

Über die vivipare Ephemeride *Chloëon dipterum*.

Von Carl Bernhard aus Dauba in Böhmen.

(Mit 6 Figuren.)

(Aus dem Zoologischen Institut Leipzig.)

Im September 1848 machte Professor Calori in Bologna bei Gelegenheit des Studiums der Flügel von *Chloëon dipterum*¹⁾ die überraschende Entdeckung, dass diese Ephemeride vivipar sei. Spätere Autoren berufen sich auf die von Calori gemachte Mitteilung²⁾, ohne sie nachzuprüfen, und nur E. Joly³⁾, der Calori's Mitteilung ins Französische übersetzte, nahm Gelegenheit, dessen Beobachtung zu bestätigen. Calori spricht sich nicht darüber aus, ob die Viviparie für *Chloëon dipterum* als Regel oder als Ausnahme zu betrachten sei, und untersuchte auch nicht die anatomischen Grundlagen derselben. In den meisten Abhandlungen und systematischen Arten über Ephemeriden hat darum dieser merkwürdige Fall von Viviparie keine Beachtung gefunden.

Es schien daher wünschenswert, die Calori'sche Beobachtung nachzuprüfen und die biologischen wie anatomischen Details klarzustellen. Auf Anregung des Herrn Prof. Chun in Leipzig machte ich mich an die Untersuchung, über die ich jedoch zunächst nur eine vorläufige Mitteilung zu geben vermag, da infolge ungünstiger Verhältnisse es mir noch nicht möglich war, zur Beantwortung aller dabei sich ergebenden Fragen ausreichendes Material zu erhalten.

Die an den beweglichen doppelblättrigen Kiemen leicht kenntlichen Larven von *Chloëon* leben ausschließlich in stehenden Gewässern, sind jedoch in fast jedem noch so kleinen freiliegenden Teich oder Tümpel in großer Zahl zu finden, nicht bloß in der Ebene (Leipzig, Braunschweig), sondern auch in beträchtlicher Höhenlage (Obersee der biolog. Station in Lunz N.-Ö. 1117 m). Der Beginn der Flugzeit der Subimagines und Imagines ist selbstverständlich abhängig von der Witterung. Im warmen und trockenen Vorsommer 1904 waren sie in der Leipziger Gegend bereits Mitte Mai anzutreffen. Im allgemeinen dürften die Monate Juli und August die Hauptschwärme aufweisen, jedoch sind vereinzelt frisch ausgekrochene Individuen von mir noch Ende Oktober angetroffen worden. Merkwürdigerweise ist *Chloëon dipterum*, die nach meiner Erfahrung am weitesten und zahlreichsten verbreitete Ephemeride,

1) In der Nomenklatur folge ich der Bezeichnung Tümpel's, nach dessen Buch: Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach 1901, auch die Bestimmung der Ephemeriden erfolgte.

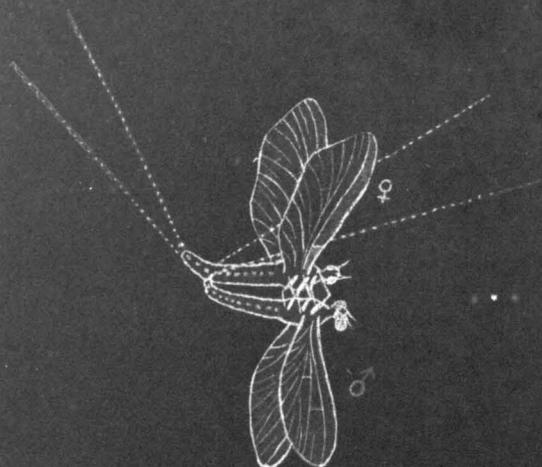
2) Sulla generazione vivipara della *Cloë diptera*. Nuovi Annali delle Scienze Naturali ser. II, Bd. IX, pp. 38—53, Taf. II u. III. Bologna 1848.

3) Sur la génération vivipare du *Cloë diptera* (*Ephemera diptera* Linn.). Observations du Professeur Luigi Calori. Traduit de l'italien et annoté par E. Joly. Nimes 1877.

vielerorts den Entomologen unbekannt, was wohl damit zusammenhängt, dass sie nur ungefähr in den letzten 3 Stunden vor Sonnenuntergang schwärmt. Auch habe ich die Erfahrung gemacht, dass *Chloëon* nicht wie die anderen Ephemeriden in nächster Nähe ihres Ursprungsortes, also bei und über dem Wasser, fliegt und sich aufhält, sondern gewöhnlich in beträchtlicher Entfernung von demselben. So waren bei Rohrbach, in der Nähe Leipzigs, die Schwärme auf Wiesen und Kartoffelfeldern anzutreffen, die durch das Dorf getrennt ungefähr 800—900 m von dem Teiche entfernt lagen, in dem die Larven aufgewachsen waren.

Die in großen Schwärmen in der bereits von Cornelius¹⁾ bei *Palingenia longicauda* näher beschriebenen Weise auf- und abtanzenden

Fig. 1.

*Chloëon dipterum* in Copula.

