

Vladimír Landa:

**SVLÉKÁNÍ TRACHEÁLNÍHO SYSTÉMU LARV
A NYMF JEPIC.**

**MOULTING OF THE TRACHEAL SYSTEM
OF EPHEMERIDS LARVAE AND NYMPHS.**

(Z Ústavu pro systematickou zoologii Karlovy university —
prof. Dr J. Komárek.)

Ve Věstníku československé zoologické společnosti T XII,
1948 vyšla autorova práce: »Contributions to the Anatomy of
Ephemerids Larvae — Topography and Anatomy of Tracheal
System«, v níž je probrána topografie a anatomie tracheálního

systému všech rodů našich jepic. Při práci na tomto problému jsem sledoval velký počet jepičích larev a nymf v nejrůznějších vývojových stádiích. Sledoval jsem také přímo postup jejich svlékání. Protože jediná práce PALMÉNOVA z roku 1887 (PALMÉN: Zur Morphologie des Tracheensystems, Leipzig 1887), pojednávající o tomto problému, je zastaralá a protože jsem došel k novým poznatkům, které mají pro svlékání uzavřeného tracheálního systému a pro poznání morfologie a fylogenetického vývoje tracheální soustavy hmyzu vůbec značný význam, považuji za nutné tyto poznatky uveřejniti.

Svlékání tracheálního systému u larev.

Před svlékáním vytvoří hypodermis pod starou chitinovou pokožkou pokožku novou. Stejně tak vnější vrstva tracheí (matrix) vytvoří dovnitř do lumenu novou chitinovou intimu. Vlastní svlékání počíná tak, že larva, vězící ve staré pokožce, vytáhne nejdříve štěty. Jimi zaklesnuta vzadu, vpředu vězící hlavou ve staré pokožce jako v kapse napíná obloukovitě tělo, až exuvie praskne. Pak vytahuje celý zadeček a hlavu. Zároveň jsou vytaheny chitinové blanky z předního a zadního střeva i z vývodů genitalií. Z trachejí je vytažena stará intima. Abychom mohli vytažování částí staré intimy z tracheí sledovat, uvedeme nejzákladnější topografické znaky tracheace u jepic. (V podrobnostech odkazují na shora uvedenou práci.)

Po každé straně těla probíhá jeden laterální kmen, končící vzadu ve štětech, ve předu se dělicí na větev horní a dolní, které jdou obě do hlavy. V hlavě jsou mezi nimi komisury, spojené v Palménově orgánu. (Viz obr. 1 PB, 2 PB.) Vedle těchto komisur bývají příčné komisury i v posledním zadečkovém článku; u některých druhů jsou příčné komisury na všech článcích zadečkových (vyjma prvního), podélné ještě v hlavě mezi horní a dolní větví kmene. Uprostřed těchto komisur jsou jakési malé Palménovy orgány, které jsem nazval »styčné paličky« (Viz schema na obr. 1, 2, 3. Rody *Ephemera* a *Potamanthus*, zde znázorněné, mají jak komisury příčné, tak podélné.) Tracheální soustava je uzavřená, žádné stigma není viditelné. Na zadečkových článcích I—VII (u některých rodů II—VI) jsou tracheální žábry. Při pečlivé preparaci tracheální soustavy vidíme, že laterální kmen, z něhož všechny ostatní větve vycházejí, je přichycen k chitinové pokožce v mesothoraxu, metathoraxu a v prvních osmi abdominálních článcích jemnými, ale pevnými stužkami — trachea arcus, lateralis stigmatis 1, 2 . . . 10. (Viz obr. 1, 2, 3.)

Obr. 1. (Fig. 1.) *Ephemera danica* Müll. (larva).

Schema svlékání trachejí (Scheme of the moulting of tracheae).

- E — Exuvie (Exuvia).
- MS — Mesothorax.
- MT — Metathorax.
- PT — Prothorax.
- M — Styčná palička (Contact mallet).
- PB — Palménův orgán (Palmén's organ).
- S 1—10 — Budoucí stigmata imaga (Closed spiracles of future imago).
- B — Vlastní tělo, pokryté již novou kutikulou (The body of larva with a new cuticula).
- TG — Místa, kde přiléhají tracheální žábry (Places, on which the tracheal gills are fixed).
- I—X — Abdominální články I—X (Abdominal segments I—X).

