem OsO₄ in 0,1 M Kakodylatpuffer bei pH 7,3 wurden die Vasa deferentia herauspräpariert und nach dem Entwässern in Epon eingebettet. Die Schnitte wurden mit einem LKB Bromma Ultramicrotomsystem 2128 hergestellt, mit Uranylacetat und Bleicitrat nachkontrastiert und mit einem SIEMENS Elmiskop 102 untersucht.

3. Ergebnisse

3.1. Äußere Morphologie der Abdomensegmente

Die praegenitalen Abdomensegmente bestehen aus Tergum und Sternum, die lateral durch eine in der Regel schmale Membran miteinander verbunden sind. Bei *Campsurus* und *Palingenia* ist diese Membran in den Segmenten II bis VII als breite Pleuralfläche ausgebildet. Diese ist auch bei *Ephoron* und *Potamanthus* vorhanden, aber wesentlich schwächer ausgebildet und fehlt vom VIII. Segment ab.

Auch bei den Genital- und Postgenitalsegmenten treten Unterschiede auf. Die äußeren männlichen Genitalien bestehen nach MATSUDA (1976) aus den paarigen, medianen Penes (*Pen*, Abb. 1) und den lateralen „claspers“. Diese setzen sich aus den distalen Styli (*Sty*, Abb. 1) und einer proximalen Platte zusammen (*Gc*, Abb. 1), die am caudalen Rand des IX. Sternum ansetzt und ein Verschmelzungsprodukt der beiden Gonocoxite (Coxopodite bei SNODGRASS 1936, 1957) des IX. Segments ist. Die Gonocoxite können jedoch auch noch vollständig getrennt oder nur teilweise (Abb. 1) vereinigt sein. Während BRINCK (1957) dieses Verschmelzungsprodukt als „styliker“ bezeichnet, versteht MATSUDA (1976) darunter eine, bei manchen Ephemeroptera vorkommende, sich vom Rest der Gonocoxite

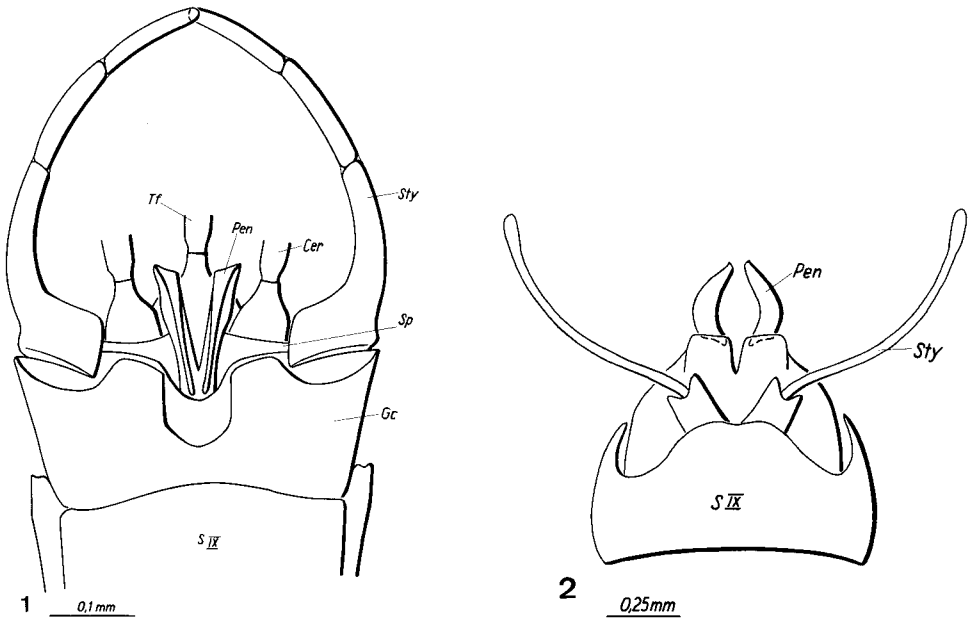


Abb. 1—2. ♂ Genitalsegmente, ventral. — 1. *Habrophlebia lauta*, — 2. *Campsurus* spec.

abhebende Anschwellung, an welcher der Stylus inseriert und die den Stylusmuskel beinhaltet. Einzig bei *Campsurus* spec. artikulieren die zweigliedrigen Styli direkt am Sternum IX (Abb. 2). Die Styli dienen zum Festhalten des ♀ während der Begattung und sind maximal sechsgliedrig (VÉRRIER & BRINCK 1970).

Charakteristisch für die Ephemeroptera ist nach SNODGRASS (1936, 1957) auch das Vorhandensein von paarigen Penes, die jedoch sehr verschiedenartig aussehen können und manchmal vollständig miteinander verschmolzen sind oder sogar fehlen. Nach SNODGRASS (1957) werden die Penes (*Pen*, Abb. 1) von zwei Platten oder nur von einer Platte in

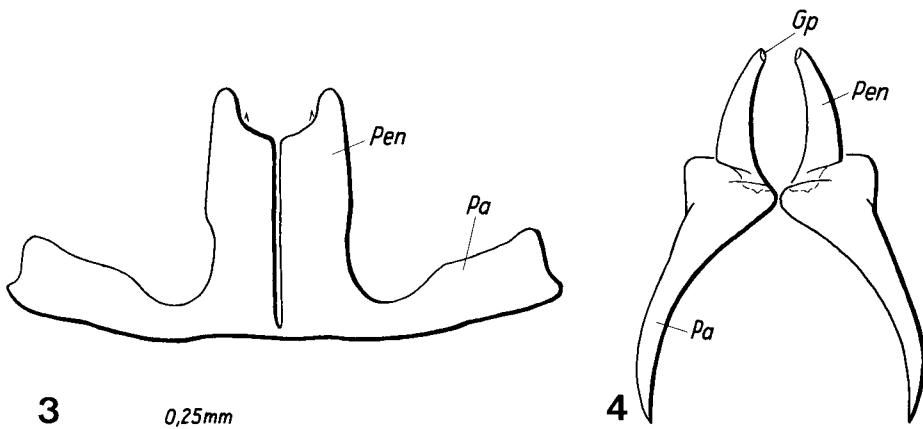


Abb. 3—4. Penis und Penisarm, dorsal. — 3. *Ephemera danica*, — 4. *Campsurus* spec.

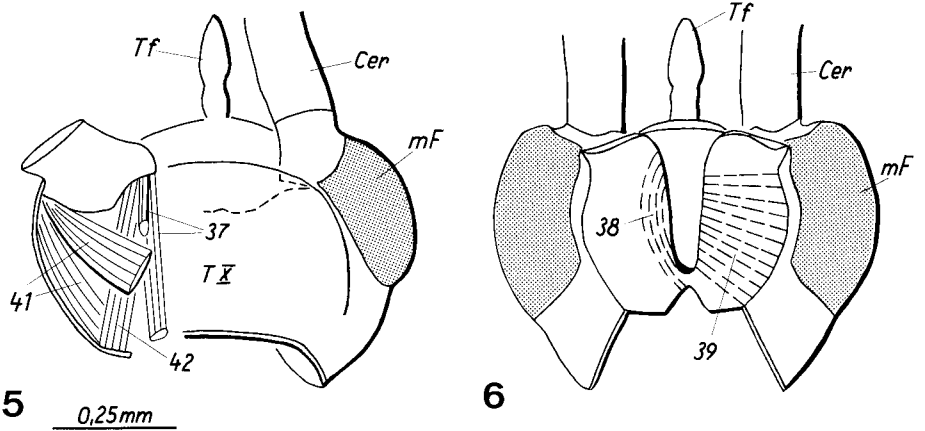


Abb. 5—6. *Campsurus* spec., postgenitale Segmente. — 5. Dorsalansicht; links sind das Tergum X und die Pleuralfäche teilweise entfernt; — 6. Ventralansicht.

der Membran zwischen dem Sternum IX und den Paraprocta getragen. Diese Platte kann als Penisarm (*Pa*, Abb. 3) ausgebildet sein (BRINCK 1957), der lateral mit dem Sternum IX in Verbindung steht. Penis und Penisplatte sind in der Regel miteinander verschmolzen. Eine Ausnahme macht nur *Campsurus* spec. Hier ist der Penis mit der Penisplatte gelenkig verbunden (Abb. 4).

Die postgenitalen Segmente bilden einen teilweise verschmolzenen Komplex. An das deutlich erhaltene Tergum X (T X, Abb. 5, 7) schließen sich ventral, wie MATSUDA (1976) zeigt, die Subanalplatten (*Sp*, Abb. 8; Paraprocte bei BRINCK 1957 und SNODGRASS 1957) an, die den Anus umgeben. Mediocaudal setzen an diesen Komplex das Tergum XI (T XI, Abb. 7; Epiprocte bei BRINCK 1957) und lateral davon die Cerci (*Cer*, Abb. 5, 7) an. Bei *Campsurus*, *Ephoron*, *Palingenia* und *Oligoneuriella* hat das Tergum X einen breiten

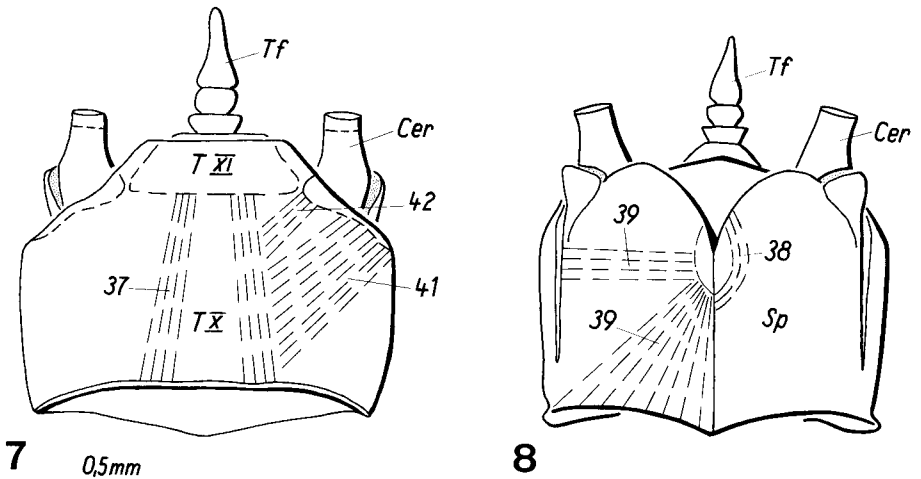


Abb. 7—8. *Siphonurus croaticus*, postgenitale Segmente. — 7. Dorsalansicht, — 8. Ventralansicht.

lateralen Anteil. Dieser ist bei *Campsurus* nur im cranialen Drittel vollständig ausgebildet (Abb. 5, 6) und setzt sich ventral, caudad als schmale Spange entlang der Subanalplatte fort (Abb. 6). Der übrige Teil der lateralen Fläche ist membranös (*mF*, Abb. 5, 6) und erinnert stark an die Pleuralfläche der Segmente II bis VII.

3.2. Muskulatur der Abdomensegmente

Im folgenden wird die praegenitale, genitale und postgenitale Muskulatur von Vertretern aus 18 Gattungen verglichen, die 12 Familien angehören. Die Muskeln, die zur Aufhängung des Rectums dienen, wurden nicht berücksichtigt. Auf eine Benennung der Muskeln wurde zugunsten einer fortlaufenden Numerierung verzichtet. Vermutlich homologe Muskeln erhielten gleiche Zahlen. Eine Lücke in der fortlaufenden Numerierung der Muskulatur einer Art bedeutet folglich, daß bei dieser ein bei anderen Ephemeroptera gefundener Muskel fehlt. Angaben wie „unter, über, verdeckt“ beziehen sich immer auf die Betrachtung von innen nach außen. Soweit nicht anders erwähnt, handelt es sich auch immer um paarig angelegte, das heißt in beiden Segmenthälften vorhandene Muskeln. Eine vergleichende Übersicht der bei den untersuchten Gattungen festgestellten Muskeln gibt Tab. 1.

3.2.1. *Campsurus* spec.

3.2.1.1. VII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M1 ist ein sehr breiter Muskel, der vom cranialen Rand des Tergum zum cranialen Rand des folgenden Tergum zieht (Abb. 9).

M3 beginnt ungefähr hinter der Hälfte des Segments (Abb. 9) lateral am Tergum und zieht, leicht konvergierend, schräg zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum. Die craniale Hälfte des M3 wird von M1 verdeckt.

Sternaler Längsmuskel:

M5 stellt wie sein dorsales Gegenstück ebenfalls ein sehr breites Muskelband dar (Abb. 9) und zieht vom cranialen Rand des Sternum zum cranialen Rand des folgenden Sternum.

Tergosternalmuskeln:

M8 beginnt kurz hinter dem craniolateralen Rand des Tergum, dorsal von M10 (Abb. 9) und zieht schräg zum craniolateralen Rand des folgenden Sternum.

M9 verbindet Tergum und Sternum in den caudalen $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ des Segments und wird durch einen mehr oder weniger deutlichen Spalt in einen frontalen und einen caudalen Teil gegliedert (Abb. 9).

M10 beginnt unmittelbar vor dem Stigma (Abb. 9) an der craniolateralen Ecke des Sternum und zieht zur craniolateralen Ecke des Tergum.

M11 ist ein sehr kräftiger Muskel, der vom ventrocranialen Bereich der Pleuralfalte schräg zu ihrem dorsocaudalen zieht (Abb. 9).

3.2.1.2. VIII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M12 und **M14** entsprechen M1 und M3 (Abb. 9).

Sternaler Längsmuskel:

M16 entspricht M5 (Abb. 9).

Tergosternalmuskeln:

M19 entspricht M8 (Abb. 9), beginnt jedoch erst nach ca. $\frac{1}{4}$ des Segments.

M20 ist ein einheitlicher Muskel, dessen dorsoventral gerichteten Fasern caudal vom Stigma beginnen und ohne Unterbrechung bis zum Segmentende vorhanden sind (Abb. 9). Die

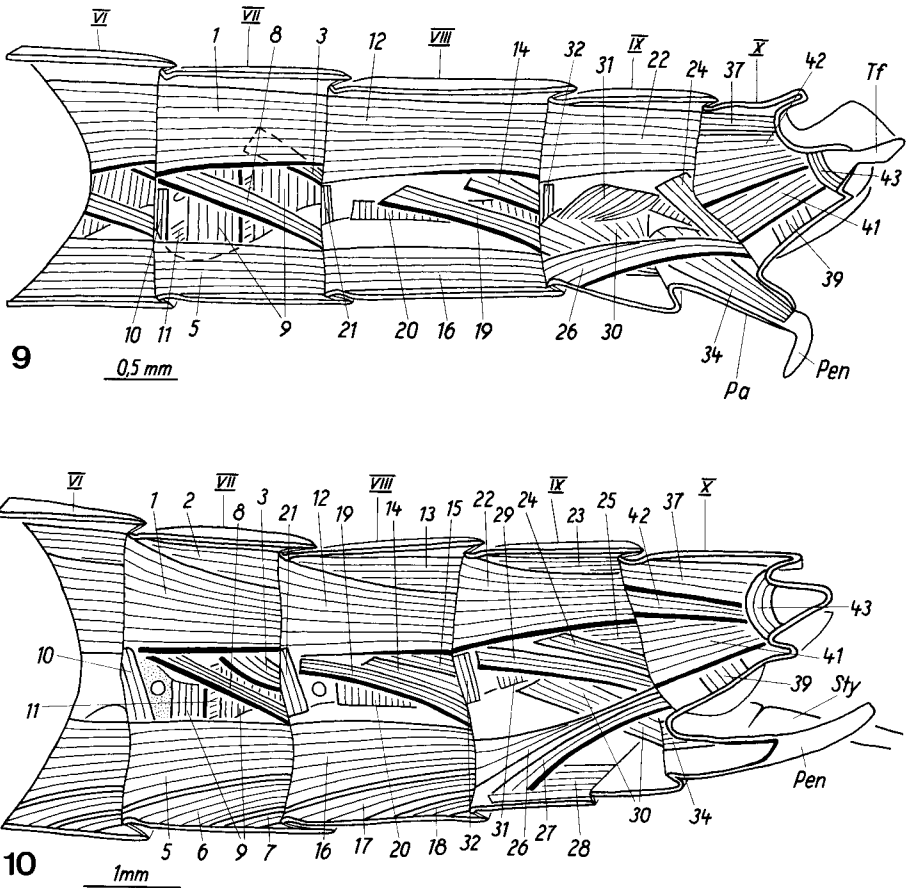


Abb. 9—10. Abdomenenenden median. — 9. *Campsurus* spec., — 10. *Palingenia longicauda*.

Muskelfasern sind nur noch halb so lang wie bei M8, da durch den Wegfall der Pleuralfalte die lateralen Ränder von Tergum und Sternum einander näher gerückt sind.

M21 entspricht M10 (Abb. 9).

3.2.1.3. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22 entspricht M1 (Abb. 9), konvergiert caudad jedoch wesentlich stärker als in den vorhergehenden Segmenten.

M24 beginnt im caudalen Viertel des Segments am lateralen Rand des Tergum IX und zieht zum cranio-lateralen Rand des Tergum X (Abb. 9).

Sternale Längsmuskeln:

M26 zieht vom cranialen Rand des Sternum IX schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte (Abb. 9).

M30 ist ein flächig ausgebildeter Muskel (Abb. 9), der, sowohl vom cranialen als auch vom lateralen Rand des Sternum IX ausgehend, zum cranialen Rand des Penisarms zieht. Einige Fasern des medialen Teils von M30 ziehen vermutlich zum Basalglied der Styli. Dies konnte jedoch nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Tergosternalmuskeln:

M31 verbindet Tergum und Sternum. Die parallel verlaufenden Muskelfasern sind leicht caudad geneigt (Abb. 9). In der cranialen Hälfte sind sie ungefähr doppelt so lang wie in der caudalen Hälfte.

M32 entspricht **M21** (Abb. 9).

M33 ist ein kräftiger Muskel, der von **M24** verdeckt wird und die ventrocaudale Ecke des Tergum IX mit dem Penisarm verbindet.

Penismuskel:

M34 ist ein kräftiger, gestreckter Muskel, der am cranialen Rand des Penisarms (Gonocoxa, Pa, Abb. 9) beginnt und an der Basis des Penis (Pen, Abb. 9) inseriert.

3.2.1.4. X. und XI. Abdomensegment

M37 besteht aus zwei schmalen Muskelsträngen (Abb. 5), wovon der eine vom cranialen Rand des Tergum X zur dorsomedianen Cercusbasis zieht. Der andere Teil ist viel kürzer und beginnt erst im caudalen Drittel am Tergum X. Er inseriert ebenfalls an der dorsomedianen Cercusbasis.

M38 ist von halbmondförmiger Gestalt und verbindet den cranialen Rand der Subanalplatte mit dem caudalen Rand derselben (Abb. 6).

M39 bedeckt die Subanalplatte und zieht vom ventralen Rand des Tergum X zum Anus. Die Insertionsstelle liegt ventral von **M38** (Abb. 6).

M41 hat seinen Ursprung am craniolateralen Rand des Tergum X und inseriert an der lateralen Cercusbasis. **M41** ist insgesamt ein breiter Muskel, der sich in zwei Teile gliedert (Abb. 5).

M42 beginnt lateral von **M37** am cranialen Rand des Tergum X und zieht zur medianen Cercusbasis, wo er ventral von **M37** inseriert (Abb. 5).

M43 verbindet den ventralen Rand von Tergum XI mit dessen dorsalen Rand (Abb. 9).

M44 ist ein in der Cercusbasis befindlicher Dorsoventral-Muskel.

3.2.2. *Palingenia longicauda***3.2.2.1. VII. Abdomensegment****Tergale Längsmuskeln:**

M1 ist ein breiter, flächiger Muskel, der vom cranialen Rand des Tergum zum cranialen Rand des folgenden Tergum zieht (Abb. 10). Die frontale Ursprungsfläche ist breiter als die caudale Insertionsfläche, das heißt der Muskel konvergiert caudad.

M2 ist nur etwa halb so breit wie **M1** und zieht ebenfalls vom cranialen Rand des Tergum zum cranialen Rand des folgenden Tergum (Abb. 10). **M2** liegt dorsal von **M1** und nimmt vor allem die dorsale Fläche des Tergum ein. Frontal wird **M2** nahezu vollständig von **M1** verdeckt. Caudad wird er allmählich immer mehr sichtbar und an der Insertionsstelle ist ungefähr die Hälfte des Muskelbandes zu erkennen (Abb. 10).

M3 (Abb. 10) entspricht den Angaben bei *Campsurus*.

Sternale Längsmuskeln:

M5 ist das ventrale Gegenstück zu **M1** und zieht vom cranialen Rand des Sternum zum cranialen Rand des folgenden Sternum (Abb. 10).

M6 nimmt die ventrale Fläche des Sternum ein und ist nur etwa halb so breit wie **M5**. **M6** beginnt kurz hinter dem cranialen Rand des Sternum und zieht, parallel zu **M5** verlaufend, zum cranialen Rand des folgenden Sternum (Abb. 8).

M7 ist ein äußerst schmaler Muskel nahe der ventralen Mittellinie, der erst nach ca. $\frac{1}{3}$ des Segments beginnt und parallel zu **M6** verlaufend zum cranialen Rand des folgenden Sternum zieht.

Tergosternalmuskeln:

M8, **M9**, **M10** und **M11** (Abb. 10, 11) entsprechen den Angaben bei *Campsurus*.

3.2.2.2. VIII. Abdomensegment**Tergale Längsmuskeln:**

M12 und **M13** (Abb. 10) entsprechen **M1** und **M2**.

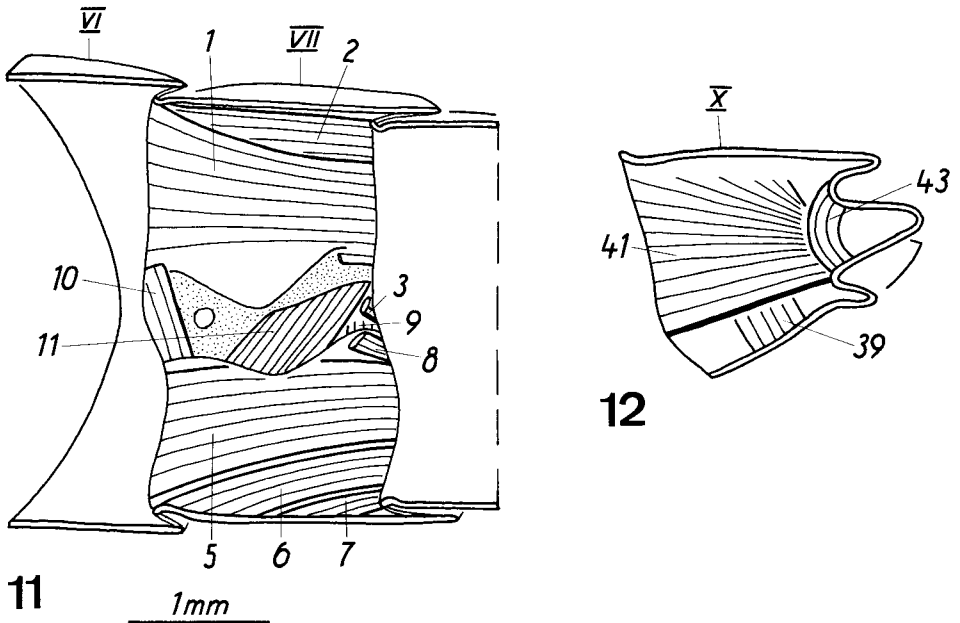


Abb. 11—12. *Palingenia longicauda*, Medianansichten. — 11. Segment VII; M1, M3, M8 und M9 teilweise entfernt; — 12. Segmente X und XI; M37 und M42 entfernt.

M14 beginnt ungefähr hinter der Hälfte des Segments lateral am Tergum (Abb. 10) und zieht zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum.

M15 verläuft nahezu parallel zu M14 und wird teilweise von diesem überdeckt. M15 hat seinen Ursprung und seinen Ansatzpunkt unter oder neben denen von M14 (Abb. 10).

Sternale Längsmuskeln:

M16, M17 und M18 (Abb. 10) entsprechen M5, M6 und M7.

Tergosternalmuskeln:

M19, M20 und M21 (Abb. 10) entsprechen den Angaben bei *Campsurus*.

3.2.2.3. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22 und M23 (Abb. 10) entsprechen M1 und M2.

M24 und M25 (Abb. 10) entsprechen M15 und M16.

Sternale Längsmuskeln:

M26 beginnt am cranialen Rand des Sternum IX und zieht schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte (Abb. 10).

M27 verhält sich wie M26 und verläuft parallel zu diesem. Der Ursprung ist jedoch etwas hinter den cranialen Rand des Sternum IX verschoben (Abb. 10).

M28 ist ein breiter, flächiger, unpaarer Muskel, der fast die ganze Ventralfläche des Sternum einnimmt. Er beginnt hinter oder seitlich von M26 und M27 und zieht zur Stylikerbasis (Abb. 10).

