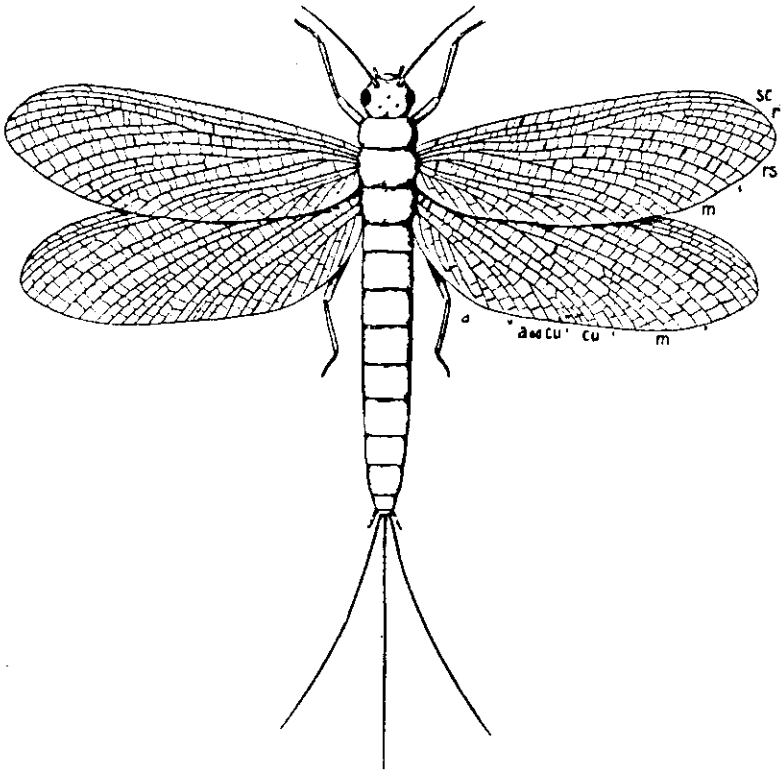
1929

# Erste Überordnung der Pterygogenea: Ephemeroidea

(Von Anton Handlirsch in Wien)



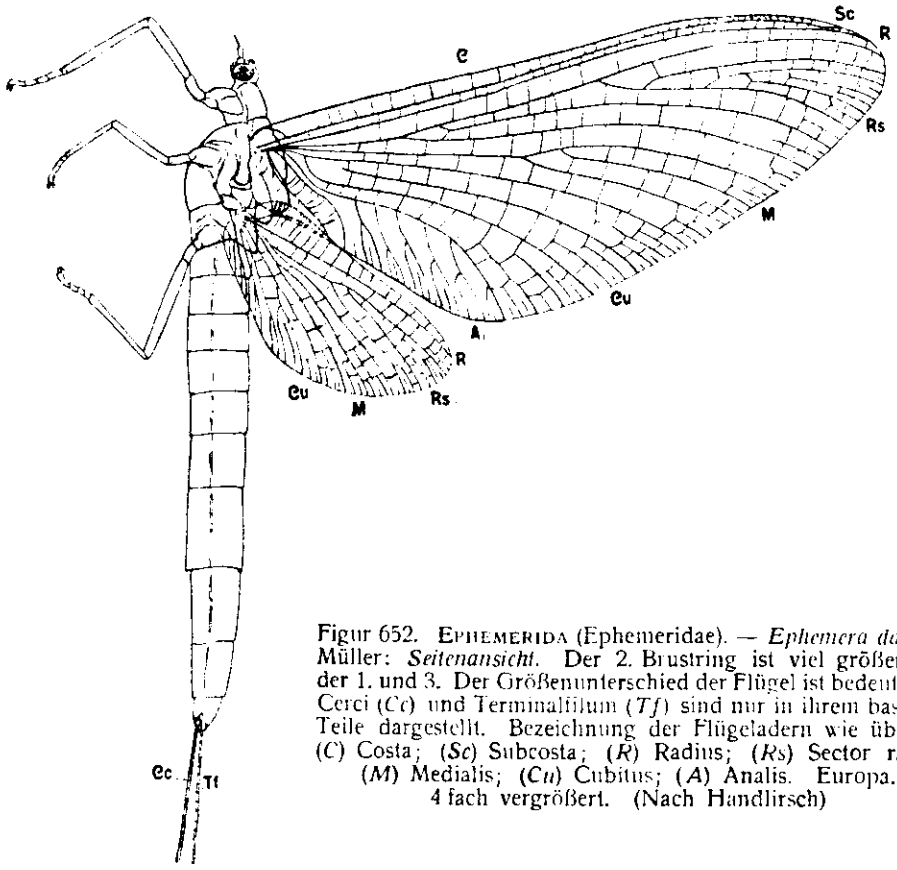

Figur 651. Protephemeroidea (Triplosobidae). — *Triplosoba pulchella* Brongniart. Man beachte die gleich großen Vorder- und Hinterflügel mit ihrem noch sehr ursprünglichen Geäder, in welchen aber doch schon einige Längsadern als Schaltsektoren ausgebildet sind. Am Hinterende ist zwischen den Cerci ein Terminalfilum erhalten. Bezeichnung der Adern wie üblich. (*sc*) Subcosta; (*r*) Radius; (*rs*) Sector radii; (*m*) Medialis; (*cu*) Cubitus; (*a*) Analis. Oberkarbon, Frankreich. (Vergrößerte Rekonstruktion nach Handlirsch)

In diese Reihe gehören die den Palaeodictyopteren noch sehr nahe stehenden Protephemeroidea (Figur 651) der Karbonformation und die im oberen Paläozoikum beginnenden, aus ihnen abzuleitenden Eintagsfliegen oder Ephemeriden im engeren Sinne.

## 1. Ordnung der Pterygogenea:
## EPHEMERIDA
## (= AGNATHA = EPHEMEROPTERA = PLECTOPTERA)
## = EINTAGSFLIEGEN

Erforschungsgeschichte

Die Insecten dieser Ordnung wurden von LINNÉ und den ANDEREN ALTEN AUTOREN mit vielen anderen Typen zusammen in die Gruppe der »Neuroptera« oder Netzflügler gestellt bis zu Beginn des vorigen Jahrhundertes LATREILLE und LEACH, dann BURMEISTER, ERICHSON und GERSTÄCKER die Zerlegung der alten unnatürlichen Ordnung durchführten und die Heterometabolen von den Holometabolen auch unter den




Figur 652. EPHEMERIDA (Ephemeridae). — *Ephemera danica* Müller: *Seitenansicht*. Der 2. Brustring ist viel größer als der 1. und 3. Der Größenunterschied der Flügel ist bedeutend. Cerci (*Cc*) und Terminalfilum (*Tf*) sind nur in ihrem basalen Teile dargestellt. Bezeichnung der Flügeladern wie üblich: (*C*) Costa; (*Sc*) Subcosta; (*R*) Radius; (*Rs*) Sector radii; (*M*) Medialis; (*Cu*) Cubitus; (*A*) Analis. Europa. 4 fach vergrößert. (Nach Handlirsch)

netzaderigen Formen trennten. Aber noch längere Zeit versuchte man eine engere Verbindung wenigstens zwischen den amphibiotischen Odonaten und Ephemeriden als »Amphibiotica« aufrechtzuhalten, bis man endlich erkannte, daß auch hier nur ein Parallelismus und keine phyletische Beziehung vorliege. Auch die alte Gruppe »Subulicornia«, für die in jüngster Zeit wieder LAMEERE eintrat, kann als aufgegeben betrachtet werden.

Die gründlichste Bearbeitung der Eintagsfliegen verdanken wir A. E. EATON (1888), doch bleibt noch viel Arbeit zu leisten, da diese schlecht zu präparierenden Objekte meist wenig Beachtung bei den Sammlern finden.

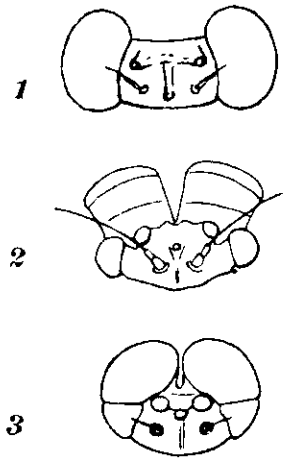
Definition

Heterometabole, im reifen Zustande immer flugfähige, aber schlecht fliegende Tiere mit schlankem Körper, an dessen Ende immer sehr lange, vielgliederige Cerci und meist auch noch ein unpaariges Terminalfilum erhalten sind. Die Fühler sind kurz,

pfriemenförmig, die Flügel immer mit mehr oder minder reichem, netzartigem Geäder versehen, in der Ruhe vertikal aufgestellt, nicht gefaltet, die hinteren kleiner. Mundteile reduziert, Augen sehr gut entwickelt. Larven stets mit abdominalen Kiemengliedmaßen und normal entwickelten 3 Kieferpaaren, im letzten Stadium bereits fliegend (Subimago).

