

Zoologischer Anzeiger

begründet

von

J. Victor Carus

herausgegeben von

Prof. Eugen Korschelt

in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

XXXIII. Band.

Mit 1 Tafel und 372 Abbildungen im Text.



Leipzig

Verlag von Wilhelm Engelmann

1908

7. Die Tracheenkiemen der Ephemeriden.

Von Carl Börner.

(Mit 4 Figuren.)

eingeg. 14. November 1908.

In Nr 9 der Zusammenstellung seiner Ergebnisse gelangt B. Dürken¹ am Schlusse seiner reichhaltigen Arbeit zu dem Resultat, daß »im Gegensatz zu der bislang fast allgemeinen Anschauung, die Tracheenkiemen seien pleurale oder gar ventrale Bildungen, aus der dorsoventralen Natur ihrer Muskeln und der Lage ihrer Anheftung zu entnehmen ist, daß sie Ausstülpungen der Tergite darstellen«. Ich werde im folgenden nachzuweisen suchen, daß diese Auffassung der Tracheenkiemen unberechtigt ist, daß diese Organe vielmehr sehr wahrscheinlich echte, in ursprünglichen Fällen sogar noch zweiästige, abgeflachte Hüften (Coxen) darstellen.

Heymons² hat in seiner bekannten Arbeit über Entwicklung und Körperbau der Odonaten und Ephemeriden S. 37 gesagt, daß »die respiratorischen Anhänge bei *Ephemera* aus 6 Paar lateral gelegener Hypodermisverdickungen hervorgehen, in denen die letzten Überreste der Extremitätenanlagen des 2.—7. Abdominalsegments zu erblicken sind«. Handlirsch³ diagnostiziert danach, daß die Larven der Ephemeriden »abdominale Tracheenkiemen, die mit Extremitäten homolog sind«, nach einigen Häutungen bekommen.

Dieses von Heymons auf Grund embryologischer Studien gewonnene Resultat entzieht dem früheren Schulvergleich zwischen den Flügeln der Insekten und den Tracheenkiemen der Eintagsfliegen die nötige Grundlage. Auch Dürken verneint die Homologie beider Organe, hält aber die Tracheenkiemen für tergale Bildungen, da die Kiemenmuskeln vergleichend-anatomisch auf Dorsoventralmuskeln zurückzuführen seien.

Die abweichenden Schlußfolgerungen Dürkens sind meines Erachtens, abgesehen von unzutreffenden Homologisierungen abdominaler und thoracaler Muskeln, in einer leider noch weit verbreiteten, unrichtigen Auffassung über die »Pleuren« des Insektensegments begründet.

Diese Pleuren sind Gebilde verschiedenartiger Herkunft. In den seltensten Fällen sind sie wirklich interscleritale Bildungen, Zwischen-

¹ Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 87. Heft 3. 1907. S. 435—550. Taf. 24—26.

² Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anhang z. d. Abhandl. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin. 1896.

³ Die fossilen Insekten und die Phylogenie der recenten Formen. Verlag von Wilhelm Engelmann. 1. Lieferung 1906. (S. 38.)

häute der dorsalen und ventralen Segmentplatten. Diese echten, bei Myriopoden (Chilopoden) verbreiteten Pleuren sind bei den Insekten in der Regel bis auf schmale Chitinstreifen oder auch ganz unterdrückt, indem sie vielfach durch eine weiche Ausbildung der tergalen oder ventralen Platten ersetzt werden. Die Pleuren der Ephemeriden und vieler anderer Insekten sind aber subcoxale Skeletteile, d. h. Bestandteile der Extremitätenbasis. Ich darf hier wohl auf meine vergleichenden Studien über die Beingliederung der Arthropoden⁴ verweisen, in denen Näheres über den Begriff der Subcoxa gesagt ist. Die thoracalen Brustplatten Episternum, Epimerum, Trochantin usw. sind Teilstücke der vor der Hüfte plattenartig gelagerten, oder sie vorn,

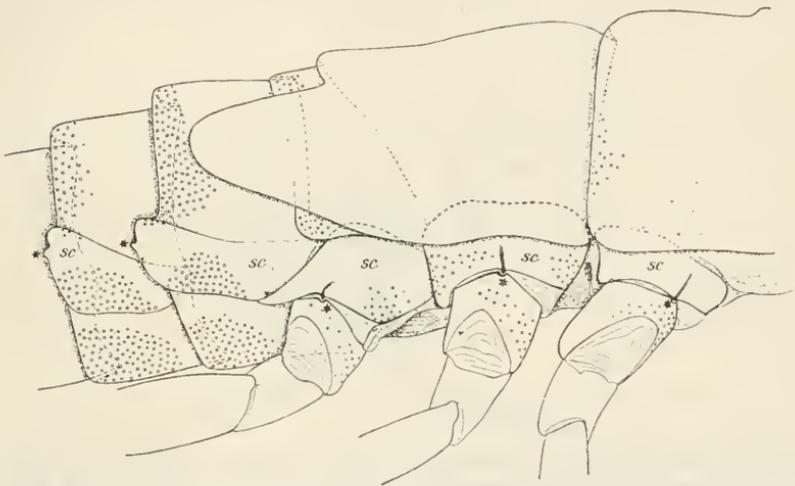


Fig. 1. Mittleres Nymphenstadium von *Cloëon dipterum* L. Etwas schematisierte Seitenansicht der beiden hinteren thoracalen und der beiden ersten Abdominalsegmente, nach Abtrennung der Kiemenblätter. Die Segmente sind etwas kontrahiert. Man beachte die subcoxale Zone (*sc*) und die im Thorax und Abdomen verschiedene Lagerung der Intercoxalgelenke (*).

seitlich und hinten oder wohl auch ganz umspannenden Subcoxa, die nur bei wenigen Arthropoden ein frei bewegliches Beinglied geblieben ist. Wie im Thorax der Ephemeriden jene subcoxalen Platten (Episternum usw.) vorhanden sind, so bleiben die Subcoxen auch im Abdomen nachweisbar: sie sind die die Kiementracheen tragenden falschen Pleuren.

Um dies näher zu beweisen, schildere ich an der Hand einiger Abbildungen zunächst die bei verschiedenaltigen Nymphen von *Cloëon* zu beobachtenden **skeletalen** Verhältnisse.

⁴ Vgl. mein Referat im Zool. Zentralblatt, 1904. Nr. 438—441.

Bei diesen findet man seitlich zwischen dem Unterrande der thoracalen Tergite, deren mittleres in einen je nach dem Alter der Nymphe längeren oder kürzeren Flügelstummel caudalwärts verlängert ist, und den frei beweglichen Hüften die Basis der letzteren umschließende, selten schön und einfach geformte Subcoxen, welche außenseitlich annähernd in ihrer Mitte je einen durch eine Chitinleiste verstärkten, vorgewölbten Gelenkknopf tragen, an dem die zugehörigen Coxen mit einer kleinen Gelenkpfanne ihres Ober- (Außen)randes articulieren; in diesem Gelenk werden die Hüften vor- und rückwärts bewegt; stärker chitinisiert, an den drei Beinpaaren in verschiedener Ausdehnung, sind nur die außenseitlichen Teile der Subcoxen; außer zarten Härchen tragen sie wie die Coxen kleine rundliche Grübchen (einer unbekanntem Funktion). Es sei noch bemerkt, daß die Tergite die Basis der Subcoxen namentlich in Pro- und Mesothorax mit ihrem Seitenwulst überragen; es besteht eine durch arthrodiale Membran markierte Grenze zwischen den Tergiten und den Subcoxen (Fig. 1).