Individuen sind ausschließlich die in großer Überzahl vorhandenen Männchen. Die Weibchen sitzen unterdes ruhig im Grase und beteiligen sich nicht an dem Tanz. Ab und zu steigt jedoch eines der Weibchen in schräg aufwärtsgerichtetem Flug über den Schwarm der tanzenden Männchen hinweg in die Höhe. Sofort stürzen sich diese in größerer Anzahl auf das Weibchen und suchen zur Kopulation zu gelangen. Schließlich gelingt es einem Männchen den Thorax des über ihm befindlichen Weibchens mit den langen Vorderbeinen zu umklammern und durch Aufwärtskrümmen des Abdomens seinen doppelten Penis in die getrennt mündenden Ovidukte (vagina) einzuführen. Das Pärchen erhebt sich darauf in der Stellung, wie es Fig. 1 zeigt, hoch in die Lüfte und entschwindet gewöhnlich dem Auge. Etwa nach 10 Minuten, solange bleiben Männchen und Weibchen in Copula, steigt das Pärchen hernieder und trennt sich voneinander. Das Weibchen begibt sich nun nicht, wie es bei den oviparen Ephemeriden zu geschehen pflegt, alsbald zum nächsten Teich, um die Eier abzulegen, sondern sucht einen geschützten Ort auf, um dort 10—14 Tage in Ruhe ohne Nahrungsaufnahme zu ver-

1) Beiträge zur näheren Kenntnis der *Palingenia longicauda*. Elberfeld 1848.

harren, bis in den befruchteten Eiern sich die Embryonen zu selbständig im Wasser lebensfähigen Larven entwickelt haben. Dann erst begibt es sich zum Wasser, um dort die Larven zu gebären und kurz darauf zu verenden.

Dies ist in kurzen Zügen die Fortpflanzungsgeschichte von *Chloëon dipterum*. Zur Ergänzung diene folgendes. Zunächst die Frage: Welcher Sinn führt die beiden Geschlechter zusammen? Da die im Wasser lebenden Larven jeglicher Geruchsorgane entbehren, war es nicht anzunehmen, dass irgend ein larvales Sinnesorgan etwa durch Funktionswechsel für die kurze Dauer des subimaginalen und imaginalen Lebens der Männchen sich in ein Geruchsorgan umgewandelt haben würde; auch sind an den Weibchen keinerlei Sekretionsorgane zur Ausscheidung von anlockenden Duftsekreten bemerkbar. Schon Pictet¹⁾ waren dagegen an den Männchen von *Chloëon* und einigen anderen Ephemeridenarten die neben den gewöhnlichen Seitenaugen nach oben gerichteten „Turbanaugen“ aufgefallen. Wie dann später Zimmer²⁾ nachwies, sind sie besonders geeignet, Bewegung wahrzunehmen. Folgende Beobachtungen zeigen, dass es in der Tat lediglich die Wahrnehmung des kontinuierlich ansteigenden Fluges der Weibchen im Gegensatz zu dem Auf- und Abtanz der Männchen ist, welche letztere veranlasst, sich auf die Weibchen zu stürzen. Nicht nur aus dem Grase aufgescheuchte bereits befruchtete Weibchen, die also gar keine Veranlassung gehabt hätten, die Männchen etwa durch duftende Sekrete anzulocken, sondern auch weibliche Subimagines, deren Geschlechtsöffnung noch verschlossen ist, ja sogar männliche Subimagines, kleine Käfer, Asiliden und Tipuliden wurden von den tanzenden Männchen hartnäckig attackiert, wofern sie nur in ähnlich ansteigendem Flug, wie es die *Chloëon*-Weibchen zu tun pflegen, über und durch den Schwarm der tanzenden Männchen dahinflogen. Während die Männchen sehr bald nach der Kopulation an Erschöpfung sterben, suchen also die Weibchen meist in der Nähe der schwärmenden Männchen einen geschützten Sitzplatz auf, so dass befruchtete Individuen mit Leichtigkeit durch Abkätschern des Grases an den Flugplätzen in großer Zahl zu erhalten sind. Es findet wohl nur eine einmalige Befruchtung statt, denn wie sich bei genauerer Untersuchung der befruchteten Weibchen herausstellt, befinden sich in diesen sämtliche Embryonen stets im gleichen Entwicklungsstadium, auch erwiesen sich sämtliche Eier eines aus der erstmaligen Kopulation weggefangenen Weibchens als befruchtet. Während der Embryonalentwicklung im Abdomen des Weibchens, die sich auch bei nach der Befruchtung eingefangenen Weibchen

1) Pictet, Histoire naturelle des Insectes Néoptères; II, Fam. des Éphémérides. Genève-Paris 1845.

2) Die Facettenaugen der Ephemeriden. Leipzig 1897. (Inaug.-Dissert.)

in der Gefangenschaft normal vollzieht, verharren sie gewöhnlich ruhig an ein und demselben Ort, meist auf der Unterseite von Blättern, so dass sie schwer zu sehen sind.

Die Dauer der Embryonalentwicklung im Muttertier wurde an einigen aus der Kopulation gefangenen und dann bis zur Ablage der Larven internierten Weibchen auf 10–14 Tage festgestellt, ungefähr die gleiche Zeitdauer, die die Embryonalentwicklung in frisch befruchteten Eiern von *Ephemera vulgata* in Anspruch nahm.

