

Zool. Anz.

Sonderabdruck aus  
„Zoologischer Anzeiger“, 1. 12. 1937, Bd. 120, Heft 9/10.  
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig.

# Arthropleidae, eine neue Familie der Ephemeropteren.

Von

Vladimír Balthasar.

## Arthropleidae, eine neue Familie der Ephemeropteren.

Mit Beschreibung einer neuen Art der Gattung  
Arthroplea BNGTSS.

Von Dr. VLADIMÍR BALTHASAR, Bratislava.

(Mit 15 Abbildungen.)

Eingeg. 25. Oktober 1937.

Die Entdeckung einer neuen Art der aus mehreren Gründen höchst merkwürdigen Gattung *Arthroplea* BENGTTSSON in der Slowakei, also eines südlich-mittleuropäischen Vertreters einer bisher monotypischen Gattung, die auf einer einzigen Art aus Schweden seinerzeit aufgestellt wurde, ist schon an sich eine sehr bedeutungsvolle Tatsache, die vom rein systematischen sowie auch vom zoogeographischen Standpunkte volle Aufmerksamkeit verdient. Die neue Art, von der ich Larvalstadien, Subimagines und Imagines besitze, gab mir aber auch den Anlaß zu eingehenderem morphologischen Studium — besonders der Mundorgane der Nymphen —, und führte mich auch zu phyletisch-systematischen Betrachtungen, die mich überzeugten, daß das Aufstellen einer neuen Familie nötig und völlig begründet erscheint<sup>1</sup>.

BENGTTSSON (1909), die Originalbeschreibung der neuen Gattung *Arthroplea* vorlegend, hat sie in die Familie Ecdyonuridae eingereiht; doch wie seine Einführungsworte bezeugen, war er sich dessen gut bewußt, daß sich die neue Gattung in die genannte Familie nur schwierig einverleiben läßt<sup>2</sup>. Er sagt: »Diese Gattung gehört zur Gruppe III, Ser. 3 im System EATONS, und schließt sich vielleicht dem *Ecdyurus*-Typus am nächsten an, steht aber sehr isoliert«. Was ist nun die Gruppe III, Ser. 3 des EATONSchen Systems? Sie enthält eigentlich zwei der heutigen Familien: die Ametropodidae und Ecdyonuridae, von denen die Ametropodidae aus mehreren Gründen gar nicht in Betracht kommen. Dies erhellt allerdings aus der Konstatierung des genannten Autors, daß die neue Gattung sich vielleicht dem *Ecdyonurus*-Typus anschließt. Tatsächlich aber ist die Verwandtschaft mit dem *Ecdyonurus* und die Zugehörigkeit zu den Ecdyonuriden nur auf einigen wenig wichtigen und meist oberflächlichen Ähnlichkeiten begründet, die teilweise als bloße Konvergenzen gedeutet werden können. Es ist wohl nicht anzunehmen, daß in so vielen Richtungen und in einer Reihe so wichtiger

<sup>1</sup> An dieser Stelle will ich noch meinen aufrichtigsten Dank den Herren Prof. Dr. S. BENGTTSSON (Lund), Studienrat Dr. E. SCHOENEMUND (Gelsenkirchen), Prof. Dr. J. ŠÁMAL (Praha) und Prof. Dr. J. ZAVŘEL (Brno) aussprechen, die mir besonders einige für diese Arbeit wichtige Literatur zur Verfügung stellten.

<sup>2</sup> ULMER (1920) hat diese Gattung in der Familie der Ecdyonuriden belassen, ohne irgendeine kritische Stellung zu dieser Einteilung einzunehmen.

Merkmale (besonders bei den Larven) derart durchgreifende Umänderungen stattfinden könnten, wenn es sich um Genera handeln sollte, die phylogenetisch so nahe verwandt wären. Endlich darf noch eine Tatsache nicht außer acht gelassen werden, und zwar die ganz abweichende Ökologie der Gattung *Arthroplea*, die unter den ausnahmslos rheophilen *Ecdyonuriden* kaum begreifbar wäre.

Für eine nahe Verwandtschaft mit den *Ecdyonuriden* oder sogar für die Zugehörigkeit in diese Familie scheint eigentlich nur die Flügeläderung zu sprechen. Der gemeinsame Typus ist hier gewiß unverkennbar. Wir müssen uns aber gleich dessen bewußt sein, daß die Systematik der Ephemeropteren der Äderung der Flügel viel größere Wichtigkeit beimißt, als sie es verdient und als es für das Auffassen der natürlichen und phyletischen Verwandtschaft gesund ist. Der Vorderflügel der *Arthropleiden* weist tatsächlich fast gar keine Unterschiede auf, die nennenswert wären. Im Hinterflügel finden wir dagegen schon einige wichtigere Unterschiede, die mindestens determinatorisch zu verwerten wären. Die *Costa* und *Subcosta* verbinden sich etwa in der Mitte des Vorderrandes und laufen eine Strecke zusammen, um sich gegen die Spitze wieder zu trennen. Das *Costalfeld* ist daher in der Mitte unterbrochen. Die 5. Ader (der letzte *Ramus des Radius*) gabelt sich nicht und schließt daher auch keine *Intercalarader* ein, wie wir es bei den *Ecdyonuriden* sehen. Endlich sind die *Axillaradern* weniger zahlreich. Von den Beinen sind es besonders die hinteren, die dem Typus der *Ecdyonuriden* nicht entsprechen. Bei den *Ecdyonuriden* sind nämlich die *Hintertarsen* im Verhältnis zu den *Schienen* sehr kurz, meistens nur halb so lang wie *Tibien*, öfters aber noch kürzer. Bei den beiden Arten der Gattung *Arthroplea* sind sie zwar auch kürzer (bei der *A. congener* kaum bemerkbar), aber der Unterschied ist viel kleiner und unbedeutender. Der auffallendste Unterschied liegt zweifellos darin, daß die *Genitalfüße* des Männchens nicht 4gliedrig, sondern 5gliedrig sind, was wohl eine sehr merkwürdige Ausnahme unter den Ephemeropteren bildet. Alle Glieder sind deutlich entwickelt, das zweite aber fast doppelt so lang oder sogar völlig zweimal so lang wie die folgenden zusammen. Wenn wir bedenken, wie konstant diese *Gonopoden* bei den verschiedenen Gattungen und Familien sind, dann dürfte schon dieses Merkmal genügen, um die *Arthroplea* aus der Familie der *Ecdyonuriden* auszuschneiden.

Wenn wir also bei den *Imagines* und *Subimagines* noch gewisse Ähnlichkeiten mit den *Ecdyonuriden* feststellen können, ist das larvale Stadium so grundsätzlich verschieden, daß an

eine nur etwas nähere Verwandtschaft mit den Ecdyonuriden überhaupt nicht zu denken ist. Ja, man findet überhaupt keine Analogie zu der Organisation dieser Larven, die ganz vereinzelt im System stehen. Doch wir wollen an dieser Stelle vorläufig nur die hauptsächlichsten Unterschiede unterstreichen, die sie von den Ecdyonuriden-Larven bzw. -Nymphen unterscheiden. Nicht einmal habituell erinnern sie an die Larven der genannten Familie. Es fehlt die charakteristische dorsoventrale Abplattung, die mit dem rheophilen Leben der Ecdyonuriden im kausalen Zusammenhang steht. Nur der Kopf, merkwürdigerweise, ist bei der Arthroplea stark abgeplattet, so daß die Augen nicht lateral, sondern dorsal gelagert erscheinen. Diese Abplattung verursacht auch die auffällige Breite des Kopfes im Verhältnis zum Körper. Der Körper ist aber stark gewölbt, etwa an den Körper der Siphonuriden oder Baetiden erinnernd, doch das Abdomen ist verhältnismäßig kürzer und stärker nach hinten verjüngt. Die Abplattung der Beine bzw. der Schenkel und die Stellung der Beine erinnert wieder etwas an die echten Ecdyonuriden, desgleichen auch die Behaarung der drei Schwanzborsten. Die Tracheenkiemen unterscheiden sich von jenen der Ecdyonuriden in einem sehr schwerwiegenden Merkmal — die sieben Paare der Blättchen decken keine Bündel von Kiemenfäden, die Kiemenatmung geschieht daher bloß mit den Blättchen, die deshalb mit sehr reichlich verzweigten, dunkelgrau bis schwarz gefärbten Luftkanälchen versehen sind. In dieser Hinsicht entfernen sich die Larven der neuen Familie sehr bedeutend von jenen der Ecdyonuriden und nähern sich der »zweiten Subdivision« nach VAYSSIÈRE, also den Baetiden. Die Deckplatten sind aber ganz anders geformt, etwa so wie die Deckplatten der Siphonuriden, sie sind aber einfach in allen sieben Paaren, was besonders an die Gattungen *Isonychia* und *Ameletus* erinnern könnte.

Die Mundorgane der Arthropleiden-Larven haben, wie schon erwähnt wurde, keine Analogie unter den Ephemeropteren und es erübrigt sich vollkommen, eine Gegenüberstellung durchzuführen. Ich halte es auch für unnötig, die Beschreibung der Mundorgane an dieser Stelle zu geben, da sie eingehend bei der Diagnose der neuen Art beschrieben werden. Da die Familie zur Zeit nur durch eine Gattung mit zwei Arten repräsentiert wird und die Mundorgane der Larven beider Arten im wesentlichen sich völlig gleichen, stimmt die Diagnose der Familie in dieser Hinsicht mit der Gattungsdiagnose überein.