Im Abdomen sehen wir die subcoxale »Pleuralpartie« unverkennbar auf gleicher Höhe fortgeführt (Fig. 1). Während sich aber an die thoracale Subcoxa ventral

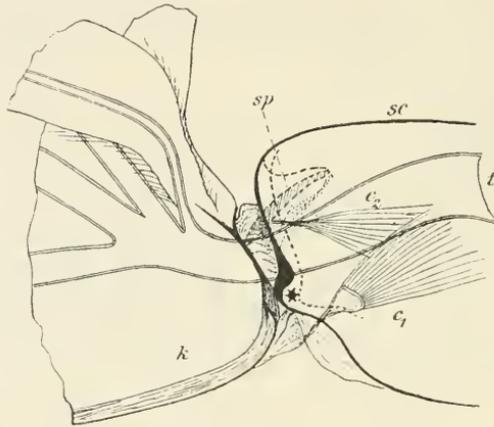


Fig. 2. *Cloeon dipterum* L. Das Nymphenstadium der Fig. 1. Die Gelenkbildung der Kieme des 1. Abdominalsegments, Lateralansicht. * bezeichnet den Angelpunkt des Intercoxalgelenkes; *sp* die mediane, zur Kieme gehörige Gelenkspange, an der der mediane Rotator (*c₂*) angreift; der Außenrand der zweiästigen Kieme (*k*) ist ein wenig versteift, die Tracheen sind im optischen Schnitt eingezeichnet; *sc* Subcoxalabschnitt.

die Hüften der Gangbeine anschließen, ungefähr in gleicher Richtung mit einer Dorsoventralachse der Segmente, ist die Achse der abdominalen Subcoxen caudalwärts gerichtet und zugleich etwas dorsal verschoben worden, so daß ihre Gelenkfläche an den Hinterrand der Segmente gerückt ist. Demzufolge finden wir den subcoxalen Gelenkknopf, der hier breit vorgewölbt ist und nicht durch eine Leiste gestützt wird, lateral wieder, während median von ihm die der thoracalen Coxa entsprechende Kieme ansitzt. Der besprochenen Lageverschiebung der abdominalen Subcoxen gemäß sind die Kiementracheen dorsal verschoben worden, wie ähnlich die, echten Extremitäten entsprechenden, Cerci bei fast allen Insekten aus ihrer ursprünglich ventrolateralen in eine dorsolaterale Lage gewandert sind. Aus ihrer eigenartigen Lage auf die tergale Natur der Kiementracheen zu schließen, erweist sich also bei näherem Zusehen als unzulässig. — Die Grenze zwischen den wulstig abstehenden Subcoxen und den Tergiten ist bei *Cloeon*-Nymphen auch auf den abdominalen Segmenten nicht verwischt; man sieht ganz deutlich, wie zwischen beiden eine von den oben bereits erwähnten, auch auf

den abdominalen Tergiten und den Subcoxen vorhandenen Grübchen freie Zone erhalten bleibt ganz ähnlich wie im Metathorax.

Die dem ectolateralen Angelpunkt des Intercoxalgelenkes gegenüberliegende Ecke der drei thoracalen Coxen und Subcoxen entbehrt besonderer Gelenkstützen. Anders bei den abdominalen Intercoxalgelenken. Dem bereits beschriebenen äußeren Gelenkknopf der abdominalen Subcoxen liegt ein inneres Scleritstück gegenüber, das jedoch wahrscheinlich morphologisch ein Teil des Kiemenblattes ist: an ihm inseriert mit einer feinen Sehne der mediane Rotator (c_2) der Kiementrachee (Fig. 2), Dürkens *Musculus branchiosternalis primus* (km_1). Ich nehme an, daß dies Scleritstück dem auch an den thoracalen Hüften (namentlich des 2. und 3. Paares) stark versteiften Medianrande des Hüftgrundes entspricht. Ihr Widerlager findet diese innere Kiemenblatteleiste unter dem etwas eingestülpten Hinterrande der abdominalen Subcoxa. Die Kiementrachee ist übrigens auch an ihrem äußeren, dem subcoxalen Gelenkknopf anliegenden Basalrande ähnlich versteift wie die thoracalen Hüften (Fig. 2).

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die besprochenen Gelenkbildungen die Homologie der anliegenden Körperteile beweisen. Hier Ähnlichkeiten, entstanden durch den gleichen funktionellen Reiz, annehmen zu wollen, hieße eine unbeweisbare Behauptung einer einfacheren Erklärung vorziehen. Ich habe gelegentlich meiner Studien über die Beingliederung der Arthropoden wiederholt auf die Konstanz der verschiedenartigen Gelenkbildungen hingewiesen und betrachte die hier besprochenen Verhältnisse als einen weiteren Beweis dieser Erscheinung. Aber gerade die Gelenkbildung der Kiemenblätter der Ephemeriden hatte man überhaupt nicht weiter studiert, in der Annahme, durch Muskelhomologien ein einwandfreieres Resultat erreichen zu können.

Durch einen Vergleich der Muskulatur der Kiemenblätter und der thoracalen Extremitäten werden wir die Homologie beider Organe des weiteren bekräftigt finden. Daß ich hierbei die von Dürken mitgeteilten Tatsachen über die in Betracht kommende Muskulatur der Ephemeriden (-Nymphen) mit Erfolg verwerten konnte, gibt indessen leider noch keinen Anhaltspunkt für die Richtigkeit seiner phylogenetischen, vergleichend-anatomischen Deutungen, denen ich hier andre entgegengestellt habe. Ich lehne mich wieder an die von mir bei *Cloeon*-Nymphen studierten Verhältnisse an, die im wesentlichen mit denen der *Centroptilum*-Nymphe, welche Dürken studiert hat, übereinzustimmen scheinen. Ich beschränke mich auf die m. E. für die Bewertung der direkten und indirekten Kiemenmuskeln allein interessierenden Muskelgruppen.

Hier sind zuerst die Dorsoventralmuskeln zu nennen, weil Dürken die Kiemenmuskeln als Derivate dieser Muskeln interpretiert. Es sei gleich vorweg bemerkt, daß die typischen Dorsoventralmuskeln — soweit meine wenig umfangreichen Kenntnisse reichen — bei Arthropoden stets nur in einem Paar im normalen Segment anzutreffen sind. Es sind die Dorsoventralmuskeln uralte Muskelgruppen der Arthropoden, die jedoch nicht selten bei Formen mit spezialisierter Organisation verschwunden sind und Segmenten von relativer Kleinheit meist fehlen.

Mehr als ein Paar echter Dorsoventralmuskeln habe ich nun auch bei den Ephemeridennymphen nicht gefunden, während Dürken noch mehrere andre Muskeln zu den Dorsoventralmuskeln zählt. Wie bei andern Insekten liegen diese Dorsoventralmuskeln (*dv*) stark lateral an der Vordergrenze der Segmente; es sind Dürkens Musculi dorsoventrales primi (*dvm₁*) im Abdomen und der Musculus lateralis sextus mesothoracis (II *pm₆*).

Nach meinen an verschiedenaltigen Nymphen von *Clocon* angestellten Beobachtungen scheint im Thorax von den echten Dorsoventralmuskeln nur der metathoracale erhalten zu sein (Dürkens II *dvm₆*), dessen Lagerung nicht mehr ganz typisch ist (dorsal an der Seitenwand der mesonotalen Subcoxa angeheftet), der gleichwohl nicht gut anders denn als Homologon der abdominalen Dorsoventralmuskeln aufzufassen ist. Der mesonotale Dorsoventralmuskel ist entweder atrophiert oder mit dem Subcoxalmuskel (*sc*) verschmolzen. Die abdominalen Dorsoventralmuskeln sind bedeutend schwächer als der metathoracale. Sie reichen in der Seitenansicht deutlich höher und tiefer als die gleich zu besprechenden Subcoxal-(Pleural-)muskeln, d. h. sie liegen ein wenig median von den letzteren, was ich bei Dürken nicht vermerkt fand; desgleichen ist der metathoracale Dorsoventralmuskel, wenn dorsal auch durch die mächtigen Beinmuskeln zur Seite und in die hintere Partie des Mesothorax gedrängt, ventral median vom metathoracalen Subcoxalmuskel angeheftet.