Das Ablegen der jungen Larven habe ich in der Freiheit niemals beobachten können. Wahrscheinlich vollzieht es sich, wie es in einigen Fällen bei gefangen gehaltenen Weibchen erfolgte, des Nachts; ich fand nämlich in meinem Aquarium mehrfach am Morgen erschöpfte Weibchen mit ausgebreiteten Flügeln und von Larven freiem Abdomen auf dem Wasser liegen. Oft jedoch war es möglich, unter der binokulären Lupe zu beobachten, wie die Larven den Leib des Muttertieres verließen. Wenn man ein vor 10–14 Tagen befruchtetes Weibchen an den Flügeln anfasste, bog es sofort die letzten 3 Abdomensegmente in die Höhe, so dass der Intersegmentalspalt zwischen 7. und 8. Segment, in den die beiden Ovidukte getrennt münden, weit auseinander klappte. Ein von vorn nach hinten verlaufendes Zittern überlief dann den Körper des Weibchens und bald drang aus dem erwähnten Spalt eine hellbraune Masse oft in zwei gesonderten Strängen hervor, die in Wasser gebracht sofort in einzelne Pünktchen sich auflöste. Die einzelnen Pünktchen erwiesen sich als einzelne Larven, die eingekrümmt, wie Fig. 2 es zeigt, in dem weichen Chorion des Eies eingeschlossen lagen. Sowie sie mit dem Wasser in Berührung kamen, begann die Larve energische Streckbewegungen zu machen, bis das Chorion meist am Kopfende zuerst riss. Durch weiteres Strecken unter Mithilfe der eifrig arbeitenden Mandibeln befreite sich die Larve völlig von der Eihaut, die sie zum größten Teil wohl dabei verzehrte, da nur kleine Reste davon im Wasser zu finden waren. Das Wasser übt hierbei wohl den zur Sprengung des Chorions veranlassenden Reiz aus, da aufs Trockene abgelegte, vom Chorion umschlossene reife Larven keinerlei Anstrengungen machten, sich von der Eihülle zu befreien, was aber sofort eintrat, wenn man sie darauf ins Wasser brachte. Wahrscheinlich dringt das Wasser nicht nur durch das Chorion in das Ei ein und unterstützt so durch den osmotischen Druck das Zerreißen der Eihülle, sondern wird wohl auch von den kleinen Larven in großer Menge in sich aufgenommen, so dass dadurch die vorher schlaffen, in mehrfachen Knickungen im Ei liegenden Gliedmaßen durch Schwellung die zur Streckung nötige Steifheit erhalten. In einem Falle beobachtete ich auch, dass die Larven bereits in der Intersegmentalfalte, wenn das Weibchen auf dem Wasser lag, die Eihülle ver-

ließen und dann sofort einzeln davonschwammen. Es mag das wohl das natürliche Verhalten sein, dessen Verlauf sich jedoch, wenn das Weibchen durch etwas gewaltsame Behandlung veranlasst wird, die Embryonen rasch und in großen Klumpen auszustoßen, in oben geschilderter Weise modifiziert. Man wird daher hier besser nicht von Ovoviviparie, wie es Joly tut, sondern von Viviparie im strengen Sinne reden.

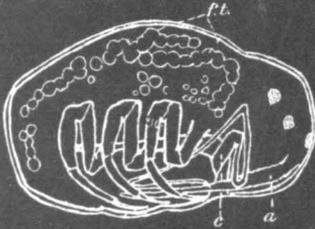
Es erhebt sich nun die Frage: Ist die Viviparie von *Chloëon dipterum* eine gelegentliche, oder bezeichnet sie das normale Verhalten? Als gelegentliche wäre sie zu betrachten, wenn sowohl die Ablage von frisch befruchteten Eiern als von Embryonen in jedem Entwicklungsstand zu beobachten wäre. Die Veranlassung dazu, die Eier nicht immer sofort nach der Befruchtung abzulegen, könnte etwa darin zu suchen sein, dass bei der vielfach weiten Entfernung des Flugplatzes vom nächsten stehenden Gewässer die Weibchen nicht gleich eine geeignete Stätte zur Ablage der Eier finden. Meine darauf gerichteten Untersuchungen haben jedoch zu dem sicheren Resultat geführt, dass die Viviparie bei *Chloëon dipterum* durchaus das normale Verhalten darstellt. Die Gründe dafür sind folgende: Während z. B. die Weibchen der Gattungen *Ephemera*, *Baëtis* und anderer nicht viviparer Ephemeriden beim Ergreifen nach der Befruchtung sofort die Eier von sich geben, tut dies das befruchtete *Chloëon*-Weibchen selbst bei recht gewaltsamer Behandlung niemals. Auch wenn das Abdomen bereits 6—8 Tage alte Embryonen beherbergt, ist das Muttertier nicht durch Reizung zu veranlassen, seine Nachkommenschaft aus ihrem schützenden Hinterleib auszustoßen. Bringt man aber durch gewaltsames Öffnen des Abdomens die unreifen Embryonen mit Wasser in Berührung, so beobachtete man, dass die Eier durch Wasseraufnahme anschwellen, bis das Chorion platzt und die dorsal noch nicht geschlossenen Embryonen sofort zugrunde gehen. Hieraus geht deutlich hervor, dass eine vorzeitige Ablage der Eier oder Embryonen den Tod der Nachkommenschaft zur Folge haben würde.