Auch ökologisch unterscheiden sich die Arthropleidae von den Ecdyonuriden grundsätzlich. Alle Ecdyonuriden-Larven sind rheophile Arten, die in rasch fließenden, reinen und meist auch kalten Bächen leben, womit die dorsoventrale Abplattung, Länge der Beine und das fast ständige Aufhalten unter den flachen Steinen des Bachbettes kausal zusammenhängt. Die beiden Arthroplea-Arten leben dagegen in stagnierenden oder nur sehr langsam fließenden Gewässern, die neue Art scheint ausgesprochen stagnikol zu sein, da sie sich mit dystrophen Gewässern des Šur-Moores begnügt. Merkwürdigerweise sind diese Gewässer meist temporär, ich habe z. B. die Larven an überfluteten Wiesen gesammelt, also dort, wo einige Wochen später trockenes Land sich befindet. Die Metamorphose spielt sich allerdings noch vor dem Austrocknen des Geländes ab, die Eier werden dann wahrscheinlich nur in jene Tümpel und Sümpfe gelegt, welche stationär sind, oder besser gesagt, nur dorthin gelegte Eier haben die Aussicht, daß die weitere Entwicklung nicht unterbrochen wird. Die merkwürdige Gestaltung der Maxillarpalpen ist zweifellos ein sehr schönes Beispiel der ökologischen Adaptation, einer Anpassung an das Leben in stagnierenden Gewässern, wo die Larve eine viel größere Aktivität bei der Versorgung der Nahrung hervorbringen muß und wo auch das Atmen bedeutend erschwert ist. Gleich an dieser Stelle will ich beifügen, daß die von ROUSSEAU-LESTAGE so bewunderte Bifunktionalität der Maxillarpalpen sogar eine Trifunktionalität ist. LESTAGE (im Werke von ROUSSEAU) sagt: »La larve d'Arthroplea présente une transformation . . . absolument inusitée chez les Éphémères, celle des palpes maxillaires en un organe bifonctionnel, à la fois natatoire et vibratoire; la première fonction, simplement occasionnelle, permet à la larve d'effectuer de véritables mouvements de recul, par la seconde, ces palpes, par d'énergiques vibrations, déterminent des tourbillons d'une violence relative, mais très suffisante pour entraîner vers la bouche toutes les particules alimentaires flottant dans le voisinage.«

BENGTSSON fügt noch hinzu, daß die Larve die Palpen nur zu den Rückwärtsbewegungen benützt. Ich selbst habe die Gelegenheit gehabt, die ziemlich raschen Bewegungen nach rückwärts bei den Larven zu beobachten, bei denen die Füße fast unbewegt blieben. Zu diesen beiden Funktionen gesellt sich aber eigentlich noch eine dritte, die sich ebenfalls durch die Vibration der Maxillar- und wohl auch Labialpalpen äußert. Diese Vibration dient nämlich nicht nur zum Heranstrudeln der Nahrungspartikelchen, sondern zum stetigen Heranführen des frischen Wassers an die Mundorgane, die — mindestens ein Teil der Maxillen, Labium und Hypopharynx — sekundär zum Atmungsgeschäft herangezogen wurden. Darüber wird übrigens noch eingehend in jenem Abschnitt dieser Arbeit gesprochen, der sich mit der vergleichenden Morphologie und Anatomie der Mundorgane der Larven der *Arthroplea frankenbergeri* n. sp. beschäftigt. Die Ecdyonuriden brauchen keine besondere Einrichtung zum Heranstrudeln der Nahrung, da der Strom, in dem sie leben, selbst dafür sorgt. Sie brauchen auch keine besondere Einrichtung zur Erneuerung des Wassers, da sie im sauerstoffreichen Wasser leben und weil ihre eigentlichen Atmungsorgane, die Tracheen, in solchem Medium vollkommen ausreichen. Auf die Frage, warum auch andere stagnikole Ephemeropteren-Larven ähnliche Einrichtungen nicht besitzen, kann man leider nichts anderes antworten, als mit dem

Auch ökologisch unterscheiden sich die Arthropleidae von den Ecdyonuriden grundsätzlich. Alle Ecdyonuriden-Larven sind rheophile Arten, die in rasch fließenden, reinen und meist auch kalten Bächen leben, womit die dorsoventrale Abplattung, Länge der Beine und das fast ständige Aufhalten unter den flachen Steinen des Bachbettes kausal zusammenhängt. Die beiden Arthroplea-Arten leben dagegen in stagnierenden oder nur sehr langsam fließenden Gewässern, die neue Art scheint ausgesprochen stagnikal zu sein, da sie sich mit dystrophen Gewässern des Šur-Moores begnügt. Merkwürdigerweise sind diese Gewässer meist temporär, ich habe z. B. die Larven an überfluteten Wiesen gesammelt, also dort, wo einige Wochen später trockenes Land sich befindet. Die Metamorphose spielt sich allerdings noch vor dem Austrocknen des Geländes ab, die Eier werden dann wahrscheinlich nur in jene Tümpel und Sümpfe gelegt, welche stationär sind, oder besser gesagt, nur dorthin gelegte Eier haben die Aussicht, daß die weitere Entwicklung nicht unterbrochen wird. Die merkwürdige Gestaltung der Maxillarpalpen ist zweifellos ein sehr schönes Beispiel der ökologischen Adaptation, einer Anpassung an das Leben in stagnierenden Gewässern, wo die Larve eine viel größere Aktivität bei der Versorgung der Nahrung hervorbringen muß und wo auch das Atmen bedeutend erschwert ist. Gleich an dieser Stelle will ich beifügen, daß die von ROUSSEAU-LESTAGE so bewunderte Bifunktionalität der Maxillarpalpen sogar eine Trifunktionalität ist. LESTAGE (im Werke von ROUSSEAU) sagt: »La larve d'Arthroplea présente une transformation . . . absolument inusitée chez les Éphémères, celle des palpes maxillaires en un organe bifonctionnel, à la fois natatoire et vibratoire; la première fonction, simplement occasionnelle, permet à la larve d'effectuer de véritables mouvements de recul, par la seconde, ces palpes, par d'énergiques vibrations, déterminent des tourbillons d'une violence relative, mais très suffisante pour entraîner vers la bouche toutes les particules alimentaires flottant dans le voisinage.«

BENGTSSON fügt noch hinzu, daß die Larve die Palpen nur zu den Rückwärtsbewegungen benützt. Ich selbst habe die Gelegenheit gehabt, die ziemlich raschen Bewegungen nach rückwärts bei den Larven zu beobachten, bei denen die Füße fast unbewegt blieben. Zu diesen beiden Funktionen gesellt sich aber eigentlich noch eine dritte, die sich ebenfalls durch die Vibration der Maxillar- und wohl auch Labialpalpen äußert. Diese Vibration dient nämlich nicht nur zum Heranstrudeln der Nahrungspartikelchen, sondern zum stetigen Heranführen des frischen Wassers an die Mundorgane, die — mindestens ein Teil der Maxillen, Labium und Hypopharynx — sekundär zum Atmungsgeschäft herangezogen wurden. Darüber wird übrigens noch eingehend in jenem Abschnitt dieser Arbeit gesprochen, der sich mit der vergleichenden Morphologie und Anatomie der Mundorgane der Larven der *Arthroplea frankenbergeri* n. sp. beschäftigt. Die Ecdyonuriden brauchen keine besondere Einrichtung zum Heranstrudeln der Nahrung, da der Strom, in dem sie leben, selbst dafür sorgt. Sie brauchen auch keine besondere Einrichtung zur Erneuerung des Wassers, da sie im sauerstoffreichen Wasser leben und weil ihre eigentlichen Atmungsorgane, die Tracheenkiemen, in solchem Medium vollkommen ausreichen. Auf die Frage, warum auch andere stagnikole Ephemeropteren-Larven ähnliche Einrichtungen nicht besitzen, kann man leider nichts anderes antworten, als mit dem

Hinweise auf unzählige Analogien im Tierreiche, die wir ebenfalls nicht mit Sicherheit beantworten können.

Ich lasse jetzt die Diagnose der neuen Art folgen, um zu diesen Fragen noch einmal zurückzukehren.

*Arthroplea frankenbergeri* n. sp.

Imago. ♂. Kopf und Thorax dunkelrotbraun, Vorderrand des Gesichtes, die Humeralpartie, weißlichgelb, die Nähte der Pleuralpartie etwas heller. Hinterleib oben bedeutend heller braun als Thorax, mit schwachem Stich ins Rötliche, der Hinterrand des 7. und 8. Segmentes weißlichgelb, der übrigen Segmente nur sehr undeutlich heller. Die Unterseite des Abdomens ist mit der Oberseite gleichfarbig, die Nähte kaum heller, nur das 9. Segment

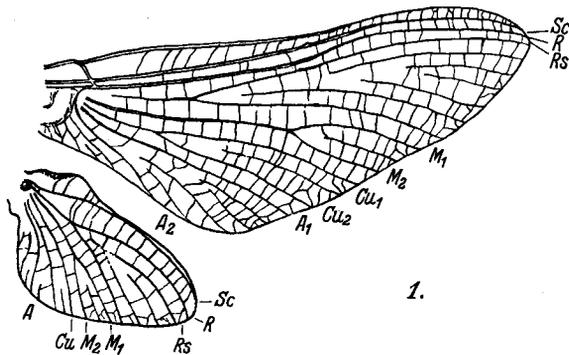


Abb. 1. *Arthroplea frankenbergeri* n. sp. Vorder- und Hinterflügel der Imago.

beiderseits mit einer unscharf begrenzten gelbweißen Makel in den hinteren Ecken, dagegen die Mittelsegmente beiderseits mit je einer dunkleren Makel. Pleurae schmutziggelblich. Die Genitalfüße hellbraun, zur Spitze etwas lichter erscheinend. Vorderbeine braun, die mittleren Glieder der Tarsen weißlich mit angedunkelten Gelenken, die Mittel- und Hinterbeine hellgelbbraun, Trochanteren und Hüften dunkler, die letzteren weißlich umringelt. Tarsen etwas heller. Flügel schwach bräunlichgrau getrübt, mit gelbbraunen Adern. Schwanzborsten braungelb, zur Spitze lichter werdend, mit deutlich angedunkelter Artikulation. Länge des Körpers 10.5—11 mm, des Vorderflügels 10.5, der Schwanzborsten 25—26 mm.

Das Gesicht ist vorn kielförmig zusammengedrückt, die Antennen ziemlich lang (etwa so lang wie der längste Durchmesser des Auges, von der Seite betrachtet), braun, zur Spitze stark verdünnt und weiß. Die Vorderschienen mit den Vorder-

schenkeln gleich lang, die Vordertarsen etwa doppelt so lang wie die Schienen, die Gradation der Tarsenglieder wie folgt: 3 (das längste Glied), 2, 4, 1, 5. Das letzte Glied ist etwas länger als die Hälfte des vorletzten. Hinterschienen bedeutend kürzer als die Schenkel, die Füße etwas kürzer als die Schienen. Das 1. Glied der Tarsen nur um  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{5}$  länger als das 2., das 3. Glied gleicht völlig dem vorhergehenden, das 4. nur sehr wenig kürzer, dessen Unterseite fast mit dem 3. Glied gleich lang. Das letzte Glied länger als das 1. Die Klauen ungleich, die äußere stumpf, die innere spitz und hackig. Die Äderung der Vorder- und Hinterflügel aus Abb. 1 deutlich, die Costa, Subcosta, Sektor des Radius

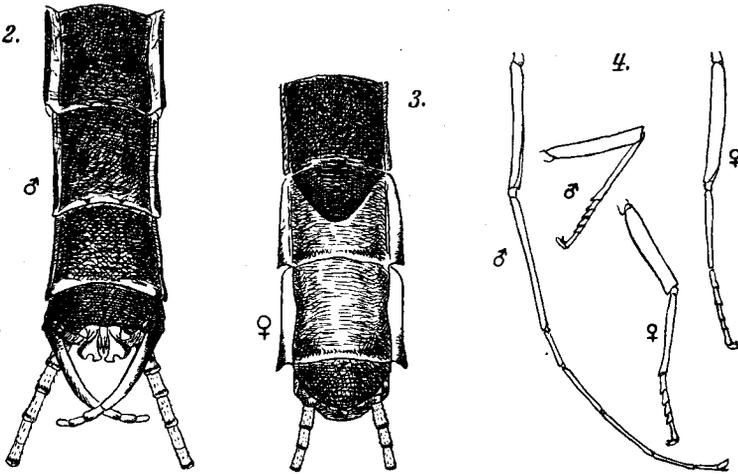


Abb. 2. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Abdomen der Imago, ♂. Ventral, die letzten 4 Segmente.  
 Abb. 3. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Abdomen der Imago, ♀. Ventral, die letzten 4 Segmente.  
 Abb. 4. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Vorder- und Hinterbein der Imago, ♂ und ♀.

und die proximale Hälfte der Media ziemlich stark, die übrige Äderung, besonders der Hinterflügel, schwach und fein.