M30 ist ein kräftiger Muskel, der am lateralen Rand des Sternum entspringt und schräg zur Penisbasis zieht (Abb. 10).

Tergosternalmuskeln:

M29 (Abb. 10) entspringt unmittelbar hinter M32 lateral am Tergum und inseriert am cranialen Rand der Subanalplatte.

M31 verbindet Tergum und Sternum (Abb. 10). Die parallel verlaufenden Muskelfasern beginnen ungefähr nach $\frac{1}{3}$ des Segments und gehen bis zum Segmentende.

M32 (Abb. 10) entspricht den Angaben bei *Campsurus*.

M33 verbindet wie bei *Campsurus* die ventrocaudale Ecke des Tergum IX mit der Penisbasis; er ist jedoch viel schwächer ausgebildet.

Penismuskel:

M34 beginnt in der Verlängerung von **M32** an der Penisbasis (Abb. 10) und durchzieht das basale Drittel des Penis.

Stylusmuskel:

M36 zieht vom Styliger zum Basalglied des Stylus.

3.2.2.4. X. und XI. Abdomensegment

M37 ist ein kräftiger Muskel, der am cranialen Rand des Tergum X oder etwas caudad davon beginnt (Abb. 10) und zum Tergum XI zieht.

M38, **M39**, **M43** und **M44** entsprechen den Angaben bei *Campsurus*.

M41 ist ein kräftiger, flächiger Muskel, der die ganze Lateralfäche des Tergum X einnimmt. Er beginnt am craniolateralen Rand des Tergum X oder dorsal am Tergum X (Abb. 12) und zieht zum lateralen Teil der Cercusbasis.

M42 ist ein breiter, kräftiger Muskel, der medial von **M41** liegt (Abb. 10), am cranialen Rand des Tergum X beginnt und zur medianen Cercusbasis zieht.

3.2.3. *Potamanthus luteus*

3.2.3.1. VII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M1 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei *Palingenia*.

M2 entspricht den Angaben bei *Palingenia*, entspringt aber nicht am cranialen Rand des Tergum, sondern etwas caudad davon (Abb. 13).

M3 beginnt ungefähr hinter der Hälfte des Segments und zieht, sich leicht verbreiternd, zum cranialen Rand des folgenden Tergum (Abb. 13). Die dorsale Hälfte des **M3** wird von **M4** verdeckt.

M4 ist ein schmaler, langgestreckter Muskel, der etwa hinter dem ersten Viertel des Segments beginnt (Abb. 13) und ebenfalls zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum zieht. Der Ursprung des **M4** wird von **M1** bedeckt.

Sternale Längsmuskeln:

M5 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei *Palingenia*.

M6 entspricht den Angaben bei *Palingenia*, der Ursprung ist jedoch wie bei seinem dorsalen Gegenstück etwas caudad verschoben (Abb. 13).

M7 entspricht den Angaben bei *Palingenia*, durchzieht jedoch nur die caudale Hälfte des Segments (Abb. 13).

M8 beginnt kurz hinter dem craniolateralen Rand des Tergum und zieht zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 13). **M8** hat also keine Funktion als schräger Dorsoventral-Muskel.

Tergosternalmuskeln:

M9 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei *Campsurus*.

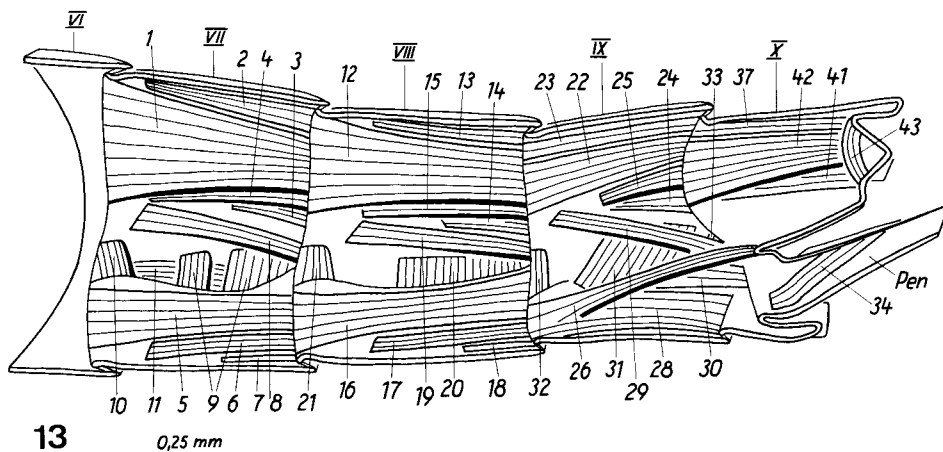
M10 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei *Campsurus*, ist aber etwas breiter und kürzer.

M11 ist ein schwacher Muskel, der entlang der Naht in der Pleurfalte liegt und lateral Tergum und Sternum verbindet (Abb. 13).

3.2.3.2. VIII. Abdomensegment

M12, **M13**, **M14**, **M15**, **M16**, **M17**, **M18**, **M19** und **M21** (Abb. 13) entsprechen den Muskeln **M1**, **M2**, **M3**, **M4**, **M5**, **M6**, **M7**, **M8** und **M10**.

M20 entspricht den Angaben bei *Campsurus*.



13

0,25 mm

Abb. 13. *Potamanthus luteus*, Abdomenende median.

3.2.3.3. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22 und M23 entsprechen den Angaben bei *Palingenia*, verlaufen aber in ihrem ganzen Bereich parallel zueinander (Abb. 13) und überdecken sich nirgends gegenseitig.

M24 und M25 sind ebenfalls wie bei *Palingenia* gestaltet, nur wird hier M24 und M25 teilweise verdeckt (Abb. 13).

Sternale Längsmuskeln:

M27 fehlt bei *P. luteus*. Bei *P. myops* ist ein ziemlich schwacher M27 vorhanden.

M26 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei *Campsurus*.

M28 hat seinen Ursprung caudal von M26 oder lateral von diesem am cranialen Rand des Sternum IX (Abb. 13) und inseriert an der Stylikerbasis.

M30 (Abb. 13) entspricht den Angaben bei *Palingenia*.

Tergosternalmuskeln:

M29 (Abb. 13) entspricht M8 und M19.

M31, M32 und M33 (Abb. 13) entsprechen den Angaben bei *Palingenia*.

Penismuskel:

M34 entspringt nicht unmittelbar in Verlängerung von M32, sondern erst innerhalb des Penis und zieht von der Penisbasis ausgehend schräg dorsad zur dorsalen Wand des Penis (Abb. 13).

Stylusmuskel:

M36 entspricht den Angaben bei *Palingenia*.

3.2.3.4. X. und XI. Abdomensegment

M37 ist ein schmaler Muskel (Abb. 13), der vom cranialen Rand des Tergum X zum cranialen Rand des Tergum XI zieht.

M38, M39, M41, M42, M43 und M44 entsprechen den Angaben bei *Palingenia*.

3.2.4. *Dolania americana*

3.2.4.1. VII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M1 (Abb. 14) entspricht den Angaben bei *Campsurus*.

M3 hat seinen Ursprung etwa hinter der Hälfte des Segments und zieht zum cranialateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 14).

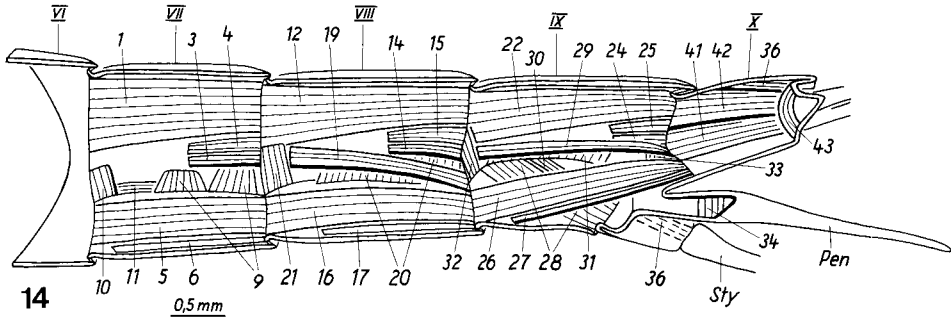


Abb. 14. *Dolania americana*, Abdomenende median.

M4 liegt dorsal von M3 (Abb. 14) und verläuft wie dieser. Beide Muskeln erweitern sich leicht in Richtung Insertio.

Sternale Längsmuskeln:

M5 und M6 (Abb. 14) entsprechen den Angaben bei *Potamanthus*.

M8 entspricht den Angaben bei *Campsurus*.

Tergosternalmuskeln:

M9, M10 und M11 (Abb. 14) entsprechen den Angaben bei *Potamanthus*.

3.2.4.2. VIII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M12, M14 und M15 (Abb. 14) entsprechen M1, M3 und M4.

M16, M17, M19, M20 und M21 (Abb. 14) entsprechen den Angaben bei *Potamanthus*.

3.2.4.3. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22, M24 und M25 (Abb. 14) entsprechen M1, M3 und M4.

Sternale Längsmuskeln:

M26 ist ein breiter, bandförmiger Muskel (Abb. 14), der in Fortsetzung des M16 vom cranialen Rand des Sternum IX schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte zieht.

M27 ist ein sehr schmaler Muskel, der parallel zu M26 verläuft und in seiner Gestalt den Muskeln M6 und M17 (Abb. 14) entspricht. Der Ursprung von M27 liegt nicht am cranialen Rand des Sternum, sondern hat sich etwas caudad verschoben.

M28 ist ein breiter, kräftiger Muskel, der vom craniolateralen Rand des Sternum (Abb. 14) zur Stylikerbasis zieht.

M30 (Abb. 14) entspricht den Angaben bei *Palingenia*.

Tergosternalmuskeln:

M29, M31, M32 und M33 (Abb. 14) entsprechen den Angaben bei *Palingenia*.

Penismuskel:

M34 ist ein schwacher, dorsoventral orientierter Muskel im basalen Teil des Penis (Abb. 14).

Stylusmuskel:

M36 entspricht den Angaben bei *Palingenia*.

3.2.4.4. X. und XI. Abdomensegment

M37 entspringt erst hinter etwa einem Drittel des Segments am dorsalen Teil des Tergum X (Abb. 14) und zieht zur medianen Cercusbasis.

M38, M39, M41, M42, M43 und M44 entsprechen den Angaben bei *Palingenia*.

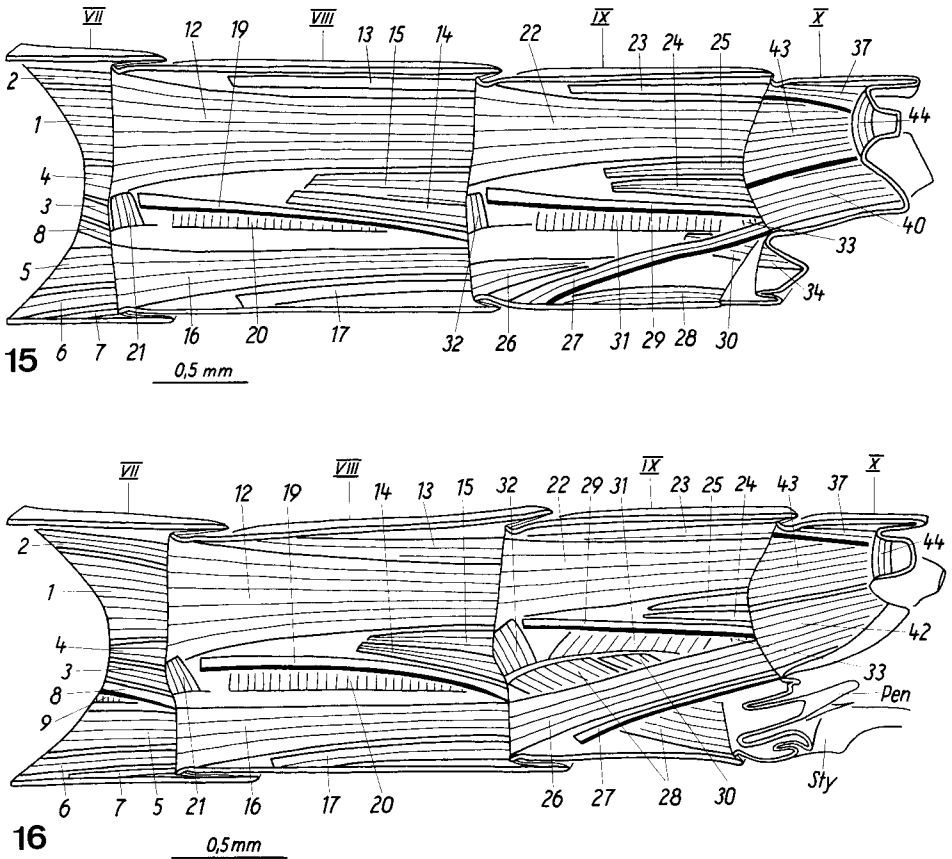


Abb. 15—16. Abdomenenenden median. — 15. *Hexagenia limbata occulta*, — 16. *Ephemera danica*.

3.2.5. *Hexagenia limbata occulta*, *Ephemera danica*

3.2.5.1. VIII. Abdomensegment

M12, M14, M15, M16, M17, M19, M20, M21 (Abb. 15, 16) sind wie bei *Dolania* ausgebildet.

M13 (Abb. 15, 16) entspricht den Angaben bei *Potamanthus*.

3.2.5.2. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22, M23, M24 und M25 (Abb. 15, 16) entsprechen M12, M13, M14 und M15.

Sternale Längsmuskeln:

M26 und M27 (Abb. 15, 16) entsprechen den Angaben bei *Dolania*.

M28 von *Ephemera* (Abb. 16) ist wie bei *Dolania* (Abb. 14) ausgebildet. M28 von *Hexagenia* (Abb. 15) ist ein flächiger Muskel im Bereich der ventralen Mittellinie, der etwa hinter $\frac{1}{4}$ des Sternum beginnt und zur Stylikerbasis zieht.

M30 (Abb. 15, 16) entspricht den Angaben bei *Palingenia*.

Tergosternalmuskeln:

M29, M31, M32 und M33 (Abb. 15, 16) entsprechen den Angaben bei *Palingenia*.

Penismuskel:

M34 (Abb. 15) beginnt in Verlängerung von M30 an der Penisbasis und zieht ca. bis zur Penismitte. Bei *Ephemera* fehlt M34.

Stylusmuskel:

M36 entspricht den Angaben bei *Palingenia*.

3.2.5.3. X. und XI. Abdomensegment

Die Muskeln entsprechen den Angaben bei *Palingenia*.

3.2.6. *Siphonurus croaticus*, *Siphonurus alternatus*

3.2.6.1. VIII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M12 ist ein breiter, flächiger Muskel, der caudad stark konvergiert (Abb. 17, 19, 20). Er wird durch die Trachee, die in das Stigma mündet, in einen breiteren dorsalen und einen schmäleren ventralen Teil gespalten (Abb. 17). Der dorsale Teil zieht vom cranialen Rand des Tergum zum cranialen Rand des folgenden Tergum. Der ventrale Teil beginnt unmittelbar hinter M21 und zieht ebenfalls zum cranialen Rand des folgenden Tergum.

M13 ist nur etwa halb so breit wie M12, beginnt ungefähr hinter $\frac{1}{2}$ des Segments und zieht parallel zu M12 verlaufend zum cranialen Rand des folgenden Tergum (Abb. 17, 19, 20). M13 liegt dorsal von M12 und nimmt vor allem die dorsale Fläche des Tergum ein. M13 wird manchmal etwas von M12 verdeckt.

M14 beginnt erst im letzten Drittel des Segments am lateralen Teil des Tergum und inseriert am craniolateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 17, 19, 20).

M15 liegt dorsal von M14 und verläuft parallel zu diesem ebenfalls zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 17, 19, 20). Sowohl M14 als auch M15 verbreitern sich caudad leicht. Die Insertionsstellen der beiden Muskeln liegen meist weiter auseinander als die Ursprungsstellen.

Sternale Längsmuskeln:

M16 ist nur etwa halb so breit wie sein dorsales Gegenstück M12, beginnt am cranialen Rand des Sternum und zieht, sich konvergierend, zum cranialen Rand des folgenden Sternum (Abb. 17, 18, 20).

M17 beginnt frontal ungefähr hinter einem Viertel des Sternum und zieht parallel zu M16 verlaufend zum cranialen Rand des folgenden Sternum (Abb. 17, 18, 20). M17 ist nahezu so breit wie M16 und nimmt die ventrale Fläche des Sternum ein.

M18 ist ein ziemlich schmaler Muskel. Er durchzieht nur das letzte Drittel des Segments nahe der ventralen Mittellinie, parallel zu M17 (Abb. 17, 18, 20).

Tergosternalmuskeln:

M19 hat seinen Ursprung ventral von M12 und zieht vom craniolateralen Rand des Tergum zur cranialen Ecke des folgenden Sternum (Abb. 17, 18, 20).

M20 verbindet Tergum und Sternum an ihren Rändern. Die vertikalen Muskelfasern beginnen kurz hinter M22 und gehen bis zum Segmentende (Abb. 17, 20).

M21 zieht frontal, vom lateralen Rand des Tergum zur cranialen Ecke des Sternum (Abb. 17, 18, 20).

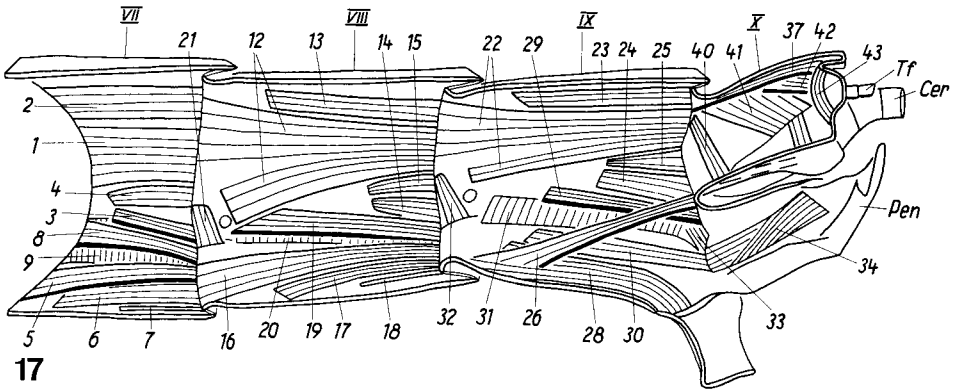
3.2.6.2. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

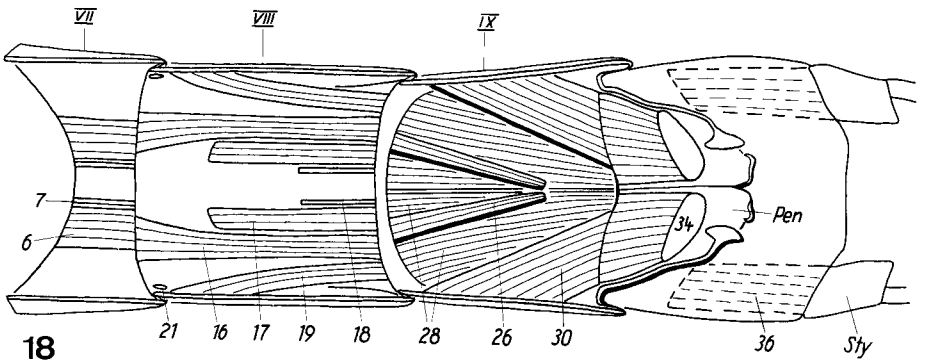
M22, M23, M24 und M25 (Abb. 17, 19, 20) entsprechen M12, M13, M14 und M15.

Sternale Längsmuskeln:

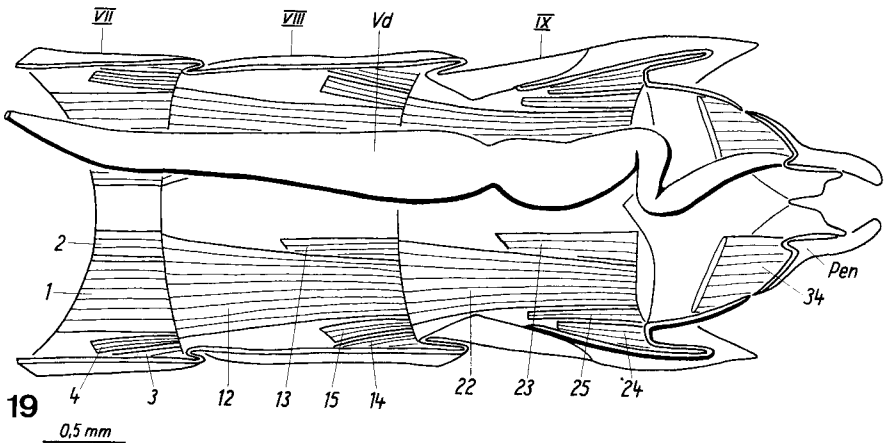
M26 ist einteilig und zieht vom cranialen Rand des Sternum schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte (Abb. 17, 18, 20).



17



18



19

0.5 mm

Abb. 17—19. *Siphonurus croaticus*, Abdomenende. — 17. Median, — 18. horizontal, ventrale Hälfte; — 19. horizontal, dorsale Hälfte; rechter Gonoduct entfernt.

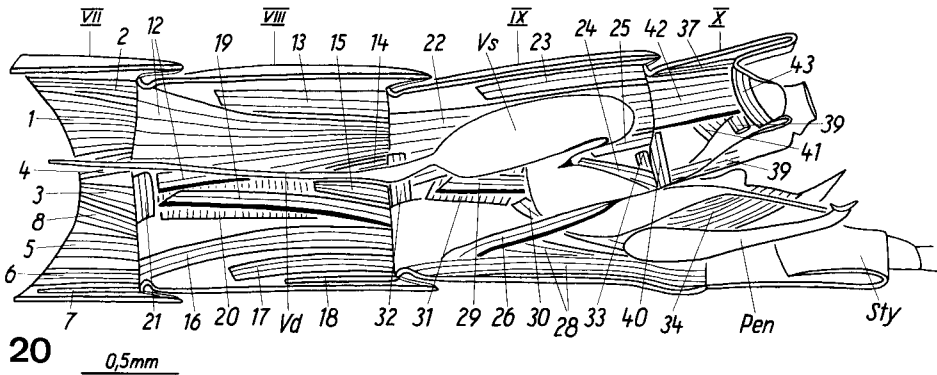


Abb. 20. *Siphonurus alternatus*, Abdomenende median.

M28 nimmt nahezu die ganze Ventralfläche des Sternum ein und zieht vom cranialen Rand desselben zur Stylikerbasis (Abb. 17, 18, 20).

M30 zieht schräg vom lateralen Rand des Sternum IX zur Penisbasis (Abb. 17, 18, 20).

Tergosternalmuskeln:

M29 hat seinen Ursprung lateral am Tergum IX etwa in der Mitte des Segments und inseriert am cranialen Rand der Subanalplatte (Abb. 17, 20).

M31 (Abb. 17, 20) entspricht **M20**; die Muskelfasern sind leicht caudad geneigt.

M32 (Abb. 17, 20) entspricht **M21**.

M33 verbindet die hintere laterale Zone des Tergum IX mit dem lateralen Teil der Penisbasis (Abb. 17).

Penismuskel:

M34 (Abb. 17, 18, 20) ist ein kräftiger Muskel, der den dorsolateralen Teil des Penis ausfüllt und von der Penisbasis zur dorsolateralen Wand des Penis zieht.

Stylusmuskel:

M36 zieht vom Styliker zum Basalglied des Stylus (Abb. 18).

3.2.6.3. X. und XI. Abdomensegment

M37 entspringt am cranialen Rand des Tergum X und inseriert am dorsalen Teil des Tergum XI (Abb. 7, 17, 20).

M38 ist halbringförmig dem Anus angelagert (Abb. 8).

M39. Man kann zwei Teile unterscheiden. Ein Teil entspringt am cranialen Rand der Subanalplatte und inseriert, sich stark konvergierend, am Anus (Abb. 8). Der andere Teil entspringt caudal, am lateralen Rand der Subanalplatte und inseriert ebenfalls am Anus (Abb. 8).

M40 beginnt frontal an der Verbindungsstelle von Tergum X und der Subanalplatte und zieht dorsad zum lateralen Teil des Tergum X (Abb. 17, 20).

M41 (Abb. 7, 17, 20) ist ein kräftiger Muskel, der lateral von **M37** in der frontalen Hälfte des dorsalen Teils des Tergum X beginnt und zur lateralen Cercusbasis zieht.

M42 ist bei *S. croaticus* (Abb. 7, 17) ein schwach ausgebildeter Muskel, der ungefähr nach der Hälfte des Tergum X am dorsalen Teil desselben beginnt und zur medianen Cercusbasis zieht. Bei *S. alternatus* ist **M42** ein kräftiger, breiter Muskel (Abb. 20), der lateral vom **M37** liegt und vom cranialen Rand des Tergum X zur medianen Cercusbasis zieht.

M43 verbindet den ventralen Rand des Tergum XI mit dessen dorsalen Rand (Abb. 17).