In bezug auf die Körpergestalt herrscht in dieser Gruppe nur geringe Mannigfaltigkeit: es sind immer mäßig schlanke Tiere mit kleinem Kopf, der nur geringe Beweglichkeit besitzt, mit unscheinbaren Fühlern, deren kurze, dicke Basalglieder eine gegliederte Borste tragen, an welcher keine besonderen Riechorgane ausgebildet zu sein scheinen. Die Augen sind immer gut entwickelt und von eigenartigem Bau. An den 3 Stirnaugen finden wir die Cornealinse durch in vertikaler Richtung mächtig entwickelte Corneagenzellen ersetzt, also Morphologie Imago

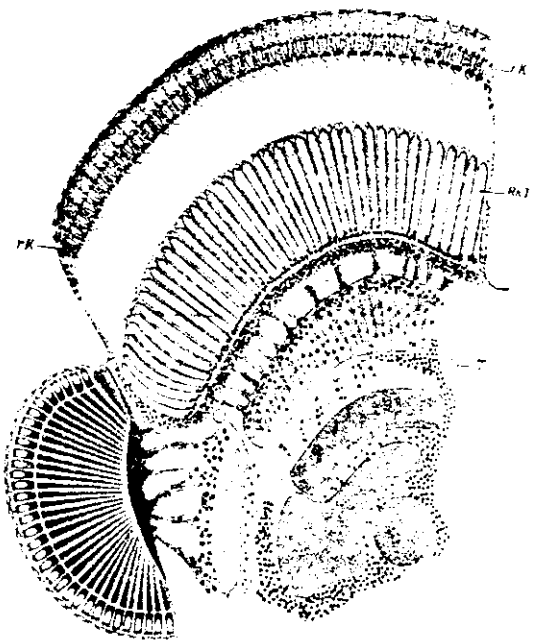
Figur 653. Ephemerida (Ephemeridae). — *Heptapenia venosa* Eaton: *Frontalschnitt durch die seitliche Ozelle (Einzelauge).* Die Linse wird aus den unter der dünnen Cornea (*Co*) liegenden stark verlängerten Corneapenzellen (= Hypodermiszellen (*hyp.*) gebildet, deren Kerne (*ck*) in der Tiefe liegen. Von einem Pigmentbecher (*Pg*), der nur distal eine Öffnung zeigt, eingehüllt, liegen die zahlreichen Sehzellen derart angeordnet, daß ihre Kerne (*Sek*) distal von den Rhabdomen (*Rh*) stehen. In der Tiefe folgt dann die Schichte der Tapetumzellen mit ihren Kernen (*tpk*). Unter dem Becher folgt dann der Sehnerv (*no*). Vergrößert. (Nach Link)




Figur 654. Ephemerida (Ephemeridae). — *Köpfe von vorn gesehen:* von **1**, *Ephemera-Spezies: mit relativ einfachen Facettaugen und Stirnaugen.* **2**, *Centroptilum: Männchen;* ein Teil der Facettaugen an Stielen emporgehoben, daher scheinbar 4 Augen vorhanden; die Stirnaugen (Ozellen) sehr groß. **3**, *Ephemerella: Männchen;* die Facettaugen geteilt, in der oberen Hälfte stark gewölbt (sogenannte Turbanaugen); die Ozellen sehr groß. Vergrößert. (Nach Handlirsch)

wohl das einzige Beispiel einer aus Zellen gebildeten Linse; die Sehzellen sind in einen Tapetumbecher eingeschlossen, der nur distal eine Öffnung besitzt, unter welcher eine spaltartige Teilung der Sehzellenmasse zu bemerken ist; die zahlreichen Rhabdome umgeben ringförmig den Körper der Sehzellen (Link 1908, Seiler, Reitzenstein, Carrière, Hesse) (Figur 653). Auch die stets gut ausgebildeten Facettenaugen zeigen allerlei Eigentümlichkeiten. Sie sind bei den Männchen meist viel besser entwickelt als bei den Weibchen; die

Facetten sind in den einzelnen Teilen des Auges sehr verschieden, und manchmal kommt es, wie zum Beispiel bei *Cloë*, zu einer vollkommenen Teilung des Auges in eine vordere und hintere Hälfte, von denen die erstere sogar an Stielen vortreten kann, wie zum Beispiel bei *Centroptilum* (Zimmer, 1898). Die Augen sind im ganzen nach dem eukonen Typus gebaut. Die Cornealinse ist bikonvex und besteht aus einem stärker lichtbrechenden äußeren und einem schwächer brechenden inneren Teil, die zusammen etwa einem achromatischen Systeme entsprechen. Die Haupt- und Nebenpigmentzellen, welche das Ommatidum umgeben, zeigen verschiedenes Pigment. Bei jenen Formen, welche, wie zum Beispiel *Cloëon, Potamanthus und andere*, im männlichen Geschlechte geteilte, sogenannte »Turbanaugen« besitzen, sind so auffallende Unterschiede in der Bildung der wesentlichen Teile eingetreten, daß man füglich von 4 selbständigen Augen sprechen könnte, denn die Funktion der einzelnen Teile ist eine ganz verschiedene geworden. Das »Stirnauge« (Turbanauge) liefert ein Superpositionsbild, das Seitenauge dagegen ein Appositionsbild. Ersteres eignet sich besonders zum Sehen in schwachem Lichte. Durch die Ausbildung zahlreicher »Nebenstäbchen« wird die Zahl der perzipierenden Elemente stark vermehrt und sowohl das Sehen in der Dunkelheit als das Erkennen von Bewegungen erleichtert (Figur 654, 655).




Figur 655. EPHEMERIDA (Ephemeridae). — *Cloëon fuscatum* Linnaeus: *Männchen. Schnitt durch ein geteiltes Facettenauge.* Im oberen Teile des eukonen Auges sind die Keile viel länger gestreckt als im unteren, die Kristallkegel, von denen am Rande einige rudimentär geworden sind (*rk*), weit vom Rhabdomenteil der Retinulae (*RhT*) entfernt. Einige Tracheen (*T*) sind im Querschnitt getroffen. Stark vergrößert. (Nach Zimmer)

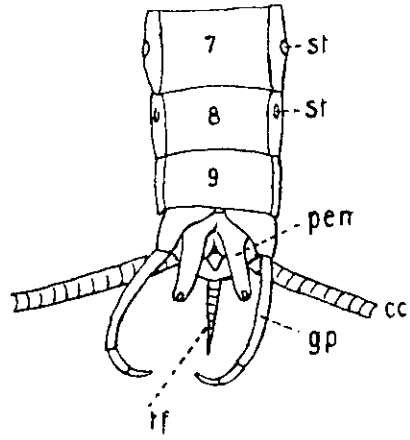
Die Mundorgane sind bei den Imagines funktionslos und auf kleine Lappen und Zäpfchen reduziert, doch ist die Mundöffnung nicht verschlossen.

Die 3 Segmente des Thorax sind nicht ganz fest aneinandergekittet; das 1., der Prothorax, ist ziemlich klein, von vereinfachtem Bau, aber doch mit einer gewissen Gliederung des Sternalteiles; der Mesothorax, der die stets größeren Vorderflügel trägt, ist am größten und läßt auch in seinem großen Tergalteile eine deutliche Gliederung in mindestens 3 Teile erkennen, seine Pleurite sind nicht besonders groß, dagegen tritt der fast sanduhrartig geformte Sternalteil stark hervor; verhältnismäßig klein ist der Metathorax, dessen Flügel ja bei den rezenten Formen immer kleiner sind, als jene des Mesothorax: er gleicht von oben gesehen einem Abdominalsegmente.

Die Beine sind immer zart, selten gleich lang; oft sind, besonders bei den Männchen, die Vorderbeine stark verlängert und werden nach Art von Tastern

oder Fühlern vorgestreckt. Die Hüften sind frei und ziemlich groß, die Trochanteren lang, die Tarsen normal noch 5gliederig, doch oft auf 4 oder auch weniger Glieder beschränkt.