Von den thoracalen Subcoxalmuskeln (*sc*) interessiert in erster Linie ein sehr kräftiger, ventral auf der vor den Hüften gelegenen subcoxalen Fläche befestigter, dorsal von den Seitenflächen des Tergits ausgehender Muskel, der im Meso- und Metathorax einfach, im Prothorax der selbständigeren Bildung des prothoracalen Apotoms (Intersegment) entsprechend anscheinend mehrteilig entwickelt ist; es sind Dürkens Musculi dorsoventrales primi (*dvm₁*), deren ventrale Insertionsflächen er nicht hinreichend präzisiert hat, indem sie nicht dem Sternum, sondern der Subcoxa aufsitzen, die Dürken überhaupt nicht erwähnt, aber in seinen »Pleuren« enthalten ist.

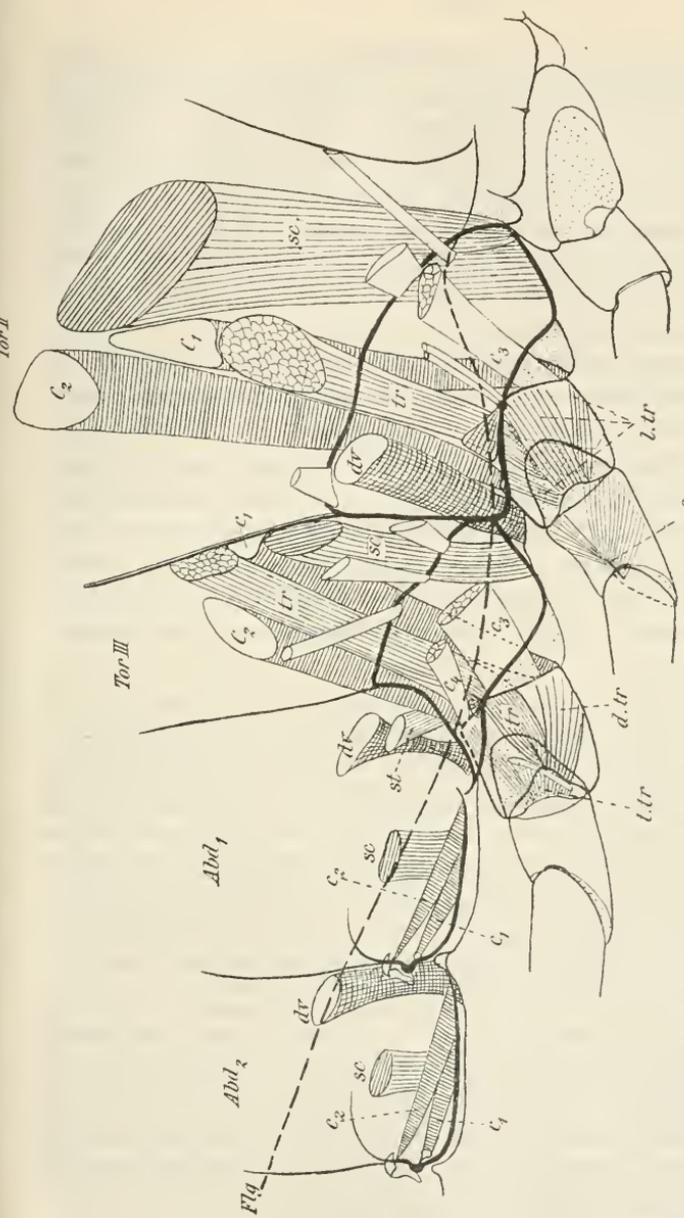
Diesen beiden Tergosubcoxalmuskeln des 2. und 3. Brustsegments sind die von Dürken als Musculi dorsoventrales secundi (*dvm₂*) bezeichneten abdominalen Muskeln homolog. Die Insertionsart ist in beiden Muskelgruppen die nämliche, und es wäre Dürken ihre Homologie gewiß nicht entgangen, wenn er den Begriff der Pleure näher geprüft haben würde. Während also Dürken meine abdominalen Subcoxalmuskeln (um sie kurzer Hand so zu bezeichnen) mit den weiter noch zu erwähnenden Tergo- (und Pleuro-) Coxalmuskeln der Thoraxsegmente (*c*) homologisiert, parallelisiert er die thoracalen Subcoxalmuskeln (*sc*) mit den echten Dorsoventralmuskeln (*dv*) des Abdomens.

Die schwachen, zwischen Subcoxa und den Tergiten im Thorax noch vorhandenen, dem Integument anliegenden Muskeln (vgl. Fig. 3) können wir hier unberücksichtigt lassen, da sie für unser Thema belanglos sind.

Vor Besprechung der Coxalmuskeln möchte ich jedoch noch bemerken, daß ich die von Dürken im speziellen Teil durchgeführte Muskelgruppierung nicht in Übereinstimmung bringen konnte mit der von ihm selbst S. 459 gegebenen Einteilung der Muskeln in dorsoventrale, pleurale und sternale Muskeln, von denen die ersteren »Tergit und Sternit verbinden« sollen. Denn der Hauptteil seiner thoracalen Dorsoventralmuskeln (*dvm*) inseriert genau wie die Mehrzahl seiner Pleuralmuskeln an der Basis der Coxa oder des Trochanters, verbinden also nicht Tergit und Sternit. Ich vermag dieser Dürkenschen Muskelgruppierung nicht beizustimmen. Es ist gewiß nicht unzweckmäßig, Muskeln nach ihrer Lage zwischen zwei Skeletteilen zu benennen,

Tor II

Tor III



Im Text nicht beschrieben ist der tergo sternale Muskel *st* (I. Abdominaltergit-Metasternum), Dürrens III *Admg* von *Cer-
trophium*. In der metathoracalen Coxa ist der Levator trochantaris (*l tr*) bis auf den Grund seiner Fasern abgeschnitten
gedacht, um den Verlauf der Depressores trochantaris (*tr* und *d tr*) nicht verdecken zu müssen, wie es in der mesotho-
racalen Coxa geschehen ist. Gestreift mit schraffierter Dorsalfäche = Subcoxal. (*sc*); gestreift mit zelliger Dorsal-
fläche = Trochantarab. (*tr*); querschraffiert (mit weißer Dorsalfäche) = in Thorax die Hauptcoxal., im Abdomen
die Kiemenrotatoren ($c_1 + 2$); weiß mit zelliger Dorsalfäche = die schwächeren Subexo-Coxal. ($c_3 + 4$); kariert mit
weißer Dorsalfäche = Dorsoventralm. (*dtr*).

Fig. 3. Vorletztes Nymphenstadium von *Cloeon dipterrum* L. Etwas schräg dorso-
laterale Seitenansicht der beiden hinteren thoracalen und beiden ersten abdominalen
Segmente. Schematisierte Darstellung der lateralen (vertikalen) Muskulatur
zwecks Demonstrierung der Beziehungen zwischen den verschiedenen abdominalen
und thoracalen Muskeln. Die Segmentgrenzen *pp* sind nur angedeutet, desgleichen
durch gestrichelte Linie der Unterrand der (mesonotalen) Flügelscheide (*Flg*).
Nicht bezeichnet sind die ganz weiß belassenen 3 Paare schwacher tergo-subcoxaler Mus-
keln, sowie die vom subcoxalen Condylus des Intercoxalgelenkes an die sternalen
Apodeme ziehenden Quermuskeln (kariert gezeichnet).

aber wir dürfen nicht vergessen, daß die Muskeln zur Bewegung des Skelettes dienen, und daß es deshalb notwendig ist, zwischen Ursprung und Angriffspunkt des normalen Muskels zu unterscheiden. Tun wir dies, so werden wir in der Regel auch den Namen des Muskels so wählen, daß er dessen Bestimmung ausdrückt. Diese Betrachtungsart ist aber auch deshalb vorzuziehen, weil wir die Muskeln nach ihren Angriffspunkten gruppieren können, die im Gegensatz zu den Haftflächen weit mehr fixiert sind, und so eine bessere Gewähr bei Vergleichen von Muskeln verschiedenartiger Segmente gegeben ist. Wir sollten im Thorax nicht zwischen dorsoventralen, pleuralen und sternalen, sondern (die echten Dorsoventralmuskeln beiseite lassend) zwischen subcoxalen, coxalen und trochanteralen Muskeln unterscheiden und innerhalb dieser Gruppen weitere Trennungen vornehmen. Es ist beispielsweise für einen Promotor coxae ziemlich gleichgültig, ob er vom Tergit oder der Subcoxa abgeht, die Homologie beider Muskeln bleibt dennoch nachweisbar, sie bilden meist nur einen zwei- oder mehrköpfigen Muskel. Andererseits wird uns bei einer Gruppierung der Muskeln nach ihren Ursprungsstellen (Tergum, Pleura-Subcoxa) ihr Vergleich mit abdominalen Muskeln erschwert.