Die Larven müssen alle erst eine bestimmte Stufe der Entwicklung erreicht haben, ehe sie das Muttertier ohne Schaden verlassen können. Fig. 3 zeigt eine Larve, die soeben die Eihülle abgestreift hat. Von äußeren Organen fehlen ihr noch die Kiemen, die, wie es auch Lubbock¹⁾ beobachtet hat, im Verlauf der ersten Tage des freien Lebens im Wasser hervorsprossen. Die Atmung erfolgt also auf diesem Stadium wohl durch die äußerst zarte Haut, zumal auch die Tracheenstämme noch solide Zellstränge ohne Lumen sind. Ferner ist von den drei Schwanzborsten die mittlere noch nicht

1) On the Development of *Chloëon (Ephemera) dimidiatum*. I u. II Transact. Linn. Soc. vol. XXIV u. XXV. London 1864 u. 1865.

sichtbar. Die inneren Organe sind mit Ausnahme der Geschlechtsorgane vollständig funktionsfähig ausgebildet, nur ist die Zahl der Malpighi'schen Gefäße eine geringere als bei der älteren Larve. Auf jeder Seite des Darmes entspringt nur ein Malpighi'sches

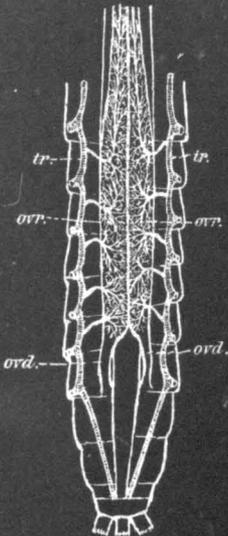
Fig. 2.



Junge Larve vom Chorion umgeben.

ft. = Fettröpfchen; *c* = Cerci;
a = Antenne.

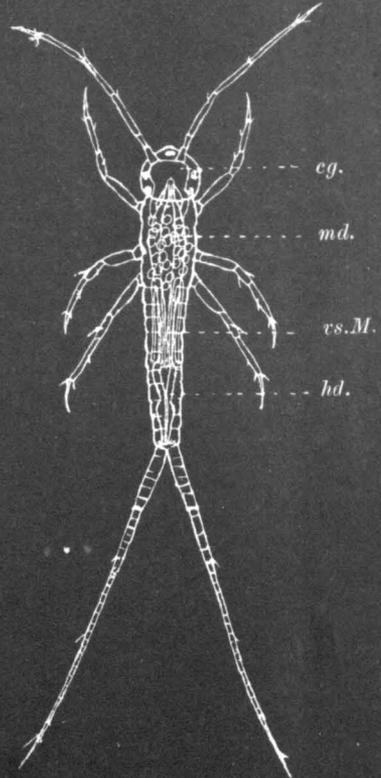
Fig. 4.



Weibliche Nymphe von *Chloëon*
dorsal geöffnet; etwa 5 : 1.

tr. = Tracheen; *ovr.* = die beiden
Ovarialschläuche; *ovd.* = Ovidukte.

Fig. 3.



Larve von *Chloëon dipterum*
gleich nach Verlassen des Eies,
etwa 60 : 1.

cg. = Cerebralganglion; *md.* =
Mitteldarm mit Fettröpfchen;
vs.M. = Malpighi'sche Ge-
fäße; *hd.* = Hinterdarm.

Gefäß am Beginn des Hinterdarmes im 5. Abdominalsegment, zieht dann nach vorn bis fast ins 2. Thorakalsegment, um dort wieder nach hinten umzubiegen und in geradem Verlauf bis ins 5. Abdominalsegment sich zu erstrecken, wo es blind geschlossen endigt. Der Darm lässt bereits scharf gesondert die drei Abschnitte, Vorder-

darm, Mitteldarm und Hinterdarm erkennen; das Ende des Mitteldarmes ist jedoch etwas nach vorn verschoben, in das 5. statt in das 7. Abdominalsegment. In der dorsalen Wand dieses Darmabschnittes sind wie im Fettkörper zahlreiche Fetttropfen, Reste des Nahrungsdotters, anzutreffen. Die Pulsationen des wohl ausgebildeten Herzens sind leicht wahrnehmbar. Die Geschlechtsanlage liegt im 2. und 3. Abdominalsegment in Gestalt eines aus wenigen großen, meist in Mitose befindlichen Geschlechtszellen bestehenden Streifens dorsal dem Darm auf. Das Bauchmark ist deutlich in ein Unterschlundganglion und in drei thorakale sowie acht abdominale Ganglien gegliedert, die aber noch so eng aneinander gerückt liegen, dass es mehr einem segmental eingekerbten gangliösen Wulst als dem bekannten Strickleiterbilde gleicht. Die auf dem fast den ganzen Kopf ausfüllenden Cerebralganglion liegenden fünf Augenflecke haben annähernd gleiche Größe und sind pigmentierte becherförmige Einsenkungen. Die dorsale und ventrale Längsmuskulatur sowie die segmentale Quermuskulatur erweist sich als gut ausgebildet. Da auch die Mandibeln bereits chitinöse Kauflächen aufweisen, so ist also die Larve beim Verlassen des Muttertieres vollständig zu selbständigem Leben befähigt.