Die beiden Flügelpaare sind immer von gleicher Beschaffenheit, aber bei den Gegenwartsformen immer von verschiedener Größe; die Reduktion der Hinterflügel ist oft sehr weit vorgeschritten, so daß die Tiere 2flügelig erscheinen. Bei *fossilen Formen aus dem Perm und selbst noch aus dem Jura* finden wir beide Flügelpaare oft noch gleich groß. Über die Deutung des Flügelgeäders herrschen unter den Autoren noch einige Meinungsverschiedenheiten, welche durch die irrtümliche Annahme einer Kreuzung des Sector radii mit der Medialis (vergleiche *Odonaten*) hervorgerufen wurde. Ich glaube aber jetzt doch mit Lameere und anderen Forschern annehmen zu dürfen, daß die Aufeinanderfolge der Adern keine andere ist, als bei den Ur-Insecten. Costa, Subcosta und Radius sind einfache Adern, bilden keinen Nodus und kein Flügelmal und lassen sich meist bis fast zur Spitze verfolgen. Der Sector radii entspringt sehr nahe der Basis, was jedenfalls ein ursprünglicher Charakter ist, und nimmt im Flügel mehr Raum ein als die schwächer verzweigte Cubital- und Medialader. Charakteristisch ist, daß mehr oder minder viele Äste der Längsadern den Charakter von Schaltsektoren zeigen, also entweder aus Queradern entspringen oder ohne Verbindung mit den Hauptästen bleiben. Die Zahl der Queradern und Längsaderäste ist großen Schwankungen unterworfen. Die Flügel lassen sich nur in dorsoventraler Richtung bewegen, werden in der Ruhe nach oben geklappt, so daß sie mit den Dorsalseiten aneinanderliegen. Ein Falten oder flaches Zurücklegen über das Abdomen wurde nicht beobachtet.




Figur 656. EPHEMERIDA (Ephemeridae). — *Palingenie-Spezies: Ventralseite der Endhälfte des Hinterleibes eines Männchens.* Man sieht die Sternite der Segmente 7 und 8 und daneben in der Bindehaut die Stigmen dieser Segmente (*st*). Am Hinterende des 9. Segmentes sitzen die Gonopoden (*gp*), zwischen denen der geteilte Penis (*pen*) mit seinen 2 Genitalöffnungen hervorragt. Das Terminalfilum (*tf*) ist reduziert und von den langen Cercis (*cc*) sind nur die Basalteile gezeichnet. Vergrößert. (Nach Handlirsch)

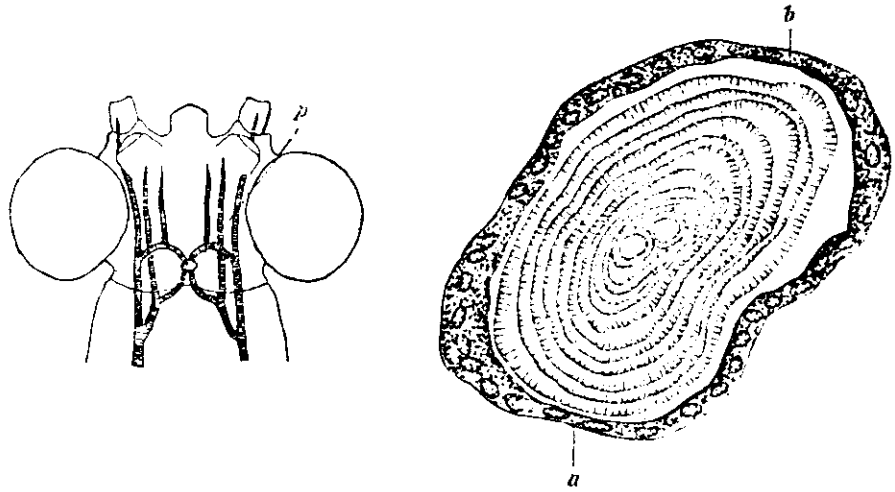
Der Hinterleib ist mehr oder minder schlank, meist recht homonom segmentiert, doch gibt es Formen, wie *Oniscigaster*, bei welchen eine Anzahl der Segmente noch mit pleuralen Erweiterungen versehen ist, während solche bei den meisten Formen bereits verschwunden sind. Hier finden wir dann zwischen den stärker gewölbten Tergiten und flacheren Sterniten nur eine schmale Bindehaut, in welcher die Stigmen liegen. Hinter dem gut entwickelten 10. Segmente finden wir auf dem reduzierten 11. immer die 2 sehr dünnen und langen, vielgliederigen Cerci und dazwischen dorsal ein unpaariges, gegliedertes Terminalfilum, welches manchmal noch so lang ist wie die Cerci, manchmal aber sehr verkürzt. Im männlichen Geschlechte trägt das 9. Sternit 1 Paar aus mehreren Gliedern bestehende Gonopoden, zwischen denen der geteilte, mit 2 Ausführungsöffnungen versehene Penis liegt. Dahinter sieht man noch die 3 Klappen des Telson.

Im weiblichen Geschlechte sind dagegen keine äußeren Geschlechtsanhänge erhalten, und die Genitalöffnung besteht in einer Spalte zwischen Segment 7 und 8 (Figur 656).

Das relativ zarte Integument trägt keine auffallenden Haar- oder Schuppenbildungen und anscheinend auch kaum stärkere Sinnesborsten. Bunte Farben kommen noch kaum vor, sondern nur gelbe, braune oder graue Zeichnungen primitiver Art.

Von einigen Formen, wie zum Beispiele *Teloganodes* aus Ceylon und den Männchen von *Caenis*, wird behauptet (Sharp), daß sie ein Leuchtvermögen besitzen.

Das Nervensystem ist meist gar nicht konzentriert und zeigt bis zu 11 postcephale Ganglien, manchmal allerdings erfolgt eine stärkere Konzentration,




Figur 657. EPHEMERIDA (Ephemeridae). — *Ephemera vulgata* Linnaeus: *das Palménsche Organ.* Links: Kopf und Thorax mit den Haupttracheen. Bei (*p*) das Palménsche Organ. Rechts: das Organ, stärker vergrößert. Bei (*a*) und (*b*) Stellen mit dünnerem Epithel der Blase, in welcher die konzentrischen Chitinschichten liegen. (Nach Groß, aus Schröder)

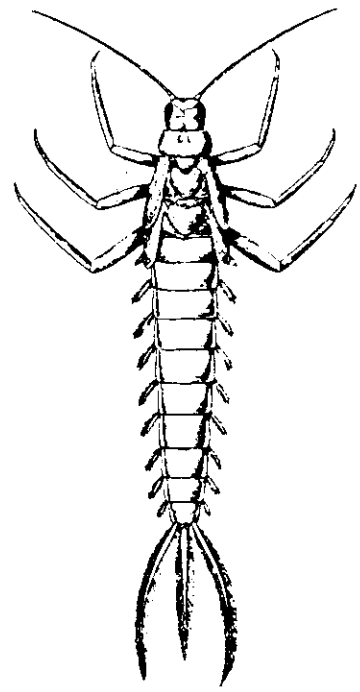
die sogar zu einer Verschmelzung der thorakalen und abdominalen Ganglien in eine Masse führen soll — zum Beispiel bei *Prosopistoma*. Das Herz ist langgestreckt. Die Tracheen sind gut entwickelt und besitzen normal 2 thorakale und 8 abdominale Stigmenpaare. Das Tracheensystem des Kopfes bildet an der Vereinigungsstelle zweier Hauptäste das sogenannte Palménsche Organ (Gross, 1903 bis 1904), eine Blase mit konzentrischen Schichten der Tracheenintima ausgefüllt, die bei der Häutung nicht abgeworfen werden können (Figur 657). Es ist sehr fraglich, ob es sich hier um ein Sinnesorgan handelt. Bei den Imagines ist der Darm eigenartig modifiziert und bildet einen Gasballon mit durch Muskeln zu verengendem Schlund als Eingang. Malpighische Gefäße zahlreich.

Die Geschlechtsorgane sind durch Reduktion des ektodermalen Teiles stark modifiziert. Die Hoden bilden lange Säcke, welche in die Vasa deferentia auslaufen, die in dem geteilten Penis paarig ausmünden. An den Ovarien finden wir einseitig angeordnet eine sehr große Zahl kleiner panoistischer (holoistischer) Ovariolen, die in den als Calyx funktionierenden Sack münden, welcher in den Ovidukt ausläuft. Weder Bursa copulatrix, noch ein Receptaculum, noch eine

Samenblase, ein Uterus, noch Anhangsdrüsen sind ausgebildet. Es werden die Eier meist haufenweise ausgestoßen und dem Wasser anvertraut, ausnahmsweise auch lebende Junge geboren. Auch wird gesagt, daß manchmal parthenogenetische Fortpflanzung erfolgt.

Larven

Schon die ganz jungen Larven tragen am Ende die 3 Anhänge, welche wir auch noch bei den Imagines finden. Die Larven sind sonst von recht verschiedener Gestalt, haben aber immer 3 fast homonome Beinpaare, die nur je 1 Tarsenglied und eine Klaue erkennen lassen; mehr oder minder lange, vielgliederige Fühler, Facett- und Stirnaugen und gut funktionsfähige, kauende Mundwerkzeuge. Die Mandibeln scheinen wohl immer monokondyl zu sein und tragen oft auffallende Endorgane und Gnathobasen; sie erinnern, wie Börner besonders betont, an jene von *Machilis* unter den Apterygoten. Die 1. Maxillen tragen außer den verschieden gestalteten Laden einen Taster, dessen Gliederzahl sehr verschieden ist und in manchen Fällen sogar 10 erreicht. An den 2. Maxillen sind die beiden Kauladen gut zu unterscheiden und nur die Cardines verschmolzen; ihre Taster sind gleichfalls oft vielgliederig, peitschenartig. Auch ein gut entwickelter Hypopharynx scheint allen Arten zuzukommen; er bildet Seitenlappen, welche fälschlich als Gliedmaßenreste gedeutet wurden (Figur 661).