Im folgenden werde ich mich auf die ectolateralen Coxalmuskeln beschränken, welche uns hier zwecks Vergleich mit den Kiemenmuskeln genügen.

In Meso- und Metathorax begegnen wir kräftigen Pro- (e_1) und Remotores (e_2) coxae, welche am Vorder- bzw. Hinterrande des Hüftgrundes angreifen und von den Seitenflächen der Tergite ausgehen; es sind Dürkens II und III dvm_2 und dvm_3 von *Centroptilum*. Ihnen gesellen sich die breitflachen, dem Integument dicht anliegenden, vorderen Rotatores coxae (e_3) und im Metathorax ein hinterer Rotator (e_4) bei, welche bei einer leichten Drehung um das Intercoxalgelenk die Hüften nach auswärts bewegen; sie gehen von den Seitenflächen der Subcoxen ab und entsprechen Dürkens Pleuralmuskeln II $pm_1 + pm_2$ und III $pm_1 + pm_2$ von *Centroptilum*, die bei *Cloeon* nur je einen Muskel bilden, während ich bei Dürken den hinteren Rotator coxae III von *Cloeon* für *Centroptilum* nicht verzeichnet finde.

Zwischen den Pro- und Remotores coxae, die Fasern der ersteren teils lateral überkreuzend, entspringt der für die Beinbewegung wichtige Depressor trochanteris (*tr*), wie ich ihn hier in Übereinstimmung mit den in meinen Beingliederungsarbeiten gebrauchten Bezeichnungen nennen will, wahrscheinlich Dürkens II dvm_5 und III dvm_4 von *Centroptilum*. Der Vollständigkeit halber seien endlich noch der strahlige, größtenteils der Coxa angehörige, mit einigen Fasern jedoch aus der Subcoxa stammende, Levator trochanteris (*l. tr.*) und die den tergo-trochanteralen Depressor unterstützenden kürzeren Depressores trochanteris (*d. tr.*) erwähnt. — Die sternocoxalen und -subcoxalen Muskeln übergehe ich hier.

Im Abdomen finden wir nur zwei oder drei direkte Kiemenmuskeln, welche zu den oben angeführten dorsoventralen und subcoxalen Muskeln hinzukommen, sofern die Segmente Tracheenkiemen tragen. Bei *Cloeon* sind zwei Kiemenmuskeln vorhanden, wie u. a. auch bei *Centroptilum*. Beide reichen nach vorn bis fast an die Vordergrenze der abdominalen Subcoxen. Der mediane Rotator (e_2) inseriert an dem inneren, wohl zum Kiemenblatt gehörigen Scleritstück und vermittelt nicht, wie Dürken meint, eine Senkung, sondern eine median gerichtete hebende Drehbewegung der Kieme; es ist km_2 der Nomenclatur Dürkens (Musculus branchiosternalis secundus). Der laterale Rotator (e_1 , km_1 Dürkens)

greift unterhalb des Intercoxalgelenkes an einer kurzen, zungenartigen, chitinösen Muskelsehne des Kiemenblattes an und bewirkt der Gelenkbildung entsprechend eine außenseitlich und zugleich nach unten gerichtete Drehbewegung der Kieme. Wenn beide Muskeln rhythmisch abwechselnd spielen, führt die Kieme ihre ventrolateral-dorsomedianen Rotationen aus (vgl. Fig. 2).

Der dritte von Dürken für *Ephemerella* beschriebene Kiemenmuskel scheint ein Derivat des medianen Rotators zu sein; Dürkens Homologisierung seiner km_1 und $_2$ von *Centroptilum* (auch *Clocon*) mit seinen km_2 und $_3$ von *Ephemerella* entbehrt einer Begründung; nicht Lageverhältnisse zur Kiementrachee (ob lateral oder median von dieser an die Kieme tretend), sondern die Insertionen und Größenverhältnisse entscheiden hier, nach denen Dürkens km_1 und $_2$ durchweg homolog sein dürften.

Versuchen wir nunmehr, die Kiemenmuskeln mit Muskeln der Thoraxsegmente zu parallelisieren, so ist es m. E. nicht schwer, eine engere Wahl unter der größeren Zahl der letzteren zu treffen. Dürken leitet durch einen umständlichen Erklärungsversuch, welcher ohne Berücksichtigung einer vergleichenden Morphologie der Beingliederung der Arthropoden unternommen worden ist, die direkten Kiemenmuskeln (*c*) der Ephemeriden von seinen zweiten abdominalen Dorsoventralmuskeln (*sc*, meinen Subcoxalmuskeln) her und erklärt sie wie die Kiemen für Neubildungen. Diese Kiemenmuskeln mit »pleuralen« Thoracalmuskeln zu vergleichen, widerlegt er durch die unbewiesene Annahme eines dorsoventralen Charakters der Kiemenmuskulatur. Immerhin stellt er einen Vergleich der von der Subcoxa aus an die Coxa gehenden vorderen Rotatores coxae (pm_2 und $_3$) in Diskussion, um ihn jedoch gleich darauf als »willkürlich« wieder zu verwerfen. Ich persönlich halte diesen Vergleich ebenfalls nicht für zutreffend, obgleich er näher liegt als der von Dürken angenommene. Wir dürfen auch hier nicht außer acht lassen, daß die verschiedenen tergo- oder pleurocoxalen Thoraxmuskeln nicht, wie Dürken annimmt, zu verschiedenen Muskelkategorien gehören, sondern sämtlich Beinmuskeln sind, d. h. Muskeln, welche die Bewegung der Hüften oder Trochantere besorgen. Vereinfacht sich aber ein Gelenk eines Körperanhanges, so vereinfacht sich auch dessen Muskulatur, wie sie im entgegengesetzten Falle spezialisiert wird und die ursprünglich ungeteilten Hauptmuskeln (Heber — Senker, oder Vor- und Rückdreher usw.) sich in mehrere selbständige Muskeln gliedern. In diesem Sinne leite ich die verschiedenen thoracalen Coxalmuskeln von einem Promotor ($c_1 + _3$) und dem als Antagonist wirkenden Remotor coxae ($c_2 + _4$) ab, dem für die normal und ursprünglich organisierten Beingliederungstypischen Muskelsegment. Wollen wir also die Kiemenmuskeln mit Beinmuskeln vergleichen, so dürfen wir uns nicht auf die schwachen integumentalen Pleuralmuskeln Dürkens beschränken, sondern wir müssen das ursprünglich gegebene Muskelpaar der Kiemen dem archaistischen Muskelpaar der

thoracalen Hüften gleichsetzen. Dies Muskelpaar fungiert im Thorax als Pro- und Remotor coxae, bewegt also die Hüfte, wie bereits gesagt, von vorn nach hinten und umgekehrt, und muß, wenn die Subcoxa — wie wir es weiter oben annahmen — an den Hinterrand der Segmente rückt und ihre transvers-vertikale Longitudinalachse in eine sagittal-longitudinale umwandelt, eine lateroventrale »Vor«- und medio-dorsale »Rückbewegung« des der thoracalen Hüfte gleichwertigen Anhangs (der Kieme) auslösen, was in der Tat die Grundbewegung der Kiemenrotation ist.