Alle 600—700 Larven, die ein Muttertier beherbergt, befinden sich beim Verlassen des mütterlichen Abdomens auf dieser Entwicklungsstufe. Calori ist daher im Irrtum, wenn er sagt, die der Geschlechtsöffnung zunächst gelegenen Embryonen seien die am weitesten entwickelten, während weiter nach dem Thorax zu immer jüngere Entwicklungsstadien anzutreffen seien, was auf eine mehrmalige Befruchtung schließen lasse. Höchst selten befand sich unter den wohl ausgebildeten jungen Larven ein in der Entwicklung meist ganz erheblich zurückgebliebenes Ei, was wohl als Produkt anormaler Entwicklungsstörung anzusehen ist, zumal es meistens auch nicht mehr lebensfähig zu sein schien.

Es stand zu erwarten, dass in der Beschaffenheit des Ovariums und der Eier von *Chloëon dipterum* mit der Viviparie in Zusammenhang stehende Eigentümlichkeiten anzutreffen wären. Es wurden daher die Ovarien der Larve verschiedenen Alters, der Subimago, der unbefruchteten und befruchteten Imago teils durch Präparation in toto, teils durch die Schnittmethode untersucht. Da ferner die Histologie des Ovariums der Ephemeriden bisher noch nicht genauer untersucht war, wurde die Untersuchung auch hierauf ausgedehnt.

Das Ovarium der Nymphe, Fig. 4, d. h. der vor der Häutung zur Subimago stehenden Larve, präsentiert sich, wenn man diese dorsal öffnet, als zwei dorsal dem Darm aufliegende, in der Mediane aneinander gepresste Wülste, die sich vom 1. Thorakal- bis zum 6. Abdominalsegment erstrecken. In den thorakalen Segmenten sind sie durch die gewaltige Flügelmuskulatur seitlich stark zusammen-

gepresst. Im 6. Abdominalsegment setzen sich an die beiden Ovarialschläuche nach hinten die Ovidukte an, die den Darm seitlich umgreifend ventralwärts bis zur Grenze zwischen 7. und 8. Segment ziehen, wo sie, ohne sich zu vereinigen, an der Körperwand angeheftet sind. Jeder Ovarialschlauch ist von einer mesodermalen Hülle umgeben, auf der sich ein reich verzweigtes Netz von Tracheen ausbreitet. Die Tracheen entstammen fünf starken Zweigen, die jederseits im 2. bis 6. Abdominalsegment den seitlichen Haupttracheen entspringen. Sie sind bis in die feinsten Verzweigungen hinein stark gelbbraun bis dunkelbraun pigmentiert, so dass das von ihnen umspinnene Ovarium durch die Cuticula namentlich frisch gehäuteter Tiere deutlich hindurch schimmert.

Querschnitte durch einen Ovarialschlauch ergeben folgendes Bild, das die schematische Zeichnung Fig. 5a verdeutlichen möge. In der Mediane des Ovarialschlauches, in seinem dorsalen Teil stark zusammengepresst, liegt der noch keine Eier enthaltende Calyx (Palmén¹⁾), aus großen in der Flächenansicht polyedrischen Zellen bestehend. Auf seinem dorsalen Teil sind zahlreiche Eischläuche mit ihm verwachsen. Jeder Eischlauch enthält in seinem proximalen Abschnitt ein von Follikelepithel umschlossenes ziemlich großes Ei, an das sich distal die kolbig geschwollene Endkammer anschließt, die ihrerseits wieder in den Endfaden ausläuft. Die letzteren heften sich an die das ganze Ovarium einschließende mesodermale Hülle an.

Von histologisch Bemerkenswertem sei folgendes erwähnt. Das Keimbläschen liegt in dem der Endkammer zugekehrten Eipol. Die Eizelle sendet deutliche protoplasmatische Fortsätze in die Endkammer, die namentlich bei jungen Larven, Fig. 6, sehr gut zu sehen sind. Die Zellen der prall gefüllten Endkammer weisen selbst bei jüngeren Larven keinerlei Mitosen mehr auf, sondern scheinen, wie ihre eigentümlich gestalteten Kerne zeigen, der Degeneration verfallen zu sein.

In der Tat, betrachten wir das Ovarium einer Subimago, das im wesentlichen, abgesehen von der bereits weiter fortgeschrittenen Reifung des Eies, dasselbe Bild bietet, so finden wir ebenfalls in jeder Eiröhre nur ein Ei und die Zellen der Endkammer noch weiter degeneriert. Der Calyx ist auch bei der Subimago noch frei von Eiern.

Das Ovarium der unbefruchteten Imago zeigt ein ganz anderes Bild, Fig. 5 b. Sämtliche Eier sind jetzt in den Calyx getreten, diesen in einen prall gefüllten Schlauch verwandelnd. Dorsal sitzen diesem Schlauch zwischen Calyxwand und der mesodermalen Wand

1) Vgl. Palmén: Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors 1884.

des Ovariums eingeklemmt die Eiröhren auf, welche jetzt nur noch aus der leeren Eikammer und der noch weiter degenerierten Endkammer bestehen. Die regellos im Calyx liegenden Eier sind von einem zarten, nicht chitinösen Chorion bekleidet, was vielfach ein polyedrisches Zusammenpressen der Eier zur Folge hat. Auch die Ovidukte sind fast in ihrer ganzen Länge mit Eiern gefüllt.