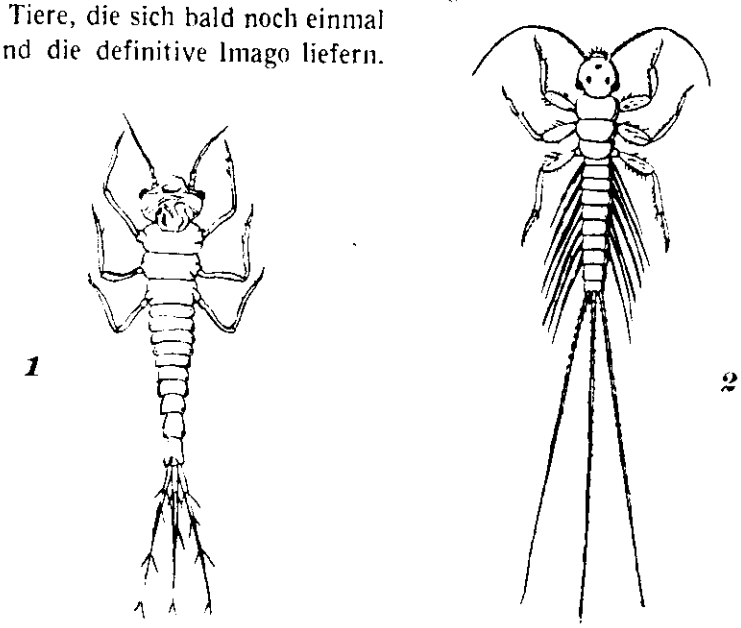
Figur 658. EPHEMERIDA. — *Phthartus rossicus* Handlirsch: *eine fossile Ephemeridenlarve mit sehr ursprünglicher Organisation.* Die Fühler sind lang und einfach gegliedert, die Beine homonom und schlank, die Flügelscheiden gleich groß und schräg nach hinten gerichtet. An 9 Abdominalsegmenten sind ventrale Gliedmaßenkiemen erhalten. *Permformation.* Rußland. Rekonstruktion. (Nach Handlirsch)

Alle Ephemeridenlarven sind mit abdominalen Kiemenanhängen versehen, die wohl meist erst nach einer Häutung hervorwachsen und über deren Natur die Ansichten der Autoren noch immer geteilt sind, da einige noch immer der Ansicht huldigen, die Insecten seien ursprünglich Landtiere und die Wasserbewohner unter ihnen Anpassungsformen mit neuerworbenen Atmungsorganen, während die anderen Autoren in Übereinstimmung mit mir glauben, die amphibiotische Lebensweise für primär und daher die bei solchen primär aquatilen Larven vorkommenden Atmungsorgane für palingenetische Bildungen halten zu müssen, für Derivate ursprünglicher Gliedmaßen, also im Falle Ephemeriden nicht [wie Dürken (1923) und andere] für dorsale, sondern für ventrale Anhänge. Da dieses Thema schon in der Einleitung behandelt wurde, verweise ich hier nur auf jene Ausführungen, die ich in Schröders Handbuch niederlegte. Für meine Ansicht sprechen viele Argumente, vor allem auch die Paläontologie, denn es finden sich im Perm Ephemeridenlarven (*Phthartus rossicus* Handlirsch, (Figur 658) von sicher ursprünglichem Bau, bei welchen an 9 Segmenten

Kiemen vorhanden sind, während sie heute höchstens auf 8, meist sogar auf noch weniger Segmenten zu finden sind.

Die Flügel fehlen den Junglarven noch gänzlich, entwickeln sich aber dann im Laufe der zahlreichen Häutungen. Sie liegen bei paläozoischen Typen noch mehr schräg nach hinten und außen orientiert, bei modernen mehr gerade nach hinten, und zwar mit dem Kostalrande nach außen gerichtet und mit der definitiven Oberseite nach oben.

Aus der letzten noch im Wasser lebenden echten Larvenform geht nun im Gegensatze zu allen anderen Pterygoten noch nicht die definitive Imago hervor, sondern eine sogenannte »Subimago«, welche bereits die Kiemen abgestreift und die Nahrungsaufnahme eingestellt, dafür aber die Flugfähigkeit erlangt hat. Solche Subimagines sind wohl meist recht weiche, hinfällige Tiere, die sich bald noch einmal häuten und die definitive Imago liefern.

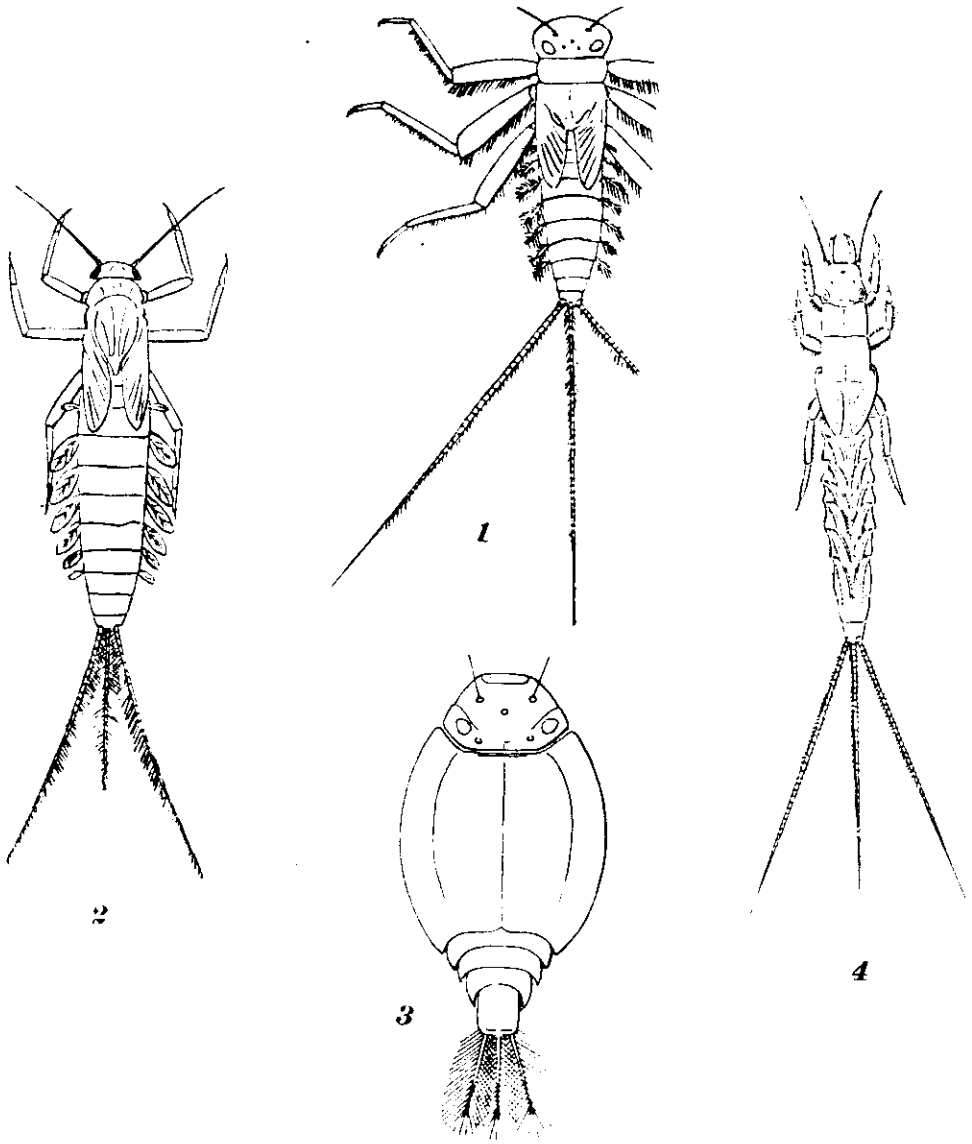



Figur 659. EPHEMERIDA. — *Jugendstadien von Larven.*
*1, Ephemera vulgata* Linnaeus: *Ventralseite.* Man sieht an 9 Segmenten die Anlagen der Kiemengliedmaßen. Europa. Stark vergrößert. (Nach Heymons)
*2, Paraleptophlebia-Spezies: ein etwas älteres Stadium,* bei welchem die Kiemen auffallend lang sind, ebenso wie die Fühler und Cerci. Europa. Stark vergrößert. (Nach Rousseau)

Manchmal jedoch tritt die Zeugungsfähigkeit schon in diesem Stadium ein, so daß die definitive Form gar nicht ausgebildet zu werden braucht. Ich bezeichne diese Verwandlungsart mit Heymons als Prometabolie (Figur 662).