Schwanzborsten zwei, etwa zweieinhalbmal so lang wie der ganze Körper, zur Spitze sehr verdünnt, die einzelnen Glieder apikalwärts bedeutend an Länge zunehmend. Die Genitalfüße sind etwa so lang wie das vorletzte und letzte Glied an der Unterseite zusammen, 5gliedrig, das 1. Glied kurz und breit, das 2. sehr lang, fast doppelt so lang wie die folgenden zusammen, diese zur Spitze kürzer werdend. Penisloben am Apex stark erweitert und daselbst tief ausgerandet, so daß zwei stumpfe Zähne entstehen, wovon die äußeren bedeutend breiter sind (Abb. 2). Die Pleuralpartie des 8. und 9. Segmentes sehr schmal, undeutlich,

die Hinterecken des 9. Segmentes in sehr kurze, wenig deutliche Spitzen ausgezogen, die des 8. Segmentes überhaupt nicht nennenswert zugespitzt.

Imago. ♀. Die Färbung des Weibchens entspricht im allgemeinen der des Männchens; doch machen sich einige Unterschiede bemerkbar. Der Hauptunterschied äußert sich besonders in der Färbung der Unterseite des Abdomens. Die Hinterränder der einzelnen Segmente sind nicht heller, sondern deutlich dunkler als die übrige Ventralfläche, die letzten drei Segmente sind bedeutend heller, so daß die etwas spitz abgerundete Platte des 7. Segmentes sich scharf abhebt. Die Bauchplatte des 9. Segmentes ist nicht dunkler, sie ist breit, halbkreisförmig. Dorsal ist das 10. Segment nur sehr unbedeutend gelbweiß gerandet. Die Schwanzborsten sind viel lichter als beim Männchen, hellweißgrau. Körperlänge 9.5—10 mm, Länge des Vorderflügels 10.5—11 mm, der Schwanzborsten 17—18 mm.

Die Pleuren des 8. und 9. Segmentes sind platt ausgebreitet, die Hinterecken des 8. Segmentes in schwache, aber wahrnehmbare, die des 9. in starke Spitzen ausgezogen. Die Gradation der Vordertarsenglieder ist folgende: 1 = 2 = 5, 3, 4, der Hintertarsen 5, 1, 2 = 3, 4. Die Tarsen der Mittel- und Hinterfüße sind deutlich dunkler als die schmutziggelben Schienen und Schenkel.

Subimago. ♂ und ♀. Im allgemeinen viel lichter gefärbt als Imago, Thorax, mit Ausnahme der vorderen Partie und einigen dunkel gezeichneten Nähten weißgelb, Abdomen gelblichbraunrot mit lichterem Punkten längs der Mitte und seitlich auf jedem Segmente mit je einer ovalen gelben Makel. Schwanzborsten weißlich, mit schwärzlicher Artikulation, Vorderbeine angebräunt, Mittel- und Hinterbeine gelb, mit angedunkelten Kanten, Tarsen gelb mit dunkleren Gelenken. Die Längenverhältnisse der Vordertarsen des ♂: 1 = 3, 2 = 5, 4, des ♀: 1 = 2 = 3 = 5, 4. Die Flügel sind stark opak, milchig getrübt, die hinteren etwas mehr weißlich als die vorderen. Die Äderung lichtgelb.

Die Beschreibung der neuen Art deutet auf eine enge Verwandtschaft mit der einzigen bisher bekannten Art dieser Gattung — *Arthroplea congener* BERTSS —, doch sind die Unterschiede wohl wichtig genug, um die artliche Selbständigkeit der neuen Art als erwiesen betrachten zu können. Übrigens werde ich noch auf bedeutende Unterschiede des Larvenstadiums hinweisen. In folgender Gegenüberstellung sind jene Merkmale hervorgehoben, die die Unterscheidung bei der Determination erleichtern.

*A. congener* BERTSS.

Kopf und Thorax pechbraun bis schwarz.

Unterseite des Abdomens heller als die Oberseite, Hinterränder der Segmente, besonders beim ♀, weißgelb.

Schwanzborsten des ♂ 17—20 mm, des ♀ 12 mm.

Gradation der vorderen Tarsenglieder des ♂: 3, 2, 1 = 4, 5; des ♀: 1 = 5, 2, 3, 4.

Hintertarsen kaum merklich kürzer als die Schienen.

Das 1. Glied der Hintertarsen doppelt so lang wie das zweite.

Nur das 9. Segment des Hinterleibes in beiden Geschlechtern in kurze Spitzen ausgezogen.

Außerdem sagt BERTSSON, daß die Mittel- und Hinterbeine des Weibchens in der Farbe jenen des Männchens gleichen (»Farbe im übrigen wie beim Männchen«), bei der neuen Art sind aber die Tarsen der beiden hinteren Paare beim Weibchen braun, auffallend dunkler als die Schienen.

Die Subimago der *A. congener* hat bräunlichgelbe Schwanzborsten, bei der neuen Art sind sie aber weißlich, nur leicht grau getrübt. Außerdem sind die Schienen und Tarsen der Mittel- und Hinterbeine bei der neuen Art gelb, gleichfarbig mit den Schenkeln, bei *A. congener* deutlich dunkler, bräunlich.

Larve. Die mir zur Verfügung stehenden Larven sind schon völlig erwachsene Nymphen. Sie entsprechen in der Organisation, besonders der höchst merkwürdigen Mundwerkzeuge, dem Typus der Larve von *A. congener*, doch auch hier machen sich einige bedeutende Unterschiede bemerkbar.

Kopf groß, plattgedrückt, nach vorn stark verschmälert, daselbst frontal breit abgestutzt. Die Augen sehr groß, hervorquellend, nach oben gerichtet, bei den männlichen Nymphen besonders groß, umgekehrt eiförmig, mit der nach außen und vorn gerichteten Hauptachse. Der Zwischenraum zwischen den Augen nur etwas größer als die halbe Länge dieser Hauptachse. Bei den weiblichen Nymphen sind die Augen mehr rundlich, Spatium zwischen den Augen etwa zweimal so groß wie die Breite eines

*A. frankenbergeri* n. sp.

Kopf und Thorax dunkelrotbraun.

Unterseite des Abdomens mit der Oberseite gleichfarbig, beim ♂ nur das 9. Segment jederseits mit gelbweißer Makel, beim ♀ sind die Hinterränder dagegen deutlich dunkler.

Schwanzborsten des ♂ 25—26 mm, des ♀ 17—18 mm.

Dieselben Längenverhältnisse beim ♂: 3, 2, 4, 1, 5; beim ♀: 1 = 2 = 5, 3, 4.

Hintertarsen, besonders beim ♀, bedeutend kürzer als die Schienen.

Dasselbe Glied nur etwa um  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{2}{5}$  länger als das 2. Glied.

Beim ♂ ist die Spitze des 9. Segmentes undeutlich, beim ♀ dagegen ziemlich stark, abstehend und auch die Ecken des 8. Segmentes in kurze Spitzen ausgezogen.

der Augen. Fühler etwa so lang wie die halbe Breite des Kopfes. Die Färbung des Kopfes ist mehr oder weniger gelb, manchmal etwas bräunlich, die Ocellen sind hinten dunkel gerandet, außerdem machen sich individuell einige kleinere rotbraune Makeln bemerkbar. Thorax und Abdomen nicht abgeplattet, sondern stark gewölbt, der erstere gelb, mehr oder weniger weißlich und bräunlich marmoriert. Flügelscheiden gelb bis schmutzigbraun. Abdomen oben und unten gelb bis braungelb, mit variablen, übrigens ziemlich

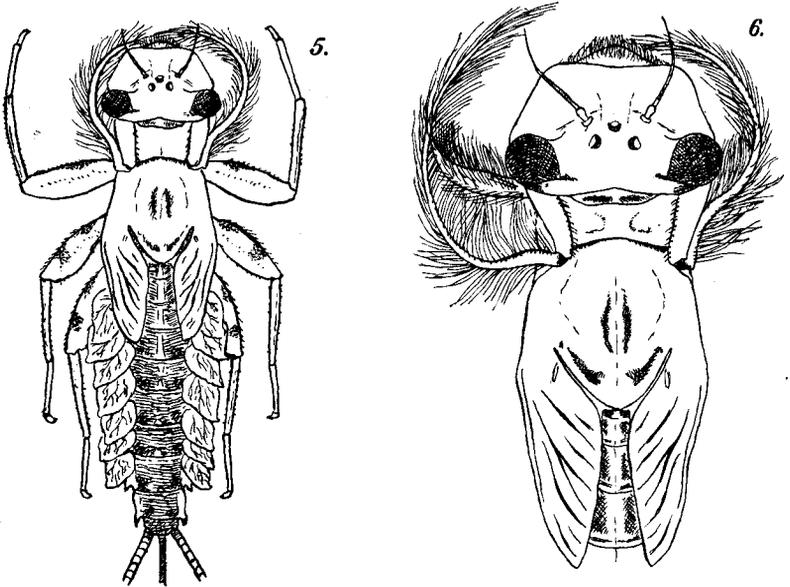


Abb. 5. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nymfhe ♀.  
 Abb. 6. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nymfhe ♀. Vordere Partie des Körpers. Linker Labialpalpus ausgestreckt.

undeutlichen helleren und dunkleren Makeln und Strichen. Das 8. und 9. Segment ist jederseits hinten in starke Spitzen ausgezogen. Das letzte Segment trägt drei Schwanzborsten, welche untereinander gleich lang sind und kaum drei Viertel der Körperlänge erreichen. Die einzelnen Glieder der Borsten sind an der Basis breiter als lang, zur Spitze werden sie allmählich länger, so daß die letzten Glieder mehrmals länger als breit sind. Die Behaarung der inneren Schwanzborste ist beiderseitig, aus sehr feinen, aber ziemlich langen und dichten Haaren zusammengesetzt, die äußeren Schwanzborsten sind nur innen behaart, die Haare ebenso lang wie an der Mittelborste. Schenkel sind stark plattgedrückt, an den Kanten kurz beborstet, am Vorder-

rande mit zwei dunklen Makeln, die aber an den Vorderschenkeln manchmal etwas undeutlich sind. Die Tracheenkiemen sitzen dem 1.—7. Segmente an; sie bestehen aus einfachen herzförmigen Blättern, welche stark asymmetrisch sind und starke, dunkle Trachealisation zeigen. Die fadenförmigen Kiemenbüschel fehlen.

