Herr **R. Heymons** machte folgende Mittheilungen **über die Lebensweise und Entwickelung von** *Ephemera vulgata* **L.**

Die eigenartigen Lebenserscheinungen der Ephemeriden, ihr rascher Uebergang von Wasser- zu Luftthieren, und die kurze Daseinsperiode der Imagines haben von jeher ein allgemeines Interesse in Anspruch genommen. Sehen wir von den älteren Autoren wie Swammerdam, Réaumur u. a. ab, so hat besonders Cornelius[1]) im Jahre 1848 eingehendere Mittheilungen über die Lebensweise der grössten deutschen Eintagsfliege, *Palingenia longicauda*, gemacht. Burmeister[2]) theilte gleichzeitig seine Beobachtungen über die Fortpflanzung von *Polymitarcys virgo* mit und stellte im Anschluss daran die Meinung auf, dass die Ephemeriden ihre Eier durch Platzen des Hinterleibes gebären sollten, und v. Siebold[3]) sowie Calori[4]) verdanken wir die Feststellung der interessanten Thatsache, dass es auch lebendig gebärende Ephemeriden giebt, indem *Chloëon dipterum* bereits ausgebildete Larven zur Welt bringen kann.

Die Angabe von Burmeister, dass beim Eierlegen eine Dehiscenz des Abdomens eintreten solle, wurde dann später von Palmén[5]) widerlegt, dessen im Jahre 1884 erschienenes Werk hauptsächlich die Anatomie der Genitalorgane behandelt. Endlich machte noch Eaton[6]) einige kurze Angaben über das Eierlegen der Ephemeriden. Dieser letztere Vorgang vollzieht sich in der Regel in der Weise, dass

---

[1]) Cornelius. Beiträge zur näheren Kenntniss der *Palingenia longicauda* Ol. Elberfeld 1848.

[2]) Burmeister, H. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Ephemeriden. D'Alton's Zeitung für Zool., Zoot. und Paläozool. vol. 1. 1848 (citirt nach Palmén).

[3]) Siebold, Th. v. Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere. Müller's Archiv f. Anat., Physiol. etc. Berlin. 1837.

[4]) Calori, L. Sulla generazione vivipara della *Chloe Diptera.* Nuovi Annali delle Scienze Naturali ser 2. vol. 9. Bologna 1848.

[5]) Palmén, J. A. Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Leipzig (W. Engelmann). 1884.

[6]) Eaton, M. A. A Revisional Monograph of Recent Ephemeridae or Mayflies. Transactions Linn. Soc. vol. III. London. 1883.

aus den am Hinterende des 7. Abdominalsegmentes gelegenen Geschlechtsöffnungen 2 cylindrische Eierpackete zum Vorschein kommen, welche das Weibchen in das Wasser fallen lässt. RÉAUMUR, PALMÉN und JOLY [1]) haben in ziemlich übereinstimmender Weise dieses Verhalten für *Polymitarcys virgo* geschildert.

Bei *Ephemera vulgata* vollzieht sich nach meinen Beobachtungen die Eiablage folgendermaassen. Bald nach der im Fluge vollzogenen Begattung quillt aus den weiblichen Geschlechtsöffnungen eine Anzahl kleiner weisslicher Eier hervor, deren Austritt augenscheinlich durch Kontraktionen der Hinterleibsmuskulatur bedingt wird. Durch das Hervortreten der Eier, die an den Geschlechtsöffnungen zunächst hängen bleiben, wird vermuthlich ein Reiz ausgeübt, welcher das Thier veranlasst, sich die Eier abzustreifen. Zu diesem Zwecke fliegt es über die Wasseroberfläche dahin und taucht mit erhabenen Schwanzborsten seine Hinterleibsspitze ein, wobei dann die ausgetretenen Eier sofort zu Boden sinken. Sind nach ein paar weiteren Flügelschlägen neue Eier hervorgequollen, so wiederholt sich der beschriebene Vorgang, das Weibchen senkt sich wieder und lässt einige Eier fallen. Auf diese Weise werden, indem das Weibchen unter tippenden Bewegungen von Strecke zu Strecke fliegt, die Eier vom Hinterleibe nach und nach abgespült.