Während in den Cercis und Terminalfilum der Larven selbständige Blutbahnen laufen, welche darauf hinweisen, daß auch diese Organe neben den Kiemen — die übrigens von äußerst verschiedenem Bau sind — als Atmungsorgane dienen, finden wir bei den Subimagines schon die Umwandlung zu den langen, dünnen Imaginalorganen, die vermutlich nur mehr beim Fluge eine Wirkung haben. Das Nervensystem dürfte im allgemeinen bei Larve und Imago nicht wesentlich verschieden sein, ebenso das Herz. Aber der Darm ist bei den Larven vollkommen funktionsfähig und das Tracheensystem noch nicht mit Luft, sondern wohl nur mit Flüssigkeit und $CO_2$ gefüllt.

Das Leben der Eintagsfliegen ist dadurch charakterisiert, daß die Larvenstadien, welche teils räuberisch, teils phytophag sind, durchwegs das Süßwasser bewohnen, wo sie entweder frei herumlaufen, schwimmen, unter oder an Steinen hängen oder auch im Schlamme graben. Sie brauchen sehr viel Zeit, Ökologie



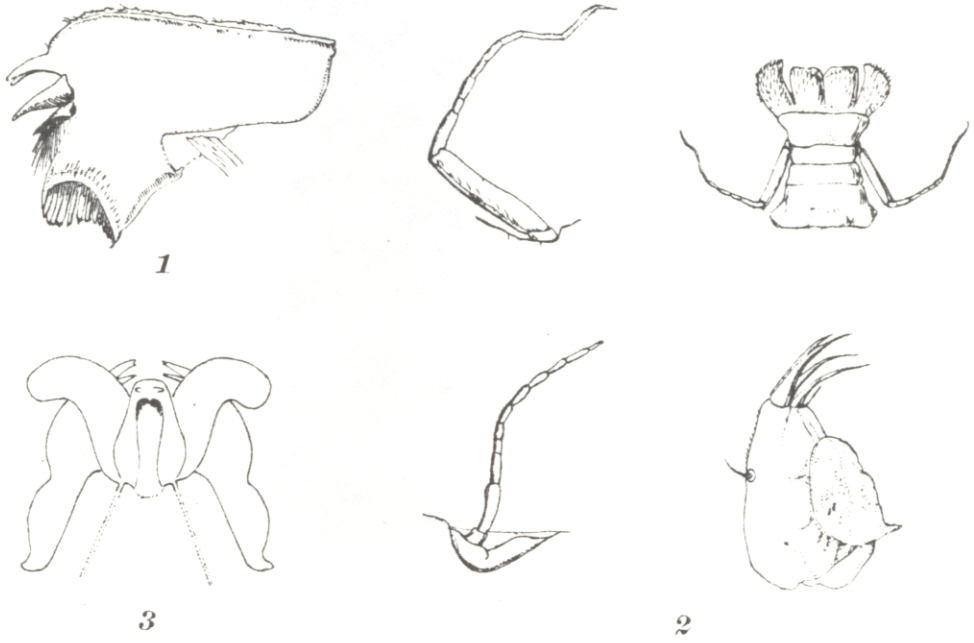

Figur 660. EPHEMERIDA. — *Typen von Larvenformen.*
*1*, *Heptagenia coerulans* Rostock. Europa. 4 mal vergrößert. (Nach Handlirsch)
*2*, *Baëtis rhodani* Pictet. Europa. 5 mal vergrößert. (Nach Eaton)
*3*, *Prosopistoma foliaceum* Fourcroy. Europa. 8 mal vergrößert. (Nach Handlirsch)
*4*, *Polymitarcys virgo* Olivier. Europa. 3 mal vergrößert. (Nach Handlirsch)

bis sie die luftlebenden fliegenden Subimagines und Imagines liefern, denen nur ein sehr kurzes, nach Tagen oder selbst nur Stunden zählendes Dasein gegönnt ist, welches ausschließlich der Fortpflanzung dient. Die Larven finden sich in allerlei Gewässern, vom Gletscherbach bis zum großen, träg fließen-

den Strom oder selbst stehenden Gewässer, die Imagines als ungeschickte Flieger meist nicht weit von den Wohnplätzen der Larven, ihren eigenartigen tanzenden Hochzeitsflug ausführend. Sie erscheinen oft ganz plötzlich in ungeheueren Massen, so daß ihre Kadaver dann die Ufergegenden bedecken, wo sie als Düngemittel, Schweine- oder Vogelfutter gesammelt und so verwertet werden. Larven und Imagines bilden eine beliebte Speise vieler Fische, ansonsten aber scheint ihre ökonomische Bedeutung gering zu sein.

Man findet Eintagsfliegen in den kalten und heißen, aber anscheinend vorwiegend in gemäßigten Klimaten und in Bergländern.

Es sind bis jetzt über 500 Arten beschrieben, welche in gegen 90 Genera verteilt werden (viel zu viel!). Von den Arten sind paläarktisch etwa 190, nearktisch 150, neotropisch 65, äthiopisch 30, indoaustralisch etwa 90.



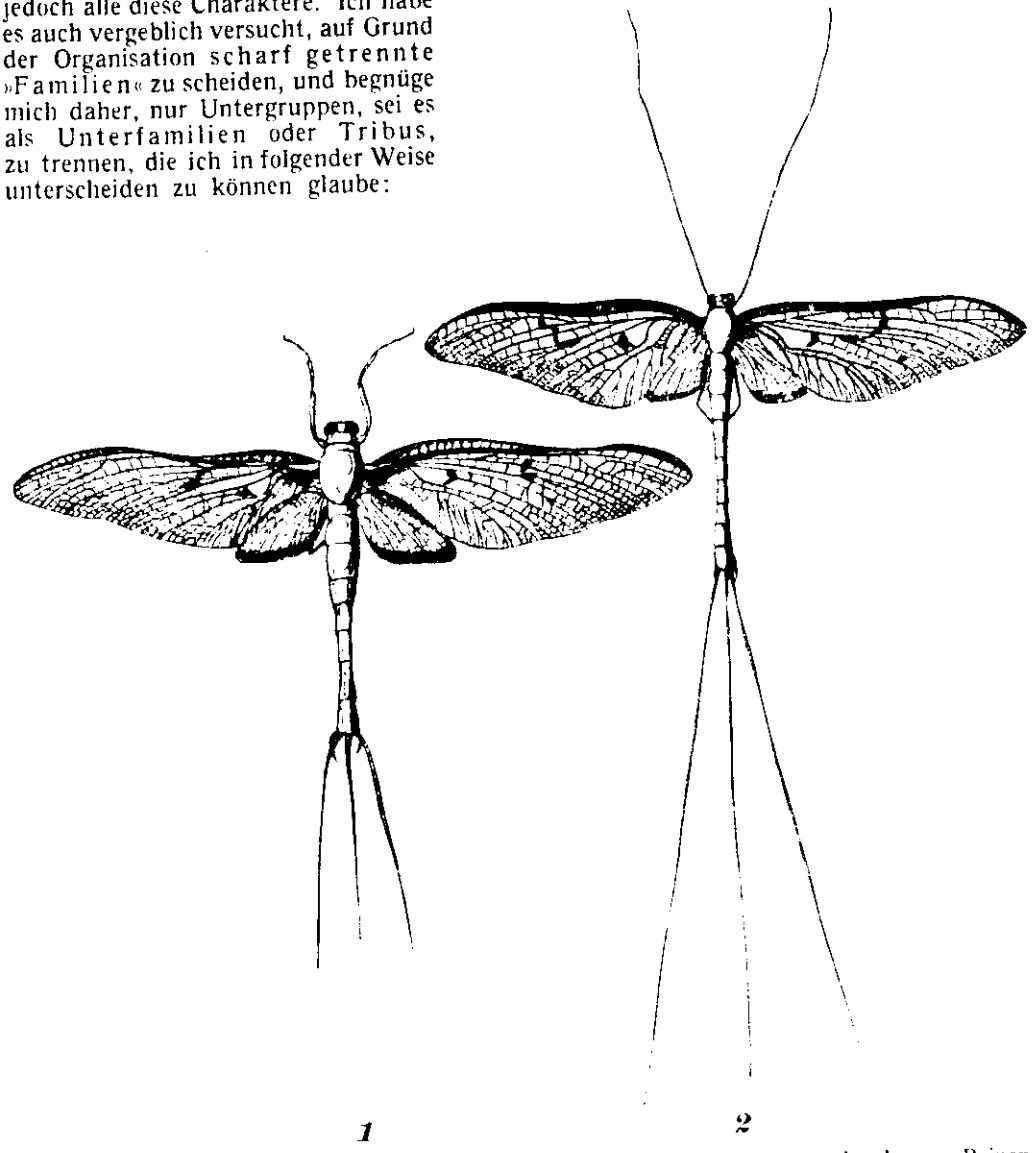

Figur 661. EPHEMERIDA. — *Mundorgane von Larvenformen.*
*1, Mandibel von Baetisca-Spezies.* (Nach Eaton)
*2, Maxillen einer unbestimmten Larve aus Chile.* Oben die 2. Maxillen mit ihrem vielgliedrigen Taster. Außen- und Innenladen scharf getrennt. Unten die 1. Maxille mit den beiden Laden und daneben den stärker vergrößerten vielgliedrigen Taster. (Nach Eaton)
*3, Hypopharynx von Heptagenia-Spezies: Ventralansicht.* Man sieht zu beiden Seiten die Mandibeln und ventral davon (hier darüber) den Hypopharynx mit seinen mächtigen Seitenlappen. Vergrößert. (Nach Crampton)