Obr. 2. (Fig. 2.) *Potamanthus luteus* L. (larva).

Schema svlékání trachejí v hlavě. (Scheme of the moulting of the head-tracheae.)

- DT — Dorsální hlavový kmen (Dorsal head trunk).
- M — Styčná palička (Contact mallet).
- PB — Palménův orgán (Palmén's organ).
- S 1 — Budoucí stigma imaga (Closed spiracle of the imago).
- VT — Ventrální hlavový kmen (Ventral head trunk).

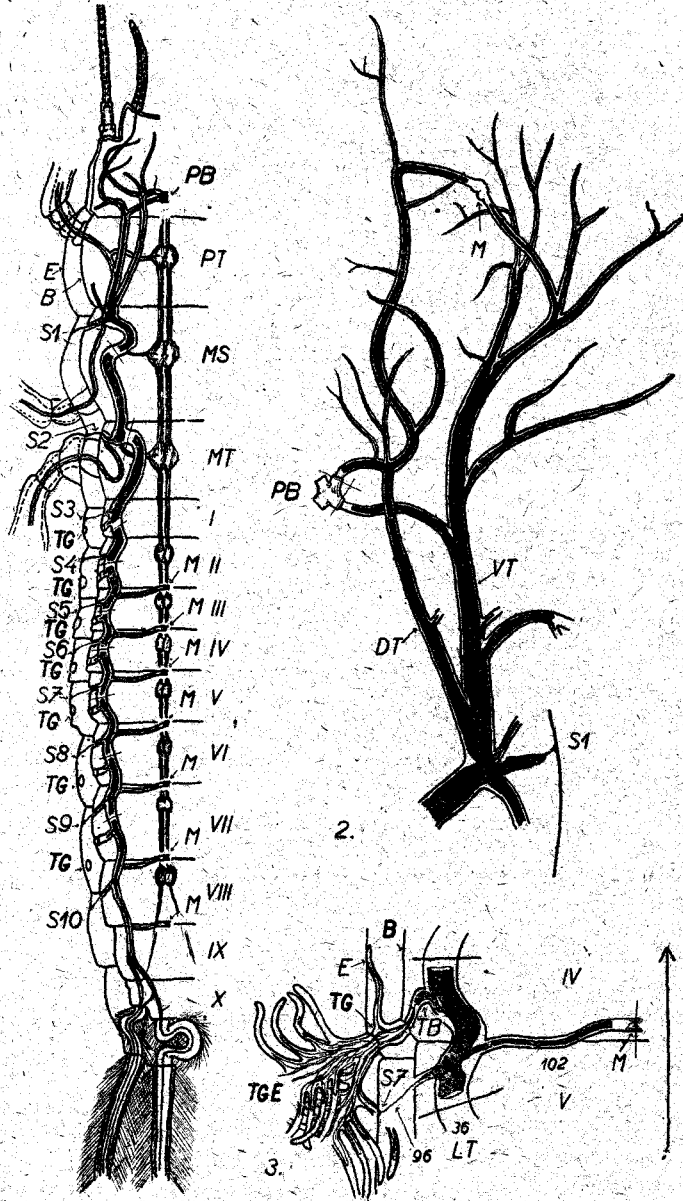
Obr. 3. (Fig. 3.) *Potamanthus luteus* L. (larva).

Detail z obr. 1. Svlečení laterálního kmene článků IV, V stužkou stigmatu 7. (Detail from the fig. 1. Moulting of the lateral trunk of the segments IV, V is done by the band of the spiracle 7.)

- E — Exuvie (Exuvia).
- LT — Laterální kmen (Lateral trunk).
- M — Styčná palička (Contact mallet).
- B — Vlastní tělo, pokryté již novou kutikulou (The body of larva with a new cuticula).
- TG — Místa, kde přiléhají tracheální žábry (Places on which the tracheal gills are fixed).
- TA — Trachea arcus lateralis stigm. 7.
- TB — Trachea branchialis.
- TGE — Exuvie tracheálních žaber (Exuvia of the tracheal gills).
- VC — Ventrální komisura (Ventral commissure).
- IV, V — Abdominální články IV, V (Abdominal segments IV, V).
- S 7 — Budoucí stigma imaga (Closed spiracle of the imago).