Kann ein Weibchen nach vollzogener Begattung den Wasserspiegel nicht sogleich erreichen, oder hat es sich verflogen, was gar nicht selten vorkommt, so sieht man grosse wulstförmige Eiermassen dem Hinterleibe anhängen. Auch bei gefangenen Weibchen werden bei den krampfhaften Muskelkontraktionen und Körperbewegungen, die die Thiere ausführen, die Eier ziemlich schnell nacheinander ausgepresst. Das ist indessen nicht das normale Verhalten, und es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, dass manche der früheren Beobachtungen, nach denen die Eier klumpenweis fallen

---

[1]) JOLY, N. Études sur l'embryogénie des Éphémères, notamment chez la Palingenia virgo. Mémoires de l'Académie des sciences. Toulouse. 1876.

gelassen werden sollen, sich zum Theil dadurch erklären lassen, dass sie an eingefangenen Weibchen angestellt wurden.

Der Begattung geht ein Auf- und Niedertanzen der Ephemeriden in der Luft voraus. An diesem Tanzen betheiligen sich indessen nur männliche Individuen.

Die Eier sind bei *Ephemera* von ovoider Gestalt, etwa 0.3 mm gross und von einer klebrigen, im Wasser aufquellenden Gallerthülle umgeben. Sie bleiben infolge dessen im Wasser an Steinen, Pflanzentheilen etc. hängen. Ein Aufsatz an dem Micropylenende des Eies findet sich nicht.

Die Embryonalentwickelung, welche nach Joly bei *Polymitarcys* 6—7 Monate währt, nimmt bei *Ephemera* nur 10—11 Tage in Anspruch (bei einer Durchschnittstemperatur von 20—25° C.).

Der Keimstreifen legt sich am hinteren Ende des Eies an, er krümmt sich bald darauf mit seinem hinteren Abschnitt in den Nahrungsdotter ein und gewinnt damit eine hakenförmige Gestalt. Bei weiterem Wachsthum gelangt der Embryonalkörper immer tiefer in den Dotter, er übertrifft bald an Länge den grössten Durchmesser des Eies und ist dann gezwungen, S förmig sich einzukrümmen. Hierbei ist der Embryo mit Ausnahme der umfangreichen Scheitellappen vollständig von der Dottermasse umhüllt.

In der Form des Keimstreifens, der also bei *Ephemera* ein immerser ist, tritt eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den gerade so gestalteten Keimstreifen vieler Libelluliden zu Tage. Dass die hier beobachtete Bildung des Keimstreifens auch bei anderen Ephemeriden wiederkehrt, ist nach den allerdings nicht gerade sehr deutlichen Abbildungen von Calori und Joly vielleicht zu schliessen.

Eine Mittheilung über die frühen Stadien einer Ephemeride verdanken wir bis jetzt nur Burmeister, der am *Palingenia*-Ei drei Tage nach der Ablage einen zungenförmigen Keimstreifen beobachtete, welcher über $^2/_3$ der Eilänge sich erstreckte.[1]) Es geht hieraus leider nicht her-

[1]) Ich citire nach Zaddach, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliederthiere. I. Die Entwicklung des Phryganiden-Eies. Berlin. 1854.

vor, ob der Keimstreifen in diesem Falle ein superficieller oder ein immerser war.

Bei *Ephemera* vollzieht sich dann ein typischer Umrollungsprocess, durch welchen der Embryo wieder eine oberflächliche Lage an der Ventralfläche des Eies gewinnt.

Die hier besprochenen Verhältnisse lehren, dass die Embryonen der Ephemeren trotz der geringen Grösse der Eier im wesentlichen die gleichen Krümmungserscheinungen aufweisen, wie sie bei verwandten Insektengruppen (insbesondere bei Odonaten) anzutreffen sind.

Die Vermuthung, welche man früher an die Burmeister'schen Angaben geknüpft hat, dass die Ephemeriden gewissermaassen einen Uebergang von Insekten mit und solchen ohne Umrollung vermitteln dürften, hat sich nach den hier mitgetheilten Beobachtungen also nicht bestätigt.

Noch während der Embryo sich in der Dottermasse befindet, tritt die Segmentirung ein. Die Angabe von Joly, dass die Gliederung bei *Polymitarcys virgo* zuerst am Abdomen und erst später am Thorax sich geltend machen solle, erklärt sich dadurch, dass der französische Autor nur die späteren Stadien hierbei vor Augen gehabt hat. Bei diesen markiren sich die bereits schon viel früher entstandenen Körpersegmente allerdings deutlicher am Hinterende, während in der Körpermitte infolge der starken Anhäufung des Dottermaterials die Segmentgrenzen nicht so klar hervortreten können.