Paläontologie und Phylogenie

Es wird heute wohl kaum mehr bezweifelt, daß wir in den carbonischen Protephemeriden (*Triplosoba pulchella* Brongniart) (Figur 651) Bindeglieder zwischen den echten Ephemeriden und den Palaeodictyopteren zu suchen haben, denn diese Formen besitzen noch wie die Palaeodictyopteren 4 gleich große Flügel mit recht primitivem Geäder, welches aber doch — namentlich in bezug auf das Auftreten von Schaltsektoren — bereits zu den Ephemeriden hinüberneigt. *Triplosoba* hat auch schon die 3 Anhänge am Hinterende. Dann kennen wir aus dem Perون die obenerwähnten Larven *Phthartus* (Figur 658) mit gut erhaltenen 9 (ventralen!) Kiemengliedmaßenpaaren und eine Reihe gleichflügeliger Imagines, welche sogar noch in die Juraperiode zu verfolgen sind: die Protereismiden und die Mesephemeriden.

Klassifikation

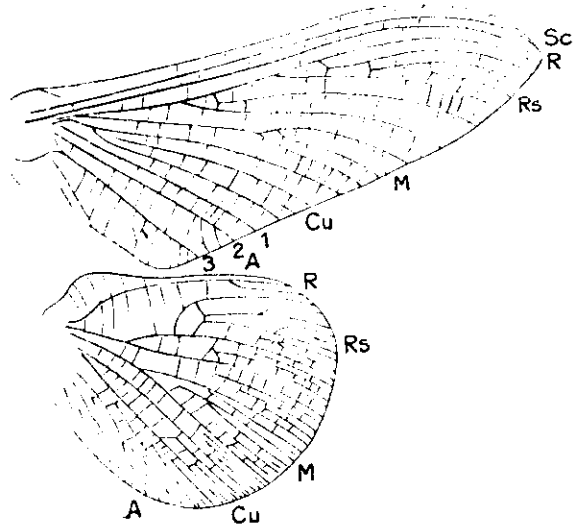
Die Systematik und Phylogenie der heutigen Formen ist schwierig, da keine der Gruppen mehr in jeder Beziehung ganz primitiv ist. Doch können wir annehmen, daß jene Typen, bei welchen das Geäder noch reich und der Hinterflügel nicht weitgehend reduziert ist, bei denen ferner vermutlich 5 Fußglieder und ein langes Terminalfilum vorhanden sind und die Larven schlanke Beine und freie Kiemen haben, ursprünglicher sind als andere. Keine mir bekannte Form vereinigt jedoch alle diese Charaktere. Ich habe es auch vergeblich versucht, auf Grund der Organisation scharf getrennte »Familien« zu scheiden, und begnüge mich daher, nur Untergruppen, sei es als Unterfamilien oder Tribus, zu trennen, die ich in folgender Weise unterscheiden zu können glaube:



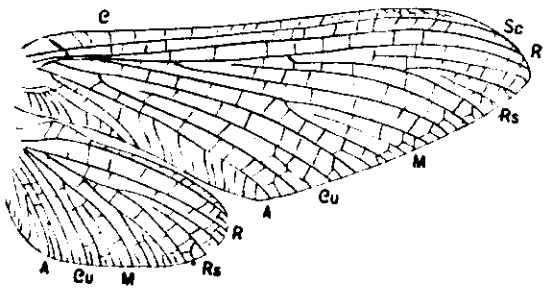

Figur 662. EPHEMERIDA. — *Ephemera vulgata* Linnaeus: *Subimago* (*1*), an den kurzen Beinen und Schwanzanhängen leicht von der *Imago* (*2*) zu unterscheiden. Europa. Vergrößert. (Nach Handlirsch)

1. Zahl der Längsadern und Äste im Vorderflügel auf 7 und selbst noch weniger reduziert. Keine deutlichen Schaltsektoren. Queradern auf die Radial- und Medialgegend beschränkt. Hinterflügel vorhanden. Subcosta im Vorderflügel atrophiert: Unterfamilie: Oligoneuriinae

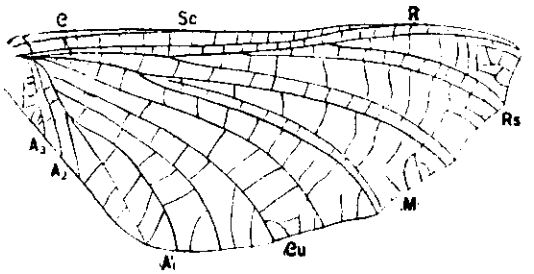
Zahl der Adern des Vorderflügels weit größer. Meist sind Schaltsektoren entwickelt und Queradern auch an anderen Stellen. Hinterflügel manchmal ganz reduziert. Subcosta der Vorderflügel meist deutlich . . . . . 2



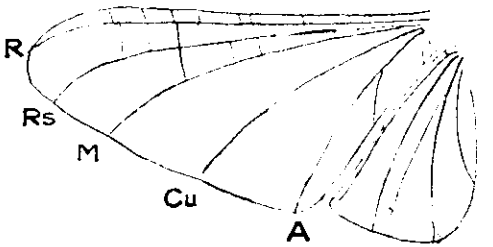

1



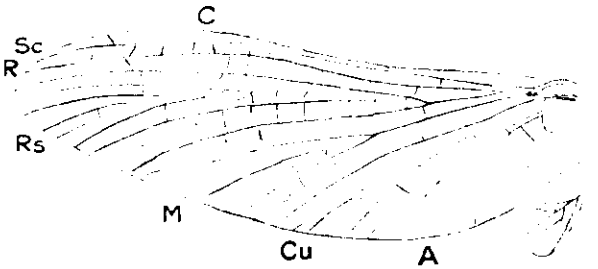

2



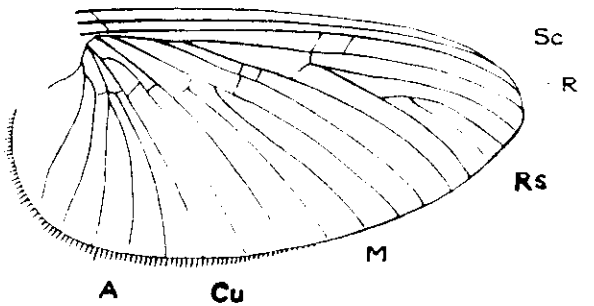

3




4




5




6

Figur 663. EPHEMERIDA. — *Flügel verschiedener Gattungen.*

*1*, *Baetisca obesa* Say. Nordamerika.
*2*, *Siphlurus typicus* Eaton. Europa.
*3*, *Anagenesia ampla* Eaton. Europa.
*4*, *Oligoneuria rhenana* Imhoff. Europa.
*5*, *Teloganodes tristis* Eaton. Europa.
*6*, *Caenis dimidiata* Stephens. Europa.