M44 ist ein in der Cercusbasis befindlicher Dorsoventralmuskel.

3.2.7. *Oligoneuriella rhenana*

Bei *O. rhenana* sind die vorderen Segmente bis zum VIII. Segment durch eine breite membranöse Zone verbunden (Abb. 21), die jeweils den caudalen Rand des einen Seg-

ments mit dem cranialen Rand des folgenden Segments verbindet. Mittels dieser Membran können aufeinanderfolgende Segmente bis zu einem Drittel invaginiert werden (GRANDI 1962), indem sich der caudale Teil eines Segments über den frontalen Teil des darauffolgenden Segments schiebt.

Eine Besonderheit stellt *Oligoneuriella* auch in bezug auf die tergale und sternale Längsmuskulatur der Segmente II—VII dar. Diese beginnt nämlich nicht am cranialen Rand des jeweiligen Tergum oder Sternum, sondern erst hinter $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ des Segments (Abb. 21) und inseriert am cranialen Rand der folgenden Intersegmentalmembran.

3.2.7.1. VII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M1 und **M2** (Abb. 21) entsprechen den Angaben bei *Palingenia*, abgesehen von den eingangs erwähnten Besonderheiten.

M3 beginnt ungefähr in der Segmentmitte lateral am Tergum und zieht parallel zu **M1** verlaufend zum cranialen Rand der darauffolgenden Intersegmentalmembran (Abb. 21).

Sternale Längsmuskeln:

M5 und **M6** (Abb. 21) entsprechen den Angaben bei *Palingenia*, abgesehen von den oben erwähnten Besonderheiten.

Tergosternalmuskeln:

M8 und **M10** (Abb. 21) entsprechen den Angaben bei *Campsurus*.

M9 ist einteilig und beginnt unmittelbar hinter dem Stigma (Abb. 21). Die dorsoventral orientierten Muskelfasern reichen bis zur darauffolgenden Intersegmentalmembran. **M9** ist ausgesprochen kräftig und besteht aus mehreren Schichten.

M11 (Abb. 21) entspricht den Angaben bei *Potamanthus*.

3.2.7.2. VIII. Abdomensegment

M12, **M14**, **M19**, **M20** und **M21** (Abb. 22) entsprechen den Angaben bei *Campsurus*.

M16 und **M17** (Abb. 22) entsprechen den Angaben bei *Palingenia*.

3.2.7.3. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22 und **M24** (Abb. 22) entsprechen den Angaben bei *Campsurus*.

Sternale Längsmuskeln:

M26 (Abb. 22) entspricht den Angaben bei *Campsurus*.

M28 verläuft entlang der ventralen Mittellinie vom cranialen Rand des Sternum IX zur Stylibasis (Abb. 22).

M30 ist ein mächtig ausgebildeter Muskel (Abb. 20), der von der craniolateralen Ecke des Sternum IX zur Penisbasis zieht.

Tergosternalmuskeln:

M29, **M31**, **M32** (Abb. 22) und **M33** entsprechen den Angaben bei *Palingenia*.

Penismuskel:

M34 ist ein breiter bandförmiger Muskel (Abb. 22, 38), der vom lateralen Teil der Penisbasis kommt und über den Ausleitungsgang zum medianen Teil der Penisbasis zieht.

Stylusmuskel:

M36 entspricht den Angaben bei *Palingenia*.

3.2.7.4. X. und XI. Abdomensegment

M37 (Abb. 22) entspricht den Angaben bei *Palingenia*, ist aber wesentlich schwächer als bei *Palingenia* ausgebildet.

M39 (Abb. 22) entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

M38; **M41**, **M42** und **M43** (Abb. 22) und **M44** entsprechen den Angaben bei *Campsurus*.

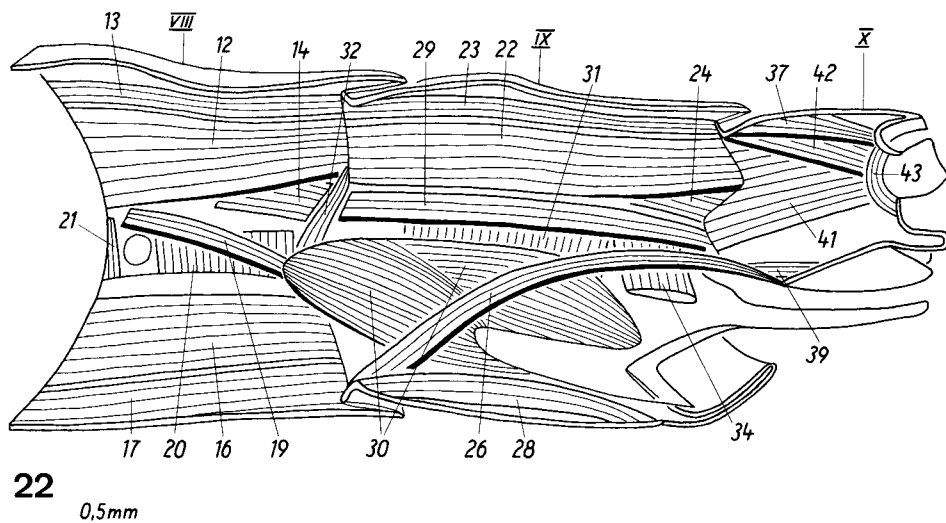
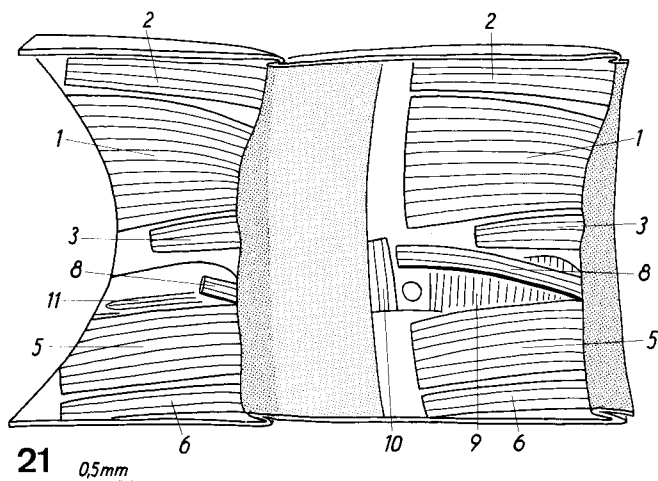


Abb. 21—22. *Oligoneuriella rhenana*. — 21. Zwei praegenitale Segmente median; im vorderen Segment M8 (teilweise), M9 und M10 entfernt; — 22. Abdomenende median.

3.2.8. *Isonychia* spec.

3.2.8.1. VIII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:
M12 (Abb. 23) entspricht den Angaben bei *Siphonurus*, allerdings fehlt die ventrale Abzweigung.

M14 und **M15** (Abb. 23) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

Ventrale Längsmuskeln:
M16 und **M17** (Abb. 23) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

Tergosternalmuskeln:
M19, **M20** und **M21** (Abb. 23) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

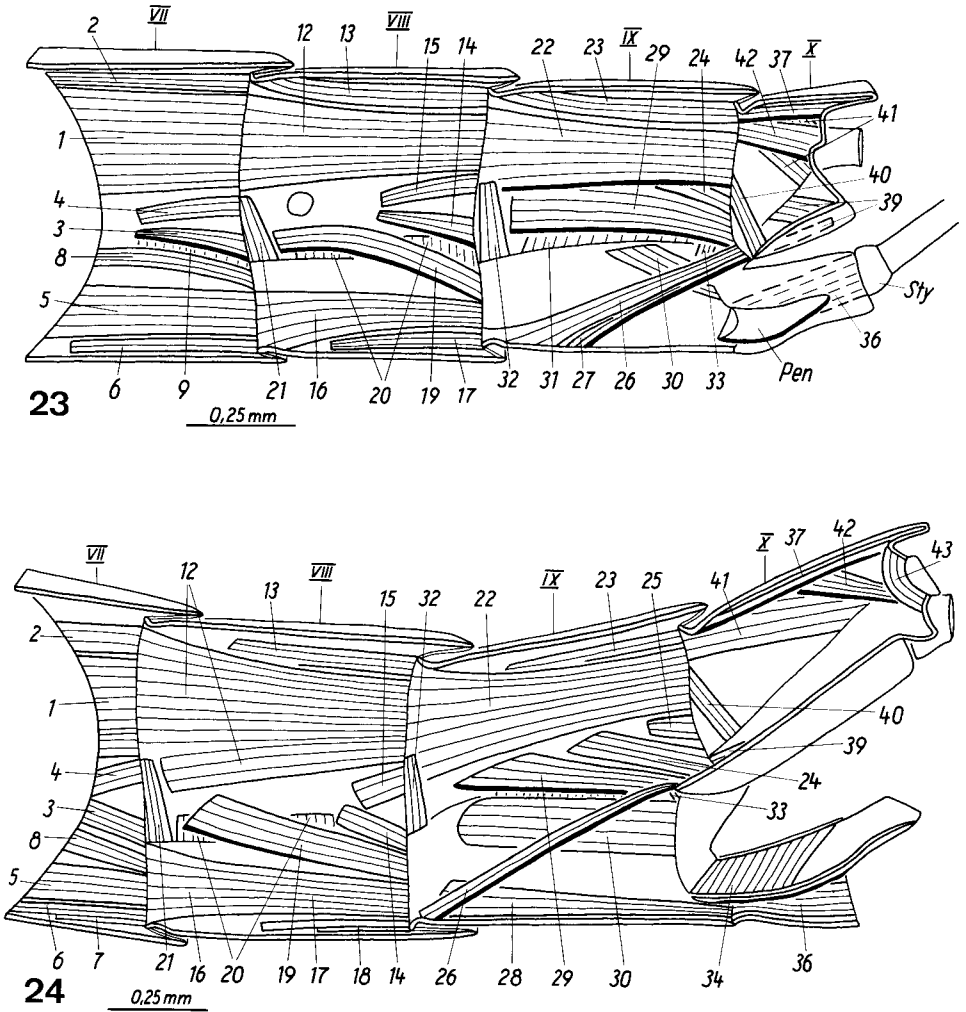


Abb. 23—24. Abdomenenden median. — 23. *Isonychia spec.*, — 24. *Siphloplecton speciosum*.

3.2.8.2. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22 und M23 (Abb. 23) entsprechen M13 und M14.

M24 beginnt im caudalen Viertel des Segments am lateralen Rand des Tergum IX und zieht zum cranio-lateralen Rand des Tergum X. M24 wird größtenteils vom M22 verdeckt (Abb. 23).

Sternale Längsmuskeln:

M26 ist ein breiter Muskel, der vom cranialen Rand des Sternum schräg dorsad zum cranialen Rand der Subanalplatte zieht (Abb. 23).

M27 ist ein schmaler Muskel, der parallel zu M26 verläuft. Der Ursprung von M27 ist jedoch etwas caudad verschoben (Abb. 23).

M28 ist ein flächiger Muskel im Bereich der ventralen Mittellinie, der am cranialen Rand des Sternum beginnt und zur Stylikerbasis zieht.

M30. Ein kurzer, aber kräftiger Muskel, der vom caudolateralen Rand des Sternum zur Penisbasis zieht (Abb. 23).

Tergosternalmuskeln:

M29 entspringt caudal von **M32** lateral am Tergum und zieht schräg zum craniolateralen Rand der Subanalplatte.

M32 ist an seiner Ursprungsstelle sehr breit und wird in seinem frontalen Bereich teilweise von **M22** verdeckt (Abb. 23). Zur Insertionsstelle verengt sich **M29** ziemlich.

M31, **M32** und **M33** (Abb. 23) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

Penismuskel:

M34 entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

Stylusmuskel:

M36 entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

3.2.8.3. X. und XI. Abdomensegment

M37 (Abb. 23); **M38**; **M39**, **M40**, **M41** und **M42** (Abb. 23); **M43** und **M44** entsprechen den Angaben bei *Siphonurus alternatus*.

3.2.9 *Siphloplecton speciosum*

3.2.9.1. VIII. Abdomensegment

Die Muskeln (Abb. 24) entsprechen nahezu vollständig den Angaben bei *Siphonurus*. **M14** und **M15** sind cranial etwas breiter als caudal und die Insertionsstellen liegen weiter auseinander als bei *Siphonurus*.

3.2.9.2. IX. Abdomensegment

Die Muskeln (Abb. 24) entsprechen weitgehend den Angaben bei *Siphonurus*.

M22 besitzt keine ventrale Abspaltung.

M24 ist ungefähr doppelt so lang wie **M25** und beginnt etwa in der Mitte des Segments.

M26 und **M28** entspringen nicht direkt am cranialen Rand des Sternum X, sondern etwas caudal davon.

Penismuskel:

M34 ist ein in der basalen und lateralen Hälfte des Penis vorhandener, leicht caudad geneigter Dorsoventral-Muskel (Abb. 24).

Stylusmuskel:

M36 entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

3.2.9.3. X. und XI. Abdomensegment

Die Muskeln entsprechen den Angaben bei *Siphonurus croaticus*.

3.2.10. *Rhithrogena semicolorata*, *Ecdyonurus torrentis*

3.2.10.1. VIII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M12, **M13**, **M14** und **M15** (Abb. 25) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

Sternale Längsmuskeln:

M16, **M17** und **M18** (Abb. 25, 26) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*. **M18** fehlt bei *Ecdyonurus*.

Tergosternalmuskeln:

M19, **M20** und **M21** (Abb. 25) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

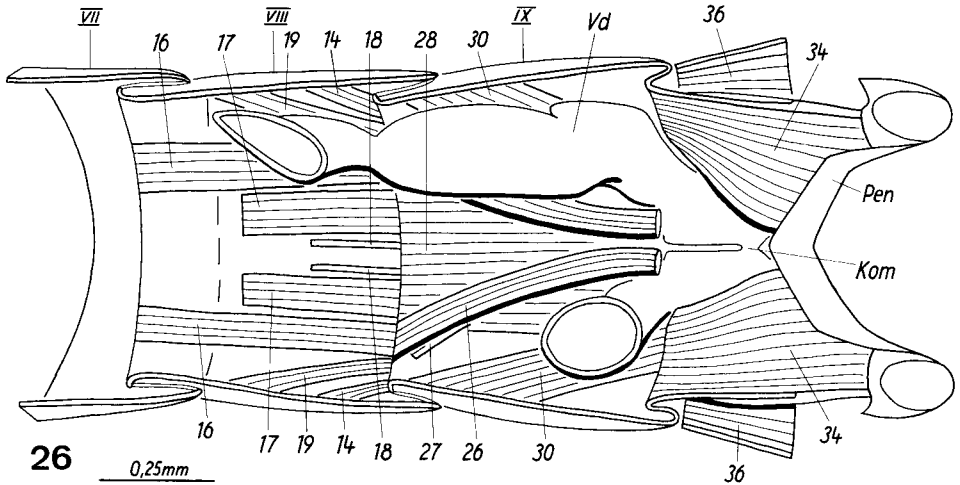
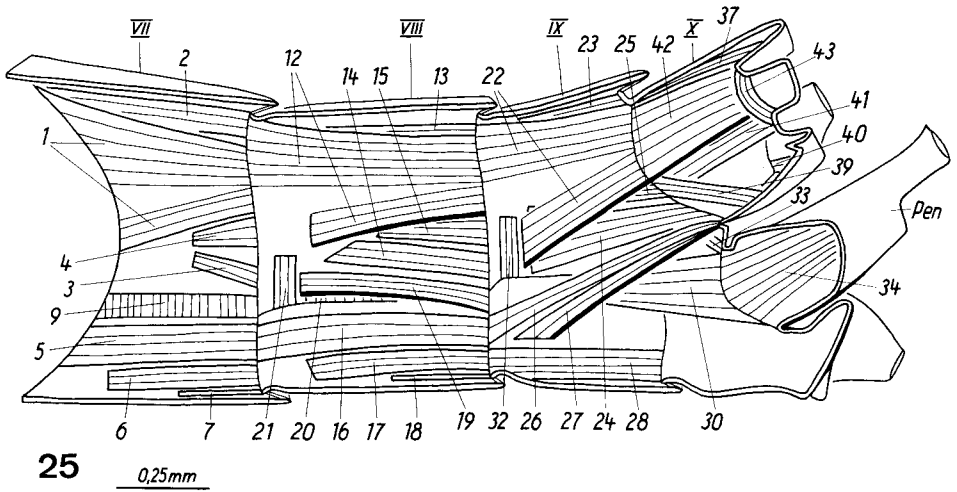


Abb. 25—26. *Rhithrogena semicolorata*, Abdomenenende. — 25. Median, — 26. horizontal, ventrale Hälfte.

3.2.10.2. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22 und M23 (Abb. 25) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

M24 beginnt frontal kurz hinter M34 (Abb. 25), ist dort ziemlich breit und zieht, sich verengend, zum cranio-lateralen Rand des Tergum X. Der Ursprung von M24 ist fast vollständig vom ventralen Teil des M22 verdeckt.

M25 ist ein kurzer, schwach ausgebildeter Muskel, der dorsal vom M24 liegt und weitgehend vom ventralen Ast des M22 verdeckt wird (Abb. 25).

Sternale Längsmuskeln:

M26, M27 und M28 (Abb. 25, 26) entsprechen den Angaben bei *Isonychia*.

M30 (Abb. 25, 26) entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

Tergosternalmuskeln:

M31, M32 und **M33** (Abb. 25) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

Penismuskel:

M34 (Abb. 25, 26) entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

Stylusmuskel:

M36 (Abb. 26) entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

3.2.10.3. X. und XI. Abdomensegment

M37 (Abb. 25); **M38**; **M39**, **M40**, **M43** (Abb. 25) und **M44** entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

M41 ist ein breiter, kräftiger Muskel, der lateral vom **M42** liegt (Abb. 25) und die dorsolaterale sowie laterale Fläche des Tergum X einnimmt. **M41** kommt vom craniolateralen Rand des Tergum X und zieht zur lateralen Hälfte der Cercusbasis.

M42 ist ebenfalls ein breiter, kräftiger Muskel, der medial vom **M41** liegt, am cranialen Rand des Tergum X beginnt und zur medianen Cercusbasis zieht (Abb. 25).

3.2.11. *Centroptilum luteolum*, *Cloeon dipterum*, *Callibaetis floridanus*

3.2.11.1. VIII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M12 und **M13** (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei *Isonychia*.

M14 ist ein keilförmiger Muskel (Abb. 27), der etwa in der Mitte des Segments lateral am Tergum beginnt und sich caudal verbreiternd zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum zieht.

Sternale Längsmuskeln:

M16, **M17** und **M18** (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

Tergosternalmuskeln:

M19, **M20** und **M21** (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

3.2.11.2. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22, **M23** und **M24** (Abb. 27) entsprechen **M12**, **M13** und **M14**.

Sternale Längsmuskeln:

M26, **M27** und **M28** (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei *Isonychia*. Bei *Centroptilum* und *Cloeon* fehlt **M27**.

M30 ist bei *Cloeon* ein sehr kurzer Muskel, der im caudalen Drittel des Sternum X an dessen lateralen Rand beginnt und zur Basis des rudimentären Penis zieht. Bei *Centroptilum* und *Callibaetis* (Abb. 27) liegt der Ursprung von **M30** an der craniolateralen Ecke des Sternum X.

M29, **M31** und **M32** (Abb. 27) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*. Bei *Centroptilum* und *Cloeon* ist **M32** zu einem äußerst schmalen, nur noch aus wenigen Fasern bestehenden Muskel reduziert.

Stylusmuskel:

M36 entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

3.2.11.3. X. und XI. Abdomensegment

Die Muskeln entsprechen den Angaben bei *Rhithrogena*.

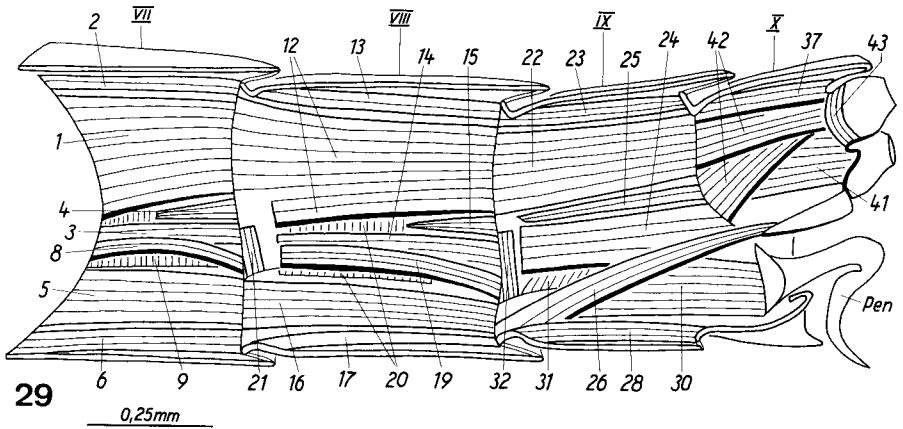
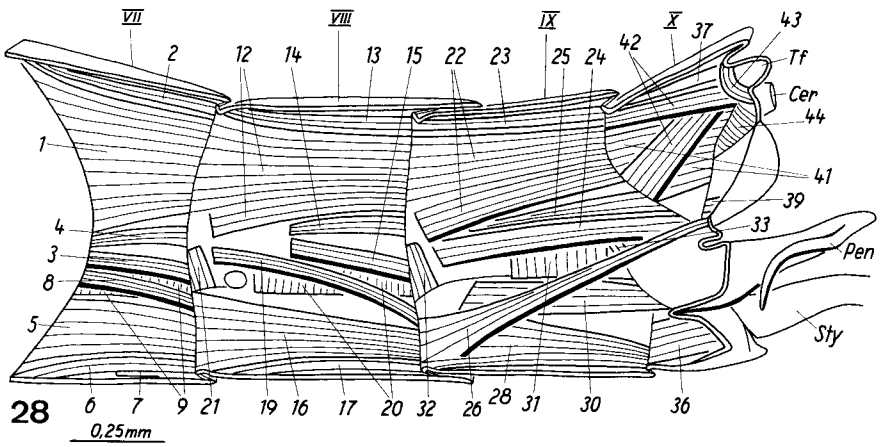
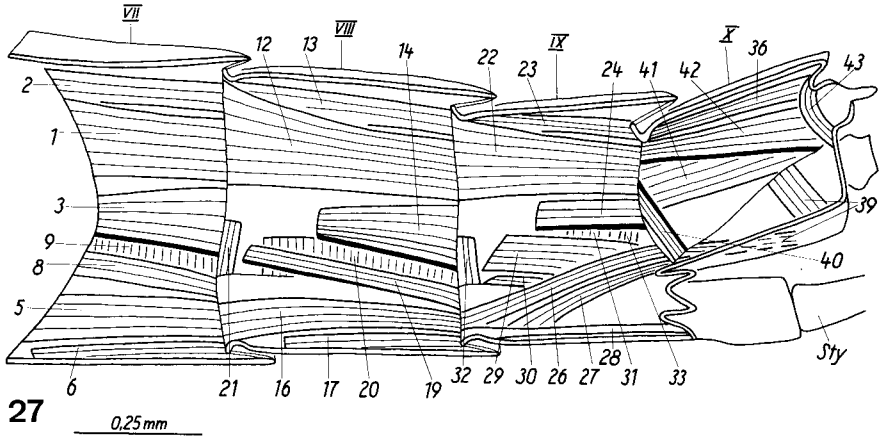


Abb. 27—29. Abdomenenenden median. — 27. *Callibaetis floridanus*, — 28. *Leptophlebia cupida*, — 29. *Habroleptoides modesta*.

3.2.12. *Leptophlebia cupida*, *Habroleptoides modesta*

3.2.12.1. VIII. Abdomensegment

Die Muskeln (Abb. 28, 29) entsprechen nahezu den Angaben bei *Siphonurus*.

Bei M12 ist eine ventrale Abzweigung angedeutet. Diese wird jedoch nicht durch die Trachee verursacht, die in das Stigma mündet.

M14 von *Habroleptoides* (Abb. 29) ist gerade und langgestreckt und beginnt ziemlich weit frontal auf der gleichen Höhe wie M19, der M14 teilweise verdeckt.

M15 ist bei *Habroleptoides* (Abb. 29) ein schmaler, dreieckiger Muskel.

3.2.12.2. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22 von *Leptophlebia* (Abb. 28) entspricht den Angaben bei *Siphonurus*. M22 von *Habroleptoides* (Abb. 29) entspricht den Angaben bei *Isonychia*.

M23 (Abb. 28, 29) beginnt bereits am cranialen Rand des Tergum und entspricht ansonsten den Angaben bei *Siphonurus*.

M24 ist von breiter Gestalt. Er beginnt frontal hinter dem M32 und zieht zur craniolateralen Ecke des folgenden Tergum (Abb. 28, 29).

M25 liegt dorsal von M24, ist schmaler als dieser, beginnt frontal auf der gleichen Höhe wie M24 oder etwas caudal davon und inseriert am craniolateralen Rand des folgenden Tergum (Abb. 28, 29).