Es bilden sich bei *Ephemera* 11 Paar kleiner, flacher Extremitätenanlagen am Abdomen. Das letzte Paar wächst zu den lateralen Schwanzfäden aus, in denen man also die Homologa der cerci zu erblicken hat. Der mittlere dorsale Schwanzfaden ist als das verlängerte Tergit des 11. Abdominalsegmentes (und nicht als verlängerte lamina analis) zu betrachten [1]).

---

[1]) Ganz ähnliche Verhältnisse sind auch bei Odonatenlarven anzutreffen. Die drei äusseren Tracheenkiemen der Zygopteren und die drei grossen Schwanzstacheln der Anisopteren sind den genannten Schwanzfäden der Ephemeriden durchaus homolog, wie ich demnächst nachweisen werde.

Noch vor dem Ausschlüpfen entstehen die beiden Facettenaugen sowie 3 Ocellen. Alle 5 Augen sind stark pigmentirt und schimmern als schwarze Flecken durch die dünne Eischale hindurch.

Bemerkenswerth ist die Grösse der Ocellen. deren Pigment eine becherförmige Schale bildet. Sie sitzen anscheinend den Ganglia optica auf, werden aber von der eigentlichen Cerebralpartie innervirt. Die zusammengesetzten Augen sind anfangs relativ klein und bestehen nur aus etwa 8—9 Ommatidien.

Im Vergleich zu den Odonaten tritt in sofern ein Unterschied zu Tage, als bei diesen die Ausbildung der Ocellen erst im späteren Verlaufe der larvalen Entwickelungsperiode von statten zu gehen pflegt.

Wenn der Embryo seine völlige Reife erlangt hat, so wird die Eischale gesprengt, und zwar öffnet sich dieselbe mittelst eines Längsrisses, der an der Ventralseite des Eies vom vordern bis zum hinteren Ende desselben verläuft.

Der ganze Process des Ausschlüpfens nimmt etwa 1 Minute in Anspruch. Der Kopf des jungen Thieres erscheint zuerst, der hintere Abdominaltheil wird zuletzt aus der Eihülse herausgezogen.

Die eben ausgeschlüpfte Larve hat mit Einschluss der Schwanzfäden eine Länge von etwa 1 mm.

Die Schwanzfäden setzen sich aus 4 Gliedern zusammen. Die Basalglieder sind die kürzesten, aber kräftigsten und an ihrem distalen Ende dorsalwärts mit einem Halbringe starker, kurzer Stacheln besetzt. Die 3 folgenden Glieder sind zart und fein. Bei den beiden lateralen Schwanzfäden ist das zweite Glied mit 2, das dritte Glied mit einer langen Borste in der Nähe des distalen Endes besetzt, beim mittleren Schwanzfaden finden sich am 2. Gliede 2 solcher Borsten, während sie dem 3. Gliede fehlen. Alle drei Schwanzfäden laufen dann schliesslich noch an ihrer Spitze in 2 lange Endborsten aus.

Die Beine sind kräftig, das Endglied des zweigliedrigen

Tarsus stellt eine säbelförmig gekrümmte, zum Graben und Scharren geeignete Klaue dar.

Die Antennen setzen sich aus 5 Gliedern zusammen, die in ihrem Besatz mit Borsten etwas an die lateralen Schwanzfäden erinnern. Von den drei distalen Gliedern trägt das 1. eine mediale Borste, das 2. 3 Borsten und das Spitzenglied geht ebenfalls in 2 lange Endborsten aus.

Aeussere Tracheenkiemen sind noch nicht vorhanden. Das ganze Tracheensystem ist zwar schon angelegt, steht aber noch auf einer sehr primitiven Stufe der Ausbildung. Die Tracheenstämme bestehen nämlich nur aus Strängen langgestreckter, an einander gereihter Zellen. Luft ist in diesen Tracheenanlagen noch nicht enthalten. Die Respiration muss somit anfangs lediglich durch die Haut erfolgen, was bei der sehr geringen Grösse des Körpers und der Zartheit der Körperdecke wohl auch keine Schwierigkeiten bereitet.