Die Mandibulae der Larven zeigen zwar eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen der *Ecdyonurus*-Arten, doch beim ersten

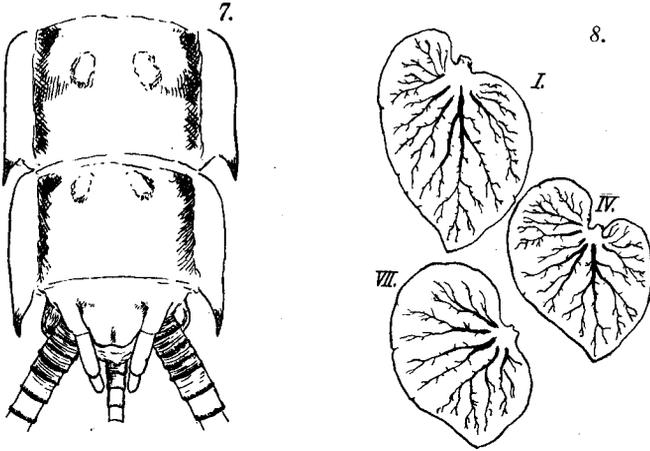


Abb. 7. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nymphe ♂. Die letzten 3 Segmente des Abdomens, ventral.  
Abb. 8. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nymphe. Tracheenkiemen des 1., 4. und 7. Paares.

Anblick fallen einige bedeutende Unterschiede auf, die für allzu nahe Verwandtschaft mit den *Ecdyonuriden* nicht viel zu sprechen scheinen. Der basale Teil der Mandibeln der *Arthroplea frankenbergeri* ist viel solider gebaut, ist kürzer und dicker als bei allen *Ecdyonuriden*, deshalb scheint er, im Verhältnis zum distalen Teil viel kürzer zu sein. Die inzisive Partie besteht aus zwei ziemlich langen, kräftigen, sanft gebogenen Zähnen, die stark chitinisiert und dunkler gefärbt sind. Der 1. Zahn ist dreispitzig, die eine Spitze etwas tiefer und seitlich gestellt. Der 2., etwas kürzere Zahn ist meistens zweispitzig, doch in einigen Fällen konnte ich eine dritte, undeutliche Spitze konstatieren. Es läßt sich nicht, mindestens in unserem Falle, von einer Prostheca sprechen, wie dies BENGTTSSON bei der *A. congener* tut, wenn man nicht diese Bezeichnung für einen soliden, mit mehr oder weniger steifen Haaren bewachsenen Anhang reservieren will. In unserem Falle konstatieren wir bloß eine büschelförmige Gruppierung von ziemlich langen, weichen Haaren. Die molare Partie zeigt eine ziemlich breite, unebene Innenfläche, die lateral durch eine zahn-

förmige Vorrangung begrenzt ist. An dieser Fläche befindet sich ein deutliches spitzes Zähnnchen, die Innenkante ist mit kurzen, dicken und steifen Borsten und längeren weichen Haaren versehen.

Wenn auch die Mandibeln noch zum Typus der Ecdyonuriden gerechnet werden könnten, offenbaren die Maxillen, Labium und gewissermaßen auch Hypopharynx eine derart ungewöhnliche und abweichende Organisation, daß sie uns absolut nicht erlauben, an eine Zugehörigkeit zu der genannten Familie zu denken. Diese

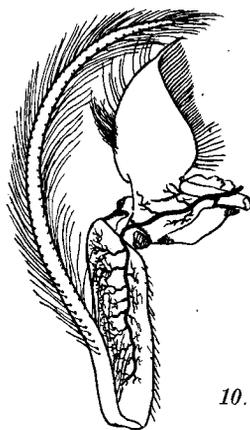
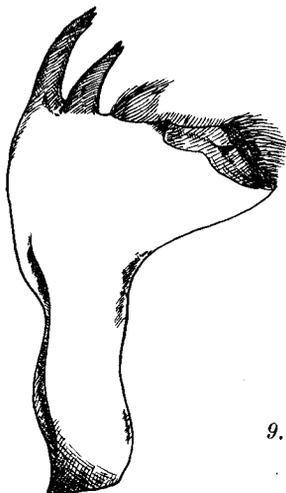


Abb. 9. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nymphe. Rechte Mandibel ventral.  
Abb. 10. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nymphe. Rechte Maxille ventral. Mit eingezeichnete Tracheisation.

Organisation, der wir später noch vom Standpunkte der Morphologie und Phylogenie eine nähere Aufmerksamkeit widmen werden, stellt in der ganzen Ordnung der Ephemeroptera einen Ausnahmefall dar.

Die Maxillen der neuen Art bestehen aus einer blattförmigen Lacinia, die nach oben stark zugespitzt ist und in einen langen spitzen hornigen Stachel ausläuft. Der Innenrand ist dicht, ziemlich gleich lang bewimpert, aber auch die Außenseite trägt lange, gebogene Haare, die sich unterhalb der Mitte büschelförmig verdichten. BENGTTSSON erwähnt bei der Beschreibung seiner Art weder die stachelförmige Verlängerung der Lacinia noch die Behaarung der Außenseite, so daß ich annehmen muß, daß diese Bildung bei der generotypen Art nicht vorkommt. Die Maxillarpalpen sind 2gliedrig, sehr lang und in der Ruhestellung

so zusammengelegt, daß das 1. Glied direkt nach hinten gerichtet ist, das 2. aber, welches stark gebogen ist, rund um den Kopf gelegt ist und mit der Spitze auf die gegenüberliegende Seite übergreift. Der Tasterträger (Palpifer) ist ganz kurz, das 1. Glied etwa dreimal so stark wie das 2., nur an der Innenseite kurz behaart; das 2. Glied ist 2.4—2.7mal so lang wie das 1. und beiderseits sehr lang behaart. Wenn wir die Taster über den Rücken nach hinten legen, so erreicht ihre Spitze die Basis oder höchstens die Mitte des 3. Tergites. (Bei der *A. congener* ist das 2. Glied 3—4mal so lang wie das 1., und an dem Rücken erreichen die Taster den 5. Tergit.)

Das Labium (Abb. 11 u. 12) besteht aus einer sehr kurzen, mentalen Partie und sehr auffallend gebildeten Innen- und Außenladen der 2. Maxillen; ihre Form erlaubt uns nicht, die gebräuchlicheren Bezeichnungen Glossae und Paraglossae zu benutzen. Die Innenlade ist etwas mehr als die Hälfte so lang wie die Außenlade (diese ohne den Basalteil gerechnet!), sichelförmig, zugespitzt, an der Außenseite spärlich, an der Spitze aber länger und dichter behaart. Die Außenlade ist sehr stark entwickelt, an ihrer breitesten Stelle etwa dreimal so breit wie die Innenlade, viel stumpfer zugespitzt, weniger stark gebogen, außen und innen lang, dicht, weich behaart, die Außenbehaarung ist etwas länger. (BENGTSSON spricht nur von einer Außenbehaarung!) Das basale Stück der Außenlade ist ebenfalls ungewöhnlich stark entwickelt und durch eine Falte, die sehr gut sichtbar ist und welche wohl eine ziemlich starke Bewegung erlaubt, vom Endstück abgegrenzt. Labialtaster 2gliedrig, auffallend groß, das 1. Glied etwa zwei Drittel so lang wie die Außenlade, das 2. Glied aber deutlich länger als die Außenlade samt dem Basalstück. (Bei der *A. congener* ist das 2. Glied etwas kürzer als die äußere Lade des Labiums!) Beiderseits, aber besonders gegen die Spitze, sehr lang behaart, außerdem befindet sich an der ventralen Seite eine Reihe von langen Haaren, die dorsale Seite ist dagegen gänzlich mit kürzeren Haaren bedeckt. Der Hypopharynx (Abb. 15) zeichnet sich durch ein kugeliges, blasig aufgetriebenes Mittelstück aus, welches in der Ruhelage den Raum zwischen den Innenladen des Labiums ausfüllt. Die Seitenstücke (Superlinguae, Paragnathen, fälschlich als Paraglossae bezeichnet) erinnern etwas an die Superlinguae des Habroleptoides, sie sind zugespitzt, nach außen gerichtet und nach hinten gebogen. Labrum sehr breit, lang und dicht behaart, vorn breit abgerundet, von oben gut sichtbar.

Obzwar der völlige Mangel an Abbildungen bei der Originalbeschreibung<sup>3</sup> der *A. congener* die Vergleichung ungemein erschwert, sind die Unterschiede in dem Imago-, Subimago- und Larvalstadium so zahlreich und so wichtig, daß kein Zweifel über die artliche Selbständigkeit der neuen Art entstehen kann.

Ich habe die Nymphen in größerer Anzahl am 6. und 8. Mai 1937 in den stagnierenden und temporären Gewässern (überflutete Wiesen) der bekannten Lokalität Šur (ein mooriger Erlenbruch) bei Sv. Jur, nordöstlich von Bratislava, gesammelt und die Imagines und Subimagines im Laboratorium gezüchtet. Ich benenne die neue Art zu Ehren des Herrn Univ.-Prof. Dr. ZDENKO FRANKENBERGER, in dessen lieber Gesellschaft ich die beiden erwähnten Exkursionen unternommen habe.