Es bleibt uns noch übrig, zu untersuchen, ob die Anordnung der Tracheen zugunsten der Extremitätennatur der Kiemen auszulegen ist. In der Tat ergibt denn auch ein Studium der in Fig. 4 dargestellten Verhältnisse die Möglichkeit einer Homologisierung der Kiementracheen mit denen der thoracalen Extremitäten.

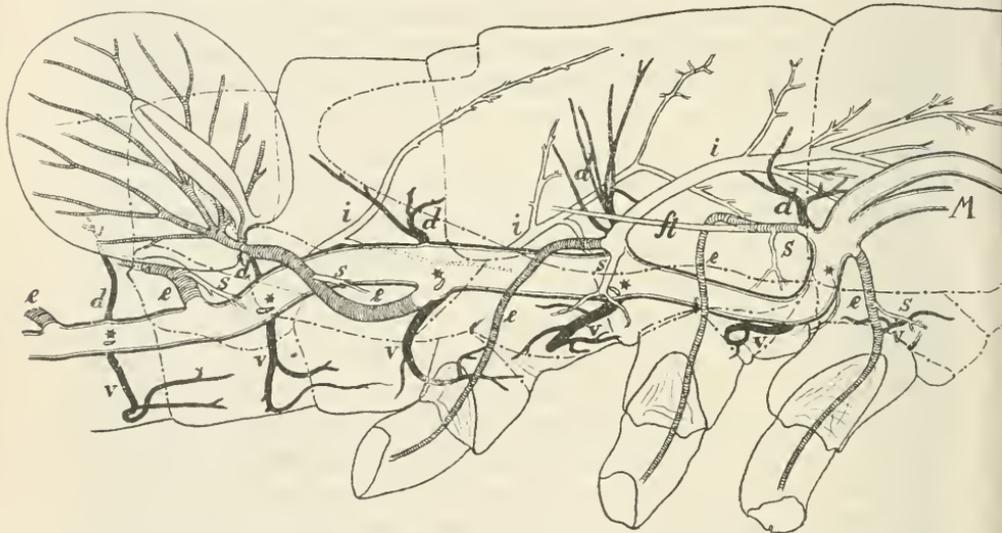


Fig. 4. Das in Fig. 1 dargestellte Objekt, bei zarter Andeutung der Segmentierung, Beibehaltung der 1. Abdominalkieme und ein wenig schematisiert eingetragendem Tracheennetz. Die Sterne * kennzeichnen die mit Ausnahme der thoracalen noch geschlossenen stigmalen Verbindungsrohre. Der Hauptstamm der Tracheen ist doppelt konturiert (im optischen Schnitt) gezeichnet, die Extremitätenäste (*e*) schraffiert, die dorsalen (*d*) und ventralen (*v*) ganz schwarz, die visceralen (*i*) und subcoxalen (*s*) einfach konturiert, desgleichen der noch ungeteilte Flügelast (*fl*). Im Prothorax geht der ventrale Ast nicht von der Haupttrachee, sondern von dem Extremitätenast ab, während von den beiden Hauptästen der dorsale (*d*) hauptsächlich die Antennen, der ventrale (*M*) die Mundteile und Lateralalgien versorgt.

Von dem lateral verlaufenden Tracheenstamm gehen bei *Clocon* in den kiementragenden Segmenten dorsolateral die kurzen starken Kiemenstämme (*e*) ab, von denen nur derjenige des 1. Segments ventrolateral entspringt. Diese Kiementracheen geben vor ihrem Eintritt in die Kieme einen kleinen Ast (*s*) an die Muskulatur der

Kiem ab. Vor ihnen, und nur im 1. Abdominalsegment neben der Kiementrachee, zweigt je ein mittelstarker ventraler Ast an die ventrale (*v*) und je ein dorsaler Ast (*d*) an die dorsale Muskulatur der Segmente ab. Außerdem sind noch mediane Doppeläste für die visceralen Organe vorhanden (*i*). — Die metathoracalen Tracheenäste entspringen nahe der Grenze zum Meso-, die mesothoracalen an der Grenze zum Prothorax. Im Metathorax finden wir mit dorsaler Wurzel den mäßig starken absteigenden Extremitätenast (*e*), der gleich an seiner Basis einen Zweig (*s*) für die subcoxale Muskulatur abgibt; neben ihm entspringt der in jüngeren Stadien einfache, später mehrteilige dorsale (*d*) und der mächtige viscerele (*i*) Ast, der seinerseits auch Rumpfmuskeln zu versorgen haben dürfte. Ähnlich liegen die Verhältnisse im Mesothorax, wo indessen ein visceraler Ast zu fehlen scheint; auch ist zu bemerken, daß der ventrale Ast (*v*) sich nicht wie im Abdomen vor oder wie im Metathorax unter dem dort mit dem dorsalen (*d*) und visceralen (*i*) Ast zugleich entspringenden Extremitätenast (*e* + *s*), sondern hinter den weit cephal verschobenen dorsalen Ästen (*d*, *e* + *s*) abzweigt. Wichtig ist, daß der vom Extremitätenast abgehende Flügelast (bei *Cloon* nur im Mesothorax) in den jüngsten nymphalen Stadien noch fehlt (*ft*).

Bringen wir das im Thorax durch die abweichende Entwicklung der Muskulatur bedingte ausgedehntere Tracheennetz mit dem abdominalen auf ein einheitliches Schema, so resultiert die Identität der abdominalen Kiemenäste mit denen der thoracalen Extremitäten. Wie bekannt, haben die Kiementracheen keine Beziehungen zu den Stigmen, deren Anschlußrohre in den nymphalen Stadien bereits deutlich entwickelt sind (im Schema durch einen * angedeutet). Es ist interessant, daß die Tracheenverteilung auch die von mir angenommene Muskelhomologie insofern stützt, als die Zweige *s* außer den dorsoventralen im Thorax die subcoxalen, im Abdomen die gleichwertigen Kiemermuskeln mit Luft versorgen, während die ventralen Äste (*v*) nur an die echt sternalen Muskeln (auch im Thorax) herantreten. Daraus scheint des weiteren hervorzugehen, daß die abdominalen Sternite der Ephemeriden echte Sterna und nicht etwa Urosterna sind, d. h. die einstigen Coxen nicht mit in sich aufgenommen haben, deren Muskeln im Thorax nicht mit den ventralen Ästen in Verbindung getreten sind.

Aus der vorstehenden Besprechung dürfte hervorgehen, daß Skelettbildung, Muskulatur und Tracheenversorgung der Ephemeridenkiemen nur im Sinne der Extremitätennatur dieser Körperanhänge zu verstehen sind. Um früheren Auffassungen gerecht zu werden, sei hier noch ausdrücklich bemerkt, daß eine pleurale Ableitung der Kiemer mit meinen Anschauungen identisch ist, da die »Pleuren« in Wirklichkeit subcoxale Segmentabschnitte sind. Es ist somit auch nicht daran zu zweifeln, daß die embryologischen Ergebnisse von Heymons zu Recht bestehen, daß die Kiemer echte Extremitäten sind. Ihre scheinbar dorsale Lage spricht nicht dagegen, sie ist nicht schwerer erklärbar, als die Verschiebung der Extremitäten an das Hinterende der Segmente.