Sieht man von dem Mangel, oder besser gesagt von dem völlig unentwickelten Zustande, in dem sich noch die Geschlechtsorgane befinden, ab, so sind indessen die inneren Organsysteme in ihren wesentlichsten Grundzügen bereits fertig gestellt.

In erster Linie gilt dies von der Muskulatur und dem Nervensystem. An das grosse Gehirn, an dem die sehr starke Entwickelung der lobi optici auffällt, schliesst sich eine aus 12 Ganglien bestehende Bauchkette an. Wir unterscheiden ein subösophageales Ganglion, 3 thorakale und 8 abdominale Ganglien. Von den Abdominalganglien hat sich das 1. an das 3. thorakale angeschlossen, das letzte, welches aus mehreren Einzelganglien hervorgegangen ist, ist das grösste.

Die einzelnen Ganglien der Bauchkette sind ziemlich dicht aneinander gerückt, so dass das ganze Bauchmark etwas koncentrirt und zusammengedrängt erscheint, es reicht nur bis ins 7. Abdominalsegment.

Das Herz ist in lebhaftesten Pulsationen begriffen, und zwar begann seine Thätigkeit schon vor dem Ausschlüpfen.

Auch die Schwanzfäden sind von einer Blutbahn durchzogen, und es lässt sich ohne Schwierigkeit in ihrem Innern eine langsame Bewegung der Blutkörperchen konstatiren.

Der Umlauf des Blutes im Körper wird übrigens noch durch die rasch auf einander folgenden, überaus lebhaften Bewegungen des Darmtraktus befördert, an dem man anfangs Kontraktionswellen in der Richtung von hinten nach vorn verlaufen sieht.

Der Mitteldarm ist anfänglich noch mit Dotter gefüllt. Die Angabe von Joly, dass die jungen Larven von *Polymitarcys* unmittelbar nach dem Ausschlüpfen mehrere, zum Leben jedenfalls unbedingt nothwendig erscheinende Organe (Nervensystem, Muskulatur, Cirkulationsapparat etc.) noch nicht besitzen sollten, wird sicherlich nicht als zutreffend zu betrachten sein.

Das Abdomen der jungen *Ephemera*-Larve ist zehngliedrig. Die Kontouren der einzelnen Abdominalsegmente sind nicht gleichmässig, sondern sie sind mit lateralen Vorsprüngen versehen, die an einzelnen Segmenten stärker hervortreten, als an anderen. Diese Vorsprünge sind besonders gut am 2.—7. Hinterleibssegmente ausgeprägt, sind etwas undeutlicher aber auch am ersten wie an den hintersten Segmenten vorhanden.

Untersucht man genauer, so ergiebt sich, dass die lateralen Vorsprünge, hauptsächlich die des 2.—7. Segmentes durch Hypodermisverdickungen hervorgerufen werden, welche unwillkürlich an die bekannten Imaginalscheiben vieler Insekten erinnern.

Die Entwickelungsgeschichte lehrt nun, dass die betreffenden Verdickungen, welche bereits bei den jüngsten Larven sich vorfinden, in der That aus dem Embryonalleben sich herleiten lassen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir in ihnen die letzten Ueberreste der embryonalen Extremitätenanlagen des Abdomens vor Augen haben.

Diese Extremitätenanlagen mussten naturgemäss bei der Umwachsung des Dotters sehr viel kleiner und unan-

sehnlicher werden, gleichwohl bilden sie sich aber nicht völlig zurück, sondern bleiben in den erwähnten seitlichen Hypodermisverdickungen erhalten.

Nach etwa 4 Tagen — vom Ausschlüpfen an gerechnet — tritt eine Häutung ein. Nach Abstreifung der Körperkutikula weist die Larve 6 Paar seitlicher Tracheenkiemen auf. Dieselben verdienen zunächst diesen Namen allerdings in sofern noch nicht, als sie keine Tracheen enthalten, sondern einfache zipfelförmige Hautausstülpungen darstellen.

Die Kiemenanhänge sind am 2.—7. Abdominalsegmente entstanden, und zwar auf Kosten der früher dort befindlichen Hypodermisverdickungen.

Da diese Verdickungen, wie oben gesagt, eine Beziehung zu den abdominalen Extremitätenanlagen erkennen liessen, so dürfen also mit einem gewissen Recht die Kiemenanhänge der *Ephemera*-Larve als Ausstülpungen oder Fortsätze der Extremitätenanlagen betrachtet werden.