Sternale Längsmuskeln:

M26 und M30 (Abb. 28, 29) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

M28 von *Leptophlebia* (Abb. 28) entspricht den Angaben bei *Siphonurus* und M28 von *Habroleptoides* (Abb. 29) entspricht den Angaben bei *Isonychia*.

Tergosternalmuskeln:

M31, M32 und M33 (Abb. 28, 29) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

Stylusmuskel:

M36 entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

3.2.12.3. X. und XI. Abdomensegment

M37 (Abb. 28, 29); M38; M39 (Abb. 28); M43 (Abb. 28, 29) und M44 (Abb. 28) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*. M40 fehlt.

M41 (Abb. 28, 29) entspricht den Angaben bei *Rhithrogena*.

M42 teilt sich in einen lateralen und einen medialen Teil. Beide Teile haben ihren Ursprung am cranialen Rand des Tergum X (Abb. 28, 29) und ziehen zur medianen Cercusbasis.

3.2.13. *Ephemerella major*

3.2.13.1. VIII. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M12, M13 und M15 (Abb. 30) entsprechen den Angaben bei *Habroleptoides*, wobei M12 und M13 nur sehr undeutlich zu unterscheiden sind.

Sternaler Längsmuskel:

M16 (Abb. 30) entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

Tergosternalmuskeln:

M20 und M21 (Abb. 30) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

Tabelle 1. Die Muskeln der Abdomensegmente VII—XI bei den untersuchten Gattungen der Ephemeroptera. — Zeichenerklärung: + = Muskel vorhanden, — = Muskel nicht vorhanden.

| | Muskel M: | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------|-----------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
| <i>Siphonurus</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Siphloplecton</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Callibaetis</i> | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + |
| <i>Cloeon</i> | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + |
| <i>Centroptilum</i> | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + |
| <i>Oligoneuriella</i> | + | + | + | — | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | — | + | + | + |
| <i>Isonychia</i> | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + |
| <i>Ecdyonurus</i> | + | + | + | — | + | + | + | — | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Rhithrogena</i> | + | + | + | — | + | + | + | — | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Leptoplebia</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Habroleptoides</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Ephemerella</i> | + | + | + | — | + | — | — | + | + | + | — | + | + | + | — | + | — | — | — | + | + |
| <i>Dolania</i> | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | — | + | + | + |
| <i>Potamanthus</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Ephemera</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + |
| <i>Hexagenia</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + |
| <i>Palingenia</i> | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Campsurus</i> | + | — | + | — | + | — | — | + | + | + | + | + | — | + | — | + | — | — | + | + | + |

Tabelle 1. (Forts.)

| | Muskel M: | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------|-----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|--|
| | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | |
| <i>Siphonurus</i> | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Siphloplecton</i> | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Callibaetis</i> | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Cloeon</i> | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Centroptilum</i> | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Oligoneuriella</i> | + | + | + | — | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | |
| <i>Isonychia</i> | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Ecdyonurus</i> | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Rhithrogena</i> | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Leptoplebia</i> | + | + | + | + | — | + | — | + | + | + | + | — | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | |
| <i>Habroleptoides</i> | + | + | + | + | — | + | — | + | + | + | — | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Ephemerella</i> | + | — | + | — | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | |
| <i>Dolania</i> | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | |
| <i>Potamanthus</i> | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | |
| <i>Ephemera</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | |
| <i>Hexagenia</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | |
| <i>Palingenia</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + | |
| <i>Campsurus</i> | + | — | + | — | + | — | — | + | + | + | + | + | — | + | + | + | — | + | + | + | + | + | |

3.2.13.2. IX. Abdomensegment

Tergale Längsmuskeln:

M22 (Abb. 30) entspricht M13.

M24 (Abb. 30) entspricht den Angaben bei *Habroleptoides*.

Sternale Längsmuskeln:

M26, M27 und **M30** (Abb. 30) entsprechenden Angaben bei *Siphonurus*.

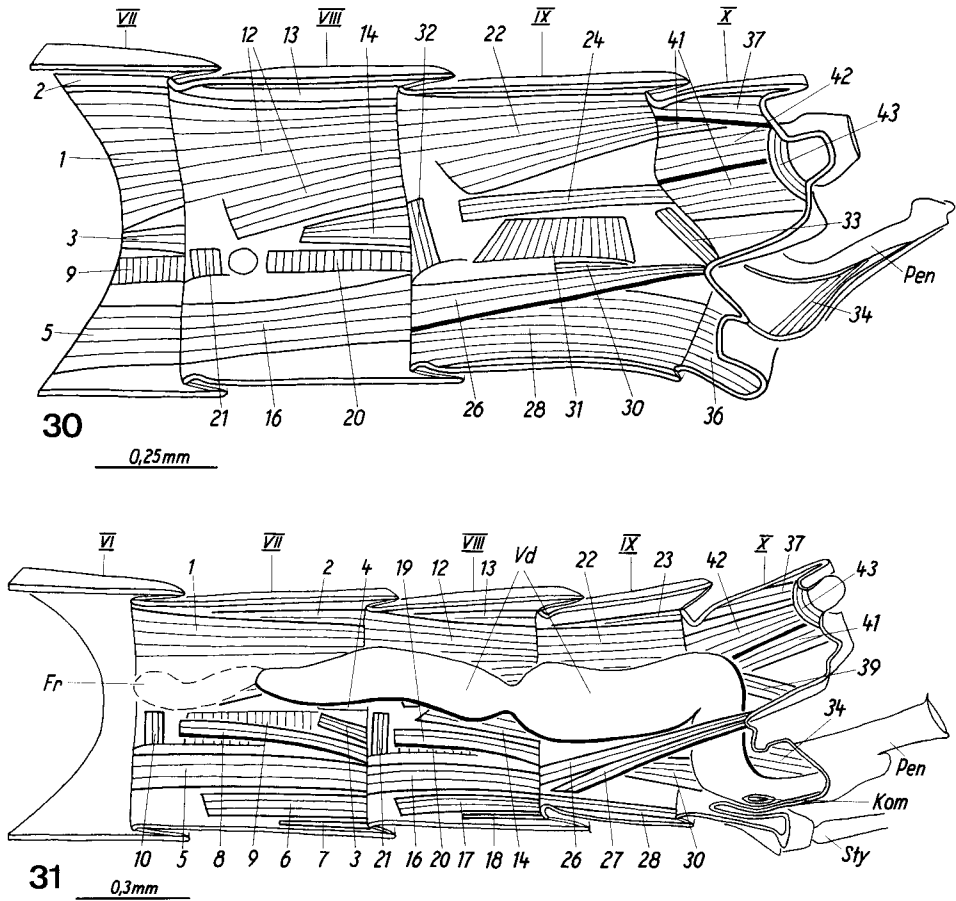


Abb. 30—31. Abdomenenenden median. — 30. *Ephemerella ignata*, — 31. *Rhithrogena semicolorata*.

Tergosternalmuskeln:

M31 (Abb. 30) ist von trapezförmiger Gestalt.

M32 und M33 (Abb. 30) entsprechen den Angaben bei *Siphonurus*.

Penismuskel:

M34 beginnt nicht direkt an der Penisbasis, sondern etwas weiter caudal und zieht in Richtung Penisspitze zur dorsalen Wand des Penis (Abb. 30).

Stylusmuskel:

M36 (Abb. 30) entspricht den Angaben bei *Siphonurus*.

3.2.13.3. X. und XI. Abdomensegment

Die Muskeln entsprechen den Angaben bei *Rhithrogena*. M40 fehlt.

3.3. Die männlichen Ausleitungsgänge

Bei den Imagines gehen die Ausleitungsgänge meist im VII. Segment aus den Resten der Testes hervor, die schon im letzten Larvenstadium in die Ausleitungsgänge entleert

werden (PALMÉN 1884, BRINCK 1957, SOLDÁN 1979a). Die Follikelreste (Fr, Abb. 31, 32) sind von den Ausleitungsgängen oft durch einen Muskelsphinkter abgegrenzt und bei den einzelnen Individuen verschieden gut erhalten, ja selbst zwischen den beiden Testes eines Individuums können Unterschiede bestehen. In der Regel beginnen die Ausleitungsgänge im VII. Segment an der lateralen Wand des Tergum und ziehen mehr oder weniger direkt caudad bis zum Ende des IX. Segments (Abb. 20). Dort biegen sie um und ziehen zunächst schräg cranioventrad oder ventrad, um nach einer abermaligen Biegung schließlich caudad in Richtung Penes zu verlaufen (Abb. 20). Bei manchen Arten ziehen die Ausleitungsgänge nach dem Umbiegen im IX. Segment bis zu dessen cranialen Rand, bevor sie wieder caudad umkehren. Oft verlaufen sie aber auch nahezu direkt in Richtung Penes. Auch beim Verlauf der Ausleitungsgänge können Unterschiede innerhalb desselben Individuums vorkommen.

Die Untersuchung der männlichen Ausleitungsgänge wurde in Hinsicht auf Möglichkeiten der Spermaausspressung durchgeführt. Daher wurde bei den im folgenden dargelegten Ergebnissen vor allem auf die muskulösen Bestandteile der Ausleitungsgänge Wert gelegt.

3.3.1. *Rhithrogena semicolorata*

Die caudad verlaufenden Vasa deferentia (Vd, Abb. 31) beginnen im VII. Segment und sind durch eine Engstelle am Ende des VIII. Segments (Abb. 31) in zwei Abschnitte gegliedert. Am Ende des IX. Segments knicken die Vd um und ziehen ventrad unter die Muskeln M26 + M27 (Abb. 31), um nach einer weiteren Biegung caudad in Richtung Penes zu ziehen. Kurz vor dem Eintritt in die Penes kommt es zu einer Kommunikation (Kom, Abb. 26, 31, 32) der beiden Vd. Dieser unpaare Abschnitt ist jedoch sehr kurz, so daß die beiden Ausleitungsgänge getrennt jeweils in Richtung Spitze eines Penis ziehen. Im distalen Penisabschnitt gehen die Vd in die von einer Chitintima ausgekleideten Ductus ejaculatorii (De) über, die ja ektodermaler Herkunft sind. Dieser Übergang befindet sich ungefähr an der Stelle, wo sich die an der Basis noch miteinander verbundenen Penes trennen. Die De münden an den Penisspitzen aus.

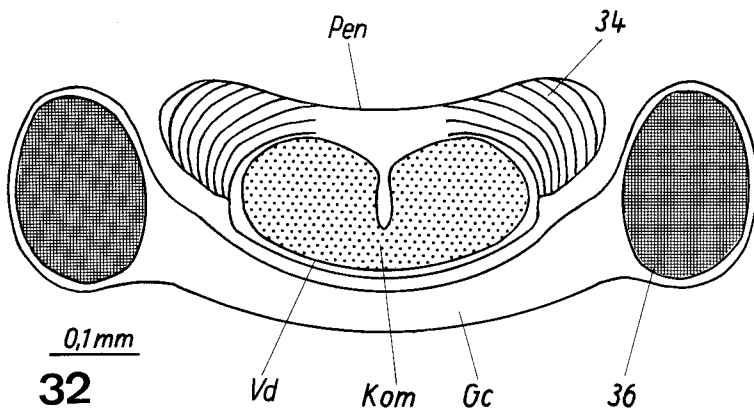


Abb. 32. *Rhithrogena semicolorata*, Querschnitt durch Styler und Basis der Penes (schematisch).

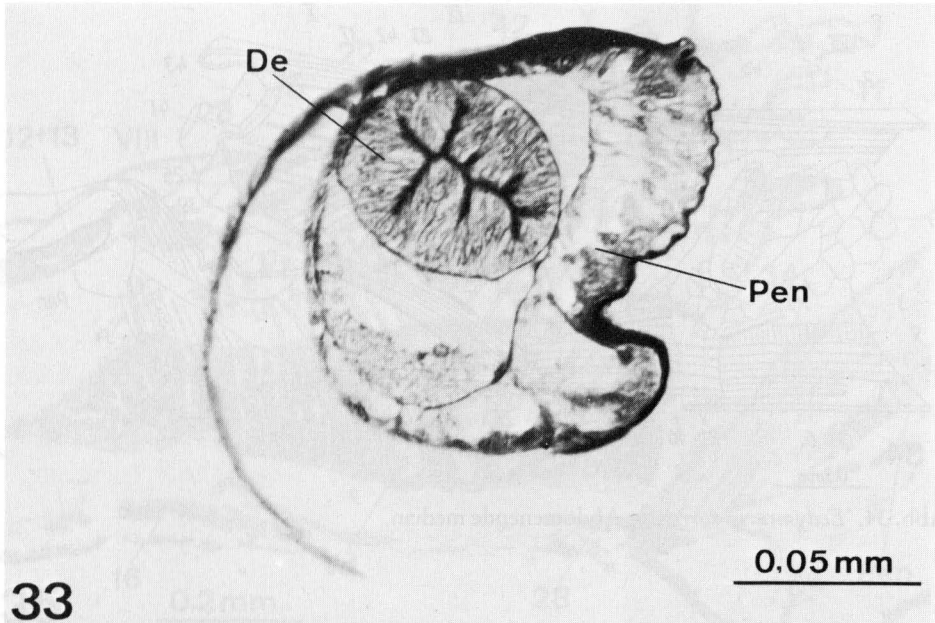


Abb. 33. *Rhithrogena semicolorata*; Querschnitt durch den linken Penis, distaler Bereich.

Die Vd sind dicht mit Spermien und runden bis ovalen Sekretschollen ausgefüllt und fungieren somit zugleich als Vesiculae seminalis (Vs). Sie sind von einer hauchdünnen Längsmuskelschicht umgeben und von einem Epithel ausgekleidet, das deutlich von dem der muskellosen De (Abb. 33) verschieden ist. Die Engstelle zwischen den beiden Vs-Abschnitten ist von kräftiger Ringmuskulatur umgeben.

3.3.2. *Ecdyonurus torrentis*, *Stenonema vicarium*, *Stenacron coralina*

Die aus den Follikelresten hervorgehenden Vd (Abb. 34) sind zunächst sehr schmal, schwellen aber im VIII. Segment mächtig an und verschmälern sich erst wieder im Bereich der Penisbasis. Etwa nach der Hälfte der Penes gehen die Vd in die De über. Eine Kommunikation der Vd, wie bei *Rhithrogena*, ist nicht vorhanden. Die Vs, das heißt die erweiterten Abschnitte der Vd, gliedern sich in zwei Teile, die durch eine Engstelle am Ende des VIII. Segments (Abb. 34) voneinander abgegrenzt sind. Ein Ringmuskelsphinkter, wie der bei *Rhithrogena* an dieser Stelle vorhanden ist, fehlt jedoch. Die Vd sind in ihrem ganzen Verlauf von einer dünnen Längsmuskelschicht umgeben. Beim Übergang in die De verliert sich die Muskulatur. Ein auskleidendes Epithel ist nur im caudalen Teil, das heißt nach der Engstelle der Vd und bei den De vorhanden, wobei die Epithelien der beiden Abschnitte der Ausleitungsgänge wie bei *Rhithrogena* verschieden sind. Gegenüber *Rhithrogena* weist das Epithel des caudalen Vs-Abschnittes jedoch eine Besonderheit auf. Es bildet septenartige Einfaltungen aus (Abb. 35), die eine Art Kammerung hervorrufen, welche auch äußerlich als Ringelung (Abb. 34) wahrnehmbar ist. Der craniale Abschnitt der Vs ist völlig mit Spermatozoen (Sperm, Abb. 36) ausgefüllt, die beim Übergang in den caudalen Abschnitt durch Sekret (Sek, Abb. 36) ersetzt werden.

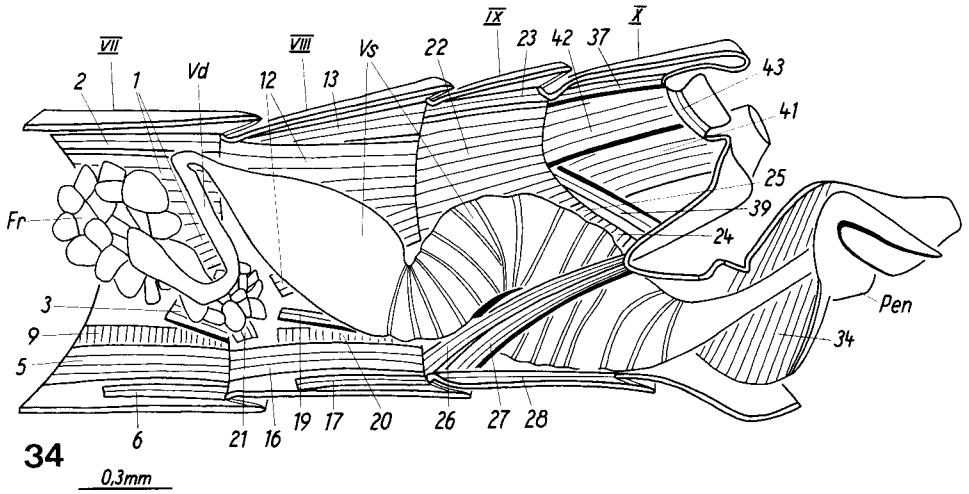


Abb. 34. *Ecdyonurus torrentis*, Abdomende median.

3.3.3. *Epeorus vitreus*, *Epeorus sylvicola*, *Pseudiron* spec.

Die Ausleitungsgänge von *E. vitreus* entsprechen in bezug auf Muskulatur, Epithel und Inhalt denen von *E. torrentis*. Jedoch kommunizieren die Vs im Bereich der Penisbasis miteinander wie bei *R. semicolorata*.

Bei *E. sylvicola* und *Pseudiron* spec. fehlt diese Kommunikation. Eine Unterscheidung in einen cranialen und einen caudalen Vs-Abschnitt ist nicht möglich.

Die Ausleitungsgänge sind bis zum Beginn der De von Längsmuskeln umgeben und mit einem Epithel versehen, daß sich von dem der De unterscheidet. Eine Kammerung ist wie bei *R. semicolorata* nicht vorhanden. Die Ausleitungsgänge sind einschließlich der muskellosen De von Spermatozoen ausgefüllt.

3.3.4. *Siphonurus occidentalis*, *Siphonurus alternatus*, *Ameletus inopinatus*, *Ameletus oregonensis*, *Isonychia rufa*

Die Vd (Abb. 20) sind von einer dünnen Längsmuskellage umgeben und von einem Epithel ausgekleidet. Die im cranialen Teil der Vs vorhandenen Spermien werden beim Übergang in den caudalen, gekammerten Vs-Abschnitt durch Sekret ersetzt. Ein Muskelsphinkter ist zwischen den beiden Abschnitten nicht vorhanden. Die im distalen Penisbereich vorhandenen De sind muskellos. Die Ausleitungsgänge entsprechen insgesamt denen von *S. vicarium* und *S. coralina*.

3.3.5. *Siphonurus croaticus*, *Parameletus chelifera*

Die Vd (Abb. 19) von *S. croaticus* sind zunächst von hauchdünner Ringmuskulatur umgeben und besitzen ein Epithel. Vom Beginn des caudalen Vs-Abschnittes an, der wie bei *R. semicolorata* durch einen kräftigen Muskelsphinkter gekennzeichnet ist, sind die Vd von einer kräftigen Längsmuskelschicht umgeben. Die im distalen Penisbereich vorhande-

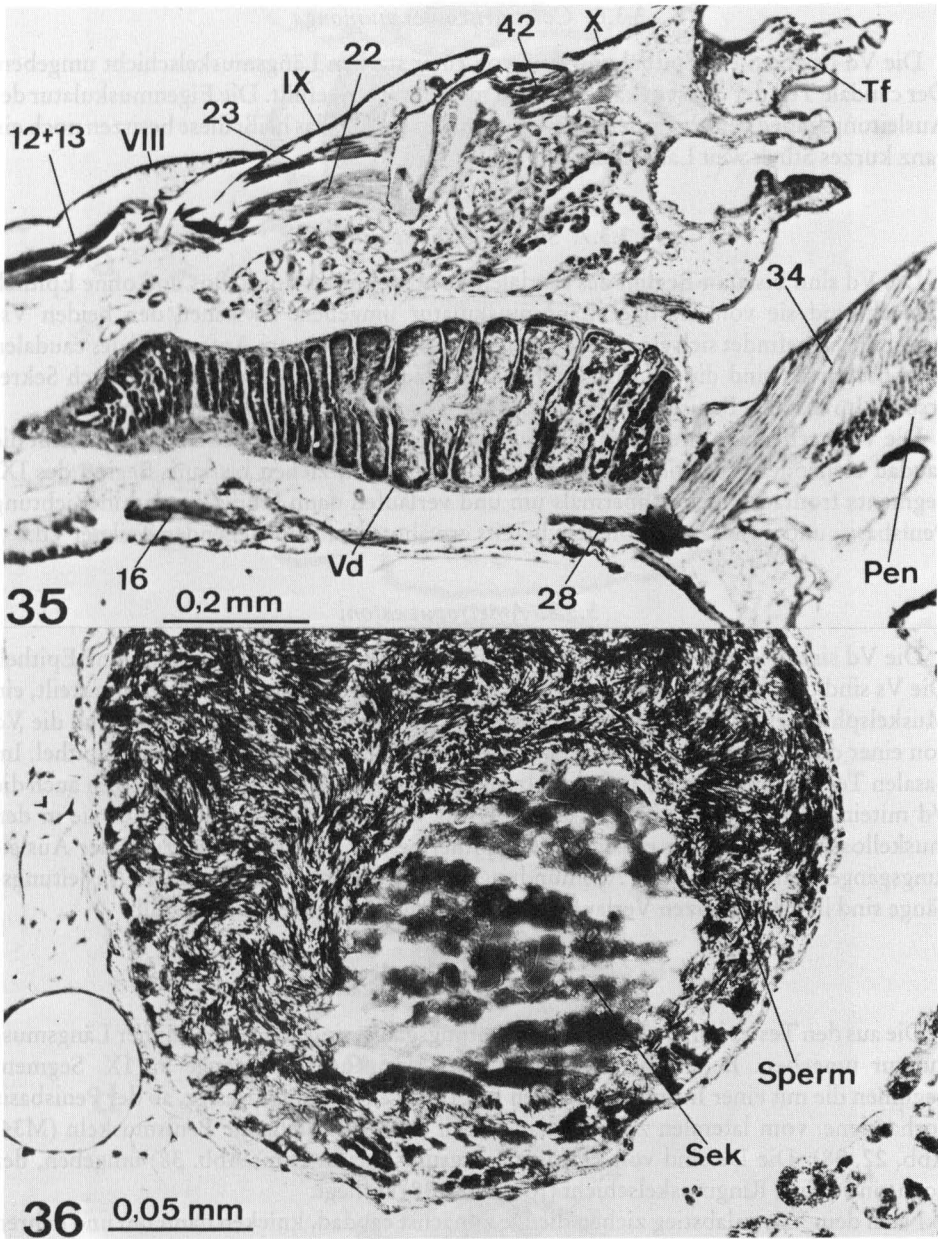


Abb. 35—36. *Ecdyonurus torrentis*. — 35. Abdomenende sagittal, — 36. Vd quer, Übergang des cranialen Vs-Abschnitts in den caudalen Vs-Abschnitt.

nen De sind muskellos. Die Ausleitungsgänge sind überall mit Spermien ausgefüllt und es kommt weder eine Kammerung vor, noch kommunizieren die Vd irgendwo miteinander.

Die Ausleitungsgänge von *P. chelifera* entsprechen nahezu den Angaben bei *S. croaticus*. Der caudale Teil der Vs ist bei *P. chelifera* jedoch gekammert und die zunächst vorhandenen Spermatozoen werden hier durch Sekret ersetzt.

3.3.6. *Coloburiscoides munionga*

Die Vd besitzen ein Epithel und sind von einer starken Längsmuskelschicht umgeben. Der caudale Teil der Vs ist gekammert und mit Sekret ausgefüllt. Die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge verschwindet beim Übergang in die De, das heißt diese besitzen noch ein ganz kurzes Stück weit Längsmuskeln.

3.3.7. *Siphloplecton speciosum*

Die Vd sind bis zum Beginn des caudalen Vs-Abschnittes muskellos und ohne Epithel. Danach sind sie von kräftiger Längsmuskulatur umgeben. Zwischen den beiden Vs-Abschnitten befindet sich ein kräftiger Muskelsphinkter. Bis zum Anfangsteil des caudalen Vs-Abschnittes sind die Vd mit Spermien ausgefüllt, werden dann jedoch durch Sekret ersetzt. Im distalen Penisabschnitt werden die Vd von den muskellosen De abgelöst.

Die Vd machen vor ihrem Ventralabstieg im IX. Segment eine Art Schleife, das heißt die caudad ziehenden Vd knicken dorsad oder frontad um, ziehen bis zum Beginn des IX. Segments frontad, knicken abermals um und verlaufen dann schräg caudad in Richtung Penisbasis, und zwar lateral von dem bereits erwähnten caudad ziehenden Teil der Vd.