Bezeichnung der Adern wie üblich.
(Aus Handlirsch)

2. Hinterer Hauptast der Medialis des Vorderflügels als Schaltsektor ausgebildet. Terminalfilum reduziert. Augen des Männchens geteilt. Cubitus und Analis 1 an der Basis nicht verbunden, ein Stück weit fast parallel laufend. Hinterflügel klein, mit nur wenigen Adern oder ganz fehlend. Flügel durchsichtig, klar. Tarsen der Hinterbeine mit 4 Gliedern . . . . . Unterfamilie: Baëtidinae

   Hinterer Hauptast der Medialis als normaler Gabelast vorhanden . . . . 3

3. Analis 1 bis 3 des Vorderflügels lang und fast parallel in den Spitzenrand laufend. Cubitus und Analis 1 an der Basis parallel. Hinterflügel ziemlich groß, mit vielen Adern. Hintertarsen mit 5 Gliedern. Mesonotum groß: Unterfamilie: Baetiscinae

   Analis 2 und 3 kurz, von Analis 1 divergierend und in den Hinterrand mündend. Auch sonst verschieden . . . . . 4

4. Hinterflügel verschwunden. Vorderflügel am Rande bewimpert, meist mit geringer Zahl von Adern, getrübt. Terminalfilum vorhanden. Tarsen der Hinterbeine mit 4 Gliedern . . . . . Unterfamilie: Caenidinae

   Hinterflügel noch erhalten, wenn auch oft sehr klein. Vorderflügel in der Regel ohne Wimpern, klar oder getrübt . . . . . 5

5. Vorder- und Hinterflügel mit zahlreichen Längsadern. Subcosta deutlich. Rand bewimpert. Queradern vermutlich nicht deutlich. ? Subimago: Unterfamilie: Prosopistomatinae

   Vorder- und Hinterflügel mit vielen deutlichen Queradern, am Rande nicht bewimpert. Imagines . . . . . 6

6. Cubitus und Analis 1 der Vorderflügel ein Stück weit fast parallel, meistens an der Basis nicht verbunden. Subcosta immer deutlich. Flügel schlank. Tarsen der Hinterbeine mit 5, 4 oder weniger Gliedern . . . . . 7

   Cubitus und Analis 1 der Vorderflügel an der Basis verbunden, dann aber sofort stark divergierend. Subcosta manchmal verborgen oder reduziert. Flügelform mehr breit, dreieckig. Hinterbeine mit 4 Tarsengliedern: Unterfamilie: Ephemerinae (8)

7. Tarsen der Hinterbeine mit höchstens 4 Gliedern. Terminalfilum vorhanden oder fehlend. Hinterflügel ziemlich klein . . Unterfamilie: Leptophlebiinae (11)

   Tarsen der Hinterbeine mit 5 Gliedern. Terminalfilum reduziert. Hinterflügel größer, mit reicherem Geäder . . . . . Unterfamilie: Siphlurinae (12)

8. Flügel matt, nur durchscheinend . . . . . 9

   Flügel glänzend, durchsichtig . . . . . 10

9. Subcosta der Vorderflügel verborgen, nur an der Basis deutlich. Längsadern im Vorderflügel paarweise gruppiert. Basalglied der Gonopoden des Männchens lang. Beide Geschlechter ohne langes Terminalfilum . . . . . Tribus: Palingeniini

   Subcosta der Vorderflügel durchaus deutlich sichtbar. Längsadern nicht paarweise angeordnet. Männchen ohne, Weibchen mit Terminalfilum: Tribus: Polymitarcini

10. Die 1. Analader der Vorderflügel sendet mehrere Äste schief gegen den Hinterrand. Gonopoden des Männchens mit kurzem Basalgliede . . Tribus: Ephemerini

    Die 1. Analader der Vorderflügel sendet nur wenige Äste gegen den Hinterrand. Gonopoden des Männchens ohne kurzes Basalglied . Tribus: Potamanthini

11. Zwischen Cubitalis 2 und Analis 1 längere Schaltsektoren. Gonopoden des Männchens mit nur einem kurzen Endgliede . . . . . Tribus: Ephemerellini

    Zwischen Cubitus 2 und Analis 1 keine oder nur ganz kurze Schaltsektoren. Gonopoden des Männchens mit 2 kurzen Gliedern am Ende: Tribus: Leptophlebiini

12. Analis 1 des Vorderflügels mit mehreren S-förmig zum Hinterrande ziehenden Ästen: Tribus: Siphlurini

    Analis 1 des Vorderflügels ohne S-förmige Äste, nur mit 2 bis 4 geraden, unverbundenen Schaltsektoren . . . . . 13

13. 1. Analraum mit 2 Paaren langer Schaltsektoren; das längere Paar derselben nahe der 2. Analader gelegen . . . . . Tribus: Ecdyurini

    1. Analraum nur mit 1 Paar langer Schaltadern, höchstens noch mit einem 2., kurzen, undeutlichen Paare nahe der 2. Analader . . Tribus: Ametropodini

### 1. Familie: *Ephemeridae*

#### Unterfamilie: *Siphlurinae*

Schaltsektoren und Queradern gut entwickelt; Subcosta deutlich; 2. und 3. Analader in den Hinterrand mündend; Hinterflügel ziemlich groß, mit zahlreichen Adern; Medialis normal gegabelt; Cubitus und 1. Analis an der Basis parallel laufend; Terminalfilum reduziert; Tarsen der Hinterbeine mit 5 Gliedern; Gonopoden des Männchens aus 3 bis 4 Gliedern bestehend, deren Basalglied kürzer ist. Larven mit freien blatt- und büschelförmigen Kiemen, langbeinig.

##### Tribus: *Siphurini*

Mit den Gattungen *Ameletus* Eaton, *Chirotonetes* Eaton, *Siphlurus* Eaton und andere.

##### Tribus: *Ametropodini*

Die Genera *Ametropus* Albarda und *Metretopus* Eaton.

##### Tribus: *Ecdyurini*

Die Gattungen *Heptagenia* Walsh, *Epeorus* Eaton, *Rhithrogenia* Eaton, *Ecdyurus* Eaton *und andere.*

#### Unterfamilie: *Baetiscinae*

Schaltsektoren und Queradern gut ausgebildet; Subcosta deutlich; alle 3 Analadern lang und fast parallel, in den Spitzenrand mündend; Hinterflügel groß, abgerundet, mit reichem Geäder; Medialis regelrecht gegabelt; Cubitus und 1. Analader an der Basis parallel; Terminalfilum rückgebildet; Hinterbeine mit 5 Fußgliedern; Gonopoden des Männchens mit 2 langen Gliedern und kurzem Endglied; Augen des Männchens einfach. Larve eigenartig, mit einem schildartigen Thorax, der einen Teil des Abdomens mit den Kiemen verdeckt.

Eine monotypische, nordamerikanische Gattung: *Baetisca* Walsh.

#### Unterfamilie: *Prosopistomatinae*

Die Imago scheint noch unbekannt zu sein. Die Subimago besitzt Hinterflügel mit vielen Adern und fächerartig divergentes Geäder der Vorderflügel. Merkwürdig ist die abgeflachte Larve, welche einen Schild trägt.

Lameere (1917) unterscheidet diese Gruppe von allen anderen als »Familie« und gibt auch die *Baetiscinen* dazu.

#### Unterfamilie: *Baëtidinae*

Schaltsektoren und Queradern gut entwickelt; Subcosta deutlich; 2. und 3. Analader in den Hinterrand mündend; Hinterflügel klein und schmal, mit wenigen Adern oder fehlend; hinterer Ast der Medialis als Schaltsektor ausgebildet; Cubitus und 1. Analis im basalen Teile parallel, nicht verbunden; Terminalfilum reduziert; Tarsen der Hinterbeine mit 4 Gliedern; Gonopoden des Männchens mit deutlichem Basalglied; Augen des Männchens geteilt. Larven mit freien, blattartigen Kiemen, schlanken Beinen und langen Fühlern.

*Baëtis* Leach, *Callibaëtis* Eaton, *Cloëon* Leach, *Centroptilum* Eaton *und andere.*

#### Unterfamilie: *Caenidinae*

Flügel am Saume bewimpert, mit Schaltsektoren und meistens wenigen Queradern; Subcosta deutlich; 2. und 3. Analadern in den Hinterrand mündend; Hinterflügel verloren; Medialis gegabelt; Cubitus und 1. Analis an der Basis fast parallel, nicht vollkommen verbunden; Terminalfilum vorhanden; Tarsen der Hinterbeine mit 4 Gliedern; Gonopoden des Männchens kurz, ungegliedert. Larven (bei *Tricorythus*) mit eigenartig spezialisiertem Atemapparat, da die Kiemen des 1. Segmentes frei und einfach, jene des 2. dagegen zu einem Plattenpaare umgestaltet sind, das einen Deckel über die 3 folgenden Paare bildet; Beine sehr kräftig.

Die Genera *Caenis* Stephens, *Tricorythus* Eaton *und andere.*

#### Unterfamilie: *Leptophlebiinae*

Flügel am Saume nicht bewimpert; Schaltsektoren und Queradern vorhanden; Subcosta deutlich; 2. und 3. Analader in den Hinterrand

mündend; Cubitus und 1. Analis an der Basis parallel, meist nicht verbunden; Medialis gegabelt; Hinterflügel klein; Terminalfilum vorhanden oder reduziert; Gonopoden des Männchens ohne oder mit sehr kurzem Basalglied; Tarsen der Hinterbeine mit 4 oder noch weniger Gliedern; Augen des Männchens geteilt. Larven mit freien, büschel- oder blattartigen Kiemen und mäßig langen Beinen.

Tribus: ***Ephemerellini***

*Ephemerella* Walsh und einige andere Genera.