Wir dürfen uns indessen mit der Extremitätennatur der Ephemeridenkiemen nicht zufrieden geben. Die die Kiemen tragenden Segmentabschnitte habe ich weiter oben bereits als Subcoxen nachgewiesen. Es fragt sich jetzt, ob die Kiemen selbst einer Coxa oder einer Coxa + Telopodit oder etwa nur dem (äußeren) Kiemenast der verschwundenen Coxa + Telopodit entspricht. Ich glaube, daß wir hier vorteilhaft die Crustaceen zum Vergleich heranziehen können. An den Pleopoden der Crustaceen konstatieren wir häufig eine große Coxa, die sich vielfach noch deutlich an eine Subcoxa anschließt, während der Telopodit zu einem keine primäre Gliederung mehr aufweisenden Anhang verkümmert ist, dem lateral noch der bisweilen ähnlich gestaltete oder branchiale Exopodit gegenübersteht. Es ist demnach auch für die Hexapoden, die ja mit den Crustaceen stammverwandt sind, die Möglichkeit zuzugestehen, daß sich in den Fällen, in denen nicht etwa eine Abflachung der abdominalen Extremitäten zu Basipoditen und deren Verschmelzung mit dem Sternum zum Urosternum eintrat, Coxen erhalten haben, deren Telopodit vollständig obliteriert ist. Die Gelenkbildung der Ephemeridenkiemen scheint mir ganz unzweideutig darauf hinzuweisen, daß die Kiemen weder Telopodite, noch auch Basipodite sind. Bleibt so kaum noch eine andre Wahl als die Annahme der coxalen Natur der Kiemenblätter, so möchte ich gar noch einen Schritt weiter gehen und in dem bei den *Cloeon*-Kiemen vorhandenen außenseitlichen Ast den letzten Rest eines Homologons des Crustaceen-Außenastes erblicken, wie wir ihn bei andern Hexapoden im Stylus wiedererkannt haben.

Die letzte Möglichkeit einer Deutung der Kiemen als coxaler Kiemen (= Außenast der Crustaceenbeine, vgl. *Apus* usw.⁵), die allein erhalten geblieben sein könnten, während die Coxen selbst und die Telopoditglieder der Pleopoden verloren gegangen wären, ist auf Grund unsrer heutigen Kenntnisse schwer zu widerzulegen. Verhoeff⁶ hatte diese Ansicht früher gegen Heymons, und an sich mit gutem Recht, vorgebracht. Trotzdem würden die Kiemen Extremitätenbildungen bleiben, nur eben nicht den Hauptast des Beines selbst, sondern einen außenseitlichen Anhang desselben darstellen. Die Meinungen von Verhoeff und Heymons stehen also keineswegs in Widerspruch zueinander.

Mir erscheint aber die Interpretation Verhoeffs aus folgenden

⁵ Vgl. Tafel 7 meiner 3. Mitteilung über die Beingliederung der Arthropoden, Sitzber. Ges. naturf. Freunde, Berlin, 1903.

⁶ Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insekten und Myriapoden. Zool. Anz., Bd. 20. 1897.

Gründen anfechtbar zu sein. Bei dem Erhaltenbleiben der abdominalen Intercoxalgelenke mit gleicher Verteilung von Gelenkknopf und -pfanne; bei der nicht erkünstelten Identifizierung der direkten Kiemenmuskeln mit den archaischen Pro- und Remotores coxarum der Thoraxsegmente; bei der auf Grund einer vergleichenden Beingliederung nachgewiesenen Übereinstimmung zwischen den Rotationsebenen von Kieme und Hüfte, sowie endlich bei der eigenartigen, streng segmental-homologen Tracheenverteilung müßte es sehr auffällig sein, wenn die Kieme als »Seitenast« alle diese Funktionen des Hauptastes übernommen haben würde, der Hauptast selbst aber spurlos verloren gegangen wäre. Es würde dies ein Fall sein, dem ich im ganzen Arthropodenreich kein Beispiel zur Seite zu stellen wüßte. Immerhin bleibt zu erwägen, daß die abdominalen Sterna in andern Fällen (sicher bei *Machilis*) als Urosterna, d. h. als Verwachsungsprodukte von dem medianen Sternum und den beiderseitigen Coxen (? + Subcoxen), aufzufassen sind, falls es nicht etwa gelingt, auch dort (ausgeschlossen *Machilis* und Collembolen) eine Atrophie der Coxen nachzuweisen, wie ich sie hier für die Imagines der Ephemeriden wahrscheinlich gemacht zu haben glaube. Wären die abdominalen Sterna der Ephemeriden in den kiementragenden Segmenten Urosterna (die Subcoxen nicht mit einbezogen), so könnten die Kiemen nur als Homologa der Styli, d. h. als Außenast, bewertet werden, der bis auf die Basis der Coxa herabgerückt und mit der Subcoxa eine Gelenkbildung eingegangen wäre. Die oben aufgezählten Gründe zwingen mich jedoch, einstweilen die hier vertretene Deutung der Ephemeridenkiemen als zweiästiger Coxen beizubehalten und der Kritik meiner Fachgenossen zu unterstellen.

Eine Schwierigkeit scheint der hier gegebenen Deutung noch entgegenzustehen: Die Entstehung der Kiemen nach Erledigung mehrerer postembryonaler Häutungen und ihr Schwund beim Übergang in die imaginalen Stadien. Diese Tatsache ist es ja, aus der man auf die sekundäre Anpassung der Ephemeridenlarven an das Wasserleben schloß und welche die Kieme zu einem neu erworbenen Organ zu stempeln schien.

Hier besteht indessen, wie gesagt, nur eine scheinbare Schwierigkeit. In einem bald folgenden Aufsatz gedenke ich darzulegen, daß die Larven der Ephemeriden in den Grundzügen ihrer Organisation keine sekundären Anpassungsformen sind, wie jene der Odonaten und Perliden oder der holometabolen Insekten. Es war ein Verhängnis, Eintagsfliegen, Libellen und Frühlingsfliegen als amphibiotische Insekten zu einer phylogenetischen Einheit zu stempeln, eine Auffassung, an der leider noch bis in die jüngste Zeit so zäh festgehalten wird, daß es schwer hält, sie durch Klarlegung

der vorhandenen tiefgreifenden Differenzen der genannten Gruppen von Grund aus zu beseitigen. Selbst Handlirsch³, der jede dieser Ordnungen für sich isoliert hat, reiht alle drei gleichwohl dicht aneinander, ohne ihren verschiedenartigen Beziehungen zu den übrigen Ordnungen nachzuspüren. Daß die Perliden nahe Verwandte der Orthopteren sind, habe ich 1904 schon dargelegt⁷ und sie mit den verschiedenen orthopteroiden Ordnungen als Diplomerata zusammengefaßt. In kurzer Zeit werde ich zeigen, daß diese Auffassung durch andre Merkmale der Mundteile usw. gestützt wird, und des weiteren werde ich den Nachweis erbringen, daß die Ephemeriden auf Grund der Bauart ihrer Mandibeln (bei Larven und Nymphen) zu den Apteriygoten überleiten, also eine zwischen Apteriygoten und Pteriygoten vermittelnde Stellung einnehmen, was mich veranlaßt hat, die Pteriygota in die beiden phyletischen Gruppen der **Archi-** und **Metapteriygota** aufzulösen. Die Odonaten gehören zu den letzteren Ordnungen, während wahrscheinlich ein großer Teil der von Handlirsch aus dem Carbon beschriebenen Palaeodictyopteren (u. a. die Dictyoneuriden) wie die recenten Ephemeriden zu den Archipteriygoten gehören.

Diese Archipteriygoten sind wahrscheinlich Insekten gewesen mit phyletischen Larvenstadien; geboren als Apteriygoten, entwickelten sie im Laufe einer langen Häutungsreihe ihre Flügelstummel und blieben zunächst auch als geschlechtsreife Stadien genau wie die Apteriygoten und andre Arthropoden häutungsfähig (Subimago — Imago der Ephemeriden⁸). Das Urbild eines Hexapods gewinnen wir durch Kombination apteriygoter und archipteriygoter Merkmale (die Flügel der letzteren natürlich auf die Pteriygoten beschränkt) insofern, als gemäß einiger carbonischen Fossilfunde anzunehmen ist, daß das Abdomen des Urhexapods der Extremitäten noch nicht verlustig gegangen war, daß zwar die Subcoxa als falsche Pleura ähnlich wie bei Crustaceen schon durchaus

⁷ Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. Bd. 27. Nr. 16/17 v. 3. Mai 1904.