3.3.8. *Ametropus eatoni*

Die Vd sind wie bei *R. semicolorata* in ihrem Anfangsteil muskellos und ohne Epithel. Die Vs sind durch eine Engstelle in einen cranialen und caudalen Abschnitt unterteilt, ein Muskelsphinkter ist jedoch nicht vorhanden. Vom caudalen Vs-Abschnitt an sind die Vd von einer dünnen Längsmuskellage umgeben und besitzen ein ebenso dünnes Epithel. Im basalen Teil der miteinander verschmolzenen Penes (Abb. 37a—e) verschmelzen auch die Vd miteinander zu einer einzigen Röhre (Abb. 37b—e). Kurz danach gehen sie in den muskellosen De über, der ein stärkeres Epithel besitzt. Die Verschmelzung der Ausleitungsgänge bleibt also bis zur Ausmündung an der Penisspitze erhalten. Die Ausleitungsgänge sind in ihrem ganzen Verlauf mit Spermien und etwas Sekret ausgefüllt.

3.3.9. *Oligoneuriella rhenana*

Die aus den Testes hervorgehenden Ausleitungsgänge sind von hauchdünner Längsmuskulatur umgeben. Bereits beim Ventralabstieg der Ausleitungsgänge im IX. Segment beginnen die mit einer Intima versehenen De. Diese ziehen unter riesige, ab der Penisbasis vorhandene, vom lateralen zum medianen Teil des Penis ziehende Penismuskeln (M34, Abb. 22, 38). Die De sind von kräftiger Längsmuskulatur (Lm, Abb. 38) umgeben, der noch eine dünne Ringmuskelschicht (Rm, Abb. 38) aufliegt.

Nach dem Ventralabstieg ziehen die De zunächst caudad, knicken dann um und kehren zum Beginn der Penisbasis zurück, um nach einem weiteren Knick wieder caudad in eine Art häutigen Penis zu ziehen, der durch den eigentlichen Penis läuft und caudad ein ganzes Stück aus diesem herausragt. Dieser „häutige Penis“ stellt ein Rohr dar, das aus drei Schichten besteht, und zwar aus einer zellulären äußeren (a, Abb. 38) und zwei inneren nichtzellulären, chitinösen (b, c; Abb. 38). Der laterale und ventrolaterale Anteil des eigentlichen Penis ist stark sklerotisiert, während der Rest häutig ist.

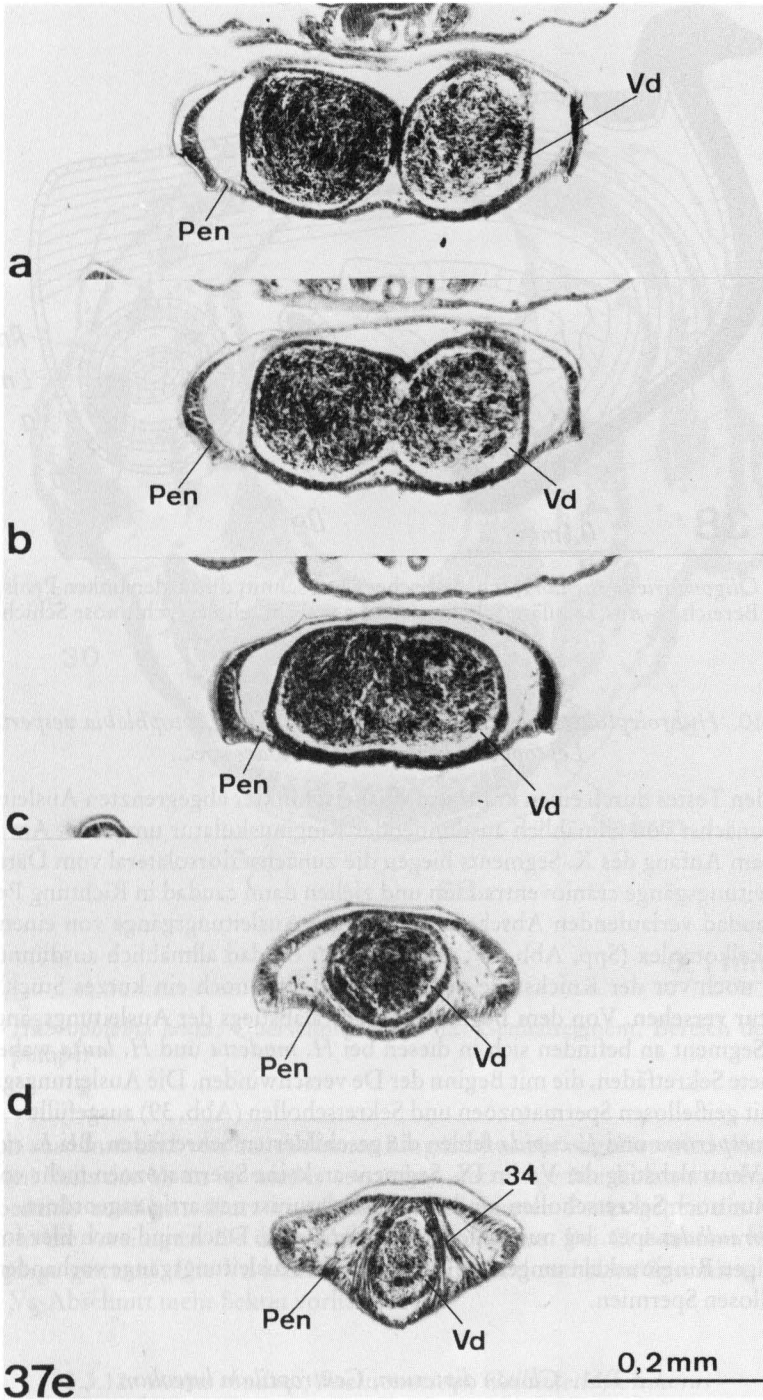


Abb. 37. *Ametropus eatoni*, Querschnittserie durch die miteinander verschmolzenen Penes.

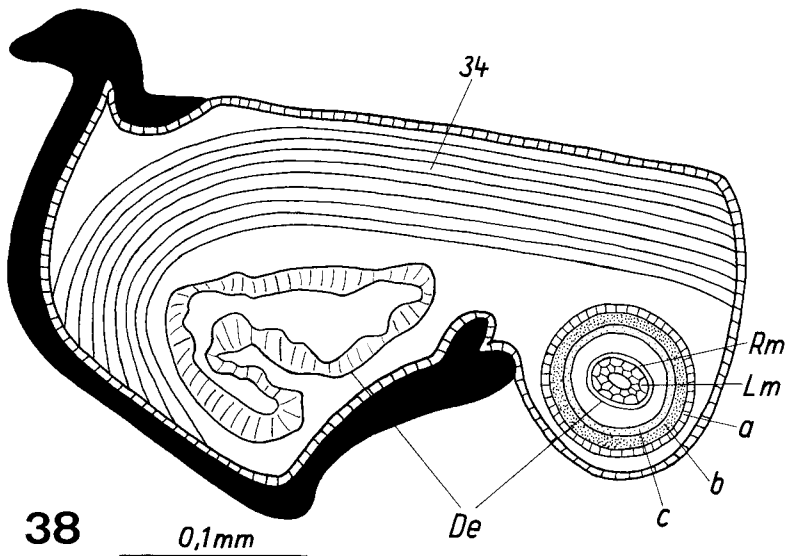


Abb. 38. *Oligoneuriella rhenana*; schematischer Querschnitt durch den linken Penis, mittlerer Bereich. — *a* = zelluläre Schicht, *b* und *c* = nichtzelluläre, chitinöse Schichten.

3.3.10. *Habroleptoides modesta*, *Habrophlebia lauta*, *Leptophlebia vespertina*,
Leptophlebia cupida, *Thraulodes* spec.

Die von den Testes durch einen kräftigen Muskelsphinkter abgegrenzten Ausleitungsgänge sind zunächst von allmählich ausdünnender Ringmuskulatur umgeben. Am Ende des IX. oder am Anfang des X. Segments biegen die zunächst dorsolateral vom Darm gelegenen Ausleitungsgänge cranioventrad um und ziehen dann caudad in Richtung Penes. Von diesem caudad verlaufenden Abschnitt an sind die Ausleitungsgänge von einem starken Ringmuskelkomplex (Spp, Abb. 39) umgeben, der caudad allmählich ausdünnert. Die De beginnen noch vor der Knickstelle der Penes und sind noch ein kurzes Stück weit mit Muskulatur versehen. Von dem Beginn des Ventralabstiegs der Ausleitungsgänge im IX. bzw. X. Segment an befinden sich in diesen bei *H. modesta* und *H. lauta* wabenähnlich angeordnete Sekretfäden, die mit Beginn der De verschwinden. Die Ausleitungsgänge sind überall mit geißellosen Spermatozoen und Sekretschollen (Abb. 39) ausgefüllt.

Bei *L. vespertina* und *L. cupida* fehlen die geschilderten Sekretfäden. Bei *L. cupida* sind von dem Ventralabstieg der Vd im IX. Segment an keine Spermatozoen mehr vorhanden, sondern nur noch Sekretschollen, und die Muskulatur ist netzartig angeordnet.

Von *Thraulodes* spec. lag nur schlechtes Material vor. Doch sind auch hier sowohl der von kräftigen Ringmuskeln umgebene Abschnitt der Ausleitungsgänge vorhanden als auch die geißellosen Spermien.

3.3.11. *Cloeon dipterum*, *Centroptilum luteolum*

Die aus den Resten der Testes hervorgehenden Vd (Abb. 46a) kommunizieren gleich im proximalen Teil kurz miteinander in Form eines muskulösen Querganges (Kom, Abb. 40b, c). Sie sind zunächst von kräftiger, netzartig angeordneter Muskulatur umgeben, die

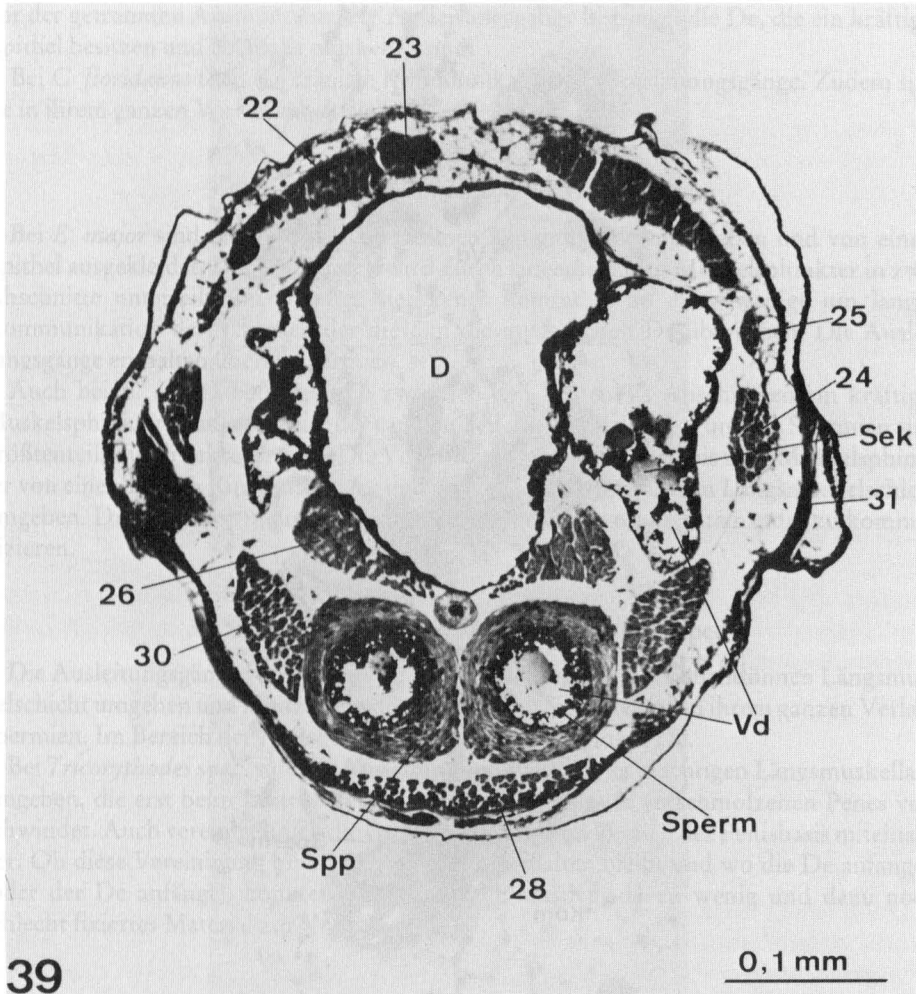


Abb. 39. *Habrophlebia lauta*; Querschnitt durch das Genitalsegment, Bereich der Spermapumpe.

allmählich ausdünn und von hauchdünner Ringmuskulatur abgelöst wird. Vom Beginn des zweiten Teils der Vs an ist wieder verstärkte, netzartige Muskulatur vorhanden, die distad abermals ausdünn. Kurz vor Ende der reduzierten Penes gehen die Vd bei *C. dipterum* in die vereinigten De über. Diese sind muskellos. Bei *C. luteolum* bleiben die Ausführgänge getrennt. Die Vd besitzen ein Epithel und enthalten Spermien, wobei im caudalen Vs-Abschnitt mehr Sekret vorhanden ist.

3.3.12. *Baetis rhodani*, *Baetis muticus*, *Callibaetis floridanus*

Auch bei *B. rhodani* und *B. muticus* kommunizieren die Ausleitungsgänge im proximalen Bereich in Form eines muskulösen Querganges. Die zunächst vorhandene, netzförmige Muskulatur verliert sich sehr schnell, so daß die Ausleitungsgänge muskellos sind. Kurz

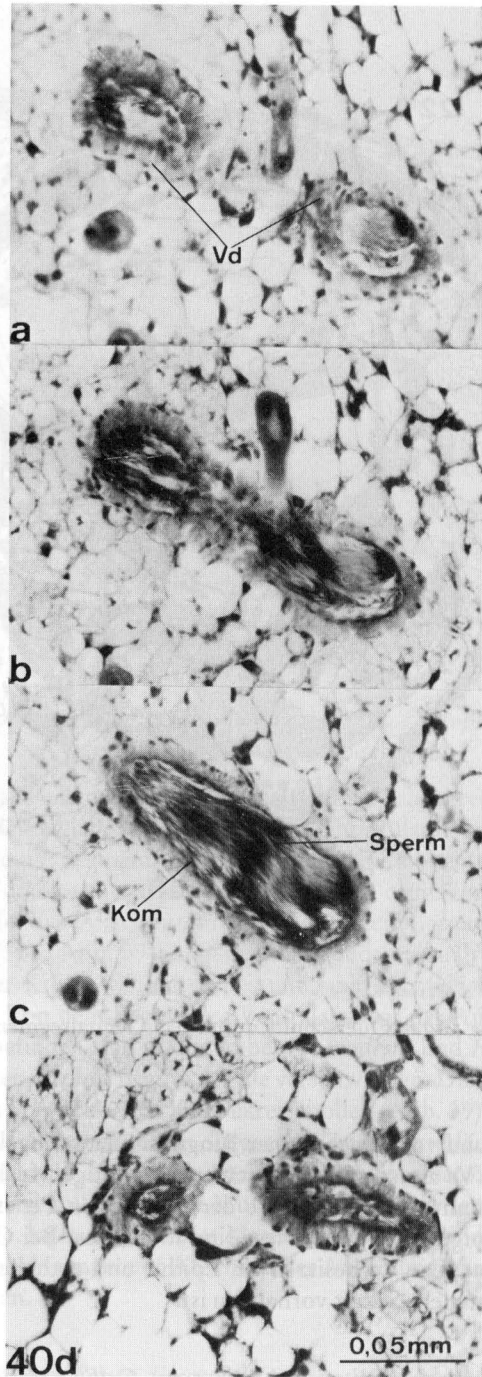


Abb. 40. *Centropitulum luteolum*; Querschnittserie durch die Vasa deferentia (Vd), Bereich der cranialen Kommunikation.

vor der getrennten Ausmündung der Ausleitungsgänge beginnen die De, die ein kräftiges Epithel besitzen und ebenfalls muskellos sind.

Bei *C. floridanus* fehlt die craniale Kommunikation der Ausleitungsgänge. Zudem sind sie in ihrem ganzen Verlauf muskellos.

3.3.13. *Ephemerella major*, *Ephemerella ignata*

Bei *E. major* sind die Vd von einer dünnen Ringmuskellage umgeben und von einem Epithel ausgekleidet. Der Vs-Bereich wird durch einen kräftigen Muskelsphinkter in zwei Abschnitte unterteilt. Im Basalteil der Penes kommt es zu einer wenige μm langen Kommunikation der Vd, nach der diese in die muskellosen De übergehen. Die Ausleitungsgänge enthalten überall Spermien.

Auch bei *E. ignata* befindet sich zwischen den beiden Vs-Abschnitten ein kräftiger Muskelsphinkter. Zudem ist hier der caudale Teil der Vs gekammert und die Spermien sind größtenteils durch Sekret ersetzt. Die Vd besitzen ein Epithel, sind bis zum Muskelsphinkter von einer dünnen Ringmuskellage und danach von einer kräftigen Längsmuskelschicht umgeben. Die Vd gehen in die muskellosen De über ohne vorher miteinander zu kommunizieren.

3.3.14. *Tricorythodes minutus*, *Tricorythodes spec.*

Die Ausleitungsgänge von *T. minutus* sind zunächst von einer hauchdünnen Längsmuskelschicht umgeben und besitzen ein dünnes Epithel. Sie enthalten in ihrem ganzen Verlauf Spermien. Im Bereich der Penisbasis beginnen die muskellosen De.

Bei *Tricorythodes spec.* sind die Ausleitungsgänge von einer mächtigen Längsmuskellage umgeben, die erst beim Eintritt in die proximal miteinander verschmolzenen Penes verschwindet. Auch vereinigen sich die Ausleitungsgänge im Bereich der Penisbasis miteinander. Ob diese Vereinigung bis zur Ausmündung erhalten bleibt und wo die De anfangen (oder der De anfängt), konnte nicht festgestellt werden, da zu wenig und dazu noch schlecht fixiertes Material zur Verfügung stand.

3.3.15. *Caenis*

Es wurden jeweils mehrere Schnittserien von *C. macrura*, *C. horaria* und *C. rivulorum* angefertigt. Doch in keinem Fall waren sichere Aussagen über die Beschaffenheit der Ausleitungsgänge zu machen. Anscheinend waren deren Wände immer geplatzt, denn stets sah es so aus, als lägen die Spermatozoen frei in der Leibeshöhle, und zwar zunächst noch in zwei getrennten, lateral vom Darm liegenden Bereichen, die von der Penisbasis an zusammenfließen.

3.3.16. *Baetisca rogersi*

Die Ausleitungsgänge sind von kräftiger Längsmuskulatur umgeben, um die noch ein dünner Ringmuskel gelagert ist. Bereits weit vor der Penisbasis beginnen die mit einem starken Epithel ausgekleideten De, die sich in der distalen Penishälfte zu einem unpaaren Ausgang vereinigen. Die Muskulatur dünnt zur Penisspitze hin allmählich aus.

3.3.17. *Neophemera youngi*

Die Ausleitungsgänge enthalten Spermatozoen und sind bis zum Beginn des De im distalen Penisabschnitt von dünner Längsmuskulatur umgeben. Im Bereich der Penisbasis verschmelzen die beiden Ausleitungsgänge miteinander. Die Verschmelzung bleibt bis zur Ausmündung an der Penisspitze erhalten. Der De hebt sich deutlich vom Rest des unpaaren Ausleitungsgangs durch das andersartige Epithel und die Intima ab.

3.3.18. *Ephoron album*

Die zunächst muskellosen Ausleitungsgänge kommunizieren im Bereich der Penisbasis miteinander, ähnlich wie bei *R. semicolorata*. Nach Aufhebung der Kommunikation sind die Ausleitungsgänge von einer dünnen Längsmuskellage umgeben. Kurz vor der Ausmündung beginnen die muskellosen De.

3.3.19. *Dolania americana*

Die mit Spermien ausgefüllten Ausleitungsgänge kommunizieren im Bereich der Penisbasis miteinander wie bei *R. semicolorata*. Sie sind von einer hauchdünnen Ringmuskellage umgeben und besitzen ein dünnes Epithel. Erst im distalen Drittel der langgestreckten Penes beginnen die muskellosen De, die ein kräftiges Epithel besitzen und von einer Intima ausgekleidet sind.

3.3.20. *Palingenia longicauda*

Im cranialen Bereich der Ausleitungsgänge sind diesen die Reste der Testes dorsal aufgelagert. Zunächst sind die Ausleitungsgänge von hauchdünner Längsmuskulatur umgeben und von einem faltigen Epithel ausgekleidet. Nachdem die Ausleitungsgänge ungefähr ein Drittel der Penes durchzogen haben, sind sie von einer dünnen, einschichtigen Ringmuskellage umgeben, die wiederum von einer etwa viermal so starken Längsmuskelschicht umhüllt ist. Ein Epithel fehlt hier. Im distalen Penisabschnitt gehen die Ausleitungsgänge in die muskellosen, mit einem starken Epithel versehenen und von einer Intima ausgekleideten De über. Die Ausleitungsgänge enthalten Spermien und Sekretschollen.

3.3.21. *Potamanthus luteus*, *Potamanthus myops*

Die Vd sind in ihrer cranialen Hälfte von einer dünnen Längsmuskellage umgeben und von einem Epithel ausgekleidet. Sowohl die Längsmuskulatur als auch das Epithel verstärken sich im caudalen Teil der Vd erheblich. Die De sind muskellos und durchlaufen nur den distalen Penisabschnitt. Die Ausleitungsgänge sind überall mit Spermien gefüllt.

3.3.22. *Ephemera danica*

Die Vd sind in ihrem ganzen Verlauf von einer dünnen Ringmuskelschicht umgeben, besitzen ein Epithel und gehen im Bereich der Penisbasis in die muskellosen De über. Die Vs werden durch einen Muskelsphinkter in zwei Abschnitte unterteilt. Die Ausleitungsgänge sind von Spermatozoen ausgefüllt.

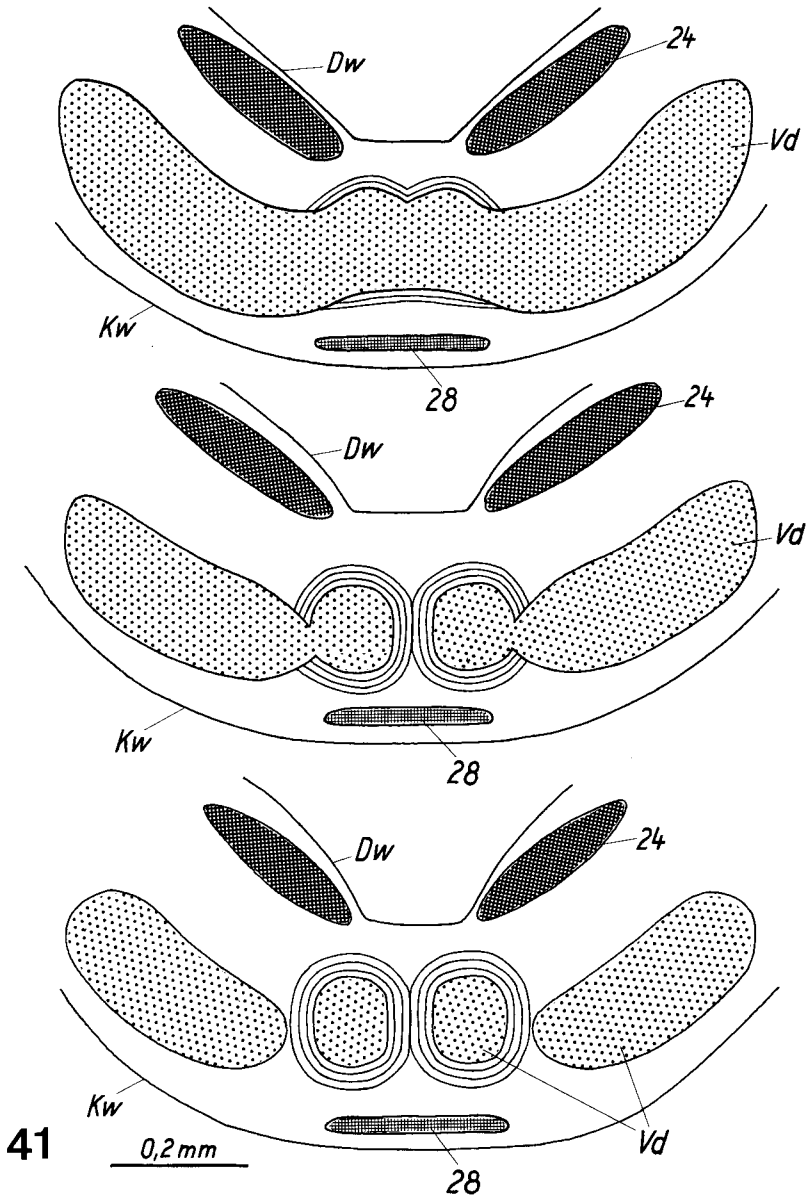


Abb. 41. *Hexagenia limbata occulta*; Querschnitte durch das Genitalsegment (schematisch), Kommunikation der Vd im Bereich der Spermapumpe.