Zur geographischen Verbreitung der Gattung *Arthroplea* wäre noch folgendes beizufügen. *A. congener* BNGTSS. wurde bisher nur in Schweden, an mehreren Lokalitäten, festgestellt, die neue Art kommt aber in der Südwestslowakei, unweit von Bratislava, vor. Wir haben hier ein sehr lehrreiches Beispiel einer Diskontinuität der Verbreitung, welche übrigens bei den Ephemeropteren, einer uralten Insektenordnung, öfters vorkommt. Das Vorkommen der *Arthroplea* in dem Šur-Moore wirft zugleich ein neues Licht auf die genannte Lokalität. Obzwar dieser moorige Erlenbruch am Südrande der Slowakei liegt, also in einer Gegend, die in Mitteleuropa zu den wärmsten gehört, und wo eine sehr ansehnliche Menge von wärmeliebenden, mediterranen und pontischen Elementen vorkommt, trägt er mehrere unleugbare Züge einer kalten, nordischen Lokalität, was bisher denen, die sich mit dieser zoologisch und botanisch so interessanten Gegend befaßten, gänzlich entgangen ist. Das Auffinden der neuen *Arthroplea*-Art ist nur ein neuer Beweis für diese Behauptung. Man kann annehmen, daß es sich um eine relikte Gattung handelt, die seinerzeit eine viel größere geographische Verbreitung hatte. Einige Merkmale sprechen für eine sehr primitive Organisation, die sich bei den anderen Gattungen nicht mehr erhalten hat. Das gleichzeitige Vorkommen der Gattung in Nordeuropa und in einem Moore des südlichen Mitteleuropas scheint dafür zu sprechen, daß die Gattung zur nördlichen Fauna gehört, und zwar zu der Fauna der Ebene, die aber während der Eiszeit in südlicher Richtung teilweise abgedrängt wurde. Die Vorfahren der *Arthroplea congener* haben sich wohl an geeigneter Stelle in Südschweden erhalten, wo das Klima auch während der Eiszeit für kälteliebende Insekten noch ertragbar war, die der *A. frankenbergeri* wurden aber südwärts abgedrängt und fanden in den damals kalten Mooren südlich der Karpaten zusagende Lebensbedingungen. Das Auftreten der neuen Art in einem Moore spricht schon sehr deutlich für nordische Herkunft; denn auch die mittel-, nord- und ostdeutschen Moore sind Refugien für nordische Elemente, die hier ihre

<sup>3</sup> Diesem Umstande kann man wohl die eigentümliche Tatsache zuschreiben, daß der Entdeckung dieser äußerst merkwürdigen Gattung, die in mancher Hinsicht in der ganzen Ordnung ganz vereinzelt dasteht, bisher nicht die verdiente Aufmerksamkeit gewidmet wurde und daß diese Gattung nicht einmal die größten neuen Handbücher der Entomologie erwähnen, obzwar die Zitationen in verschiedensten Kapiteln (Systematik, phyletische Archaismen, Morphologie, ökologische Adaptionen usw.) am Platze wären.

südliche Verbreitungsgrenze finden. Die Moorsümpfe Šur bei Sv. Jur stellen heute nur die letzten Überreste der seinerzeit ausgedehnten Moorsümpfe dar, die sich längs der östlichen Abhänge der Kleinen Karpaten hinzogen. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß die neue Art heute auf dieses kleine Areal beschränkt ist, so daß wir ein Beispiel eines sehr engen Endemismus vor uns hätten.

### Zur Morphologie der Larve.

Die Mundorgane. Die eingehende eidonomische Beschreibung der Mundorgane habe ich schon in der Diagnose der neuen Art gegeben. An dieser Stelle wollen wir unsere Aufmerksamkeit der Morphologie und Anatomie dieser Organe widmen; denn nur solche Betrachtungen können uns die sonderbaren Umgestaltungen verständlich machen.

Die Mandibula, wie schon erwähnt wurde, nähert sich in der Form den Mandibeln der Ecdyonuriden und bietet nichts Besonderes dar. Ihr kräftiger Bau, mächtige Inzisivi und sehr starke Muskulatur bezeugt uns, daß sie tüchtig zum Kaugeschäft benutzt wird. An den gefangenen Larven konnte ich in einigen Fällen konstatieren, daß sie sich von ziemlich großen Tieren nähren und mindestens teilweise räuberisches Leben führen. Zwischen den Mandibeln eines Exemplares fand ich eine kleine Larve von *Paraleptophlebia cincta*, im Darmkanal eines anderen Exemplares die Überreste einer anderen Ephemeropteren-Larve. Diese Feststellung scheint gewissermaßen im Gegensatz mit der Bi- bzw. Trifunktionalität der langen Maxillarpalpen zu stehen, deren eine Funktion darin bestehen soll, daß sie durch heftige Vibration eine Strömung erzeugen, welche die kleinen Partikelchen der Nahrung zur Mundöffnung heranzführt. Tatsächlich bin ich auch der Meinung, daß diese Funktion die am wenigsten wichtige ist und daß sie eigentlich nur in den ersten Stadien zur Geltung kommt, und später nur im Notfalle, bei eventueller Nahrungsknappheit, benutzt wird.

Die Maxillen zeichnen sich schon durch mehrere, ganz merkwürdige Merkmale aus. Sie dienen — wie übrigens in allen übrigen Fällen — nicht mehr zum eigentlichen Kauen, sondern eher zur Hinschaffung der von den Mandibeln vorbereiteten Nahrung zur Mundöffnung. Die dichte Beborstung der Innenseite der Lacinia dient ohne Zweifel als Reusenapparat, der bei der Einnahme der Nahrung den Eintritt allzu großer Stücke in die Mundöffnung verhindert. Die Lacinia ist abnorm groß im Verhältnis zur basalen Partie der Maxille. Cardo und Stipes sind

nämlich sehr verkürzt, sie erreichen zusammen kaum die Hälfte der Länge der Innenlade, ein Verhältnis, welches wir in der ganzen Ordnung nicht wiederfinden und zu dem als Gegensatz die Maxille der Ephemerella mit der sehr stark entwickelten Cardio-Stipes-Partie angeführt werden kann. Der ganz kurze Palpifer trägt einen nur 2gliedrigen Taster, dessen Glieder aber sehr lang sind, so daß sie, wie schon gesagt wurde, an den Rücken der Larve gelegt, bei der *A. congener* das 5., bei der neuen Art das 3. Abdominalsegment erreichen. Die Zweigliedrigkeit dieser Taster möchte an dasselbe Verhältnis bei den Ecdyonuriden erinnern, wo aber beide Glieder kurz und sehr plump und robust gebaut, dagegen bei der Arthroplea äußerst schlank sind, besonders das Endglied, welches noch dabei stark gebogen ist. Die Reduktion der normalen Dreigliedrigkeit der Taster ist zugunsten der Länge der Glieder geschehen. Die Beweglichkeit in dem Gelenke zwischen dem Tasterträger und dem 1. Gliede ist sehr ausgiebig, da die Larve mächtige Bewegungen mit den Tastern ausübt, die sogar zur Fortbewegung des ganzen Körpers ausreichen. Die Länge der Taster trägt schon mit sich, daß das 1., mächtigere, aber kürzere Glied in der Ruhestellung nach hinten gerichtet ist und mit dem Stipes einen rechten Winkel schließt. Die übliche laterokaudale Stellung des 1. Gliedes wäre nämlich auch funktionell sehr ungünstig.

Mit der ungewöhnlichen Form und Funktion des Maxillartasters hängt auch die adaptierte Muskulatur zusammen. Schon die Abplattung des Kopfes zieht mit sich auch flachere Ausbreitung der beiden Hauptmuskeln, die die Bewegung der Maxillen bewerkstelligen, nämlich des *Musculus extensor maxillae*, welcher die auswärtige Bewegung der Maxille herbeiführt, und des *Musculus flexor maxillae*, welcher in mehrere Portionen geteilt das Zusammenklappen der Maxillen verwirklicht. Da der eine Schenkel des Maxillarhebels, die Basalpartie der Maxille, sehr verkürzt ist, inserieren die genannten Muskel sehr nahe beisammen und sind übrigens verhältnismäßig schwach. Besonders der *Flexor laciniae* ist ein schwacher, kurzer Muskel, der in dem unteren Innenwinkel der Lacinia inseriert. Wenn wir auch den im allgemeinen zarten Bau der Kopfmuskulatur dieser Art in Betracht ziehen, so kommt uns doch die zur Bewegung der Lacinia dienende Muskulatur sehr schwach vor, wonach an eine wenig erhebliche Funktion zu schließen wäre. Dagegen sehr stark entwickelt ist die Muskulatur, die den Palpifer durchdringt. Wir sehen einen *Musculus extensor*

palpi maxillaris, der am unteren Rande distal inseriert und die Bewegung nach auswärts ermöglicht. Dieser Muskel ist im Verhältnis zu der übrigen Maxillarmuskulatur sehr gut entwickelt, aber doch noch schwächer als der Flexor palpi maxillaris, der hier eine ganz außergewöhnliche Stärke erreicht. Wenn wir bedenken, daß dieser Muskel bei den Insekten meistens fehlt und seine Funktion durch die Elastizität der Gelenkhäute ersetzt wird, daß er bei den Ecdyonuriden, die gewisse Verwandtschaft mit den Arthropleiden verraten, nur sehr schwach angedeutet wird, bei einer ganzen Reihe anderer Ephemeropteren nicht nachweisbar ist, dann müssen wir annehmen, daß an die Funktion dieses Antagonisten große Ansprüche gestellt werden. Der Flexor inseriert sogar an einer stärker chitinisierten Stelle. Wir haben schon oben bemerkt, daß die Bewegungen der Maxillartaster besonders zwischen dem Palpifer und dem 1. Glied zustande kommen (bei den Rückbewegungen der Larve), und die Entwicklung der Muskulatur bezeugt es ganz eindeutig. Der Musculus flexor articuli palpi maxillaris ist ebenfalls ziemlich stark entwickelt, der Form des 1. Gliedes gemäß sehr lang und gewiß auch sehr leistungsfähig, da er die Bewegungen, die zur Erneuerung des Wassers vor der Mundhöhle dienen, zu besorgen hat. Diese Bewegungen beschränken sich nämlich nur auf das 2. Glied, dessen zweireihige Behaarung in dieser Beziehung dem Tiere gute Dienste leistet.