⁸ Ich möchte an dieser Stelle schon darauf hinweisen, daß ich die Boassche von Heymons des näheren erläuterte Parallelisierung der Ephemeriden-Subimago mit der Nymphe der Holometabola für bedenklich und durch eine Reihe von Heymons in seiner Schrift über die Metamorphosen der Insekten nicht berücksichtigten Formen für widerlegt halte. Daß die Ephemeriden-Subimago nicht geschlechtsreif ist, kann nicht weiter auffällig sein; die Ephemeriden sind ja auch keine Ur-Fluginsekten. Der Fixierung eines einzigen letzten, geschlechtsreifen Stadiums (Imago) ging wahrscheinlich der Verlust der Häutungsfähigkeit des flugfertigen Tieres parallel oder vorauf, so daß schließlich zwischen der flugfähigen Imago und den flugunfähigen Jugendformen (phyletischen Larven) eine sich mehr und mehr vertiefende Kluft auftat. Die Ephemeriden-Subimago ist ein Relict aus der Zeit der Fixierung des echten, einzigen Imago-Stadiums. In einem später folgenden Aufsatz werde ich meine Anschauungen eingehend begründen.

abgeflacht, die Coxen (eventuell mit stummelförmigen Telopoditen) aber noch als hohlkörperartige Anhänge ausgebildet und in der Regel noch des Stylus, des Crustaceen-Exopodits, teilhaftig geblieben waren. Es waren polypode Wesen, deren Extremitäten nur in den drei Thoraxsegmenten den Charakter der Laufbeine bewahrt hatten, im Abdomen aber bereits einer weitgehenden Spezialisierung anheimgefallen waren. Zweifellos handelte es sich um Tiere, die an ein feuchtes Medium gebunden waren, und es ist keineswegs phantastisch, anzunehmen, daß die abdominalen Extremitäten in erster Linie als Kiemen fungiert haben, befähigt zur Atmung im Wasser so gut wie in feuchter Luft. Ich erinnere an die Isopoden unter den Krustern, wo wir bei großer Gleichartigkeit der Organisation luft- und wasseratmende Formen kennen. Ich erinnere an die Resultate mehrerer Forscher, welche Ateloceraten und Teleioceraten als eines Stammes auffassen, was aus gewichtigen Gründen der Kopfsegmentierung (Hansen, Folsom), Bau der Mundteile (Hansen, Carpenter, Verfasser), Bau der Augen (Hesse), Beingliederung (Verf.) u. a. geschlossen worden ist, Momente, deren Beweiskraft man nicht durch das Schlagwort »Convergenzerscheinungen« beeinträchtigen kann. Wir dürfen also rein theoretisch für die Hexapoden eine ähnliche Extremitätenverwandlung der Abdominalsegmente annehmen, wie wir sie bei gewissen Crustaceen durchgeführt finden; d. h. das Urhexapod dürfte hohlkörperartige, an echte Subcoxen breit angegliederte, abdominale Coxen besessen haben, die entweder als Kiemen (nachweislich jedoch nur noch bei Wasserbewohnern) erhalten blieben und spezialisiert wurden; oder aber sich abflachten und Anteil nahmen an der Bildung der Urosternite, wobei die Subcoxen selbständig bleiben konnten (Thysanuren, Dipluren, Collembolen); oder auch atrophierten, wie bei den Imagines der meisten Ephemeriden und möglicherweise generell bei den Metapterygoten.

Die Ephemeridenkiemen als Neubildungen zu erklären, liegt somit um so weniger ein Grund vor, als wir sie phyletisch zwanglos von den Pleopoden der hypothetischen Urhexapoden ableiten können. Aber warum entbehrt die junge Ephemeridenlarve der Kiemen, warum erhält sie dieselben erst während der postembryonalen Entwicklung? Ich möchte mich, dies zu erklären, der Annahme jener Forscher anschließen, welche die Ephemeriden von Landbewohnern ableiten, welche die Ephemeridenlarve sekundär wieder ins Wasser gegangen sein lassen. Dies ist schon deshalb zu fordern, weil Wassertiere sicherlich niemals Fluginsekten geworden sein dürften, und die Ephemeriden eben Pterygota sind. Aber es ist denkbar, daß die Ahnen der

Ephemeriden, wie die Archipterygoten überhaupt, in sehr feuchten Wäldern oder ähnlichen Lebensgemeinschaften entstanden sind oder gelebt haben, in denen die ersten Jugendstadien ihrer Larven der respiratorischen Kiemen noch nicht bedurften, da ihre anfangs (auch phylogenetisch) zweifellos sehr schwache Tracheenatmung durch Stigmen neben der Hautatmung für sie ausreichte, während späterhin — ontogenetisch verspätet — die die Atmung fördernden Kiemen auftraten. Ganz ähnlich beobachten wir ja auch bei *Machilis* ein ontogenetisch verspätetes Erscheinen der Coxalsäcke, Styli usw., bei vielen Insekten eine ontogenetische Verspätung der Extremitäten (Holometabola mit fußlosen Maden) und dergleichen Erscheinungen mehr. Hier wie dort handelt es sich lediglich um eine verspätete Differenzierung phyletisch ererbter, nicht um die Neuerwerbung von Organen; denn daß z. B. die Thoracalbeine oder die Maxillar- und Labialtaster der Dipterenimagines oder die Lateralaugen solcher Holometabolen mit blinden Larven oder was ich sonst noch aufzählen soll, den bei archaistischer organisierten Formen direkt, bereits im Ei angelegten entsprechenden Organen homolog sind, wird wohl niemand in Frage stellen. Nur bei gewissen Körperanhängen (Genitalanhänge der Insekten) hat man dies versucht, ohne indessen den Beweis aufrecht erhalten zu können. Wie ich früher wiederholt betont habe, handelte es sich in letzterem Falle um eine jetzt widerlegte Deutung embryologischer Tatsachen. Die abdominalen Extremitätenhöcker der Insektenembryonen stellen keine Beine als solche, sondern nur die Anlage der Basalglieder der Extremitäten dar, die wenigstens zum Teil infolge Abflachung mit den Sternalteilen zu Urosterniten verschmelzen, aber nicht verschwinden. Wenn dann später an diesen abgeflachten, pseudosternalen Organen, scheinbar sekundär, extremitätenähnliche Anhänge auftreten (Gonotelite, irrtümlich Gonapophysen), so geht daraus hervor, daß an diesen coxalen oder subcoxo-coxalen Sternitteilen die Anlagen der Telopodite erhalten geblieben waren, um erst während des postembryonalen Wachstums zur Entfaltung zu gelangen.

So liegen meines Erachtens ganz entsprechend die Verhältnisse bei den ontogenetisch spät auftretenden Kiemen der Ephemeriden. Ich glaube nicht, daß es atavistisch zurückeroberte Abdominalextremitäten (Subcoxa + Coxa), sondern die unmittelbar von den hypothetischen Vorfahren ererbten, ontogenetisch spät auftretenden abdominalen Pleopoden sind, in dieser Beziehung also die Ephemeridenlarven die ursprünglichst organisierten recenten Pterygoten, ja überhaupt Insekten geblieben sind. Daraus ergibt sich zugleich der phyletische Charakter der Ephemeridenlarve,

der sich — im Gegensatz zu allen andern Pterygoten mit epimorpher Archimetabolie⁹ (Orthoptera, Dermaptera [ausschl. *Dyscritina*], Isoptera, Copeognatha, Rhynchota a. p.) — auch in der Kopfform, Fühler- und Augenbildung, Gestaltung der Afteranhänge u. a. offenbart. Sekundärer Natur ist bei den Ephemeridenlarven m. E., abgesehen vielleicht von der Bauart der thoracalen Metapoditglieder, nur die spezielle Gestalt der Kiemenblätter und der mit dem Wasseraufenthalt zusammenhängende, nicht von der Entwicklung der Kiemenblätter ableitbare, Schluß der abdominalen Stigmen.