3.3.23. *Hexagenia limbata occulta*, *Hexagenia bilineata*

Die Vd besitzen ein auskleidendes Epithel und sind zunächst von dünner Ringmuskulatur umgeben, die sich beim Übergang in den caudalen Vs-Abschnitt verstärkt, im weiteren Verlauf jedoch wieder ausdünt. Im Bereich der Penisbasis kommt es zu einer Kommunikation der Vd (Abb. 41 a). Hier beginnt sich die Ringmuskulatur gewaltig zu verstärken

und nimmt kurz nachdem sich die Vd wieder getrennt haben ein Vielfaches (5—10faches) der Dicke des auskleidenden Epithels an (Abb. 41b, c). Im weiteren Verlauf der Ausleitungsgänge verdünnt sich die Ringmuskulatur wieder und verliert sich schließlich im distalen Abschnitt der De.

Bei *H. bilineata* besteht die gewaltige Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge im basalen Penisteil nicht nur aus Ringmuskeln. Der innere Teil des Muskelkomplexes besteht hier aus kräftiger Längsmuskulatur.

3.4. Spermatozoen von *Siphonurus croaticus* und *Habrophlebia lauta*

Daß die Spermatozoen bei den verschiedenen Vertretern der Ephemeroptera recht unterschiedlich gestaltet sind, läßt sich bereits mit dem Lichtmikroskop feststellen. SOLDÁN (1979b) unterscheidet danach vier Gruppen. Wie GRIMM (1977) feststellte, erscheinen die Spermien von *H. lauta* im Lichtmikroskop geißellos. Dies trifft nach SOLDÁN (1979a, b) ebenso für die mitteleuropäischen Arten *Choroterpes picteti* (Eaton), *Leptophlebia marginata* (L.), *Paraleptophlebia cincta* (Retzius), *Paraleptophlebia submarginata* (Stephens), *Habroleptoides modesta* (Hagen) und *Habrophlebia fusca* (Curtis) zu. Wie in Abschnitt 3.3.10. gezeigt wird, sind auch bei der in Nordamerika vorkommenden Art *Leptophlebia cupida* (Say) und einem Vertreter der Gattung *Thraulodes* aus Mexico die Spermatozoen geißellos.

Geißellose Spermatozoen kommen in verschiedenen Tierklassen vor. Innerhalb der Insecta sind solche, außer bei den Ephemeroptera, bei den Protura, Isoptera, Coccina und Diptera (BACCETTI 1972, DALLAI et alii 1974) zu finden.

Um zu prüfen, ob der Verlust der Geißel durch alternative Organellen ausgeglichen wird, wie dies beispielsweise bei der Zecke *Amblyomma dissimili* der Fall ist (REGER 1962), wurden die Spermatozoen von *H. lauta* elektronenmikroskopisch untersucht und mit denjenigen von *S. croaticus* verglichen.

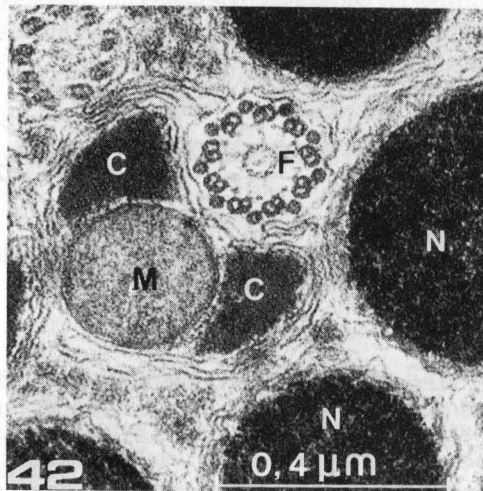


Abb. 42. *Siphonurus croaticus*, Spermatozoon quer.

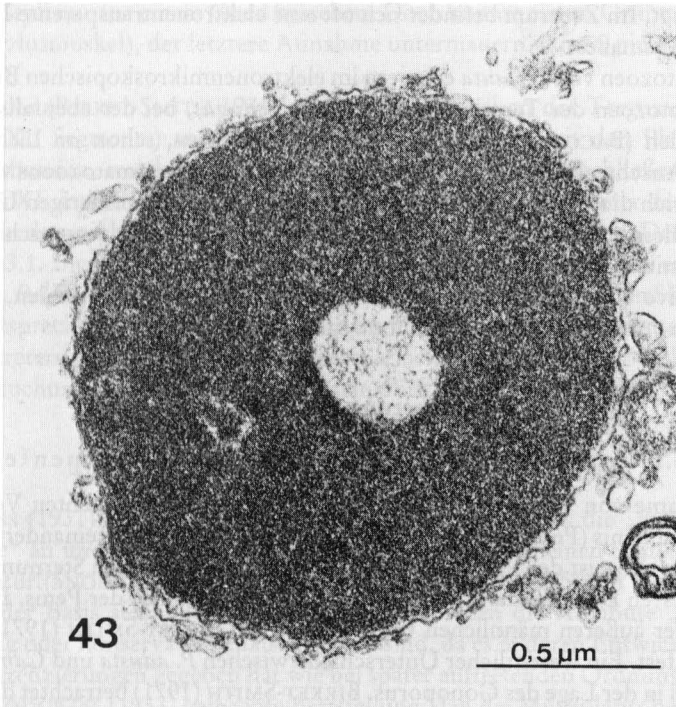


Abb. 43. *Habrophlebia lauta*, Spermatozoon.

Ultrastrukturelle Untersuchungen an Ephemeropteren-Spermatozoen liegen bis jetzt von *Cloeon dipterum* (BACCETTI, DALLAI & GUSTI 1969) und *Pentagenia vittigera*, *Hexagenia* spec. und *Tricorythodes* spec. (PHILLIPS 1969) vor.

Die Spermatozoen von *S. croaticus* zeigen das bereits bekannte und bis jetzt nur bei den Ephemeroptera festgestellte 9+9+0 Muster (Abb. 42). Der Aufbau von Kern, mitochondrialem Komplex und Flagellum erinnert an *C. dipterum* (cf. BACCETTI et alii 1969). Unterschiede gegenüber *C. dipterum* bestehen vor allem in der Größe der Spermatozoen und im Aussehen der Kristallkörper (C, Abb. 42). Diese sind in Querschnitten nicht unmittelbar hinter dem mitochondrialen Derivat (M, Abb. 42) gelagert, sondern mehr lateral. Die Lageänderung bringt auch eine Gestaltsänderung der Kristallkörper mit sich. Der Außenrand ist konvex, der Innenrand konkav und der Hinterrand gerade, so daß sie wie halbierte Halbmonde aussehen. Bei *C. dipterum* liegen die Kristallkörper unmittelbar hinter dem mitochondrialen Derivat und sehen zusammen pfeilschwanzähnlich aus (BACCETTI et alii 1969). Dies trifft nach PHILLIPS (1969) auch für *Tricorythodes* spec. zu.

Ganz anders sehen die Spermatozoen von *H. lauta* aus, die bereits im Lichtmikroskop eine völlig abweichende Gestalt zeigen. Sie sind gleichmäßig gerundet, und ein Flagellum ist nicht zu erkennen. Der Kern weist eine im Zentrum befindliche, gut unterscheidbare helle Fläche auf. Elektronenmikroskopische Aufnahmen bestätigen die im Lichtmikroskop gefundenen Verhältnisse. Die Spermatozoen sind nahezu gleichmäßig gerundet (Abb. 43), und der Kern hat einen Durchmesser von ca. 1,5 µm. Er ist von einer ungefähr 167Å dicken Membran umgeben, die dem elektronendichten Chromatin mehr oder weni-

ger dicht anliegt. Im Zentrum befindet sich oft eine elektronentransparente Fläche unterschiedlichen Ausmaßes.

Die Spermatozoen von *H. lauta* erinnern im elektronenmikroskopischen Bild sehr stark an die Spermatozoen der Termit *Reticulitermis lucifugus*, bei der ebenfalls Geißel und Akrosom fehlen (BACCETTI et alii 1974). In einer leichten, schon im Lichtmikroskop erkennbaren Anschwellung an einem Polende des kugeligen Spermatozoons von *R. lucifugus* befinden sich die Mitochondrien und Centriolen. Nach den bisherigen Untersuchungen scheinen diese bei *H. lauta* zu fehlen. Endgültig kann dies jedoch erst nach Anfertigung von Serienschritten geklärt werden.

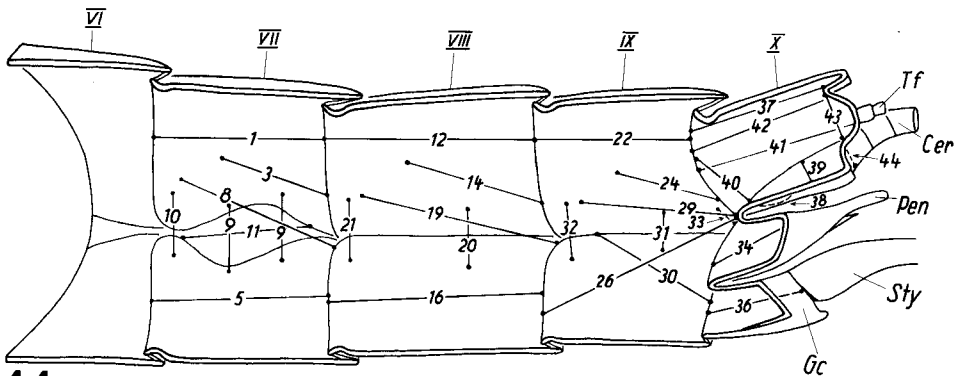
Da alternative Organellen als Ersatz für den Verlust der Geißel fehlen, besitzen die Spermatozoen von *H. lauta* keine Eigenbeweglichkeit.

4. Auswertung und Diskussion

4.1. Äußere Morphologie der Abdomensegmente

Mit Ausnahme von *Campsurus* spec. sind bei allen hier untersuchten Vertretern der Ephemeroptera Penis (Pen, Abb. 3) und Penisplatte (Pa, Abb. 3) miteinander verwachsen. Bei *Campsurus* spec. ist der Penisarm ein Sklerit, das lateral mit dem Sternum IX verbunden ist und dessen Ende caudal frei hervorragt. Daran artikuliert der Penis. Eine ähnliche Ausbildung der äußeren männlichen Genitalien stellte BIRKET-SMITH (1971) bei *Povilla adusta* Navas fest. Ein wesentlicher Unterschied zwischen *P. adusta* und *Campsurus* spec. besteht jedoch in der Lage des Gonoporus. BIRKET-SMITH (1971) betrachtet das proximale Sklerit als Gonocoxa (Pa, Abb. 4) und den distalen Teil als Gonostylus (Pen, Abb. 4) und nimmt an, daß die Penisplatten oder Penisarme der übrigen Ephemeroptera mit den Gonocoxae von *P. adusta* homolog sind. Eine Homologie der Gonostyli mit den Penes ist nach BIRKET-SMITH jedoch weniger sicher, da sich der Gonoporus bei *P. adusta* nicht am Gonostylus befindet, sondern an der Gonocoxa. Im Gegensatz dazu münden die Ausleitungsgänge bei *Campsurus* an der Spitze der Penes (Gonostyli) aus (Gp, Abb. 4).

Eine Ausnahme stellt *Campsurus* spec. auch in bezug auf die Styli dar, da diese direkt am Sternum IX ansetzen (Sty, Abb. 2), das heißt Gonocoxite fehlen. Eine andere Möglichkeit wäre, daß die Grundglieder der zweigliedrigen Styli den Gonocoxiten entsprechen und die



44

Abb. 44. Medianansicht des Abdomenendes mit den im vermutlichen Grundplan der Ephemeroptera vorhandenen Muskeln (schematisch).

eigentlichen Styli nur aus einem Glied bestehen. Doch konnte ein im Grundglied befindlicher M36 (Stylusmuskel), der letztere Annahme untermauern würde, nicht nachgewiesen werden.

Bei *P. adusta* (BIRKET-SMITH 1971) schließt sich lateral an das Tergum X ein Sklerit (Pleurit des XI. Segments) an. Ventral sind die Pleurite XI mit den Pleuriten des X. Segments verbunden, welche an das medioventrale Sternum X anschließen. Auch Reste des Sternums XI sind vorhanden. Bei keinem der untersuchten Vertreter der Ephemeroptera wurde ein derartiger Aufbau der postgenitalen Segmente gefunden. Doch könnte der in Abschnitt 3.1. angesprochene breite laterale Anteil des Tergum X – wie er bei *Campsurus*, *Ephoron*, *Palingenia* und *Oligoneuriella* vorhanden ist – dem lateralen Sklerit P XI von *P. adusta* entsprechen. Eine Klärung könnte durch weitere Untersuchungen, hauptsächlich von Vertretern der Familie Polymitarcidae, erzielt werden, wobei vor allem ontogenetische Untersuchungen erfolversprechend sein dürften.

4.2. Muskulatur der Abdomensegmente

SNODGRASS (1931) sah die Muskulatur der Ephemeroptera als die „wohl am meisten generalisierte“ an und machte sie zur Grundlage seines allgemeinen Systems der Abdomenmuskulatur (SNODGRASS 1935). Doch weist ACHELIG (1975) mit Recht darauf hin, daß den an der Basis stehenden Formen nicht unbesehen die Attribute „ursprünglich, generell gültig oder konservativ“ zuzuschreiben sind, da es in deren Entwicklung genauso weitere Differenzierungen gegeben hat wie bei später auftretenden Ordnungen.

Die bei SNODGRASS (1933) gemachte Feststellung, daß die Muskulatur bei den Adulten und Larven gleich aussieht — wobei er sich auf DÜRKEN (1907) bezieht — ist nicht zutreffend. Während die Muskulatur der Adulten relativ einheitlich ist, treten bei den Larven wesentlich markantere Unterschiede auf (GRANDI 1962, EASTHAM 1958), was vermutlich auf die unterschiedlichen, spezialisierten Lebensweisen der Larven zurückzuführen ist. Wie aus GRANDI (1962) ersichtlich ist, unterscheidet sich die larvale Muskulatur zum Teil erheblich von derjenigen der Imagines. So fehlen diesen die — bei vielen Larven vorhandenen — über mehrere Segmente ziehenden intersegmentalen Muskeln.

Die Muskulatur der praegenitalen Segmente I bis VII ist oft weitaus schwächer ausgebildet als in den folgenden Segmenten, ja es können sogar Muskeln fehlen. Ab dem VII. bis VIII. Segment wird die Muskulatur kräftiger und in den Genital- und Postgenitalsegmenten ist sie immer sehr stark ausgebildet, was wahrscheinlich mit besonderen Aufgaben dieser Segmente und Muskeln beim Hochzeitsflug und der dabei stattfindenden Begattung in Zusammenhang steht.

Tab. 2 zeigt, welche Muskeln der einzelnen Segmente jeweils homolog sind. Die Homologisierung der Muskulatur der genitalen und postgenitalen Segmente erfolgt zum Teil in Anlehnung an BIRKET-SMITH (1971). Die eingerahmten Muskeln sind vermutlich aus einem einzigen im Grundplan vorhandenen Muskel hervorgegangen.

In der phylogenetischen Systematik gehören zum Grundplan einer Gruppe alle Merkmale (plesiomorphe und apomorphe), die man der gemeinsamen Stammart zuschreiben kann. Durch die Wechselbeziehung zwischen genealogischer Verwandtschaft und Grundplan liegt letzterer jedoch erst dann endgültig vor, wenn die genealogischen Beziehungen innerhalb der Gruppe bekannt sind, das heißt stellt sich aufgrund neuer Erkenntnisse heraus, daß die bisher angenommenen genealogischen Beziehungen der Gruppe zu ändern sind, führt dies in der Regel auch zu Änderungen im Grundplan und umgekehrt. So ist der in Abb. 44 dargestellte vermutliche Grundplan der abdominalen Muskulatur als vorläufig anzusehen, zumal die Klärung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Ephemeroptera, trotz zahlreicher Bemühungen

Tabelle 2. Die Muskeln der Abdomensegmente VII—XI. Einander entsprechende Muskeln stehen in derselben Zeile. — *)M41 und M42 entsprechen nach BIRKET-SMITH (1971) der Kiemenmuskulatur der prägenitalen Segmente.

| Segment | VII | VIII | IX | X | XI |
|-------------|-----|------|----|------------------|------------------|
| Muskeln (M) | 1 | 12 | 22 | 37 | |
| | 2 | 13 | 23 | | |
| | 3 | 14 | 24 | | |
| | 4 | 15 | 25 | | |
| | 5 | 16 | 26 | 38 | |
| | 6 | 17 | 27 | | |
| | 7 | 18 | | | |
| | 8 | 19 | 28 | | |
| | 9 | 20 | 29 | 39 | 43 |
| | 10 | 21 | 31 | 40 | 44 |
| | 11 | | 32 | | 41 ^{*)} |
| | | 34 | | 42 ^{*)} | |
| | | | 30 | | |
| | | | 33 | | |
| | | | 36 | | |

(cf. DEMOULIN 1958, 1961; EDMUNDS 1973; MCCAFFERTY 1975; MCCAFFERTY & EDMUNDS 1979; KOSS & EDMUNDS 1974; LANDA 1973; RIEK 1973; TSHERNOVA 1970), bis heute noch zu keinem eindeutigen Ergebnis geführt hat.

4.2.1. VII. Abdomensegment

Nach dem vermutlichen Grundplan (Abb. 44) sind ursprünglich nur die beiden dorsalen Längsmuskeln **M1** und **M3** vorhanden. Dies ist bei *Campsurus* (Abb. 9) der Fall. **M2** ist sicherlich ein Derivat von **M1** und fehlt auch noch bei *Dolania* (Abb. 14). Bei allen anderen untersuchten Arten ist **M2** vorhanden. **M1** bildet bei *Campsurus*, *Palingenia*, *Potamanthus*, *Dolania*, *Hexagenia*, *Ephemera*, *Oligoneuriella*, *Isonychia*, *Callibaetis*, *Cloeon* und *Centroptilum* (Abb. 9, 10, 13—16, 21, 23, 27) noch einen einheitlichen Komplex. Bei *Siphonurus*, *Siphloplecton*, *Rhithrogena*, *Ecdyonurus*, *Leptophlebia*, *Habroleptoides* und *Ephemerella* (Abb. 17, 24, 25, 28—30) ist **M1** in einen breiteren dorsalen und einen schmälere ventralen Teil gespalten.

Der bei *Potamanthus*, *Dolania*, *Hexagenia*, *Ephemera*, *Siphonurus*, *Isonychia*, *Siphloplecton*, *Rhithrogena*, *Leptophlebia* und *Habroleptoides* (Abb. 13—17, 23—25, 28, 29) vorhanden **M4** ist wohl durch Aufspaltung des **M3** entstanden.

M5 stellt das ventrale Pendant zu **M1** dar. In seiner ursprünglichen Form ist **M5** nur noch bei *Campsurus* und *Ephemerella* (Abb. 9, 30) vorhanden. Wie von **M1** hat sich auch von **M5** ein Muskel abgegliedert, nämlich **M6**, der bei allen restlichen untersuchten Arten vorhanden ist. Zusätzlich hat sich bei *Palingenia*, *Potamanthus*, *Hexagenia*, *Ephemera*, *Siphonurus*, *Siphloplecton*, *Rhithrogena*, *Ecdyonurus*, *Callibaetis*, *Cloeon*, *Centroptilum*, *Leptophlebia* und *Habroleptoides* (Abb. 10, 13, 15—17, 24, 25, 28, 29) noch der **M7** abgegliedert, der caudolateral vom Ganglion beginnt und parallel zu den Konnektiven zum cranialen Rand des folgenden Sternum zieht. Der **M6** entspricht dem „Musculus ventralis primus, vlm₁“ bei DÜRKEN (1907) und ist laut DÜRKEN sowohl bei den Larven als

auch bei den Imagines von *Ephemerella ignata* vorhanden. Doch fehlt dieser Muskel nicht nur bei den Imagines, sondern auch bei den Nymphen von *E. ignata*, wie aus GRANDI (1962) ersichtlich ist.

M8 ist nahezu überall gleichartig ausgebildet. Der sicherlich zum Grundplan gehörende Muskel fehlt bei *Rhithrogena*, *Ecdyonurus* und *Ephemerella*. Bei *Potamanthus* (Abb. 13) hat M8 seine Funktion als schräger Dorsoventral-Muskel verloren. Hier ist die Insertio dorsad verlagert, so daß M8, der kurz hinter dem craniolateralen Rand des Tergum beginnt, zum craniolateralen Rand des folgenden Tergum zieht und nicht wie gewöhnlich zum craniolateralen Rand des folgenden Sternum.

In den kientragenden Segmenten wird bei den Larven einiger Ephemeroptera der dem M9 entsprechende Dorsoventral-Muskel durch eine Tracheenverzweigung zweigeteilt (DÜRKEN 1907). Diese Zweiteilung bleibt bei den männlichen Imagines von *Campsurus*, *Palingenia*, *Dolania* und *Potamanthus* (Abb. 9, 10, 13, 14) erhalten.

M10, der nach BIRKET-SMITH (1971) als Stigmenschließer fungieren dürfte, ist bei allen untersuchten Arten vorhanden und zeigt keine wesentlichen Unterschiede zwischen den einzelnen Arten.

M11 ist bei *Campsurus*, *Palingenia*, *Potamanthus*, *Dolania*, *Oligoneuriella*, (Abb. 9, 10, 13, 14, 21) und, wie Schnittserien zeigten, auch bei *Ephoron* vorhanden. Nach GRANDI (1962) ist der Muskel bei den Subimagines von *Oligoneuriella* noch vorhanden, fehlt jedoch bei den Imagines. Eine Reduzierung von M11 während des Subimaginalstadiums ist aber schon wegen dessen kurzen Dauer unwahrscheinlich. Das Subimaginalstadium dauert bei *Oligoneuriella* nur wenige Minuten, und die Umwandlung zur Imago erfolgt im Fluge, wobei die Flügel gar nicht mehr gehäutet werden. Wie der zweigeteilte M9 ist auch M11 ein Relikt aus dem Larvenstadium, in dem er stets vorhanden ist: DÜRKEN (1907: musculus branchialis-sternalis primus bis tertius, km₁ bis km₃), EASTHAM (1958: abductor muscle Ab. M.), GRANDI (1962: muscolo tergo-sternali longitudinali esterni, LE bzw. muscoli tergo-sternali supplementari, TSS) und BIRKET-SMITH (1971: M. adductor branchialis = anterior pleural muscle, g). Der (die) M11 entsprechende(n) Muskel(n) steht(en) bei den Larven direkt mit den Kiemen in Verbindung und ist (sind) für deren Bewegung verantwortlich. Da bei den Imagines keine Kiemen mehr vorhanden sind, ist auch der M11 in den meisten Fällen reduziert worden. In den wenigen Ausnahmen, in denen M11 bei den Imagines erhalten blieb, ist seine Funktion unbekannt. Bei den Imagines von *Ephemerella* und *Centroptilum* ist im Gegensatz zu den Angaben bei DÜRKEN (1907) und SNODGRASS (1933), der diese Angaben von DÜRKEN übernommen hat, keine Kiemenmuskulatur mehr vorhanden.

4.2.2. VIII. Abdomensegment

Die M12, M13, M14, M15, M16, M17, M18, M19 und M21 sind mehr oder weniger wie die entsprechenden Muskeln (siehe Tab. 2) des VII. Segments ausgebildet. Bei *Rhithrogena* und *Ecdyonurus* (Abb. 25) ist der in den vorhergehenden Segmenten fehlende schräge Dorsoventral-Muskel (M8, VII) im VIII. Segment (M19) vorhanden. Bei *Campsurus*, *Palingenia*, *Potamanthus* und *Dolania* (Abb. 9, 10, 13, 14) fehlt der dem M11 entsprechende Muskel. Wie bei DÜRKEN (1907), EASTHAM (1958) und GRANDI (1962) ersichtlich ist, fehlt der dem M11 entsprechende Muskel auch im VIII. Segment der Larven, denn da das VIII. Segment kienlos ist, sind auch keine Kiemenmuskeln vonnöten. Ferner ist bei *Campsurus*, *Palingenia*, *Potamanthus* und *Dolania* (Abb. 9, 10, 13, 14) der M20 (\cong M9, VII) einteilig. Bei *Palingenia* kann man M14 und M15 unterscheiden.

4.2.3. IX. Abdomensegment

Eine Homologisierung der Muskeln der Segmente IX bis XI mit den Muskeln der praegenitalen Segmente erweist sich vielfach als sehr schwierig oder überhaupt nicht durchführbar. Vermutlich haben aus diesem Grunde die meisten Autoren die Muskulatur des Genitalsegments und der Postgenitalsegmente völlig vernachlässigt oder aber nur zum Teil mit in Betracht gezogen. Erstmals versuchte BIRKET-SMITH (1971) eine Homologisierung der Muskulatur der letzten drei Abdomensegmente mit der Muskulatur der praegenitalen Segmente durchzuführen.