Das Labium der *Arthroplea*-Larven ist zweifellos jenes Mundorgan, das die größte Aufmerksamkeit verdient, da seine Organisation sehr archaisch zu sein scheint, im Gegensatz zu den Maxillen, wo wir eher an spätere Adaptionen denken können. Wir haben in gewisser Hinsicht noch die wirklichen 2. Maxillen vor uns, deren Endglieder ziemlich große Selbständigkeit in der Bewegung und Funktion bewahrt haben. Natürlich haben wir auch hier schon ein unpaariges Organ, und es wäre fälschlich, anzunehmen, daß der Verwachsungsprozeß in der basalen Partie (Mentum und Submentum) weniger fortgeschritten ist als bei den anderen Ephemeropteren-Larven. Archaisch wirkt aber die funktionelle Selbständigkeit der Galea und Lacinia, was wohl kaum als spätere Anpassung anzusprechen wäre. Wenn wir zur Vergleichung die 2. Maxillen der übrigen Ephemeropteren-Larven in Betracht ziehen, so sehen wir, daß es überall bei den Endgliedern zu einer starken Verkürzung und meist auch gleichzeitig zu einer Verbreiterung und Abplattung der beiden Laden gekommen ist und daß die Beweglichkeit dieser Laden sehr beschränkt ist,

besonders in der horizontalen Ebene. Ihre Funktion beschränkt sich auf das mehr oder weniger passive untere Abschließen der Mundhöhle und auf eine Hilfsfunktion, die die Weiterschaffung der Nahrung betrifft. In unserem Falle wäre diese Funktion sehr ungenügend erfüllt, besonders wenn wir annehmen, daß die Bewegungen der 2. Maxillen einen ganz anderen Zweck haben. Der untere Abschluß der Mundöffnung wird hier eigentlich nur mit Hilfe des Hypopharynx gebildet, dessen mittlere Partie deshalb sehr breit ist und die ganze Lücke zwischen den Lacinien erfüllt.

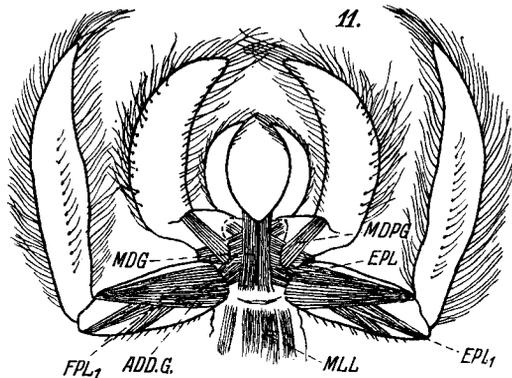


Abb. 11. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nymphen. Labium, ventral, mit eingezeichneter Muskulatur. Die Erläuterung der Abkürzungen siehe im Text.

Im Vergleiche zu den freien Innen- und Außenladern ist die basale, verwachsene Partie sehr kurz, was schon an sich der Unterlippe der *Arthroplea* ein ganz eigenartiges Gepräge verleiht. Das Submentum, die verwachsenen Cardines, läßt sich nur schwer erkennen, aber auch das Mentum (die verwachsenen Stipites) ist sehr kurz und schmal<sup>4</sup>. Wenn wir an die sehr kurzen

<sup>4</sup> HANDLIRSCH meint, daß bei den Ephemeropteren-Larven nur die Cardines verschmolzen sind. Diese Anschauung kann ich nicht annehmen, da bei allen mir bekannten Ephemeropteren-Larven der Verwachsungsprozeß auch die Stipites betrifft, und diese beiden basalen Teile formen zusammen das Submentum und Mentum, wobei anzunehmen ist, daß das Submentum aus den Cardines entstanden ist. Das Prämentum kommt in der Ordnung nicht vor. Übrigens scheint diese Frage dem genannten Autor etwas unklar gewesen zu sein. Die oben erwähnte Meinung drückt HANDLIRSCH nämlich in KÜCKENTHALS Handbuch der Zoologie aus (Bd. IV/1, S. 425 und 627), aber in SCHRÖDERS Handbuch der Entomologie, wo er ebenfalls den betreffenden Abschnitt bearbeitete, sagt er ausdrücklich, daß die verwachsenen Stipites als Mentum, die Cardines als Submentum bezeichnet werden. Es sei noch bemerkt, daß der basale Teil der Galea bei der *Arthroplea*-Larve, welcher sehr gut sichtbar ist, mit dem Stipes nichts zu tun hat, sondern einen Überrest der ursprünglichen, bei anderen Ephemeropteren nicht mehr deutlichen Gliederung der Galea darstellt. Gewiß auch ein archaisches Merkmal, welches an die ursprüngliche Gliederung der Endopoditen erinnert.

Stipites und Cardines der 1. Maxillen denken, so erscheint uns nur ganz naturgemäß, daß diese homodynamen Teile auch bei den 2. Maxillen sehr kurz waren, so daß es zur Entwicklung einer mächtigeren mentalen und submentalen Partie nicht kommen konnte. Dagegen sind die Innen- und Außenlade, besonders die letztgenannte, sehr lang, schmal, und ihre nach innen gebogene Form bewahrt ebenfalls noch in hohem Grade eine Ähnlichkeit mit den wirklichen Maxillarladen und verdient wohl in keiner Richtung die üblichen Bezeichnungen: Glossae und Paraglossae.

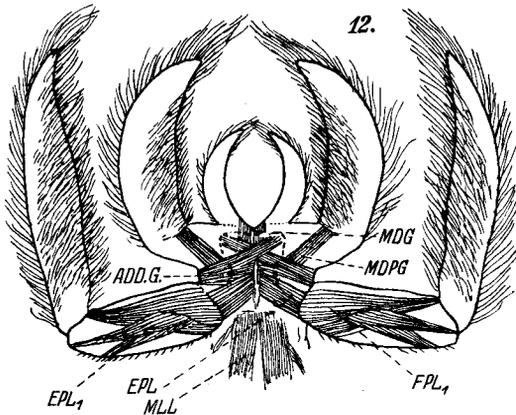


Abb. 12. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nympe. Labium, dorsal, mit eingezeichneter Muskulatur. Die Erläuterungen der Abkürzungen siehe im Text.

Die Muskulatur des Labiums, wenn man sie wieder mit jener der Ecdyonuriden vergleicht, zeichnet sich durch gewisse Zartheit des Baues aus, sie ist aber sehr gut differenziert und belehrt uns genügend über die Mechanik der Bewegungen der einzelnen Teile dieses Organs. Der Musculus levator labii ist ein sehr dünner Muskel, der, am Hinterhaupte entspringend, sich bis zu einer apodemoiden Bildung an der Basis des Mentums zieht, wo er sehnig inseriert. Er läuft also nicht durch bis zur Basis der Glossae, wie es bei vielen Insektengruppen der Fall ist. Von diesem chitinosen Gebilde nach vorn zieht sich ventral ein separater Muskel, der an der gelenkigen Basis der Innenladen inseriert. Die Funktion des *M. levator labii* (*MLL*) ist klar — er hebt das Labium als das Ganze. Dagegen der andere Muskel scheint als Schließer der Innenladen zu fungieren. Eine in der Mittellinie sich ziehende Längseinkerbung läßt an zwei in der Funktion selbständige Muskeln denken, so daß die Bewegungen der linken und rechten Innenlade

unabhängig wären. Wir finden zwar auch bei den übrigen Ephemeropteren-Larven diesen kurzen Muskel (siehe Abb. 13, Muskulatur des *Ecdyonurus*), aber nirgends habe ich eine Andeutung der Längsteilung gefunden, so daß bei der Kontraktion nur eine Senkung der mehr oder weniger an der Basis zusammengewachsenen Innenladen erfolgen kann. Einen Antagonisten finden wir nicht, wenn wir nicht die Funktion des Öffners jenen Muskelfäden zuschreiben wollen, die — ventral gesehen — unter diesem Schließmuskel verlaufen und sich dortselbst kreuzen. Es handelt sich hier um je eine Portion des queren Muskels, der die mentale Partie des Labiums ausfüllt. Diese Portion inseriert in der gegenüberliegenden Ecke einer mittleren Vorrangung, und es wäre wohl nicht ausgeschlossen, daß bei der Kontraktion das Öffnen der Innenladen erfolgen könnte. Es ist jedenfalls zu bezweifeln, daß es sich um ein Homologon des Levator glossae internus handelt, den wir bei anderen Ephemeropteren-Larven dicht über dem Depressor glossae als einen sehr flachen Muskel an der Dorsalseite des Labiums konstatieren können. In solchem Falle wirkt er als Antagonist zu dem obenerwähnten kurzen Depressor. Der Musculus depressor glossae (*MDG*) ist bei den Ephemeropteren-Larven dreiteilig. Die mittlere Partie, wie wir gesehen haben, hat bei *Arthroplea* die Funktion des Schließers bewahrt. Aber auch die seitlichen Portionen, die sonst der Senkung der Paraglossen dienen (*MDPG*), scheinen bei *Arthroplea* die ursprüngliche Funktion behalten zu haben. Sie wirken als Flexoren der Außenladen, die dadurch zangenartige Bewegungen ausüben können. Für ihre archaische Funktion spricht auch der Umstand, daß sie in den Innenecken des basalen Teiles der Außenladen, und nicht in der Mitte, wie z. B. bei den Ecdyonuriden, Siphonuriden usw., inserieren. Es bleibt nun die Frage offen, welche Muskeln als Antagonisten wirken bzw. ob wir die beiden Levatoren auffinden können, die z. B. bei den Käfern und anderen Insekten mit beißenden Mundwerkzeugen ziemlich gut entwickelt sind. Ich bin der Meinung, daß diese Muskeln bei den Ephemeropteren-Larven vollkommen fehlen, die Depressoren aber in unserem Falle, bei *Arthroplea*, als Flexoren, also in ihrer typischen, ursprünglichen Funktion auftreten. Antagonistisch müßte daher die Elastizität des Chitins wirken, wenn nicht, mindestens bei den Innenladen, die abgezweigte Portion des großen queren Muskels diese Funktion erfüllt.

Das Mentum ist mit einem starken, queren Muskel versehen,

der in der Medianlinie, an dem chitinösen Gebilde, sein *Punctum fixum* hat und beiderseits an den Seiten, vor der Einlenkungsstelle der Labialpalpen, inseriert. Es ist ein Adduktor (*ADD. G.*), dessen Kontraktion sich aber in mehreren Richtungen auswirken kann. Bei solchen Larven, deren Innen- und Außenladen isolierte Bewegungen kaum ausüben können, kommt es besonders zur Aus-  
 höhhlung des ganzen Labiums, was wohl bei der Aufnahme der Nahrung nicht von geringer Wichtigkeit ist. Bei *Arthroplea*, wo die einzelnen Teile des Labiums funktionell spezialisiert sind, halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß der Zug, der bei der Kontraktion auf die Basis der Außenladen ausgeübt wird, das Entfernen der beiden Außenladen zur Folge haben kann, mit anderen Worten, daß die Tätigkeit dieses Muskels antagonistisch zu jener der Depressoren wirken kann. (Vgl. die mächtige Entwicklung dieses Muskels bei den Ecdyonuriden mit dem zarten Bau der mentalen Muskulatur der *Arthroplea*!) Durch die Basis des Labialpalpus zieht sich ein starker Muskel — Extensor palpi labialis (*EPL*) —

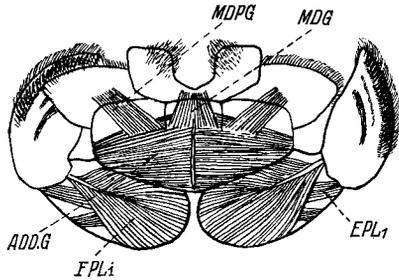


Abb. 13. *Ecdyonurus fluminum* Pict. Labium der Nympe. Ventral, mit eingezeichneter Muskulatur.

der den Palpus auswärts bewegt. Auch hier wirkt die Gelenkhaut antagonistisch. Die Palpen, die, ähnlich wie die Maxillartaster, aus zwei großen Gliedern bestehen, besitzen im 1. Gliede eine Muskulatur, die sehr reich entwickelt ist und im Grundschemata der Muskulatur aller mir bekannten Ephemeropteren-Larven gleicht. Diese Muskulatur ist dreiteilig, der Flexor (*FPL 1*) ist tütenförmig, so daß die Origines der beiden Extensoren (*EPL 1*) von ihm umhüllt sind. Sonst verweise ich zur Vergleichung auf die Muskulatur von *Ecdyonurus* (Abb. 13).