Wie steht es aber mit der Tatsache, daß die kiementragende Ephemeridenlarve (von den abgeleiteten Formen wie *Prosopistoma* sehe ich hier ab) als Subimago ihre Kiemen verliert? Sollte das Vorhandensein dieser Kiemen nicht doch einzig und allein mit dem sekundären Wasseraufenthalt der Larven zusammenhängen? Sind diese Organe nicht doch die Charaktere sekundärer Spezialisierung, da wir sie bei den Imagines vermissen? Es sind verfängliche Fragen, aber leichter zu lösen, als es auf den ersten Augenblick vielleicht scheinen möchte. Wir sind seither immer gewohnt gewesen, die Ephemeriden als Ordnung der hemimetabolen Pterygoten zu betrachten, wir nannten sie stets mit Pleopteren und Odonaten, oder doch mit den letzten zusammen, bei Vergleichen der verschiedensten Art.

Aber es trennt die Ephemeriden eine tiefe Kluft von den übrigen recenten Pterygoten, sie sind die letzten lebenden Ausläufer einer ältesten Pterygotengruppe, die den jüngeren Formen gegenüber eine ähnliche Stellung einnehmen wie die Beuteltiere unter den Säugern. Oben deutete ich schon das Endergebnis meiner diesbezüglichen Untersuchungen an, daß ich die Ephemeriden mit verschiedenen carbonischen Palaeodictyopteren als Archipterygota von den Metapterygota getrennt habe.

Kann es uns deshalb wundernehmen, wenn die auch in andern Merkmalen archaistische, phylogenetische Ephemeridenlarve trotz ihrer sekundär geschlossenen Stigmen in dem Besitz der abdominalen Pleopoden ein altererbtes pleopodes Insektenstadium konserviert hat, das einstmals bis in die geschlechtsreife, imaginale Zeit bewahrt blieb, wie uns die hochinteressante fossile *Stenodictya lobata* und jene noch wertvolleren, mir leider unbekannt gebliebenen, recenten Ephemeriden uns offenbaren, die als Imagines ihre Kiemen behalten sollen? Angesichts der paläontologisch festgelegten

⁹ Diese Bezeichnung deckt sich mit der älteren »Paurometabolie« und teilweise mit Heymons »Epimorphie«. Ich entnehme sie dem in Note 8 angezeigten Aufsatz.

Tatsache, daß es solche altertümlichen Pterygoten mit lateralen Pleopoden gegeben hat und im Hinblick auf die neu ermittelte phylogenetische Stellung der heutigen Eintagsfliegen, betrachte ich nicht das Vorhandensein der Kiemen bei den Larven, sondern das Fehlen derselben bei den Imagines für eine sekundäre, mit der Flugfähigkeit und dem Aufenthalt in der Luft zusammenhängende Spezialisierung, die schon frühzeitig innerhalb der alten Archipterygoten eingesetzt haben muß und bei den meisten recenten Pterygoten endgültig durchgeführt ist. Mag die Metamorphose der Pleopoden in verschiedener, weiter oben bereits geschiedener Richtung erfolgt sein, es herrschte das Prinzip, diese abdominalen Extremitätenstummel zu unterdrücken, was anfangs erst bei eintretender Reife gelang, dank dem epimorphistischen Prinzip jedoch bald auch embryonal glückte.

Diese Interpretierung der Ephemeridenorganisation gibt uns wieder einen neuen Fingerzeig, in der Wertung der Charaktere der Apterygoten nicht allzu einseitig auf das Primäre hinzuweisen. Wie ich an anderer Stelle¹⁰ ausgeführt habe, hat nur *Machilis* (Archaeognatha) ihren Ruf einigermaßen behaupten können. Aber die Bauart des Abdomens ist bei *Machilis* demjenigen der Ephemeridenlarven, oder sagen wir gewisser Palaeodictyopteren gegenüber zweifellos einseitig spezialisiert worden, was in weit höherem Maße natürlich für die andern Apterygoten zutrifft. Die Pterygoten stammen nicht von Apterygoten, sondern beide von demselben Ahnentypus ab. Daß beide aber stammverwandt und Angehörige einer einzigen »Klasse« sind, um einmal wieder an den durch Handlirsch begonnenen Streit um die Rangordnung der systematischen Kategorien innerhalb der Insekten zu erinnern, geht aus dem Nachweis der charakteristischen Apterygotenmandibel bei den Ephemeriden hervor, wodurch die tiefe, seither unüberbrückbare Kluft zwischen Apterygoten und Pterygoten ausgeglichen ist. Darüber in einem folgenden Aufsätze mehr.

Zusammenfassend wird also die morphologische Bedeutung der Ephemeridenkiemen durch folgende Tatsachen bestimmt:

- 1) Zurückführung der Kiemen auf die abdominalen Extremitätenanlagen des Embryos (Heymons).
- 2) Vergleichend-morphologischer Nachweis der abdominalen Subcoxa (Pleure) und des äußeren Intercoxalgelenkes.
- 3) Identifizierung der dorsoventral gerichteten indirekten »Kiemen-

¹⁰ Collembolen aus Südafrika nebst einer Studie über die I. Maxille der Collembolen. In: L. Schultze, Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika, ausgeführt in den Jahren 1903—1905. IV. Insecta. 1908.

muskeln« mit den gleich gelagerten thoracalen Subcoxalmuskeln und der direkten Kiemenmuskeln (Rotatoren) mit den coxalen (coxo-tergalen und coxo-subcoxalen) Pro- und Remotores.

4) Homologisierung der abdominalen Kiementracheen mit den thoracalen Beinracheen.

5) Vorhandensein eines mutmaßlichen »Außenastes« an der Kieme, die demnach in Analogie (oder gar Homologie) zu den Crustaceen-pleopoden als metamorphosierte Coxa interpretiert wird, bei Annahme einer Atrophie des Pleopod-Telopodits.

6) Die tergale Natur der Ephemeridenkiemen, für die Dürken eingetreten ist, läßt sich weder aus der Skelettbildung, noch aus der Muskulatur oder Tracheenversorgung ableiten.

8. Ist das Handeln der höheren Tiere und des Menschen mechanistisch verständlich?

Von Friedrich Dahl, Steglitz-Berlin.

eingeg. 15. November 1908.

In dieser so wichtigen Frage möchte ich die Resultate meiner Experimente an lebenden Tieren durchaus klar und für je den verständlich zum Ausdruck gebracht haben. Wenn O. zur Strassen meint¹, daß ich mich nicht klar ausgedrückt habe, so ist das für mich ein hinreichender Grund, noch einmal auf den Gegenstand zurückzukommen.

Den ersten Grund zur Unklarheit scheint das Wort »Psychologie« gegeben zu haben. ἡ ψυχή ist die Seele, der Geist. »Psychische Vorgänge« sind demnach die geistigen oder die Bewußtseinsvorgänge, im Gegensatz zu den körperlichen. — »Psychologie« nennen die Mechanisten diejenige Wissenschaft, welche sich mit den körperlichen Vorgängen im Gehirn beschäftigt und, wie sie ausdrücklich hervorheben, die Bewußtseinsvorgänge ganz außer acht lassen soll. — Ich verstehe diese Logik nicht. — Ich sehe ganz davon ab, ob die Bewußtseinsvorgänge nur eine bedeutungslose Begleiterscheinung der körperlichen sind oder nicht. Ich halte es auch für zulässig, daß ein Gehirnphysiologe die Bewußtseinsvorgänge ganz außer acht läßt. Psychologie aber bleibt einzig und allein die Beschäftigung mit den Bewußtseinsvorgängen, mögen diese wichtig sein oder nicht. Wenn ich auf diesem durchaus logischen Standpunkt stehe, so bin ich es jedenfalls nicht, der Unklarheit schuf.

Nun mein Standpunkt Autoritäten gegenüber. Von zur Strassen wird hervorgehoben, daß meine Ansicht mit der bedeutender neuerer Autoritäten in Widerspruch stehe, und daß er selbst sich mit seiner Ansicht in guter Gesellschaft befinde. Ich möchte demgegenüber scharf

¹ Zool. Anz. Bd. 33. S. 348f.