Bei den **M22**, **M23**, **M24** und **M25** sind keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den entsprechenden Muskeln (siehe Tab. 2) der vorhergehenden Segmente festzustellen.

Die Muskeln **M26** und **M27** sind vermutlich aus einem Muskel hervorgegangen, der dem ursprünglichen M5, VII und M16, VIII entspricht. Wie schon in den vorhergehenden Segmenten, zeigt dieser ursprüngliche Muskel Tendenzen zur Aufspaltung. Auf eine Homologie von M26 mit M5 und M16 sowie von M27 mit M6 und M17, weist außer der Gestalt (Abb. 14) vielfach auch die unterschiedliche Färbbarkeit der Muskeln bei Färbung mit Borax-Carmin hin, das heißt die Intensität der Färbung ist jeweils bei den Muskeln M5, M16 und M26 sowie M6, M17 und M27 gleich. Geht man von dieser Homologieannahme aus, so kann man folgende drei Fälle unterscheiden:

- a) Bei *Campsurus* und *Ephemerella* (Abb. 9, 30) haben wir den ursprünglichen Zustand: Es ist, wie schon in den vorhergehenden Segmenten, nur ein ventraler Längsmuskel vorhanden, nämlich M26.
- b) Bei *Palingenia*, *Dolania*, *Isonychia*, *Rhithrogena*, *Callibaetis*, *Cloeon*, *Centroptilum*, *Leptophlebia*, *Hexagenia* und *Ephemera* (Abb. 10, 14—16, 23, 25, 27, 28) sind, wie in den praegenitalen Segmenten, zwei ventrale Längsmuskeln vorhanden, nämlich M26 und M27.
- c) Bei *Potamanthus*, *Oligoneuriella*, *Siphonurus*, *Siphloplecton* und *Habroleptoides* (Abb. 13, 17, 22, 24, 29) ist nur M26 (\cong M5, VII und M16, VIII) vorhanden. Ein dem M6, VII und M17, VIII entsprechender Muskel fehlt.

Der im vermutlichen Grundplan fehlende **M28** wurde, außer bei *Campsurus*, bei allen untersuchten Vertretern der Ephemeroptera festgestellt. Welchem (welchen) Muskel(n) der praegenitalen Segmente M28 homolog ist, ist fraglich. Doch ist es möglich, daß M28 ebenfalls ein Derivat des ursprünglichen, noch nicht aufgespaltenen ventralen Längsmuskels ist. So könnte M28 den Muskeln M6 + M7 und M17 + M18 der praegenitalen Segmente entsprechen, wofür zum Beispiel die Tatsache spricht, daß M28 bei *Palingenia*, *Potamanthus*, *Siphonurus*, *Siphloplecton* und *Leptophlebia* (Abb. 10, 13, 14, 17, 28) besonders breit ist. Hierbei fällt auf, daß bei diesen Gattungen M27 fehlt, mit Ausnahme von *Palingenia* (Abb. 10). Dennoch sprechen gerade auch die Verhältnisse bei *Palingenia* dafür, daß sowohl M27 als auch M28 dem M17 und M6 homolog sind, denn M27 und M28 färben sich bei Behandlung mit Borax-Carmin gleich und unterscheiden sich darin erheblich von M26.

Der schräge Dorsoventral-Muskel **M29** bei *Campsurus*, *Rhithrogena*, *Ecdyonurus*, *Leptophlebia*, *Habroleptoides* und *Ephemerella* (Abb. 9, 25, 28—30) reduziert. Bei den Nymphen von *Ecdyonurus venosus* ist der dem M29 entsprechende Muskel noch vorhanden (GRANDI 1962: muscolo tergosternale longitudinale interno, LI).

M31 und **M32** sind mit geringfügigen Abweichungen überall gleich und mehr oder weniger wie die homologen Muskeln des VIII. Abdomensegments ausgebildet (siehe Tab. 2).

M30 und **M33** scheinen für die Bewegung der Penes verantwortlich zu sein und sind bei allen untersuchten Vertretern der Ephemeroptera vorhanden. **M33** ist mit geringfügigen Abweichungen überall gleich. **M30** ist bei *Campsurus* (Abb. 9) noch ein flächiger, fächerartig ausgebildeter Muskel, der sowohl vom cranialen, craniolateralen als auch lateralen Rand des Sternum ausgehend zur Penisbasis zieht. Bei den restlichen Gattungen ist **M30** ein mehr oder weniger stark ausgebildeter Muskel, der seinen Ursprung am cranialen oder lateralen Rand des Sternum hat (zum Beispiel Abb. 10, 16, 24). Extrem stark ist **M30** bei *Oligoneuriella* ausgebildet (Abb. 22).

Der Penismuskel **M34** ist bei den meisten Vertretern der Ephemeroptera vorhanden und gehört wohl auch zum Grundplan. Bei *Callibaetis*, *Cloeon*, *Centroptilum*, *Leptophlebia*, *Habroleptoides* und *Ephemera* (Abb. 16, 27—29) fehlt **M34**. Wie LEVY (1948: penial muscle, P.MSC.) angibt, haben die Penismuskeln bei der Subimago und Imago von *Siphonurus quebecensis* Provancher ihren Ursprung an der Wand des IX. Sternum. Da mir *S. quebecensis* nicht vorlag, konnte diese Beobachtung nicht nachvollzogen werden. Für alle hier untersuchten Arten mit Penismuskel trifft der von LEVY gemachte Befund jedoch nicht zu, auch nicht für die Vertreter der Gattung *Siphonurus*. Möglich wäre, daß LEVY die beiden Muskeln **M30** und **M34** als einen einzigen Muskel betrachtete, da **M34** bei den *Siphonurus*-Arten unmittelbar in Verlängerung von **M30** an der Penisbasis beginnt. Bei *Campsurus spec.*, wo Penis und Penisarm noch gelenkig miteinander verbunden sind (siehe auch Abschnitt 4.1.), zieht **M34** vom cranialen Rand des Penisarms zum cranialen Rand des Penis (Abb. 9). **M34** scheint also ursprünglich für die Bewegung des Penis verantwortlich gewesen zu sein. Nach dem Verschmelzen von Penisarm und Penis erfolgte ein Funktionswechsel. **M34** spielt nun eine wichtige Rolle beim Spermatransfer (Abschnitt 4.4.).

Der Stylus-Muskel **M36** fehlt nur bei *Campsurus spec.*, was auf das Fehlen der Gonocoxite zurückzuführen ist (Abschnitt 4.1.). Bewegt werden die Styli vermutlich durch den Muskel **M30**, von dem einige Fasern am Basalglied der Styli zu inserieren scheinen. Dies konnte jedoch nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Die Muskulatur von *Campsurus* zeigt weitgehende Übereinstimmung mit der von *Povilla adusta* (cf. BIRKET-SMITH 1971). Aufgrund der Innervation homologisiert BIRKET-SMITH den Muskel $h_9 \cong M30$ mit den Dorsoventral-Muskeln $h_7 \cong M10$ und $h_8 \cong M21$ der vorhergehenden Segmente. Doch ist bei *Campsurus* — wie bei allen anderen untersuchten Gattungen — auch im IX. Segment ein normal verlaufender Dorsoventral-Muskel (**M32**, Abb. 9) vorhanden. Den Muskel $g_9 (\cong M34$ bei *Campsurus*) homologisiert BIRKET-SMITH mit dem Rest des larvalen Kiemenmuskels $g (\cong M11$ bei *Campsurus*) der praegenitalen Segmente. In den praegenitalen Segmenten von *P. adusta* kommen nach BIRKET-SMITH außer den Dorsoventral-Muskeln, die **M9**, **VII** und **M10**, **VII** sowie **M20**, **VIII** und **M21**, **VIII** entsprechen, noch ein weiterer vor, und zwar handelt es sich um einen recht kleinen Muskel (BIRKET-SMITH 1971: dorso-pleural muscle, e), der caudal vom lateralen Rand des Tergum in die Nähe des ventralen Randes der Pleuralfläche zieht. Dieser Muskel verbindet im IX. Segment die ventrocaudale Ecke des Tergum IX mit der Gonocoxa (Penisbasis), das heißt er entspricht dem **M33**.

4.2.4. X. und XI. Abdomensegment

Auch die Muskulatur der postgenitalen Segmente weist zwischen den verschiedenen Gruppen einige Unterschiede auf. Ob die jeweils mit der gleichen Nummer versehenen Muskeln der einzelnen Arten tatsächlich miteinander homolog sind, ist nicht sicher.

M37 ist ein meist schwach ausgeprägter Muskel, der bei *Campsurus* (Abb. 5) aus zwei Teilen besteht. Der eine Teil hat seinen Ursprung am cranialen Rand des Tergum X, und der andere entspringt im caudalen Drittel des Tergum X. Beide ziehen zum dorsomedialen Teil der Cercusbasis. Bei allen anderen untersuchten Arten entspringt M37 am cranialen Rand des Tergum X und inseriert am Tergum XI (Abb. 7).

M38, der als Antagonist von M39 fungieren dürfte, ist halbringförmig um den Anus gelagert (Abb. 6, 8) und zeigt keine Unterschiede zwischen den einzelnen Arten.

M39 ist ursprünglich ein mehr oder weniger einheitlicher Muskel (Abb. 6). Dies ist bei *Campsurus*, *Palingenia*, *Potamanthus* und *Dolania* der Fall. Bei den restlichen Gattungen zeigt sich eine Tendenz zur Aufspaltung des Muskels (Abb. 8).

M40 dürfte aufgrund seiner Lage mit den Muskeln M10, M21 und M32 zu homologisieren sein. Dafür sprechen auch die bei GRANDI (1962, Fig. IX,2: muscolo tergosternali anteriori, TSA) für die Nymphe von *Ecdyonurus venosus* gemachten Angaben. M10, M21 und M32 fungieren wohl als Stigmenschließer. Da im Segment X keine Stigmen mehr vorhanden sind, ist M40 bei den meisten Gattungen reduziert. Erhalten blieb M40 außer bei *Siphonurus*, *Isonychia*, *Siphloplecton*, *Rhithrogena*, *Ecdyonurus*, *Callibaetis*, *Cloeon* und *Centroptilum* (Abb. 17, 23—25, 27) auch bei *Ameletus*, *Parameletus*, *Coloburiscoides*, *Epeorus*, *Stenacron*, *Stenonema*, *Pseudiron* und *Baetis*, wie anhand von Serienschnitten festgestellt werden konnte.

M41 ist ein breiter, kräftiger Muskel, der ursprünglich am lateralen Teil des cranialen Randes des Tergum X entspringt und zur lateralen Cercusbasis zieht. Manchmal hat ein Teil des Muskels seinen Ursprung dorsolateral am Tergum, so zum Beispiel bei *Palingenia* und *Siphloplecton* (Abb. 24). Bei *Siphonurus* und *Isonychia* (Abb. 17, 23) entspringt der ganze Muskel dorsolateral am Tergum.

M42 entspringt bei den meisten Arten am cranialen Rand des Tergum X und zieht zum medialen Teil der Cercusbasis. Bei *Siphonurus croaticus* (Abb. 17) hat sich der Ursprung von M42 caudad verschoben, das heißt M42 entspringt nach ungefähr einem Drittel des Tergum, dorsal an diesem. Bei *Leptophlebia* (Abb. 28) und *Habroleptoides* (Abb. 29) hat sich M42 in einen lateralen und medialen Teil aufgespalten. Beide Teile haben ihren Ursprung am cranialen Rand des Tergum, der mediale dorsolateral und der laterale ventrolateral.

M43 und **M44** sind in allen Fällen gleich.

Eine Homologisierung der postgenitalen mit der praegenitalen Muskulatur wurde bis jetzt nur von BIRKET-SMITH (1971) an *P. adusta* aufgrund der Innervierung durchgeführt. Vergleicht man *Campsurus* spec. mit *P. adusta*, so ergibt sich Folgendes: M37, M38 und M39 sind dem X. Segment und M41, M42 und M43 sind dem XI. Segment zuzuordnen (siehe Tab. 2). M37 ist den Muskeln M1, M12, M22 der vorausgehenden Segmente homolog. M39 und M43 entsprechen den Tergosternal-Muskeln M9, M20 und M31. M41 und M42 entsprechen den beiden Kiemenmuskeln, wobei laut BIRKET-SMITH nicht festzustellen ist, welcher welchem homolog ist. Bei *Campsurus* spec. ist in den praegenitalen Segmenten der Imagines sowieso nur noch einer der beiden Kiemenmuskeln erhalten geblieben. Schließlich ist der in der Basis der Cerci befindliche Dorsoventral-Muskel M44 den Muskeln M10, M21 und M32 gleichzusetzen. Der halbringförmig um den Anus gelagerte M38 entspräche den Muskeln M6 und M17 der praegenitalen Segmente, doch sind diese Muskeln bei *Campsurus* spec. noch gar nicht ausgebildet.

4.3. Die männlichen Ausleitungsgänge

Ob es sich bei den paarigen Geschlechtsöffnungen um ein ursprüngliches oder abgeleitetes Merkmal handelt, ist nach HENNIG (1969) sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen fraglich. Das Fehlen eines Ovipositors sieht HENNIG (1969) als abgeleitetes Merkmal, da ein solcher Ovipositor sicherlich im Grundplan der Palaeoptera und Pterygota vorhanden war. Daher neigt HENNIG (l.c.) zu der Annahme, daß die paarigen Geschlechtsöffnungen der Weibchen zwischen dem VII. und VIII. Abdominalsternit ein abgeleitetes Merkmal darstellen, und die Entstehung eines unpaaren Gonoducts bei den Weibchen der Ephemeroptera sekundär unterdrückt worden ist. Dies gilt nach HENNIG (l.c.) vielleicht auch für die Männchen.

Ansonsten werden die männlichen Ausleitungsgänge der Ephemeroptera allgemein als primitiv oder ursprünglich (zum Beispiel NEEDHAM et alii 1935, QADRI 1940, DESPAX 1949, ILLIES 1968, MATSUDA 1976, RICHARDS & DAVIES 1977, SOLDÁN 1979c) bewertet, weil sie nach allen bisherigen Befunden keine Anhangsdrüsen besitzen und getrennt ausmünden. So steht beispielsweise bei NEEDHAM et alii (1935): "The most remarkable thing about the reproductive organs of mayflies is their primitive nature. There are no accessory glands, and the genital ducts retained their paired condition in both sexes, each duct opening to exterior separately." Auf eine Spezialisierung der Gonoducte innerhalb der Ephemeroptera machte erstmals SCHLEE (1969) aufmerksam.

4.3.1. Verschmelzungstendenzen bei den männlichen Gonoducten

Anhangsdrüsen fehlen auch bei allen hier untersuchten Ephemeroptera, doch münden bei einigen Arten die Ausleitungsgänge nicht getrennt aus, sondern vereinigen sich zu einem unpaaren Endabschnitt. Dies ist bei *Ametropus eatoni*, *Cloeon dipterum*, *Neoephemera youngi* und *Baetisca rogersi* der Fall. Bei *Ametropus* und *Neoephemera* erfolgt die Vereinigung bereits im Bereich der Vd, während sich bei *Cloeon* und *Baetisca* erst die De vereinigen. Dies bedeutet, daß bei den ersteren, ähnlich wie bei den Arachnida, ein Ductus conjunctus vorhanden ist, wie SNODGRASS (1936) den unpaaren Teil der mesodermalen Vd bezeichnet.

Unpaare Geschlechtsausführgänge waren bis jetzt nur von wenigen Ephemeroptera-Weibchen bekannt. HEINER stellte 1915 fest, daß die zunächst paarigen Oviducte von *Habrophlebia fusca* sich im VII. Segment plötzlich zu einem unpaaren Gang vereinigen, der oberhalb der Eiklappe ausmündet. Mit diesem Verschmelzen der Oviducte ist eine Tendenz zur Ausbildung der Subgenitalplatte als Ovipositor verbunden (MORRISON 1919, BRINCK 1957). Auch bei den Männchen können die Gonoducte nur dann zu einem unpaaren Gang verschmelzen, wenn auch die ursprünglich paarigen Penes sich zu einem einheitlichen Begattungsorgan zusammenlagern oder die Penes nahezu völlig reduziert sind, wie dies bei *Cloeon dipterum* der Fall ist. Daher erwies sich HEINERS (1915) Vermutung, daß bei *Habrophlebia fusca* und *H. lauta* sicherlich auch die männlichen Gonoducte unpaar sind, als unrichtig.

Daß Verschmelzungstendenzen, das heißt Kommunikationen zwischen den beiden Ausleitungsgängen, im caudalen Bereich vorhanden sein können, ist bereits bekannt. Solche Kommunikationen stellten PALMÉN (1884) bei *Polymtarcis*¹⁾ *virgo*, LEVY (1948) bei *Hexagenia limbata occulta* und SCHLEE (1969) bei *Rhithrogena semicolorata* fest. Auch bei

¹⁾ *Ephoron* (PUTHZ 1978).

Hexagenia bilineata (Abb. 41 a), *Dolania americana*, *Ephoron album*, *Epeorus vitreus*, *Tricorythodes* spec. und *Ephemerella major* kommunizieren die Vd miteinander im Bereich der Penisbasis.

Ähnlich sind auch die Vd bei *Trichatelura manni* (Nicoletiidae, Zygentoma) gestaltet (TORGERSON & AKRE 1969), bei der die ansonsten paarigen Gonoducte sich ebenfalls im distalen Bereich kurz vereinigen. Wie bei den Ephemeroptera herrscht auch bei den Zygentoma keine Einheitlichkeit vor, das heißt die Gonoducte können sehr verschiedenartig gestaltet sein und sowohl paarig als auch unpaar ausmünden (MATSUDA 1976).

Wie SCHLEE (1969) bei *Cloeon* spec. festgestellt hat, können die Vd auch im cranialen Bereich, also unmittelbar hinter den Resten der Testes kommunizieren (Abb. 40b, c). Eine derartige Kommunikation ist bei allen untersuchten Vertretern der Baetidae (*Cloeon dipterum*, *Centroptilum luteolum*, *Baetis rhodani*, *Baetis muticus*) vorhanden, mit Ausnahme von *Callibaetis floridanus*.

4.3.2. Der Ductus ejaculatorius

Aufgrund der ontogenetischen Herkunft lassen sich bei den Ausleitungsgängen zwei Abschnitte unterscheiden, nämlich die mesodermalen Vd und die ektodermalen De. Histologisch unterscheiden sich die letzteren von den Vd dadurch, daß sie von einer feinen Chitinlamelle — der Intima — ausgekleidet sind und meist auch ein wesentlich kräftigeres Epithel (Abb. 33) besitzen. Die De bilden den kürzeren Endabschnitt der Ausleitungsgänge und beginnen in den meisten Fällen innerhalb der Penes. Dies trifft für alle untersuchten Arten zu, mit Ausnahme von *Oligoneuriella rhenana* und *Baetisca rogersi*, bei denen die De bereits weit vor der Penisbasis im IX. Segment beginnen. Bei *Ametropus eatoni*, *Ephemerella major*, *Ephemerella ignata*, *Tricorythodes minutus*, *Ephemera danica* und *Rhithrogena semicolorata* beginnen die De im Bereich der Penisbasis, während sie bei den restlichen untersuchten Arten erst in der distalen Hälfte der Penes beginnen, in einigen Fällen sogar erst kurz vor der Ausmündung.

PALMÉN (1884) stellt fest, daß die Ausleitungsgänge bis auf die Mündungslippen keine Intima besitzen. Er definiert die De folgendermaßen: „Immerhin aber bleibt, wenn auch nicht der ganze Penisabschnitt, so doch das Endstück desselben eng. Diese beiden Endabschnitte können dann als zwei selbständige Ductus ejaculatorii bezeichnet werden.“ Nach PALMÉNS (1884) Ansicht sind die De also mesodermaler Herkunft. Dieser Meinung schließt sich DRENKELFORT (1910) an. NEEDHAM et alii (1935) betrachten bereits den gekammerten Teil der Vs (Abb. 34, 35) als De und bezeichnen ihn als „coiled part“, im Gegensatz zum „non-coiled“ Endabschnitt des De. Eine Intima scheinen NEEDHAM et alii (l.c.) nicht festgestellt zu haben, jedenfalls wird vom Vorhandensein einer solchen nichts erwähnt. Schließlich stellt QADRI (1940) fest, daß bei *Rhithrogena* und *Heptagenia* die ektodermal entstehenden De die ganze Länge der Penes durchziehen und sich dann mit den Vd verbinden. Diese De sind bei *Ephemera* und *Cloeon* sehr kurz — weil sie bei *Ephemera* bereits im Basisbereich der Penes ausmünden und weil *Cloeon* reduzierte Penes besitzt — und sind von einer Chitinschicht ausgekleidet. Laut BRINCK (1957) wurde die Feststellung PALMÉNS (1884), daß die De mesodermal sind, bereits von WHEELER (1893) korrigiert. Seit QADRI (1940) geben nahezu alle Autoren (LEVY 1948, WISLEY 1965, GRIMM 1977, SOLDÁN 1979c) an, daß die De Ende des IX. Segments oder am Anfang der Penes beginnen. Nur SCHLEE (1969) bemerkt, daß bei *Rhithrogena semicolorata* der ektodermale De erst im distalen Penisabschnitt beginnt. Geht man von der Definition aus, daß der De derjenige Abschnitt der Ausleitungsgänge ist, der ektodermaler Herkunft ist und somit

eine Intima besitzt, so kommt man, wie oben bereits gezeigt, zu dem Ergebnis, daß die De bei den verschiedenen Vertretern der Ephemeroptera von unterschiedlicher Länge sind. In den meisten Fällen beginnen die De jedoch erst im distalen Penisabschnitt.

4.3.3. Die Vasa deferentia

Bei den Vd lassen sich in vielen Fällen ein schmalerer, cranialer, sich an die Reste der Testes anschließender Teil und ein caudaler, stark angeschwollener Teil unterscheiden, der als Vs fungiert (Abb. 34). Manchmal sind sogar noch innerhalb dieser als Vs bezeichneten Abschnitte Unterschiede festzustellen. Bei *Ecdyonurus torrentis*, *Stenacron coralina*, *Stenonema vicarium*, *Epeorus sylvicola*, *Siphonurus occidentalis*, *Siphonurus alternatus*, *Ameletus inopinatus*, *Ameletus oregonensis*, *Parameletus chelifer*, *Isonychia spec.* und *Ephemerella ignata* sind der craniale und der caudale Teil der Vs bereits äußerlich unterscheidbar. Der craniale Teil ist glatt und der caudale Teil ist geringelt (Abb. 34). Der letztere entspricht dem "coiled part" des De bei NEEDHAM et alii (1935). Zwischen den beiden Teilen befindet sich bei allen genannten Arten eine Engstelle, die äußerlich ebenfalls gut erkennbar ist. Auch bei *Rhithrogena semicolorata* und *Ephemerella major* ist diese Engstelle vorhanden, obwohl beide Vs-Teile ungeringelt sind.

Die Vd sind im allgemeinen von einem dünnen Epithel ausgekleidet, das im Bereich der Vs meist etwas stärker ausgebildet ist. Bei *Rhithrogena semicolorata*, *Ecdyonurus torrentis*, *Epeorus vitreus*, *Siphloplecton speciosum* und *Ametropus eatoni* ist bis zur Engstelle zwischen den beiden Vs-Teilen kein Epithel vorhanden. Eine eigenartige Ausbildung nimmt das Epithel in den geringelten Teilen der Vs an. Es bildet septenartige Einfaltungen aus, die eine Art Kammerung der Vs hervorrufen (Abb. 35).

Die Ausleitungsgänge sind meist mehr oder weniger stark mit Spermien ausgefüllt, die zum Teil mit Sekrethschollen vermischt sind. Die Menge der Spermien hängt wohl auch davon ab, ob das Männchen vor oder nach der Kopulation gefangen wurde. In der Regel ist die Hauptmasse in den Vs anzutreffen. Bei den Arten, die einen gekammerten Vs-Abschnitt besitzen, ist der craniale Teil der Vs mit Spermien vollgestopft, während der caudale, gekammerte Teil meist total mit Sekret ausgefüllt ist. Wie schon PALMÉN (1884) berichtet, befinden sich manchmal auch im gekammerten Teil Spermien, und zwar immer im Zentrum der sie umgebenden Sekretmasse.

Bei *Habrophlebia lauta* und *Habroleptoides modesta* ist zwar keine Kammerung vorhanden, doch befinden sich in dem entsprechenden Vs-Abschnitt zum Teil wabenähnlich angeordnete Sekretfäden, die von der Innenwand der Ausleitungsgänge ausgehen.

4.3.4. Die Eigenmuskulatur der Gonoducte

Auch die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge ist bei den einzelnen Arten, teils aber auch in den verschiedenen Abschnitten der Ausleitungsgänge einer Art, recht unterschiedlich.