Die Befruchtung der Eier findet überall im ganzen Calyx statt; man findet Spermatozoen bis vorn in das erste Thorakalsegment eingedrungen. Während der Embryonalentwicklung, die sich also im Calyx vollzieht, schwinden die Reste der Eiröhren allmählich vollständig.

Fig. 5.

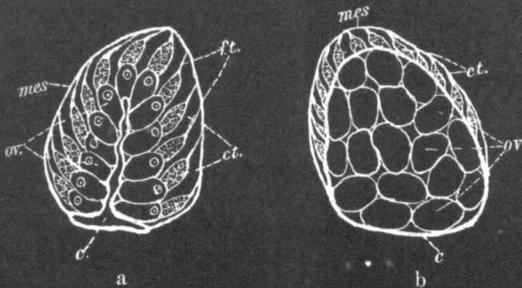


Fig. 6.

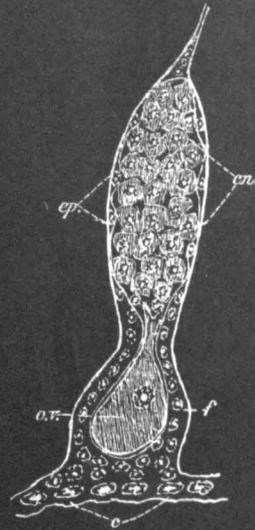


Fig. 5. Schnitte durch einen Ovarienschlauch.
a einer Nymphe } von *Chloëon dipterum*.
b einer Imago }
c = Calyx; ov. = Eier; ft. = Endfaden;
ct. = Endkammern mit Nährzellen; mes. =
mesodermale Hülle des Ovariums.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine Eiröhre einer jungen
Chloëon-Larve. c = Calyxwandung; f = Fol-
likelepithel; ov. = Eizelle mit protoplasma-
tischem Fortsatz in die Endkammer; cn. =
Nährzellen; ep. = Epithel der Eiröhre.

Das bedeutungsvolle Resultat dieser anatomisch-histologischen Befunde ist also folgendes:

In den telotrophen¹⁾ Eiröhren von *Chloëon dipterum* wird nur je ein Ei gebildet, alle übrigen Keimzellen werden als Nährzellen teils zur Bildung dieses Eies verbraucht, teils später vollkommen resorbiert. Die mit ganz weichem, nicht chitinösen Chorion umgebenen Eier verbleiben bis zum Imaginalstadium in den Eiröhren und treten wahrscheinlich erst während der Häutung zur Imago in den Calyx, wo die Befruchtung stattfindet und die Embryonalentwicklung sich vollzieht. Die Zahl der Eiröhren beträgt mithin 600—700 entsprechend der Zahl der Eier in einem Weibchen.

1) J. Gross: Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. XVIII. Bd., 1. Heft, 1903.

Ich versuchte nun weiter festzustellen, ob außer *Chloëon dipterum* noch andere Ephemeriden vivipar seien.

Da es nicht immer leicht ist, bei den in weniger großen Schwärmen auftretenden Ephemeriden der befruchteten Weibchen habhaft zu werden, untersuchte ich zunächst Eier und Ovarium der sicher oviparen Gattung *Ephemera*, um eventuell im Bau des Ovariums ein Unterscheidungsmerkmal zwischen oviparen und viviparen Ephemeriden aufzufinden.

Die larvaren Eiröhren enthielten hier je nach dem Alter der Larve 8—10 Eikammern, an die sich erst distal die Endkammer anschloss. Ob die Eiröhren als telotroph oder panoistisch¹⁾ zu betrachten sind, muss ich zurzeit noch dahingestellt sein lassen, vermute jedoch das erstere. Die ältesten Eier waren von einem dicken, die Konservierung sehr erschwerenden chitinösen Chorion umkleidet. Ein Teil von ihnen war bei älteren Larven sowie bei der Subimago bereits im Calyx anzutreffen.

Aus diesen Befunden, verglichen mit den entsprechenden Verhältnissen bei *Chloëon dipterum*, glaube ich als auf die Larve, Subimago und unbefruchtete Imago anwendbares Kriterium dafür, ob eine Ephemeride ovipar oder vivipar sei, folgendes ansehen zu dürfen:

1. Eine Ephemeride ist ovipar, a) wenn in jeder Eiröhre mehrere Eier nacheinander gebildet werden (polyoistisch¹⁾), die dann sukzessive zum Teil bereits während des nymphalen und subimaginalen Lebens in den Calyx gelangen, b) wenn die Eier mit einem starken chitinösen Chorion bekleidet sind.

2. Eine Ephemeride ist vivipar, a) wenn in jeder Eiröhre nur ein Ei gebildet wird (monoistisch¹⁾), das erst bei der Imago im Calyx anzutreffen ist, b) wenn die Eier von einem dünnen, weichen, nicht chitinösen Chorion umgeben sind.