In einer noch viel klareren und schöneren Weise ergiebt sich übrigens das gleiche Resultat bei gewissen Neuropteren. Meine Untersuchungen erstrecken in dieser Hinsicht sich auf *Sialis lutaria* und ich gedenke später hiervon eine eingehendere, mit Abbildungen begleitete Darstellung zu geben. Nur zur vorläufigen Orientirung theile ich schon jetzt Folgendes mit.

Die im Wasser lebende Larve von *Sialis* ist mit 7 Paar zipfelförmiger Tracheenkiemen ausgestattet, die sich bereits während des Embryonallebens an den ersten 7 Hinterleibssegmenten entwickeln. Hier bei *Sialis* lässt sich nun der allmähliche Uebergang, man kann sagen die durch ein starkes Auswachsen bedingte Umwandlung der abdominalen Extremitäten in Kiemenanhänge Schritt für Schritt verfolgen. In ihrem basalen Theile enthalten die *Sialis*-Kiemen auch noch dauernd einen schwach entwickelten Muskel, welcher sich von dem ursprünglichen Gliedmassenmesoderm herleitet, gerade wie die echte Beinmuskulatur aus den in die thorakalen Gliedmassenknospen eingedrungenen Mesodermbestandtheilen entstanden ist.

Die Tracheenkiemen der Sialiden sind also laterale, aus abdominalen Gliedmassen hervorgegangene Anhänge und nicht, wie man anzunehmen pflegt (HAASE[1]), einfache dorsale Hautausstülpungen.

Auch bei Ephemera haben die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen das sichere Resultat geliefert, dass die Kiemenanhänge ihrer ersten Anlage nach laterale Fortsätze sind. Sie kennzeichnen somit im Abdomen diejenigen Stellen, an denen sich im Thorax die Beine befinden.

Dieses Resultat kontrastirt ebenfalls mit der hergebrachten Meinung, der zufolge die segmentalen Tracheenkiemen der Eintagsfliegenlarven als dorsale oder rückenständige Anhänge zu betrachten sind. Für *Ephemera* ist dies keinesfalls richtig, man wird vermuthlich aber annehmen dürfen, dass auch bei anderen Ephemeriden, bei denen die Bildung der Kiemenanhänge bisher noch ununtersucht geblieben, sich dieselbe in ähnlicher Weise vollzieht, wie bei *Ephemera* (und *Sialis*). Voraussichtlich werden bei den Larven der Eintagsfliegen überhaupt im allgemeinen die durch besondere segmentale Muskeln beweglichen Kiemenfortsätze ab origine laterale Körperanhänge darstellen.

Eine prinzipielle Uebereinstimmung der Tracheenkiemen von *Sialis* und *Ephemera* liegt wohl auf der Hand, und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich in beiden homologe Bildungen erblicke.

Auf die Beziehung der *Sialis*-Kiemen zu den Ephemeridenkiemen ist man auch schon seit langem aufmerksam geworden. Von Interesse ist in dieser Hinsicht der Ausspruch von PICTET[2]) im Jahre 1836 über die gegliederten Sialidenkiemen: „Je dois aussi faire remarquer ici que ces articulations viennent confirmer l'opinion de ceux qui voient dans ces appendices abdominaux l'analogue des pattes

---

[1]) HAASE, E. Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morphol. Jahrbuch. vol. 15. 1889.

[2]) PICTET, F. J. Mémoire sur le genre Sialis de Latreille etc. Annales sciences nat. sér. 2. vol. 5. 1836.

du thorax. Ces filets articulés établissent un passage entre les pattes et les organes plus simples des Ephémères et des Phryganes."

Die Urformen der jetzigen Insektenwelt werden wohl vermuthlich polypode Thiere von myriopodenähnlichem Aussehen gewesen sein, die gleichmässig an allen Körpersegmenten ein Gliedmassenpaar trugen. Als eine Arbeitstheilung innerhalb verschiedener Körperregionen hervortrat, als eine Trennung von Thorax und Abdomen sich geltend machte, da verschwanden sicherlich nicht mit einem Male die am Hinterleibe vorhandenen Gliedmassenanhänge, sie passten sich vielmehr besonderen Funktionen an, und das dem Körper an dieser Stelle zur Verfügung stehende Bildungsmaterial wurde dazu verwendet, um je nach Bedarf Fortsätze von verschiedenartiger Form und Leistung hervorzubringen.