Nur bei *Oligoneuriella rhenana* und *Baetisca rogersi* besitzen die De auf ihrer ganzen Länge Eigenmuskulatur. Bei beiden Arten sind die De von einer kräftigen Längsmuskulatur umgeben, der noch eine dünne Ringmuskelschicht aufliegt (Abb. 38). Ansonsten sind die De nahezu immer muskellos. Bei wenigen Arten greift die Muskulatur der Vd auch noch ein Stück weit auf die De über. Dies ist bei *Coloburiscoides munionga*, *Hexagenia limbata occulta*, *Hexagenia bilineata* und sämtlichen untersuchten Vertretern der Lep-tophlebiidae der Fall.

Bei den Vd kann man folgende Typen unterscheiden:

- a) Vd cranial ohne Muskulatur, caudal mit Längsmuskeln. Diese sind bei *Ametropus eatoni* und *Ephoron album* sehr dünn, bei *Siphloplecton speciosum* kräftig ausgebildet. Bei *E. album* beginnen die Längsmuskeln von der Kommunikation im Bereich der Penisbasis an, bei *A. eatoni* und *S. speciosum* vom caudalen Vs-Teil an.
- b) Vd in ihrem ganzen Verlauf von Längsmuskeln umgeben. Diese sind bei den meisten Arten sehr schwach ausgebildet: *Ecdyonurus torrentis*, *Stenonema vicarium*, *Stenacron coralina*, *Epeorus vitreus*, *Epeorus sylvicola*, *Pseudiron spec.* *Rhithrogena semicolorata*, *Siphonurus occidentalis*, *Siphonurus alternatus*, *Ameletus inopinatus*, *Ameletus oregonensis*, *Isonychia rufa*, *Oligoneuriella rhenana*, *Tricorythodes minutus*, *Neophemera youngi*. Bei *Potamanthus luteus* und *Potamanthus myops* verstärkt sich die Muskulatur caudal etwas und bei *Coloburiscoides munionga* und *Tricorythodes spec.* ist sie von Anfang an kräftig entwickelt.
- c) Vd zunächst mit dünner Ringmuskulatur, die von dem caudalen Vs-Teil an durch Längsmuskeln ersetzt wird: *Siphonurus croaticus*, *Parameletus chelifer*, *Ephemerella ignata*.
- d) Vd sind von kräftiger Längsmuskulatur umgeben, um die noch ein dünner Ringmuskel gelagert ist: *Baetisca rogersi*.
- e) Vd zunächst mit dünner Längsmuskulatur. Innerhalb der Penes wird diese durch eine dünne Ringmuskelschicht ersetzt, die noch von einer etwa viermal so starken Längsmuskellage umgeben ist: *Palingenia longicauda*.
- f) Vd mit netzartig angeordneter Muskulatur. Diese ist bei *Cloeon dipterum* und *Centroptilum luteolum* zunächst kräftig, wird dann caudad dünner, um sich von dem caudalen Vs-Teil an wieder zu verstärken und dann allmählich auszudünnen. Bei *Baetis rhodani*, *Baetis muticus* und *Callibaetis floridanus* verliert sich die zunächst kräftige Muskulatur sehr schnell, so daß die Vd nahezu in ihrem ganzen Verlauf muskellos sind.
- g) Vd mit Ringmuskulatur. Diese ist bei *Ephemerella major*, *Dolania americana* und *Ephemera danica* überall gleichbleibend dünn. Bei *Habroleptoides modesta*, *Habrophlebia lauta*, *Leptophlebia vespertina*, *Leptophlebia cupida* und *Thraulodes spec.* wird die zunächst gut ausgebildete Ringmuskulatur caudad immer schwächer. Von dem ventral gelegenen Teil der Vd im IX. Segment an sind diese von einem gewaltigen Ringmuskelkomplex umgeben, der sich caudad allmählich ausdünt. Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Hexagenia limbata occulta* und *Hexagenia bilineata* vor. Die zunächst dünne Ringmuskulatur beginnt sich im Bereich der Penisbasis gewaltig zu verstärken. Bei *Hexagenia bilineata* besteht der innere Teil des Muskelkomplexes aus kräftiger Längsmuskulatur.

Bei einigen Arten befindet sich an der Engstelle zwischen cranialem und caudalem Vs-Teil ein kräftiger Muskelsphinkter, so bei *Rhithrogena semicolorata*, *Siphonurus aestivalis*, *Parameletus chelifer*, *Siphloplecton speciosum*, *Ephemerella major* und *Ephemerella ignata*.

4.4. Möglichkeiten der Spermaauspressung

Die ursprüngliche Form ist der Spermatransfer mittels Spermatophoren. Sie wurden in zahlreichen verschiedenen Insektengruppen konvergent reduziert, was zur Übertragung flüssigen Spermas führte (GHILAROV 1961). Dies gilt auch für die Ephemeroptera.

Gedanken über Möglichkeiten der Spermaauspressung bei den Ephemeroptera machten sich erstmals LEVY (1948) und später SCHLEE (1969), der eine Übersicht über die Formen

des Spermatransports bei den Insektengruppen gab, die freies Sperma übertragen. Auf das Vorhandensein einer Spermapumpe bei der Ephemeroptera-Art *Habrophlebia lauta* wies GRIMM (1977) hin.

Spermapumpen mit irgendwelchen besonderen Chitinteilen, wie sie GRELL (1942) bei *Panorpa*, NEUMANN (1958) und andere bei den *Diptera*, SCHLEE (1969) bei den Psylliformes und MICKOLEIT (1971) bei den meisten Familien der Mecoptera festgestellt haben, kommen anscheinend bei den Ephemeroptera nicht vor.

Eine Spermapumpe, wie sie von GRIMM (1977) beschrieben wurde, ist bei den untersuchten Vertretern der Familie Leptophlebiidae und der Gattung *Hexagenia* vorhanden. Bei diesen ist der Endabschnitt der Vd von einem gewaltigen Ringmuskelkomplex (bei *H. bilineata* mit innerer Längsmuskulatur) umgeben. Es ist anzunehmen, daß die Spermaauspressung durch peristaltische Bewegung dieser Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge erfolgt. Auffällig ist, daß, soweit bis jetzt bekannt, eine derartige Spermapumpe nur bei sehr wenigen Vertretern der Ephemeroptera vorhanden ist. Bei den Leptophlebiidae könnte die Ausbildung der Spermapumpe in direktem Zusammenhang mit dem Verlust der Eigenbeweglichkeit der Spermatozoen stehen (3.4.).

Auch bei *Siphloplecton speciosum*, *Coloburiscoides munionga*, *Parameletus chelifer*, *Palingenia longicauda*, *Tricorythodes spec.* *Cloeon dipterum* und *Centroptilum luteolum* dürfte die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge kräftig genug sein, um den Spermatransport zu bewerkstelligen. Doch kann hier von einer besonderen Spermapumpe nicht die Rede sein.

Bei vielen Vertretern der Ephemeroptera kommt eine Spermapumpe vor, wie sie ähnlich auch von BRINCK & FROELICH (1960) bei *Isoperla grammatica* (Plecoptera) festgestellt worden ist. So spielt bei *Siphonurus*, *Ameletus*, *Parameletus*, *Isonychia*, *Coloburiscoides*, *Epeorus*, *Ecdyonurus* (Abb. 45), *Rhithrogena* (Abb. 32), *Stenacron*, *Stenonema*, *Pseudiron*, *Oligoneuriella*, *Siphloplecton*, *Ephemerella*, *Tricorythodes*, *Potamanthus*, *Hexagenia*, *Ephoron*, *Palingenia*, *Neoephemera* und *Baetisca* sicherlich der in der Regel sehr kräftig ausgebildete Penismuskel M34 eine wesentliche Rolle beim Spermatransfer, was schon LEVY (1948) vermutet. Das Auspressen des Spermas erfolgt durch Kontraktion des M34, was zu einer Volumenverringering des Kopulationsorganes führt.

Auch *Dolania* besitzt einen M34, doch besteht dieser nur aus wenigen dorsoventral gerichteten, in der Penisbasis befindlichen Muskelfasern, die für eine Kontraktion des Penis zu schwach sein dürften. Ähnlich verhält es sich bei *Ametropus*, wo M34 (Abb. 37 e) erst im distalen Penisabschnitt auftaucht und sehr schwach ausgebildet ist.

Auffällig ist, daß bei *Hexagenia* beide Pumpentypen vorhanden sind. Zwar beginnt der Penismuskel erst in einem Bereich, in dem die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge schon wieder etwas schwächer geworden ist, doch ist diese immer noch kräftig genug, um das Sperma zu transportieren. Zudem ist die Ringmuskelpumpe so weit distal gelagert, daß sie den Spermatransfer allein auszuführen vermag, wie dies auch bei den Leptophlebiidae der Fall ist.

Ferner ist auch bei *Siphloplecton speciosum*, *Coloburiscoides munionga*, *Tricorythodes spec.*, *Parameletus chelifer* und *Palingenia longicauda* die Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge kräftig genug, um den Spermatransport zu bewerkstelligen. Trotzdem ist auch ein Penismuskel vorhanden. Wahrscheinlich dient die Eigenmuskulatur mehr der Zuleitung des Spermas zum eigentlichen „Pumpenraum“ und verhindert durch ihre Kontraktion auch den Rückfluß des Spermas, wie dies BRINCK & FROELICH (1960) auch bei *Isoperla grammatica* vermuten. Den Rückfluß des Spermas verhindern sicher auch die bei einigen Arten an den Engstellen der Vs vorhandenen Muskelsphinkter.

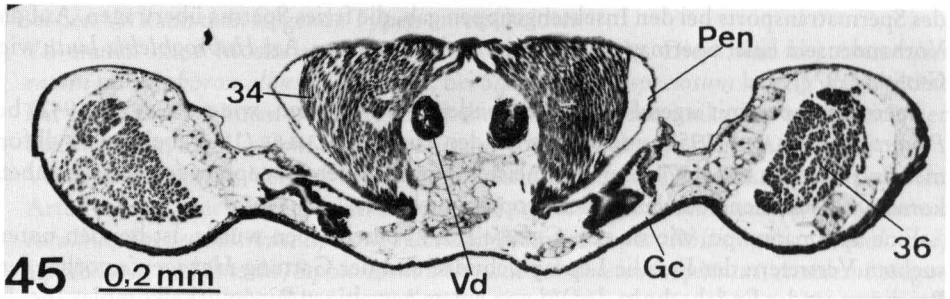


Abb. 45. *Ecdyonurus torrentis*, Querschnitt durch Styliker und Basis der Penes.

Andererseits gibt es Arten, die weder einen Penismuskel noch eine ausreichende Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge besitzen. Dies trifft für *Baetis muticus*, *Baetis rhodani*, *Callibaetis floridanus* und *Ephemera danica* zu. Bei diesen Arten findet die Spermaauspressung vermutlich indirekt durch Erhöhung des Binnendrucks im Abdomen statt. Der Binnendruck dürfte auch für die Zuleitung des Spermas in den Penisbereich eine Rolle spielen, besonders bei den Arten mit Penismuskel und nur geringer Eigenmuskulatur der Ausleitungsgänge. Es ist möglich, daß dieser Binnendruck über den Darm erfolgt, der bei den Imagines der Ephemeroptera ja nicht mehr als Verdauungsorgan tätig ist, sondern allgemein als aerostatisches Organ angesehen wird (STERNFELD 1907, PICKLES 1931, GRANDI 1950). Dabei ist hauptsächlich der Mitteldarm ziemlich voluminös ausgebildet. Er füllt fast das ganze Abdomen aus (FRITZE 1889) und ist an beiden Enden fest verschlossen (GRANDI 1950). Durch eine erhöhte Luftaufnahme, die durch die Dilatatoren des Vorderdarmes ermöglicht wird (STERNFELD 1907), kann Druck auf die zwischen Darm und Körperwand liegenden Geschlechtsorgane ausgeübt werden.

5. Verzeichnis der Abkürzungen

| | | | |
|------------|---------------------------|--------------|----------------------|
| <i>Ao</i> | = Aorta | <i>N</i> | = Nucleus |
| <i>C</i> | = Kristallkörper | <i>Pa</i> | = Penisarm |
| <i>Cer</i> | = Cercus | <i>Pen</i> | = Penis |
| <i>D</i> | = Darm | <i>Rm</i> | = Ringmuskulatur |
| <i>De</i> | = Ductus ejaculatorius | <i>S</i> | = Sternum |
| <i>Dw</i> | = Darmwand | <i>Sek</i> | = Sekret |
| <i>F</i> | = Flagellum | <i>Sperm</i> | = Spermatozoen |
| <i>Fr</i> | = Follikelreste | <i>Sp</i> | = Subanalplatte |
| <i>Gc</i> | = Gonocoxite | <i>Spp</i> | = Spermapumpe |
| <i>Kom</i> | = Kommunikation | <i>Sty</i> | = Stylus |
| <i>Kw</i> | = Körperwand | <i>T</i> | = Tergum |
| <i>Lm</i> | = Längsmuskulatur | <i>Tf</i> | = Terminalfilum |
| <i>M</i> | = mitochondriales Derivat | <i>Vd</i> | = Vasa deferentia |
| <i>mF</i> | = membranöse Falte | <i>Vs</i> | = Vesicula seminalis |

6. Literatur

ACHTELIG, M. (1975): Die Abdomenbasis der Neuropteroidea (Insecta, Holometabola). Eine vergleichend anatomische Untersuchung des Skeletts und der Muskulatur. — *Zoomorphologie* 82: 201—242; Heidelberg & Berlin.

- BACCETTI, B. (1972): Insect sperm cells. — *Adv. Insect Physiol.* **9**: 315—397; London & New York.
- BACCETTI, B., R. DALLAI & F. GIUSTI (1969): The spermatozoon of Arthropoda. VI. Ephemeroptera. — *J. Ultrastruct. Res.* **29**: 343—349; New York.
- BACCETTI, B., R. DALLAI, F. ROSATTI, F. GIUSTI, F. BERNINI & G. SELMI (1974): The spermatozoon of Arthropoda. XXVI. The spermatozoon of Isoptera, Embioptera and Dermaptera. — *J. Microscopie* **21**: 159—172; Paris.
- BIRKET-SMITH, J. (1971): The abdominal morphology of *Povilla adusta* Navas (Polymitarcidae) and Ephemeroptera in general. — *Ent. Scand.* **2**: 139—160; København.
- BRINCK, P. (1957): Reproductive system and mating in Ephemeroptera. — *Opusc. entomol.* **22**: 1—37; Lund.
- BRINCK, P. & C. G. FROELICH (1960): The reproductive organs of the Plecopteron *Isoperla grammatica* (Poda, 1761). — *Entomol. Tidskr.* **81**: 53—62; Stockholm.
- DALLAI, R., B. BACCETTI, F. BERNINI, E. BIGLIARDI, A. G. BURRINI, F. GIUSTI, M. MAZZANI, V. PALLINI, T. RENIERI, F. ROSATTI, G. SELMI & M. VEGNI (1974): New models of aflagellate arthropod spermatozoa. — *In*: B. A. AFZELIUS (ed.): The functional anatomy of spermatozoon. — *Proc. 2nd Int. Symp.*, Stockholm 1973: 393 pp.; Oxford & New York (Pergamon Press). [1975]
- DEMOULIN, G. (1958): Nouveau schéma de classification des Archodonates et des Ephéméroptères. — *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* **34** (27): 1—19; Brüssel.
- (1961): Encore les Behningiidae (Ephemeroptera). — *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* **37** (41): 1—6; Brüssel.
- DESPAX, R. (1949): Ordre des Ephéméroptères. — *In*: P. GRASSÉ (ed.): *Traité de Zoologie* **9**: 279—309; Paris (Masson et C^{ie} Éditeurs).
- DRENKELFORT, H. (1910): Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphurus lacustris* Eaton. — *Zool. Jb., (Anat.)* **29**: 527—617; Jena.
- DÜRKEN, B. (1907): Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. — *Z. wiss. Zool.* **87**: 435—550; Leipzig.
- EASTHAM, L. E. S. (1958): The abdominal musculature of nymphal *Chloeon dipterum* L. (Insecta: Ephemeroptera) in relation to gill movement and swimming. — *Proc. zool. Soc. Lond.* **131**: 279—291; London.
- EDMUNDS, G. F. (1973): Some critical problems of the family relationships in the Ephemeroptera. — *Proc. 1st Int. Conf. Ephemeroptera* 1970: 145—154; Leiden.
- GHILAROV, M. S. (1961): Évolution des modes d'insémination chez les insectes au cours de leur phylogénèse. — *Scientia* **96**: 386—391; Milano.
- GRANDI, M. (1950): Contributi allo studio degli „Efemeroidei“ italiani. XIV. Morfologia ed istologia dell'apparato digerente degli stadi preimmaginali, subimmaginali ed immaginali di vari generi e specie. — *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna* **18**: 58—92; Bologna.
- (1960a): Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. XXIII. Gli organi genitali esterni maschili degli Efemeroidei. — *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna* **24**: 67—120; Bologna.
- (1960b): Particolare costituzione degli organi genitali esterni nei maschi dei Betidi (Insecta — Ephemeroidea). — *Rc. Accad. Lincei* **28**: 86—91; Roma.
- (1962): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. XXIV. I muscoli somatici addominale degli Efemerotteri. — *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna* **26**: 179—206; Bologna.
- (1964): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. XXV. Gli organi genitali esterni maschili nelle forme preimmaginali degli Efemerotteri. — *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna* **27**: 77—117; Bologna.
- GRELL, K. G. (1942): Der Genitalapparat von *Panorpa communis* L. — *Zool. Jb., (Anat.)* **67**: 513—588; Jena.
- GRIMM, R. (1977): Die Spermapumpe der Eintagsfliegen-Art *Habrophlebia lauta* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). — *Ent. Germ.* **3**: 337—343; Stuttgart.
- GÜNTHER, K. K. (1961): Funktionell-anatomische Untersuchung des männlichen Kopulationsapparates der Flöhe unter besonderer Berücksichtigung seiner postembryonalen Entwicklung (Siphonaptera). — *Dtsch. ent. Z., N. F.* **8**: 258—349; Berlin.
- HEINER, H. (1915): Zur Biologie und Anatomie von *Cloeon dipterum* L., *Baetis binoculatus* L. und *Habrophlebia fusca* Curt. — *Jena. Z. Naturwiss.* **53**: 289—340; Jena.
- HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — *Senckenberg-Buch* **49**: 1—436; Frankfurt/Main (W. Kramer).

- ILLIES, J. (1968): Ephemeroptera. — *In*: M. BEIER (Hrsg.): Handb. Zool. 4 (2) 2/5: 1—63; Berlin (De Gruyter).
- JOLY, M. (1877): On the reproductive apparatus of Ephemerae. — *Ann. Mag. nat. Hist.* 19: 193—195; London.
- KLOCKE, F. (1926): Beiträge zur Anatomie und Histologie der Thyanopteren. — *Z. wiss. Zool.* 128: 1—36; Leipzig.
- KOSS, R. W. & C. F. EDMUNDS (1974): Ephemeroptera eggs and their contribution to phylogenetic studies of the order. — *Zool. J. linn. Soc.* 55: 267—349; London.
- LANDA, V. (1973): A contribution to the evolution of the order Ephemeroptera based on comparative anatomy. — *Proc. 1st Int. Conf. Ephemeroptera 1970*: 145—154; Leiden.
- LEVY, H. A. (1948): The male genitalia of Ephemerae (mayflies). — *J. N. Y. ent. Soc.* 56: 25—41; New York.
- MCCAFFERTY, W. P. (1979): Evolutionary trends among the families of Ephemeroidea. — *Proc. 2nd Int. Conf. Ephemeroptera 1975*: 45—50; Kraków.
- MCCAFFERTY, W. P. & G. F. EDMUNDS (1979): The higher classification of the Ephemeroptera and its evolutionary basis. — *Annls entomol. Soc. Am.* 72: 5—12; Columbus & Ohio.
- MATSUDA, R. (1976): Morphology and Evolution of Insect Abdomen. With special reference to developmental patterns and their bearings upon systematics. — *Int. Ser. pure appl. Biol. Zool. Div.* 56: 1—534; Oxford & Elmsford N. Y. (Pergamon Press).
- MICKOLEIT, G. (1971): Das Exoskelet von *Notiothauma reedi* McLachlan, ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie der Mecoptera (Insecta). — *Z. Morph. Tiere* 69: 318—362; Heidelberg & Berlin.
- MORRISON, E. R. (1919): The may-fly ovipositor, with notes on *Leptophlebia* and *Hagenulus*. — *Can. Entomol.* 51: 139—146; Ottawa.
- NEEDHAM, J. G., J. R. TRAYER & Y. C. HSU (1935): The biology of mayflies. 759 pp; Ithaca & New York (Comstock Publishing Co.).
- NEUMANN, H. (1958): Der Bau und die Funktion der männlichen Genitalapparate von *Trichocera annulata* Meig. und *Tipula paludosa* Meig. (Dipt. Nematocera). — *Dtsch. ent. Z., N. F.* 5: 235—298; Berlin.
- PALMÉN, J. A. (1884): Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. 107 S., 5 Taf.; Dissertation Helsingfors.
- PHILLIPS, D. M. (1969): Exceptions to the prevailing pattern of tubules (9+9+2) in the sperm flagella of certain insects species. — *J. Cell. Biol.* 40: 38—43; New York.
- PICKLES, A. (1931): On the metamorphosis of the alimentary canal in certain Ephemeroptera. — *Trans. r. entomol. Soc. Lond.* 79: 263—274; London.
- PUTZH, V. (1978): Ephemeroptera. *In*: J. ILLIES (Hrsg.): *Limnofauna Europaea*: 256—263; Stuttgart (Fischer).
- QADRI, A. H. (1940): On the development of genitalia and their ducts of orthopteroid insects. — *Trans. r. entomol. Soc. Lond.* 90: 121—173; London.
- REGER, J. F. (1962): A fine-structure study on spermiogenesis in the Tick *Amblyomma disimili*, with special reference to the development of motile process. — *J. Ultrastruc. Res.* 7: 550—565; New York.
- RICHARDS, O. W. & R. G. DAVIES (1977): *In*: IMMS' general textbook of entomology, 10th ed., Vol. 2: 421—1364; London (Chapman & Hall).
- RIEK, E. F. (1973): The classification of the Ephemeroptera. — *Proc. 1st Int. Conf. Ephemeroptera 1970*: 160—170; Leiden.
- SCHLEE, D. (1969): Sperma-Übertragung (und andere Merkmale) in ihrer Bedeutung für das phylogenetische System der Sternorrhyncha (Insecta, Hemiptera). — *Z. Morph. Tiere* 64: 95—138; Heidelberg & Berlin.
- SNODGRASS, R. E. (1931): Morphology of the insect abdomen. Part 1. General structure of the abdomen and its appendages. — *Smiths. Misc. Coll.* 85: (6): 1—128; Washington.
- (1935): Principles of insect morphology. 667 pp; New York & London (McGraw-Hill).
- (1936): Morphology of insect abdomen. III. The male genitalia. — *Smiths. Misc. Coll.* 95 (4): 1—96; Washington.
- (1957): A revised interpretation of external reproductive organs of male insects. — *Smiths. Misc. Coll.* 135 (6): 1—60; Washington.
- SOLDÁN, T. (1979 a): The structure and development of the male internal reproductive organs in six European species of Ephemeroptera. — *Acta entomol. bohemoslov.* 76: 22—33; Prag.

- (1979b): A comparative study of spermatozoa of some Central European Ephemeroptera. — Acta entomol. bohemoslov. **76**: 223—230; Prag.
- (1979c): Internal anatomy of *Dolania americana* (Ephemeroptera: Behningiidae). — Anns. entomol. Soc. Am. **72**: 636—641; Washington.
- STERNFELD, R. (1907): Die Verkümmerng der Mundteile und der Funktionswechsel des Darms bei den Ephemeriden. — Zool. Jb., (Anat.) **24**: 415—430; Jena.
- TORGERSON, R. L. & R. D. AKRE (1969): Reproductive morphology and behavior of a Thysanuran, *Trichatelura manni*, associated with army ants. — Anns. entomol. Soc. Am. **62**: 1367—1374; Washington.
- TSCHERNOVA, O. A. (1970): On the classification of fossil and recent Ephemeroptera. — Entomol. Review **49**: 71—81; Washington.
- VÉRIER, M. L. & P. BRINCK (1970): Ephemeroptera. In: S. L. TUXEN (ed.): Taxonomist's glossary of genitalia in insects, 2nd ed. 359 pp.; Kopenhagen (Munksgaard).
- WHEELER, W. M. (1893): A contribution to the insect embryology. — J. Morph. **8**: 1—160; Philadelphia.
- WISELY, B. (1965): Studies on Ephemeroptera. III. *Coloburiscus humeralis* (Walker); Morphology and anatomy of winged stages. — New Zealand J. Sci. **8**: 398—415; Wellington.

Anschrift des Verfassers:

Dr. ROLAND GRIMM, Denzenbergstraße 44, D-7400 Tübingen 1.

ISSN 0341—0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-7400 Tübingen 1