Stará intima, která je jednotlivými stigmaty vytahována, je položena černě. (The parts of the old intima, which are drawn out, are painted black.)
 Kolmé čáry na kmenech značí místa, v nichž se při svlékání stará intima trhá. (Perpendicular lines on the trunks mark places, on which the old intima when moulting tear.)

Stužky představují uzavřené spojky laterálního kmene s budoucími stigmaty. Místa ta jsou vždy na stranách článků v jejich přední polovině. Rozvětvené tracheje v tracheálních žábrech jsou spojeny s laterálním kmenem silnými trachejemi — tracheae branchiales. Nejsou tedy v místech budoucích stigmat, jak je

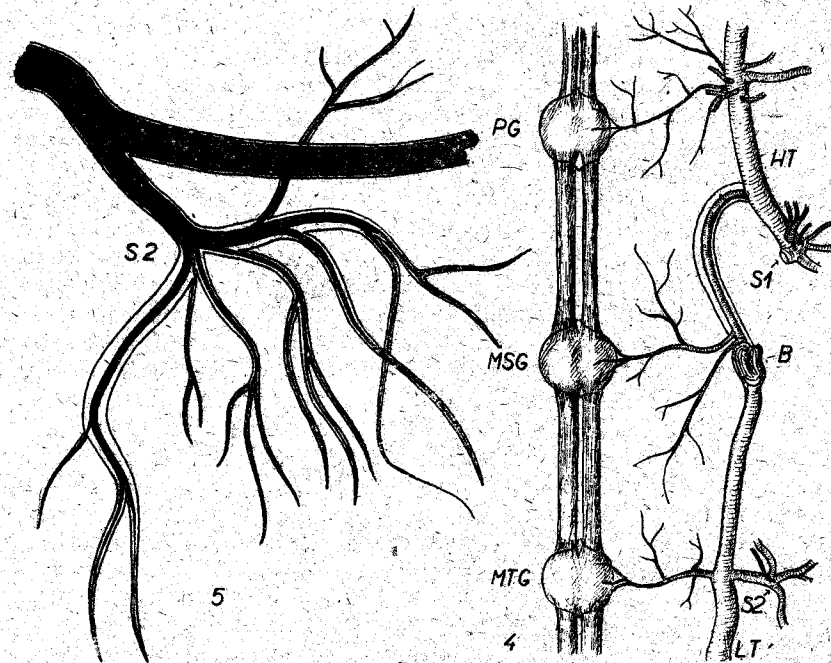


patrně z obrázků 1, 3. Jsou vždy v zadních rozích zadečkových článků, a i když (*Ephemera*, *Polymitarcis*, *Caenis*) jsou posunuty do středu segmentů, nejsou nikdy v místech budoucích stigmat.

Před svlékáním vyloučí matrix novou intimu. Obě intimy k sobě těsně přiléhají. Trochu jiné je to u stužky (tr. arcus lateralis stigm. 1 . . . 10), spojující kmen s místem budoucího stigmatu. Řekli jsme, že stužka je vlastně stažená trachea, která nemá lumen. Nová intima, kterou matrix před svlékáním tvoří, nepřiléhá těsně k této staré, stažené intimě, ale vytváří okolo ní trubku o větší světlosti. Stará intima stužky je připevněna na staré pokožce. Nová intima, obalená matrix, přirůstá k pokožce nové. V té zůstávají v těchto místech okrouhlé, otevřené otvory — pravá otevřená stigmata, jak je vidíme u imag. Když při svlékání leze larva ze staré pokožky, zůstává stará intima všech trachejí viset na staré stažené intimě stužky, připevněné na exuvii a je lehce vytažena ze všech trachejí. (Obr. 1, 2, 3.) Proto má každá exuvie uvnitř dvě řady po deseti stužkách, na nichž visí svlečené části staré tracheální soustavy. Po svlečení stigmata zarůstají, tr. arcus lateralis stigm. 1 . . . 10 se stahují a utvoří opět téměř neviditelné tenké stužky bez lumenu.