Ich habe der Muskulatur der Mundorgane der *Arthroplea*-Larve deshalb soviel Aufmerksamkeit gewidmet, da erstens die Muskulatur dieser Organe bei den Ephemeropteren-Larven überhaupt bisher wenig studiert wurde, zweitens aber, weil hier manche Erklärung, die sich auf die sonderbare Gestaltung dieser Organe bezieht, zu erwarten war. Um die Morphologie dieser Organe zu begreifen, müssen wir deren Funktion kennen, und diese Funktion ist nur durch die Analyse der Muskulatur zu erforschen. Da die Funktion, mindestens der 2. Maxillen, einen sehr an die ursprüng-

lichen Verhältnisse erinnernden Charakter trägt und mit der archaistischen Form dieser Organe im Zusammenhange steht, können wir annehmen, daß wir eine Form vor uns haben, die, mindestens im larvalen Zustande, einen sehr alten Typus vorstellt. Es wäre nun verführerisch, auch in den übrigen so ungewöhnlichen Merkmalen archaistische Züge entdecken zu wollen. Das größte Hindernis liegt darin, daß wir in der Paläontologie keine Stütze finden. Die Larven, welche aus dem Perm stammen und die ältesten Vorfahren der heutigen Ephemeropteren vorstellen, sind eben so schlecht erhalten wie einige spätere Funde, besonders sagen sie uns aber nichts Wesentliches über die Organisation der Mundorgane. Unbestritten ist aber die Tatsache, daß die Larven im allgemeinen besser die ursprüngliche Form bis in unsere Zeit bewahrten als die Imagines, die in ihrer hohen Spezialisierung von dem ursprünglichen Typus sich weit entfernt haben. BÖRNER meint, daß die Ephemeropteren-Larven überhaupt die ursprünglichst organisierten rezenten Pterygoten mit bestens erhaltenem phyletischem Charakter sind. Das Labium der *Arthroplea*-Larve ist jedenfalls ein Organ, das den Umänderungen ziemlich gut trotzte. Es handelt sich nicht um eine Vereinfachung, die zwar manchmal zur Annahme eines Archaismus verführt, aber so oft sekundär ist, sondern um eine leidliche Bewahrung des ursprünglichen Typus. Die ungewöhnliche Vergrößerung der Außenladen und der Palpenglieder ist scheinbar eine Neuerwerbung, eine Adaptation, auf die wir noch zurückkommen werden. Desgleichen ist auch die Verlängerung der Maxillartaster und Labialpalpen eine funktionell-ökologische Anpassung, die als Neuerwerbung zu betrachten ist; denn eine spätere Erwerbung im Zusammenhange mit dem Lebensmilieu erscheint viel verständlicher als Verlust derselben Einrichtungen bei den anderen Arten, die im ähnlichen Milieu leben. Eine Frage, die schwer zu beantworten ist, knüpft sich an die auffallende Abflachung des Kopfes, welche wir nur bei den torrentikolen Ecdyonuriden kennen. Bei der Lebensweise der *Arthroplea*-Larve ist dieses Phänomen unverständlich. Wenn wir geneigt wären, darin nur eine nicht näher zu erklärende Tendenz zu erblicken, die bei den torrentikolen Ecdyonuriden eine sehr nützliche Anpassung an das Leben in den rasch fließenden Gewässern ermöglichte, dann, in der Verbindung mit den anderen morphologisch so wichtigen Merkmalen, hätten wir Veranlassung dazu, in *Arthroplea* einen Typus zu sehen, der an die gemeinsamen Vorfahren der beiden Familien erinnert.

Wie schon erwähnt wurde, haben BENGTSOON und LESTAGE in der abnormen Verlängerung der Maxillartaster eine Einrichtung erkannt, die bifunktionell ist. Die näheren Untersuchungen der Mundorgane haben mich aber zu der Ansicht geführt, daß hier ein ganz sonderbarer Fall einer Trifunktionalität vorliegt und daß die dritte Funktion im Dienste der Atmung steht. Durch vergleichende Studien bin ich außerdem zur Ansicht gekommen, daß die Atmung mit Hilfe der Mundorgane unter den Ephemeropteren-Larven vielleicht nicht auf diesen einzigen Fall beschränkt ist, wenn wir auch die weitgehenden Adaptationen, die wir bei den *Arthroplea*-Larven konstatieren können, in anderen Fällen vermissen.

Bei der Untersuchung der Mundorgane der *Arthroplea*-Larve war mir die überaus stark entwickelte, dichte Tracheisation dieser Organe auffällig, die bei den meisten anderen Formen für fast rudimentär oder wenigstens sehr einfach zu halten ist. Dazu kam noch die Erwägung, daß die andere Funktion, die von beiden obengenannten Autoren den verlängerten Maxillartastern (die Verlängerung der Labialpalpen wurde von diesen Autoren überhaupt nicht in Betracht gezogen) zugeschrieben wird, nämlich das Heranstrudeln der Nahrungspartikelchen durch die heftige Vibration der Maxillartaster, nicht von großer Bedeutung sein kann, weil es sich wenigstens in höheren Entwicklungsstadien um Räuber handelt, die vielleicht gelegentlich auch die pflanzliche Nahrung nicht verachten, worauf die breite Molarpartie der Mandibeln deuten möchte.

Der vom mesothorakalen, in unserem Falle natürlich kollabierten Stigma ausgehende dorsale und ventrale Kopfstamm versorgt allerdings bei allen Insekten die Mundorgane mit Tracheen, der erste nur das Labrum, der letztere alle übrigen Mundorgane. Die Tracheisation der Mundorgane der Ephemeropteren-Larven entspricht vollkommen dem LEHMANNschen Schema; doch verzweigen sich die Tracheen nur wenig, und öfters ist die Tracheisation der Mundorgane (z. B. bei den Ecdyonuriden, Habroleptoides, Epherella usw.) sehr einfach, wobei wir konstatieren können, daß die feinsten Äste nicht die ausgesprochene Tendenz zeigen, sich dicht unter der Oberfläche der betreffenden Organe auszubreiten, sondern eher die einzelnen Muskeln umspinnen und zwischen die einzelnen Portionen eindringen. Wenn wir annehmen, daß die *Arthroplea*-Larven (und wohl auch einige andere Arten) mit Hilfe der Mundorgane atmen, müssen wir uns zuerst die Frage

beantworten, ob nichts Schwerwiegendes gegen diese Annahme spricht. Wir wissen, daß die später völlig branchiopneusten Ephemeropteren-Larven im jüngsten Stadium der Tracheenkiemen gänzlich entbehren. Sie sind auf die Haut- und sogar Darmatmung angewiesen, vielleicht sind auch Cerci als Hilfsorgane der Atmung anzusehen. Nur progressiv, nach den Häutungen, vermehren sich die Tracheenkiemen, bis sie die Vollzahl erreichen. Die allgemeine Hautatmung konzentriert sich naturgemäß an solchen Stellen, wo die Cuticula am feinsten ist und den Gasaustausch erlaubt. Mit der stufenweisen Entwicklung der Tracheenkiemen verliert die Hautatmung mehr und mehr an Wichtigkeit, doch wird sie nie gänzlich aufgegeben. Wir wissen nämlich, daß die Larven, die durch Verletzungen ihre Kiemenblättchen und Kiemenfäden verloren haben, noch eine geraume Zeit am Leben bleiben, ja manche Autoren sind der Meinung, daß in vollkommener Ruhe der Larve die Hautatmung ausreicht. Nur z. B. bei erhöhter Tätigkeit ist das Kiemenatmen für die Larve unentbehrlich. Zweitens wissen wir, daß die Region der Mundorgane bei Larven einiger Arten direkt zur Atmung herangezogen wird, und zwar dadurch, daß an der Basis der Maxillen ein Bündel von Kiemenfäden sich befindet (Oligoneuria, Chirotonetes). Drittens gehören die basalen Teile der Mundorgane zu jenen Stellen, deren Integument am dünnsten ist und Diffusion erlauben kann, die bei *Arthroplea* aber auffallend fein chitinisiert sind.

Von den *Arthroplea*-Arten wissen wir, daß sie in stehenden, sauerstoffarmen Gewässern leben, in welchen im allgemeinen von den Atmungsorganen eine größere Arbeit verlangt wird. Die *Arthroplea*-Arten besitzen aber keine Kiemenfäden (wohl auch ein archaisches Merkmal), und die Kiemenblättchen sind einfach. Die Fläche der Respirationsanhänge ist daher ziemlich klein, obzwar sie sehr gut ausgenützt wird, denn die Tracheolen stehen in den Kiemenblättchen sehr dicht, laufen bis zum äußersten Rande und sind reich ramifiziert. Eine Hilfsatmungseinrichtung wäre daher für die Tiere von großem Nutzen. Nach diesen, allerdings theoretischen Erwägungen, können wir nun der Tracheisation der einzelnen Teile der Mundorgane unsere Aufmerksamkeit widmen.