Bei den auf dem Lande verbliebenen Insekten mit ihrer vorzugsweise kriechenden oder kletternden Lebensweise behielten die abdominalen Gliedmassen vielleicht noch längere Zeit hindurch ihre ursprüngliche lokomotorische Bedeutung bei. Die als styli oder Abdominalgriffel bezeichneten Anhänge, die man noch jetzt bei vielen niederen Insekten antrifft, sollen ja in vielen Fällen die Fortbewegungen des Thieres direkt unterstützen, und dass man die styli auch thatsächlich als Ueberreste ehemaliger, echter Gliedmassen auffassen darf, habe ich auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Ergebnisse in einer kürzlich erschienenen Arbeit[1]) nachzuweisen versucht.

Aber selbst bei den Landinsekten ist als Ueberbleibsel der ehemaligen Extremität wohl nicht ausschliesslich immer nur ein griffelförmiger, zur Lokomotion dienender Hypodermisfortsatz erhalten geblieben, sondern es gingen aus dem Extremitätenmaterial vielleicht auch noch gewisse Respirationsorgane hervor. Es ist wenigstens wahrscheinlich, obwohl noch nicht erwiesen, dass die einstülpbaren Bläschen oder Blutkiemen der Thysanuren und anderer

[1]) Heymons, R. Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Morphol. Jahrbuch. vol. 24. 1896.

niederer Tracheaten mit den abdominalen Gliedmassenknospen in einem gewissen Zusammenhange stehen. Mit den embryonalen Pleuropoden am ersten Abdominalsegment der Orthopteren und Rhynchoten ist seitens der genannten vesiculae abdominales eine gewisse Aehnlichkeit kaum zu verkennen. An anderen Segmenten erfuhren wiederum die ehemaligen Extremitäten des Abdomens eine Umgestaltung in Sinnesapparate besonderer Funktion (cerci der Orthopteren) oder in Waffen (forcipes der Dermapteren).

Bei denjenigen Urinsekten nun, welche sich an ein Wasserleben anpassten, wird die ursprünglich lokomotorische Bedeutung der Abdominalanhänge wohl sehr viel früher in den Hintergrund getreten sein, während gleichzeitig für die Umwandlung der Gliedmassen in Respirationsorgane die günstigsten Bedingungen gegeben waren.

Als Nachkommen solcher, einer amphibiotischen Lebensweise huldigenden Insekten, haben wir wohl ohne Zweifel die oben genannten Sialiden und Ephemeriden anzusehen. Nun, bei *Sialis* erinnern die fadenförmigen, gegliederten Kiemen sowohl genetisch wie anatomisch noch am ehesten an den ursprünglichen Zustand. Die in ihnen enthaltene rudimentäre Muskulatur deutet unverkennbar auf den ehemaligen Gliedmassencharakter hin.

Bei den Ephemeridenlarven bei ihrem ausgesprochenen Wasserleben ist die Ausbildung der segmentalen Respirationsanhänge eine äusserst mannigfache und reiche geworden, ihre Abstammung von Gliedmassen dagegen mehr verwischt und nur noch in bestimmter Beziehung ontogenetisch nachweisbar.

Interessant ist jedenfalls, dass die Ephemeridenkiemen unabhängig von ihrer späteren Gestaltung stets noch in gleicher Form zur Anlage zu kommen scheinen.

Die blattförmigen Kiemen von Chloëon werden nach den Mittheilungen von LUBBOCK[1]) ebenso in Gestalt ein-

---

[1]) LUBBOCK, J. On the Development of Chloëon dimidiatum. Transactions Linn. Soc. vol. 24. London 1864.

facher zipfelförmiger Ausstülpungen gebildet, wie wir es hier bei den später zweiästig werdenden, gefiederten Kiemen von *Ephemera vulgata* gesehen haben.

In dieser ursprünglichen Gestaltung als einfache drehrunde, ungetheilte und unverästelte Hautfortsätze spricht sich auch noch eine Uebereinstimmung mit den anfangs gerade so geformten Kiemen von *Sialis* aus.