Na tomto místě musíme též připomenout, jak se svlékají tracheální žábry (obr. 3). Jsou vytahovány ze starých tracheálních žaber stejně jako jiné extremity těla, nohy nebo štěty. Intima trachejí rozvětvených v žabrech je vytahována tímž způsobem, jako z trachejí v těle, zároveň s částí tracheálního kmene, s nímž souvisí tracheou branchialis. Je zde tedy patrně vlastně vytahování dvojité. Jednak se ze starého žaberního plátku vytahuje nová a zároveň ještě z tohoto intima v něm rozvětvených starých trachejí.

Kdyby každé stigma vysílalo do těla vlastní tracheje a netvořilo anastomozy s trachejemi jiného stigmatu, bylo by svlékání jednoduché. Protože však u larev *Ephemerid* jsou podélné anastomozy — laterální kmene — i komisury jiného typu, musí se při svlékání stará intima trhat. Netrhá se jen náhodně, nýbrž v predestinovaných bodech. Na laterálních kmenech je v těchto místech vždy úzký proužek ztlustlé intimy, který přerušuje jinak souvislé, spirálně kroucené tenidium. Proužek je patrný zvláště tehdy, jestliže (ovšem při čerstvém materiálu) vnikne při preparaci do kmene voda. Kmen totiž ztratí lesk a bílé proužky vyniknou. Všechny ostatní anastomozy u jepic (podélné a příčné v hlavě, ventrální příčné v abdomenu) jsou charakteristické »srůstovou paličkou«, kterou mají uprostřed a o níž jsem již mluvil. Intima se trhá na jejích okrajích (obr. 1, 2, 3). Poloha



Obr. 4. (Fig. 4.) *Oligoneuriella rhenana* Imhoff. (larva). Část laterálního kmene, rozšířená před vylétnutím subimago. Uvnitř slabý larvální kmen. (A part of the lateral trunk, enlarged before the metamorphosis in subimago. Inside the old larval narrow trunk.)

- B — Bublinovitý útvar, v němž se speciálně u druhu *Oligoneuriella rhenana* rozšiřuje laterální kmen v mesothoraxu (Bubble-like widening in the mesothorax on the lateral trunk of larva of the species *Oligoneuriella rhenana*).
- HT — Hlavový kmen (Head trunk).
- LT — Laterální kmén (Lateral trunk).
- MSG — Ganglium mesothorakální (Mesothoracic ganglium).
- MTG — Ganglium metathorakální (Metathoracic ganglium).
- PG — Ganglium prothorakální (Prothoracic ganglium).

Obr. 5. (Fig. 5.) *Caenis horaria* L. (nymfa - nymph). Tracheje hrudních svalů rozšířené před přeměnou v subimago.

(Tracheae of the thoracic flying-muscles, enlarged before metamorphosis in subimago.)

S 2 — Stigma 2.

Intima starých úzkých trachejí je položena černě. (The parts of the old intima, which are drawn out, are painted black.)

míst, v nichž se intima trhá, je nejlépe patrna z obrázků 1, 2, 3, na nichž je stará intima vytažena černě. S částmi kmenů, v něž se laterální kmen trhá, se vytahují všechny ostatní tělní tracheje, které z laterálních kmenů v jejich jednotlivých částech vycházejí. (Odkazují opět na svou shora citovanou práci. Kritériem pro posouzení, ke kterému stigmatu a tělnímu článku jednotlivé tracheje náležejí, bylo právě svlékání trachejí jednotlivými stigmaty.) Z obrázku 1. je patrné, že první stigma v mesothoraxu svléká tracheje celé hlavy, prothoraxu a mesothoraxu. V hlavě se intima komplikované tracheace trhá v Palménově orgánu a v paličkách podélných anastomos (obr. 2). Metathorakální stigma svléká tracheje metathoraxu a zasahuje i dopředu. Zajímavý je způsob svlékání trachejí v člancích abdominálních. Stigmatem určitého článku se svlékají tracheje ze žaberních plátek článku předcházejícího a mimo to ještě část trachejí tělních tohoto článku. Intima ventrálních komisur se trhá u »srůstové paličky«. Jenom stigma prvního abdominálního článku, které svléká i kus kmene a část trachejí z metathoraxu, svléká i tracheální žábry svého článku. Tracheje tohoto článku jeví vůbec značný vztah k trachejím stigmat thorakálních. Druhé stigma svléká tedy jen část kmene z prvního článku bez trachejí jeho žaberních plátek. Tracheje žaberních plátek segmentu druhého svléká již stigma třetí. Poslední abdominální stigma v osmém článku svléká nejen tracheje ze žaberních plátek článku sedmého, ale i všechny tracheje článku devátého i desátého s trachejemi štětů.