Folgende Bemerkungen mögen dartun, dass diese Merkmale tatsächlich mit der verschiedenen Fortpflanzungsweise im Zusammenhang stehen.

Die Embryonalentwicklung im mütterlichen Körper, mit der eine Volumenvergrößerung der Eier Hand in Hand geht, bringt es mit sich, dass die Zahl der Eier bei viviparen Tieren geringer sein muss als bei oviparen. Zur Verringerung der Zahl der Eier gab es im Verlauf der Phylogenese (hierbei ist die Oviparie als das Ursprüngliche angenommen) zwei Wege: entweder verringerte sich die Zahl der Eiröhren, oder die Zahl der Eier, die in jeder Eiröhre gebildet werden, wurde reduziert. Es bedarf keiner weiteren Begründung dafür, dass der letztere Weg der nächstliegende war. Mithin scheint es berechtigt zu sein, bei den Ephemeriden aus

1) Ich glaube, man wird diese Verhältnisse mit keinen kürzeren und treffenderen Ausdrücken als den obigen bezeichnen können, und werde mich ihrer weiterhin bedienen.

dem Vorhandensein monoistischer Eiröhren auf Viviparie, aus dem Vorhandensein polyoistischer Eiröhren auf Oviparie zu schließen.

Der verschiedene Zeitpunkt des Eintretens der Eier in den Calyx erklärt sich leicht. Das Nachdrängen der heranwachsenden jüngeren Eier in den polyoistischen Eiröhren hat zur Folge, dass die älteren Eier in den Calyx gedrängt werden. Bei den monoistischen Eiröhren bedarf es einer besonderen Anstrengung, damit die nicht unter Druck stehenden Eier in den Calyx gelangen, zumal von vornherein keine Kommunikation des Lumens der Eiröhre mit dem des Calyx besteht.

Nun verläuft, wie ich oft beobachtet habe, die Häutung zur Imago bedeutend schwerer als die Häutung zur Subimago, es mag daher wohl sein, dass erst die heftigeren Kontraktionen des Abdomens bei der letzten Häutung das Eintreten der Eier in den Calyx bewirken.

Auch die verschiedene Beschaffenheit des Chorions kann leicht mit der Ovi- bzw. Viviparie in Zusammenhang gebracht werden. Müssen die Eier ihre Embryonalentwicklung außerhalb des mütterlichen Körpers im Wasser durchmachen, so bedürfen sie einer schützenden Hülle, während eine solche den im mütterlichen Körper verbleibenden Eiern nicht nur nicht nötig ist, sondern auch eine vielleicht auf osmotischem Wege stattfindende Ernährung der Embryonen verhindern würde.

Ich wandte daher ohne Bedenken die obigen Kriterien, welche es ermöglichen, aus der Beschaffenheit des Ovariums der Nympe, Subimago und unbefruchteten Imago auf Vivi- oder Oviparie zu schließen, teils auf die selbst gefangenen, teils auf die in der Literatur beschriebenen Ephemeridenarten an.

Von mir selbst wurden folgende Arten, die ich in der Umgebung Leipzigs gefangen habe, untersucht:

1. *Ephemera vulgata*, Larve, Subimago, Imago,
2. „ *danica*, „ „ „
3. *Siphylurus lacustris*, „ „ „
4. „ *nov. spec.*, „ „ „
5. *Heptagenia spec.?*, „ „ „
6. *Caenis grisea*, „ „ „
7. *Baëtis rhodani*, „ „ „
8. *Ephemerella spec.?*, Larve,
9. *Leptophlebia submarginata*, Imago,
10. *Habrophlebia fusca*, Larve, Imago,
11. *Chloëon simile*, Larve, Subimago, Imago.

Bei 1—8 und bei 10 waren beide Kriterien für Oviparie anzutreffen. Bei *Leptophlebia submarginata* (9), wo mir nur eine mehrere Tage alte unbefruchtete selbstgezüchtete Imago zur Verfügung stand, waren die Eischläuche bereits fast ganz degeneriert, so dass man nicht mehr, etwa an darin befindlichen noch unfertigen Eiern,

erkennen konnte, ob die Eiröhren polyoistisch waren. Jedoch waren ihre Eier von einem dicken Chorion bekleidet und die Anzahl der nicht etwa besonders kleinen Eier bei dieser kleinen Ephemeride eine sehr beträchtliche, sie betrug 1800—2000.

Die Zahl der Eier bei dem unter 1—10 genannten Arten überhaupt schwankte zwischen ca. 1600 (*Siphylurus*) bis etwa 5000 (*Ephemerula vulgata*).

Von diesen Arten (1—10) dürfte mithin keine vivipar sein. Anders steht es mit *Chloëon simile*. Wie zu erwarten, fanden sich bei ihrer Subimago und Imago, die ich durch Aufzucht erhielt, die unter 2, a) und b) genannten Verhältnisse vor, so dass sie als ebenfalls vivipar zu betrachten war. Eine erfreuliche Bestätigung erfuhr dieser Schluss, als es mir später glückte, mehrere befruchtete Weibchen dieser Art zu fangen, die alle Embryonen beherbergten.