Nach diesen Erörterungen, in denen ich meine persönliche Ansicht von der phylogenetischen Entwicklung der Ephemeridenkieme niedergelegt habe, will ich noch kurz eine Theorie berühren, welche die Ableitung des Insektenflügels von Ephemeridenkiemen zum Gegenstande hat.

Es ist zuerst besonders von LUBBOCK [1]) und andeutungsweise auch schon von GEGENBAUR [2]) die Ansicht ausgesprochen worden, dass man als Ausgangsform aller geflügelten Insekten ein ephemeridenartiges, im Wasser lebendes Geschöpf anzusehen habe, das an allen Körpersegmenten, sowohl des Abdomens wie des Thorax, ein Paar rückenständiger, blattförmiger Tracheenkiemen trug. Aus den am Brustabschnitt befindlichen Kiemenanhängen sollen dann im Laufe der Zeit Flugwerkzeuge geworden sein.

Diese Theorie findet trotz der zahlreichen Schwierigkeiten und Bedenken und trotz der mannigfachen Einwände, welche gegen sie bereits erhoben sind, noch bis auf den heutigen Tag ihre Vertreter.

Sie geht von zwei Voraussetzungen aus, auf welche die oben mitgetheilten ontogenetischen Befunde ein gewisses Streiflicht zu werfen, vielleicht im Stande sind.

Als Urform der geflügelten Insekten hätten wir ein ephemeridenartiges Thier mit dorsalen (und nothwendiger Weise auch plattenförmigen) Kiemenanhängen an allen Segmenten des Rumpfes zu betrachten. Das Auftreten von entsprechenden Kiemenanhängen an allen beliebigen Körper-

---

[1]) LUBBOCK, J. Ursprung und Metamorphosen der Insekten. Deutsch von W. SCHLÖSSER. Jena 1876.

[2]) GEGENBAUR, C. Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig (W. ENGELMANN) 1859.

segmenten ist a priori natürlich nicht von der Hand zu weisen, indessen ist zu berücksichtigen, dass bisher noch keine einzige Ephemeridenlarve mit thorakalen Tracheenkiemen aufgefunden ist.

Diese Thatsache steht mit meiner Auffassung im Einklang, dass wir die Tracheenkiemen der Ephemeriden als Derivate ehemaliger abdominaler Extremitäten anzusehen haben. Augenscheinlich haben die auf diese Weise zur Entwicklung gekommenen Abdominalkiemen vollständig zur Erzielung des nothwendigen Gasaustausches genügt, so dass thorakale Respirationsorgane nicht nothwendig wurden.

Die zweite Voraussetzung der genannten Theorie besteht darin, dass wir in den Ephemerenkiemen dorsale Anhänge zu erblicken haben. Dies trifft für die Abdominalkiemen, soweit *Ephemera* in Betracht kommt, jedenfalls nicht zu, und wenn wir annehmen, dass wirklich einmal vorweltliche Ephemeridenlarven auch an den Thoraxbeinen entsprechende Kiemenanhänge zur Entwicklung brachten, so müssen wir zu der weiteren Hypothese greifen, dass diese Anhänge dann nachträglich rückenständig geworden seien und zu Flugwerkzeugen sich umgestaltet hätten. Für solche Anschauungen fehlt gegenwärtig noch der Boden.

Eine Homologie zwischen den abdominalen Tracheenkiemen und den thorakalen Flügelansätzen erscheint, soweit entwicklungsgeschichtliche Ergebnisse in Betracht gezogen werden können, jedenfalls nicht begründet. Denn während eben die Abdominalkiemen ihrer Genese nach laterale Anhänge sind, die mit ehemaligen Extremitäten in Beziehung stehen, so kommen die Flügelscheiden erst sehr viel später zum Vorschein und stellen Fortsätze gewisser Dorsalschilder des Thoraxabschnittes dar.

Hierzu tritt dann noch die verschiedenartige Versorgung mit Muskeln bei Flügeln und Kiemen. Die Kiemenmuskulatur der Ephemeridenlarven (z. B. Chloëon) wird von den ventralen Längsmuskelzügen des Abdomens geliefert, welche je ein Bündel zur Kiemenbasis abgeben. Die Flugmuskulatur hat hiermit nichts zu thun, sondern verdankt bei den

Ephemeriden einem ganz anderen Muskelsysteme, nämlich den dorsoventralen Thoraxmuskeln, ihren Ursprung.