Uvážíme-li, že svlékání trachejí nám dává kritérium, pomocí něhož můžeme usuzovati, z kterého stigmatu a tím i z kterého článku tělního původně určité tracheje vznikly a kam se v průběhu vývoje posunuly, poznáváme, že toto zjištění, o němž není dosud v literatuře zmínky, může mít značný význam při posuzování vzniku a původu tracheálních žaber jepic a laterálního kmene vůbec. Výjimka prvního abdominálního segmentu zase jen potvrzuje zvláštní postavení tohoto segmentu mezi ostatními abdominálními články.

U posledních přednymphových stadií thorakální stigmata u larev nezarůstají, jsou však pevně sevřena. Také tr. arcus stigm. 1 a 2 se již nestahují.

Poměry při svlékání, které jsme našli u larev druhů *Ephemera danica* a *Potamanthus luteus*, které znázorňují schematické obrázky 1—3, jsou stejné u všech 23 druhů, s nimiž jsem pracoval. Svlékání tracheálních žaber stigmaty následujícího článku je u některých rodů (zvláště *Caenis*) viditelné ještě markantněji. U

tohoto rodu jsou totiž tracheální plátky segmentů 3—6 připevněny v přední polovině článků a trachea branchialis vychází do nich z kmene z místa, které je skoro naproti místu, do něhož ústí trachea arcus lateralis, jíž se kmen s trachejemi švléká. A přece nejsou tracheje tracheálních žaber vysvlékány stigmatem téhož článku, nýbrž přes celý článek stigmatem článku následujícího.

Svlékání tracheálního systému u nymf.

Svlékání nymfální kůže a vylétnutí subimaga se děje na vzduchu na kameni, na nějž nymfa vylezla, nebo na volné hladině. Nymfa je na hladinu vynesena vzduchem, který se nahromadí v již nepoužívaném střevě a který utvoří vrstvičku mezi starou kůžkou nymfy a novou subimaga. Pod nymfální kůžku se vzduch dostane z tracheální soustavy otevřenými již subimaginálními stigmaty. Tracheální soustava se svléká v podstatě tímž způsobem jako u larev. Jen v hrudi dochází k rozšíření trachejí, zásobujících svaly létací. V larválních stádiích nejsou tyto svaly používány a jsou tedy tracheovány jen slabými trachejemi. U subimaga a imaga musí být tyto svaly tracheovány mnohem silněji. Proto se matrix s novou intimou silně oddaluje od intimy uzounkové tracheje a tak před svlékáním v subimago najdeme v širokých trachejích nových intimu úzkých trachejí starých (obr. 4). Jediný případ tohoto druhu představuje i laterální kmen rodu *Oligoneuriella*. Jak víme, má *Oligoneuriella* tracheální žábry na hlavě, při basi maxil. Žábry tyto jsou velmi mohutné a stačí zásobovat tracheje v hlavě, prothoraxu i v mesothoraxu. Tracheje metathoraxu a abdomenu jsou zásobovány tracheálními žábry abdominálními. Kmen mezi těmito dvěma oblastmi je velmi úzký. Protože u subimaga a imaga tracheální žábry v hlavě neexistují a stigma se tu neotvírá, musí být hlava stejně jako je tomu u ostatních rodů, zásobována vzduchem, přicházejícím ze stigmat thorakálních a abdominálních. Uzounký kmen se tedy rozšiřuje tím způsobem jako tracheje v hrudi (obr. 5).

Při svlékání v subimago se tracheální plátky nesvlékají, ale zůstávají viset na exuvii celé a plně. Také tracheje v nich se již nesvlékají, zůstávají v nich a odtrhávají se při jejich kořenu. Základní jednoduchá část tr. branchialis v těle larvy se svléká normálně jako všechny ostatní tělní tracheje. Otvor v nové pokožce, jímž vedla tato trachea do žaber, zarůstá po jejich odtržení. Tr. arcus lateralis a stigmata sama se již neuzavírají, ale zůstávají otevřena. Tím je subimago přizpůsobeno k životu ve vzduchu. Palmén říká, že se u některých druhů při svlékání v sub-

mago tracheje všech, nebo alespoň některých abdominálních stigmat nesvlékají. U žádného z druhů, na nichž jsem pracoval, jsem tento případ nezjistil.