Aus den Untersuchungen Palméns¹⁾ lassen sich auf Grund obiger Kriterien noch folgende Arten als vivipar anfügen:

- | | |
|--------------------------------|-----------------------------------|
| 1. <i>Heptagenia elegans</i> , | 5. <i>Pothamantus luteus</i> , |
| 2. „ <i>venosa</i> , | 6. <i>Palingenia longicauda</i> , |
| 3. „ <i>fluminum</i> , | 7. <i>Oligoneuria rhenana</i> , |
| 4. <i>Polymitarcys virgo</i> . | |

Lubbock bildet in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Chloëon dimidiatum* die Eiröhre einer Nymphe ab (Taf. 58 Fig. 10) und beschreibt sie wie folgt²⁾: The ovaries consist of a great number of short egg-tubes, each of which is divided into two chambers. The upper chamber contains a number of vitellogenous cells; it is elongated and more or less cylindrical in form, terminating at the upper end, as usual, in a delicate string. The lower chamber is elliptic, and contains numerous oil-globules, some of large size. It has a greenish hue, caused by the presence of numerous small globules.“ Hieraus geht hervor, dass auch in den Eiröhren von *Chloëon dimidiatum* nur ein Ei gebildet wird. Mithin dürfte auch diese Art vivipar sein.

Die Frage nach der Verbreitung der Viviparie unter den Ephemeriden ist somit nach dem Stand der gegenwärtigen Kenntnis dahin zu beantworten, dass bisher als vivipar nur *Chloëon dipterum*, *simile* und *dimidiatum* bekannt sind, während alle anderen oben genannten Arten als ovipar anzusehen sind.

Welche biologische Bedeutung dieser in der Familie der Ephemeriden so vereinzelt auftretenden Viviparie zuzuschreiben ist, wage ich nicht zu entscheiden. Immerhin scheint die Tatsache, dass die Larven keiner anderen Ephemeride so weit verbreitet und so zahlreich von mir angetroffen worden sind wie die von *Chloëon dip-*

1) Vergl. Note 1 S. 474.

2) On the Development of *Chloëon (Ephemerula) dimidiatum*. Transact. Linn. soc., vol. XXV, S. 480.

terum, trotz der geringeren Menge der Eier bei dieser Art, darauf hinzudeuten, dass bei dieser viviparen Ephemeride ein geringerer Teil der Nachkommenschaft während der Entwicklung dem Tode anheimfällt als bei den oviparen Arten.

Meine weiteren Untersuchungen sollen vor allem noch auf folgende Punkte gerichtet sein. Findet eine Ernährung der Embryonen im Calyx des Muttertieres statt? Hierzu sei bemerkt, dass ich bisher noch keine sicheren Anzeichen dafür gefunden habe. Ferner bedarf der Mechanismus der Eiablage bzw. der Geburt der Larven bei den Ephemeriden noch einer genaueren Aufklärung, da es bislang noch nicht feststeht, ob dieselbe durch die Tätigkeit der Körpermuskulatur, des luftgefüllten Darmes, oder etwa auf den Wänden des Calyx und Oviduktes befindlicher Muskulatur erfolgt.

Endlich dürfte auch eine genaue Untersuchung der Eireifung bei *Chloëon dipterum* interessante Resultate versprechen. Diese Ephemeride besitzt nämlich die ungewöhnliche Zahl von fünf Chromosomen, was einen eigentümlichen Modus der Reifeteilungen im Ei erwarten lässt.

Zur Kenntnis des Stickstoff-Stoffwechsels bei marinen wirbellosen Tieren.

Von Luigi Sanzo,

Privatdozent der Zoologie und vergl. Anatomie.

(Aus dem Labor. für exp. Pharmakol. zu Messina: Direk. prof. A. Benedicenti.)

I.

Die vorliegenden Untersuchungen, welche zum Ziele hatten, die Frage zu beantworten, ob bei marinen Wirbellosen Harnstoff als Endprodukt des Stoffwechsels vorkommt, was ja bei Wirbeltieren ganz allgemein ist, sind dem Interesse entsprungen, dass das Problem des Stoffwechsels bei diesen Tieren erweckt. Über die feineren synthetischen und dissoziativen Prozesse, die in den Geweben vor sich gehen, besitzen wir ziemlich spärliche Kenntnisse, selbst bei den Vertebraten, und fast gar nichts, wenn wir uns zu den Wirbellosen wenden. Als Ausgangspunkt nun für ein systematisches Studium der Stoffwechselvorgänge, in deren verschiedenen Phasen bei diesen niederen Tieren, soweit es die heutigen Untersuchungsmittel erlauben, scheint vor allem die Kenntnis der Endprodukte des Stoffwechsels; erst mit deren Hilfe können die Bahnen ermittelt werden, in welchen man sich bewegen muss, um mittelst der Analyse und des Experimentes zur Rekonstruktion der in der Natur sich abspielenden Prozesse zu schreiten.

Unter den verschiedenen Stoffwechselendprodukten richtete ich mein Augenmerk auf das Vorkommen des Harnstoffs in der Perivisceralflüssigkeit, im Blute, in der Hämolymphe, der Leber und den Muskeln verschiedener Repräsentanten der marinen Wirbellosenfauna.