Aus allen diesen Gründen bin ich geneigt, der neuerdings auch in dem Lehrbuch von KORSCHELT und HEIDER[1]) vertretenen Ansicht zuzustimmen, dass der Insektenflügel nicht aus Ephemeridenkiemen seine Entstehung nahm, sondern dass die Flügel aus selbständigen Verbreiterungen und Verlängerungen der Rückenschilder von Meso- und Metathorax hervorgegangen sind.

Diese Verbreiterungen werden ursprünglich wohl als fallschirmartige Einrichtungen beim Springen gedient haben, ob sie dann ausserdem vielleicht auch noch irgend eine respiratorische Bedeutung einmal gehabt, steht dahin, in dieser Hinsicht wird man kaum über Vermuthungen hinauskommen.

Die Paläontologie liefert uns für die berührten Fragen keine Aufklärung. Wir wissen nur, dass die Ephemeriden mit zu den ältesten fossilen Insekten gehören, doch steht fest, dass gleichzeitig mit ihnen auch bereits geflügelte Landinsekten vorhanden waren, ja letztere sind sogar aus noch etwas früheren Formationen bekannt geworden.

Jedenfalls liegt gegenwärtig kein Grund zu der Annahme vor, dass im Wasser lebende ephemeridenartige Thiere die Urformen gewesen seien. Der anscheinend ursprüngliche Charakter, der bei den heutigen Eintagsfliegen in der Duplizität der äusseren Geschlechtsöffnungen zu Tage tritt, darf in seiner Bedeutung auch nicht überschätzt werden. Es ist vielleicht nicht unmöglich, dass der bei anderen Tracheaten vorhandene ektodermale Endabschnitt der Leitungswege, hier nur sekundär einer Rückbildung anheim gefallen ist.

In vieler anderer Beziehung weisen die Ephemeriden noch unverkennbare Spuren ihrer Abstammung von Land- und Luftthieren auf. In dieser Hinsicht mache ich auch noch auf die Eingangs erwähnte Kopulation in der Luft

[1]) KORSCHELT und HEIDER. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 2. Heft. Jena (G. FISCHER) 1892.

aufmerksam, die bei Individuen mit verletzten oder stark beschädigten Flügeln mechanisch eine Unmöglichkeit wird. Das zur Begattung nothwendige Schwärmen in der Luft scheint mir möglicherweise eine alt vererbte Eigenthümlichkeit zu sein.

Sehen wir doch auch, dass die von Landthieren abstammenden Pinnipedien zum Fortpflanzungsgeschäft ans Land gehen, während die von Wasserthieren herstammenden Amphibien sich zu diesem Zwecke ins Wasser zurück begeben. Es ist vielleicht nicht ganz ausgeschlossen, dass bei den Eintagsfliegen die Kopulation in der Luft ebenfalls eine Reminiscenz an das entsprechende Verhalten einer früheren bereits mit Flügeln versehenen und am Lande lebenden Urform darstellt.

Das Tracheensystem entsteht bei den Ephemeriden jedenfalls wie bei allen echten Land- und Luftarthropoden durch Einstülpungen, und wenn es dann während der larvalen Periode zu einem geschlossenen wird, so haben wir wohl auch darin wiederum nur eine spezielle Anpassung an die eigenartige Lebensweise unserer Thiere zu erblicken, denn das Tracheensystem wird seiner ursprünglichen Bedeutung gemäss wohl sicherlich bei allen Tracheaten anfänglich ein geöffnetes gewesen sein.

Ich halte also, um das gesagte noch einmal kurz zusammenzufassen, die dem Wasserleben adaptirte Ephemeridengruppe für eine von bereits geflügelten, luftathmenden Thieren herstammende Insektenabtheilung; sie aber als Ausgangstypus der heutigen flügeltragenden Insekten anzusehen, dafür scheint mir um somehr die Veranlassung zu fehlen, als zwischen flügellosen und geflügelten Landinsekten *(Thysanura-Orthoptera)* noch heutzutage ein allmäliger Uebergang sich nachweisen lässt.

SITZUNGS-BERICHTE

DER

GESELLSCHAFT NATURFORSCHENDER FREUNDE

ZU

BERLIN.

JAHRGANG 1896.

BERLIN.
In Commission bei R. Friedländer und Sohn.
NW. Carl-Strasse 11.
1896.