SUMMARY.

In the Věstník československé zoologické společnosti (Acta Soc. Zool. Českoslovenicae) Vol. XII, 1948, my paper: »Contributions to the Anatomy of Ephemerids Larvae — Topography and Anatomy of Tracheal System« — is published. In studying this problem I was interested also in the moulting of the tracheae, and I give here the results of my observations:

The tracheal system of the larvae is a closed one. Its foundation are the lateral trunks and transverse commissures in the head and in some species also in the abdominal segments II up to IX. The lateral trunks from which all other body tracheae emanate are attached to the chitinous epidermis in the mesothorax, metathorax and eight abdominal segments by 10 fine but strong bands — the tracheae arcus lateralis stigm. 1, 2, . . . 10. The bands represent the closed connections of the lateral trunk with the future spiracles. The tracheal gills are found most frequently on the abdominal segments I—VII and are connected with the trunk by strong tracheae — tr. branchialis. Thus they are not located at the places of the future spiracles. The band is really a contracted trachea, which has no lumen. The new intima formed before moulting does not lie close to the contracted intima of that band, but forms round it a tube of a greater diameter. The old intima of the band is attached to the old epidermis, the new, wrapped up in matrix is attached to the new epidermis. Round openings remain in the latter the real stigmata as we see them in the imagoes. When moulting the larva emerges from the old epidermis, the old intima of all tracheae remains hanging on it, attached by the bands to the exuvia and is easily ejected from all tracheae. Therefore each exuvia has inside it two rows for ten bands on which hang the moulted parts of the old tracheal system. After moulting the spiracles close in growing, the tr. arcus lateralis stigm. contracts and forms again an almost invisible band without lumen. The tracheal gills are drawn out like the other body extremities and their tracheae are moulted like the other body tracheae.

In moulting, the lateral trunks tear in the appropriate places, the other commissures tear in the »contact mallets« identical with the Palmén's organ. Figures 1—3 show clearly which parts

of the tracheal system are extracted by each band. With each part of the trunk are moulted also all body tracheae emanating from it. It is important to notice that in the abdominal segments the bands of the spiracles of the *following* segment moult the tracheal gills and part of the tracheation of *preceding* segment. This observation may be of great importance for interpreting the origin and formation of the tracheal gills of May-flies and of the lateral trunk in all Insects. In the paper mentioned above this observation was used as a criterium for determining to which spiracles the individual tracheae belong. In the last larval stages the thoracic spiracles remain not grown together and are only tightly closed.

In the metamorphosis in the subimago the tracheation is moulted on the whole in the same way but with the difference that the spiracles do not grow together and the gills leave fall off as wholes. In the thorax the tracheae which serve the flying muscles not used in the larvae are enlarged. This enlargement is effected so that the matrix forming the new intima draws away strongly from the old one (fig. 4). A unique example of the enlargement of the tracheae during the metamorphosis into the subimago is afforded by the lateral trunk of the genus *Oligoneuriella*. It has strong tracheal gills in the head, prothorax and mesothorax. The tracheae of the mesothorax and abdomen are served by the abdominal tracheal gills. The trunk between these two regions is very narrow. Because in the subimago and imago tracheal gills do not exist in the head, and because here the stigma does not open, the head as in the other genera must be supplied with air coming from the thoracic and abdominal spiracles, and thus the narrow trunk enlarges in the same way as the tracheae in the thorax (fig. 5).

LITERATURE:

Landa, V.: Contributions to the Anatomy of Ephemerids Larvae. Topography and Anatomy of Tracheal System. — (Věstník čsl. zool. spol. Acta Soc. Zool. Czechoslovenicae — T. XII, 1948.)

Lehmann, F. E.: Ueber die Entwicklung des Tracheensystems — von *Carausius morosus* — nebst Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Insektentracheensystems. (Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke *Carausius morosus*. Jena 1925.)

Needham, J. G. — Traver, J. R. — Hsu Yui-chi. The Biology of Mayflies with a systematic account of North American Species (Ithaca, NY, 1935).

Palmén, J. A.: Zur Morphologie des Tracheensystems. (Leipzig, 1877.)