Tribus: ***Leptophlebiini***

Die Genera *Leptophlebia* Westwood, *Atalophlebia* Eaton, *Thraulus* Eaton, *Habrophlebia* Eaton *und andere.*

Unterfamilie: ***Ephemerinae***

Flügel am Saume nicht bewimpert, mit Schaltsektoren und Queradern; Subcosta vorhanden, aber nicht immer deutlich; 2. und 3. Analis in den Hinterrand laufend; Cubitus und 1. Analis fast immer an der Basis verbunden und dann sofort stark divergent; Medialis gegabelt; Hinterflügel ziemlich groß; Terminalfilum vorhanden oder reduziert; Tarsen der Hinterbeine mit 4 Gliedern; Augen des Männchens einfach oder geteilt; Gonopoden des Männchens mit 1 bis 2 großen basalen und 1 bis 2 kleinen Endgliedern. Larven mit freien, 2ästigen Kiemen und kurzen Vorderbeinen.

Tribus: ***Ephemerini***

Die Genera *Ephemera* Linnaeus, *Hexagenia* Walsh *und einige andere.*

Tribus: ***Potamanthini***

Die Genera *Potamanthus* Pictet und *Rhoëanthus* Eaton.

Tribus: ***Polymitarcini***

Die Genera *Polymitarcis* Eaton, *Euthyplocia* Eaton, *Campsurus* Eaton *und andere.*

Tribus: ***Palingeniini***

Die Gattungen *Palingenia* Eaton, *Anagenesia* Eaton, *Plethogenesia* Ulmer.

Unterfamilie: ***Oligoneuriinae***

Flügelsaum nicht bewimpert; Zahl der Längsadern auffallend reduziert; Schaltsektoren nicht entwickelt; Queradern spärlich und in der hinteren Partie des Flügels fehlend; Cubitus und 1. Analis an der Basis verbunden, dann sofort stark divergent; Medialis einfach; Subcosta atrophiert; Hinterflügel ziemlich groß; Terminalfilum vorhanden; Tarsen der Hinterbeine mit 4 Gliedern; Gonopoden des Männchens mit langem Grundglied und 2 kurzen Endgliedern; Augen des Männchens einfach. Larve mit freien Kiemen und einfachen, mäßig langen Beinen

*Oligoneuria* Pictet und *einige andere* Genera.

Des Vergleiches wegen geben wir hier auch die Einteilung, welche Lameere (1917) vorschlägt:

**I. Protephemeroides.**

1. Apopappidae (für *Apopappus Guernei* Brongniart aus dem Karbon, welcher zu den Palaeodictyopteren gehört).
2. Triplosobidae (für *Triplosoba* aus dem Karbon).

**II. Plectoptères.**

1. Protereismidae (aus dem Perm).
2. Mesephemeridae (aus dem Jura)
3. Paedephemeridae (aus dem Jura).
4. Ephemeridae.
   - Siphlurinae (Siphlurini, Baetini).
   - Heptageniinae (Heptageniini, Ametropini).
   - Leptophlebiinae.
   - Ephemerinae (Potamanthini, Ephemerini)
   - Caeninae (Ephemerellini, Caenini).
5. Prosopistomidae.
   - Hexagenitinae (aus dem Jura).
   - Prosopistominae (Baetiscini, Prosopistomini).

Literatur

## Literatur über die Ephemerida

O. ZIMMERMANN (1880) Über eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 34.*

A. VAYSSIÈRE (1882) Recherches sur l'organisation des larves des Ephémerides. *Annales des Sciences Naturelles, 6. Serie, Band 13, Seite 1 bis 137, Tafel 1 bis 11.*

J. A. PALMÉN (1884) Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. *Helsingfors.*

N. CREUTZBURG (1885) Über den Kreislauf der Ephemeridenlarven. *Zoologischer Anzeiger.*

A. E. EATON (1888) A Revisional Monograph of recent Ephemeridae. *Transactions of the Linnean Society London, (2.) Serie, Band 3. 352 Seiten, 65 Tafeln.*

A. FRITZE (1888) Über den Darmkanal der Ephemeriden. *Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br., Band 4.*

R. HEYMONS (1896) Lebensweise und Entwicklung der Ephemera vulgata. *Sitzungsberichte Gesellschaft naturforschenden Freunde.*

R. HEYMONS (1897) Über den Nachweis der Viviparität bei Eintagsfliegen. *Zoologischer Anzeiger, Band 20.*

C. ZIMMER (1898) Die Facettenaugen der Ephemeriden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 63.*

J. GROSS (1903/04) Über das Palménsche Organ der Ephemeriden. *Zoologische Jahrbücher, Morphologie, Band 19.*

W. SEILER (1905) Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden. *Zoologische Jahrbücher, Band 22.*

J. G. NEEDHAM (1905) Ephemeridae. *Bulletin of the New York State Museum, Band 86.*

A. POPOVICI-BASNOSANU (1906) Sur l'existence des vaissaux sanguins caudaux chez les Ephémérine adultes. *Comptes rendus de la Société biologique de Paris, Band 60.*

A. POPOVICI-BASNOSANU (1906) Contributions à l'étude de l'Organisation des Larves des Ephémérines. *Archives de Zoologie expérimentale, 4. Serie, Band 5.*

C. BERNHARD (1907) Über die vivipare Ephemeride Cloëon. *Biologisches Zentralblatt, Band 27.*

B. DÜRKEN (1907) Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 87.*

R. STERNFELD (1908) Die Verkümmerung der Mundteile und der Funktionswechsel des Darmes bei Ephemeriden. *Zoologische Jahrbücher, Band 24.*

S. BENGTSSON (1909) Beiträge zur Kenntnis palaearktischer Ephemeriden. *Lunds Universität Arskrift, Neue Folge (2), Band 5.*

LA BAUME (1909) Über die Metamorphose der Ephemeriden. *Sitzungsberichte Gesellschaft naturforschenden Freunde Berlin.*

H. DRENKELFORT (1910) Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von Siphlurus. *Zoologische Jahrbücher, Anatomie, Band 29.*

S. BENGTSSON (1913) Undersökningar öfver äggen hos Ephemeriderna. *Entomologisk Tidskrift, Band 34, Seite 271.*

J. A. LESTAGE (1913) (Über Ephemeridenlarven.) *Annales de Biologie lacustre, Band 8, Seite 313.*

A. H. MORGAN (1913) Genitalia of Mayflies. *Annales of the entomological Society of America, Band 6.*

J. A. LESTAGE (1916) Larves des Ephemerides. *Annales de Biologie lacustre, Band 8.*

S. BENGTSSON (1917) Weitere Beiträge zur Kenntnis der nordischen Eintagsfliegen. *Entomologisk Tidskrift, Band 38.*

A. LAMEERE (1917) Etude sur l'évolution des Ephemères. *Bulletin de la société zoologique de France, Band 42, Seite 41 bis 59, 61 bis 81.*

G. ULMER (1919) Neue Ephemeropteren. *Archiv für Naturgeschichte A (12).*

G. ULMER (1920) Übersicht über die Gattungen der Ephemeropteren. *Stettiner Entomologische Zeitung, Band 81, Seite 97 bis 144.*

G. ULMER (1921) Über Ephemeropteren-Typen. *Entomologische Mitteilungen, Band 10.*

W. A. CLEMENS (1922) A parthenogenetic Mayfly (Ameletus). *Canadian Entomologist, Band 54.*

B. DÜRKEN (1923) Die postembryonale Entwicklung der Tracheenkiemen und ihrer Muskulatur bei Ephemerella. *Zoologische Jahrbücher, Anatomie, Band 44.*

A. GROS (1923) Note sur la reproduction des Ephémères. *Annales des Sciences naturelles, Zoologie, 10. Serie, Band 6.*

R. J. TILLYARD (1923) The Wing-Venation of the Order Plectoptera. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology, Band 35.*

J. G. NEEDHAM (1924) The male of the parthenogenetic Mayfly (Ameletus). *Psyche, Band 31.*

S. BENGTSSON (1925) La nutrition des larves des Ephémères. *Annales de Biologie lacustre, Band 13.*

# HANDBUCH DER ZOOLOGIE

EINE NATURGESCHICHTE DER
STÄMME DES TIERREICHES

GEGRÜNDET VON

DR. WILLY KÜKENTHAL

GEHEIMEM REGIERUNGSRAT
WEILAND O. O. PROF. AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

UNTER MITARBEIT
ZAHLREICHER FACHGELEHRTEN

HERAUSGEGEBEN VON

DR. THILO KRUMBACH

VIERTER BAND · ERSTE HÄLFTE

## Progoneata · Chilopoda · Insecta 1

Bearbeitet von

Dr. Carl Grafen Attems in Wien
und Hofrat Dr. phil. h. c. Anton Handlirsch in Wien

Mit 945 Abbildungen im Text

BERLIN UND LEIPZIG 1926 BIS 1930
WALTER DE GRUYTER & CO.
VORMALS G. J. GÖSCHEN'SCHE VERLAGSHANDLUNG - J. GUTTENTAG, VERLAGSBUCHHANDLUNG - GEORG REIMER - KARL J. TRÜBNER - VEIT & COMP.

THE GENERAL LIBRARY
THE UNIVERSITY OF GEORGIA
ATHENS, GEORGIA