Die Tracheen der *Arthroplea* besitzen zufälligerweise eine nicht genug hochzuschätzende Eigenschaft, die das Studium des Tracheensystems sehr erleichtert. Sie sind nämlich bis zu den feinsten Ästen schwarz pigmentiert und deshalb überall bei der

Benutzung jeder Art von Aufhellungsmitteln leicht sichtbar. Ich habe bloß Alkoholmaterial zur Verfügung gehabt, also ein Material, welches sich sonst zu den Tracheenstudien nicht eignet, doch konnte ich sehr gute Dauerpräparate in Kanadabalsam, nach dem Aufhellen mittels Nelkenöl oder Kreosot, herstellen. Dagegen stieß das Herstellen der Präparate von anderen Arten, die ich zu den Vergleichsstudien benötigte, meistens auf schwer überwindbare Hindernisse, und zwar auch bei ganz frischem Material, welches in Formalin aufbewahrt wurde. Die Aufhellung mittels Glyzerins gab sehr unbefriedigende Ergebnisse. Am besten hat sich noch die Aufhellung mit Chloralhydrat und Karbolsäure bewährt, doch auch in diesem Falle kann man fast nie das Eindringen der Flüssigkeit in die Tracheen, die beim Auspräparieren der winzig

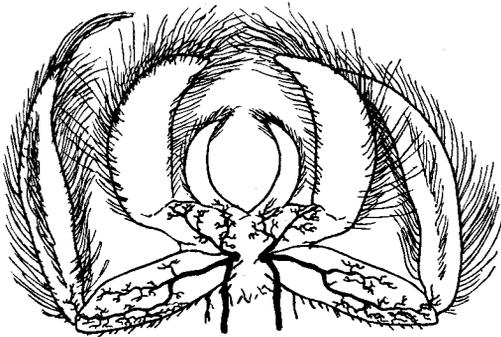


Abb. 14. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nympe. Labium, ventral, mit eingezeichneter Tracheisation.

kleinen Organe beschädigt werden, verhindern, so daß die Deutlichkeit des Präparates sehr oft gelitten hat.

Die Tracheisation der Mandibeln von *Arthroplea* unterscheidet sich kaum von jener der anderen Ephemeropteren-Larven. Dagegen zeigen die ersten Maxillen eine äußerst starke, hochentwickelte, stark ramifizierte Tracheisation (Abb. 10). Die Tr. maxillae super. dringt als mächtiger Stamm in die basale Partie der Maxille ein und entsendet im Cardo einige kleinere Äste, die sich noch weiter teilen. Den Palpifer durchdringend zieht sie sich etwa bis zum Ende des zweiten Drittels des 1. Gliedes und entsendet besonders zur Außenseite zahlreiche Äste, die dicht unter dem Integumente ein dichtes Netz von Kapillaren bilden. In das 2. Glied dringt kein Ausläufer der Verästelung mehr. Im Labium ist die Tracheisation ebenfalls sehr reich entwickelt, und es liegt nur in der Natur der Sache, daß die Grundteilung der Tr. maxillae inferioris ziemlich

typisch ist. Die Tr. exolabris, sowie auch die Tr. endolabris, sind kurz und nicht besonders stark und sie füllen nur die basalen Teile der beiden Laden aus; nur die Tr. endolabris dringt mit den letzten und feinsten Ästchen noch in den untersten Teil der Innenlade. Viel mächtiger ist die Tr. palpi labialis, welche im basalen Drittel des 1. Gliedes sich gabelt, wobei der dorsale Ramus etwas länger ist als der ventrale, wobei er zugleich einige feine Ästchen noch in die Basis des 2. Gliedes entsendet. Auch hier, besonders im 1. Glied der Palpen, gehen die feinsten Ästchen bis dicht unter



Abb. 15. *Arthr. frankenbergeri* n. sp. Nymphe. Hypopharynx, mit eingezeichneter Tracheisation.

das Integument. Zwei schwächere Tracheen dringen auch in den Mittellobus des Hypopharynx ein; jede entsendet dann einen Ast in die Superlinguae, wo noch zahlreiche sehr feine Endästchen gebildet werden.

Zur Vergleichung habe ich die Tracheisation der Mundorgane von Vertretern der folgenden Gattungen untersucht: Heptagenia, Rhitrogena, Ecdyurus, Epeorus, Siphonurus, Ephemerella, Habrophlebia, Leptophlebia, Habroleptoides, Baetis und Cloëon. Nur in einem einzigen Falle konnte ich ähnlich reiche Tracheisation der Mundorgane feststellen, und zwar bei einer bisher unbeschriebenen Larve von *Siphonurus* sp. (?), die ich ebenfalls in größerer Menge in Šur bei Sv. Jur sammeln konnte. Bei allen übrigen Gattungen war die Tracheisation viel einfacher und besonders fehlte jene Menge von feinen Endästchen, die bei der *Arthroplea* so auffallend wirken. Am einfachsten ist die Tracheisation bei jenen Arten entwickelt, die in den rasch fließenden, daher sauerstoffreichen Gewässern leben; die reichste Tracheisation habe ich bei zwei Arten festgestellt, die ausgesprochene Stagnicolen sind. Eine Hilfsatmung (in unserem Falle also mit den Mundorganen) wäre bei den Arten, die im sauerstoffarmen Wasser leben, leicht begreifbar. Die morphologischen Anpassungen bei der *Arthroplea* sprechen, wie wir schon gesehen haben, gewiß auch für diese Vermutung.

### Zusammenfassung.

Die neue Familie der Ephemeropteren — Arthropleidae — enthält eine Gattung, *Arthroplea* BENTSS., mit zwei Arten: *A. congener* BENTSS. und *A. frankenbergeri* n. sp., deren Beschreibung ich in dieser Arbeit bringe. Auf Grund einer Reihe wichtiger morphologischer Merkmale der Imagines und der Larven wird nachgewiesen, daß die Einreihung in die Familie der Ecdyonuriden unzulässig ist.

Besonders die Larven (Nymphen) der Gattung zeichnen sich aus durch eine Reihe von sehr ungewöhnlichen morphologischen Merkmalen, die teilweise archaisch sind und dafür zu sprechen scheinen, daß die Gattung ein sehr altes Relikt vorstellt, teilweise aber für spätere ökologische Anpassungen zu halten sind. Zu den ersteren gehört besonders die altertümliche Gestaltung der 2. Maxillen, zu den letzteren die merkwürdige Verlängerung der Maxillartaster und der Labialpalpen.

An diese morphologischen Anpassungen sind besondere Funktionen der genannten Organe gebunden, denen wir bei keiner anderen Ephemeropteren-Larve begegnen. Diese morphologischen Umgestaltungen sind von nicht unerheblichen anatomischen Umänderungen der Muskulatur begleitet.

Zu den zwei schon bekannten Funktionen der Maxillartaster — die Rückbewegungen der Larve und das Heranstrudeln der Nahrungspartikelchen — tritt noch eine dritte hinzu, die ebenfalls in der Vibration der Taster und Labialpalpen besteht und die Erneuerung des Wassers vor den Mundorganen bezweckt. Dagegen wird der zweiten Funktion, die im Dienste der Nahrung stehen soll, nur geringe Bedeutung beigemessen.

Die Erneuerung des Wassers vor den Mundorganen steht im Dienste der Hilfsatmung, zu welcher in diesem Falle die basalen Teile der Maxillen, des Labiums und wahrscheinlich auch des Hypopharynx herangezogen werden. Die höchstentwickelte, reiche und feine Tracheisation dieser Organe, sowie deren sehr dünne Sklerotisierung scheint für diese Annahme sehr überzeugend zu sprechen. Eine solche Art von Hilfsatmung wurde bisher bei den Ephemeropteren nicht konstatiert, doch es scheint, daß sie nicht auf diese Gattung beschränkt ist, sondern auch bei anderen stagnikolen Larven der Ephemeropteren vorkommt, aber bisher der Aufmerksamkeit entgangen ist.

### Literatur.

- BÖRNER, C., Die Tracheenkiemen der Ephemeriden. Zool. Anz. **33** (1909).  
 BENGTON, S., Beiträge zur Kenntnis der palaearktischen Ephemeriden. Lunds Univers. Årsskrift **1909**.  
 — Undersökningar öfver äggen hos Ephemeriderna. Entomol. Tidskr. **1913**.  
 — Weitere Beiträge zur Kenntnis der nordischen Eintagsfliegen. Ibid. **1917**.  
 DEGENER, P., Respirationsorgane. In: SCHRÖDER, Handb. d. Entomol. **1** (Jena 1928).  
 — Muskulatur und Endoskelet. In: SCHRÖDER, Handb. d. Entomol. **1** (Jena 1928).  
 EATON, A. E., A Revisional Monograph of Recent Ephemeridae or Mayflies. Trans. linn. Soc. Lond. **1888**.  
 — A Monograph on the Ephemeridae. Trans. entom. Soc. Lond. **1871**.  
 HANDLIRSCH, A., Palaeontologie. In: SCHRÖDER, Handb. d. Entomol. **3** (Jena 1925).  
 KARNY, H. H., Biologie der Wasserinsekten. Wien 1934.  
 KLAPÁLEK, F., Ephemerida, Eintagsfliegen. In: BRAUER, Die Süßwasserfauna Deutschlands **8** (Jena 1909).  
 KÜKENTHAL, W., Handbuch der Zoologie. Bd. IV: Progoneata, Chilopoda, Insekta. Allgemeiner Teil, sowie Ephemeroptera von HANDLIRSCH 1926 bis 1937, in cont.  
 LEHMANN, F. E., Über die Entwicklung des Tracheensystems (von *Carausius morosus*) nebst Beiträgen zur vergleichenden Morphologie des Insekten-tracheensystems. Ex: Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke *Carausius morosus* Br. Jena 1925.

230 VI. Balthasar, Arthropleidae, eine neue Familie der Ephemeropteren.

LESTAGE, J. A., Contribution à l'étude des larves des Éphémères paléarctiques.

Ann. biol. Lacustre 8 (Bruxelles 1916).

— Dtto, Série 2. Ibid. 9 (1919).

ROUSSEAU, E., Les larves et nymphes aquatiques des Insectes d'Europe. Bruxelles 1921.

SCHOENEMUND, E., Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. Tierwelt Deutschlands, 19. Teil. Jena 1930.

ŠULC, K., Vzdušnicová soustava Lepismy (Thysanura) a původ křídlatého hmyzu. [Das Tracheensystem von Lepisma (Thysanura) und Phylogenie der Pterygogenea.] Práce Moravské přírodovědecké společnosti. Brno 1927.

— Über Respiration, Tracheensystem und Schaumproduktion der Schaumzikadenlarven. Z. Zool. Leipzig 1911.

ULMER, G., Übersicht über die Gattungen der Ephemeropteren nebst Bemerkungen über einzelne Arten. Stettiner Entomol. Ztg 81 (1920).

— Ephemeroptera. Tierwelt Mitteleuropas (BROHMER). Leipzig 1929.

TÜMPPEL, R., Die Geradflügler Mitteleuropas. Eisenach 1908.

VAYSSIÈRE, A., Recherches sur l'organisation des larves des Éphémérines. Ann. Sc. Natur. 13 (Paris 1882).

WEBER, H., Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933.