

Über die Metamorphose der Ephemeriden.

Von WOLF LA BAUME, Berlin.

Im Sommer 1907 lenkte Herr Prof. Dr. DEEGENER (Berlin) meine Aufmerksamkeit auf die Metamorphose der Ephemeriden, zu deren Studium ich sogleich mit dem Sammeln und der Aufzucht von Ephemeridenlarven begann. Es war meine Absicht, die während der eigenartigen Verwandlung dieser Insekten stattfindenden morphologischen und anatomischen Veränderungen eingehend zu untersuchen, um auf diesem Wege die Frage zu entscheiden, wie sich die Metamorphose der Ephemeriden zu derjenigen der übrigen Insektengruppen verhält. Leider bin ich jedoch an der Ausführung meines Vorhabens verhindert worden, da ich im Okt. 1907 eine Assistentenstelle am Westpreußischen Provinzial-Museum zu Danzig übernahm, woselbst mir technische Hilfsmittel zu anatomisch-mikroskopischen Arbeiten nicht zur Verfügung standen. Da ich jedoch im Laufe des Sommers zahlreiche Larven und Imagines gesammelt und zudem eine Ephemeriden-Art mehrere Monate hindurch im Aquarium gezüchtet habe, so habe ich Gelegenheit gehabt, die Metamorphose wenigstens in biologischer und morphologischer Hinsicht studieren zu können, und ich möchte es nicht versäumen, die hierbei gemachten Beobachtungen zu veröffentlichen. Denn wenn ich auch verschiedene, die Verwandlung

der Ephemeriden betreffende Fragen noch nicht völlig entscheiden konnte, so veranlaßt mich zu einer Publikation meiner Beobachtungen vor allem der Umstand, daß wir zur Zeit keine einzige neuere Arbeit über den vorliegenden Gegenstand besitzen. Gleichzeitig möchte ich auch diese Gelegenheit benutzen, an meine eigenen Untersuchungen einige Betrachtungen über unsere bisherige Kenntnis der Ephemeriden-Metamorphose anzuknüpfen, indem ich die über diesen Gegenstand vorhandene Literatur kurz referieren und die Beobachtungen der älteren Autoren unter einander und mit den meinigen vergleichen werde; der Nutzen einer derartigen kritischen Zusammenfassung dürfte ohne weiteres ersichtlich sein.

Über die Aufzucht von Ephemeriden im Aquarium.

Nur wenige Ephemeriden sind zur Zucht im Aquarium geeignet, da es für die meisten zu schwierig ist, die für die Larven erforderlichen Lebensbedingungen künstlich zu schaffen. Besonders gilt das für diejenigen Formen, deren Larven die schnellfließenden Bäche der Gebirge bewohnen; aber auch bei der Zucht von Arten, die sich in größeren Flüssen, in Strömen oder Seen finden, begegnet man, wie kürzlich auch DÜRKEN¹⁾ betont hat, Schwierigkeiten, die verschiedene Ursachen haben können. Bei einigen sind dieselben in der langen Dauer des Larvenstadiums — 2 bis 3 Jahre — begründet; die Larven unserer größten einheimischen Gattungen *Palingenia*, *Ephemera* und *Polymitarcys* leben außerdem in selbstgegrabenen Röhren im Schlamm von Bächen und Flüssen, also unter Bedingungen, die nicht leicht hergestellt werden können. Wieder andere Formen halten sich zwar freischwimmend in stehenden oder langsam fließenden Gewässern auf, leben aber von der Jagd auf andere Tiere und gehen daher leicht im Aquarium zu Grunde, wenn wir ihnen nicht die geeignete Nahrung verschaffen können; vielfach kennen wir ja dieselbe noch garnicht, und wo sie uns bekannt ist, ist sie nicht immer zu beschaffen. Es sei überhaupt bei dieser Gelegenheit festgestellt, daß wir über die Biologie der meisten Ephemeridenlarven bisher noch recht wenig unterrichtet sind, was umsomehr zu verwundern ist, als die Ephemeriden dort, wo sie überhaupt vorkommen, gewöhnlich in sehr großer Anzahl aufzutreten pflegen.

Ephemeriden, deren Zucht im Aquarium relativ leicht gelingt, sind die Arten der Gattung *Cloëon* LEACH, deren Larven in stehenden Gewässern ganz Mitteleuropas häufig sind. Im Garten des Zoologischen Instituts der Universität Berlin fand ich in einem

¹⁾ Zeitschr. Wiss. Zool. 87. 1907.

größeren Bassin die Larven von *Cloëon dipterum* LEACH in großer Anzahl, und ein Versuch bewies sehr bald, daß dieselben sich selbst in einem ziemlich kleinen Aquarium günstig entwickelten. Als Nahrung bevorzugten sie nach meinen Beobachtungen besonders Algen; LUBBOCK (12) gibt für *Cloëon rufulum* MÜLL. (*dimidiatum* CURT.) Diatomeen als Nahrung an. Die Larven sitzen meist ruhig auf dem Boden und an den Wänden des Glasbehälters oder an Wasserpflanzen und sonstigen im Wasser schwimmenden Gegenständen, wo sie ihrer Nahrung nachgehen; dabei sind die beiden Reihen ihrer Kiemenblättchen in ständiger Vibration. Dann und wann verlassen sie ihren Standort, bewegen sich, langsam kriechend, mit den Füßen fort oder schwimmen sehr behend und schnell durch das Wasser, wobei sie sich lediglich mit ihren drei Schwanzfäden fortschnellen, die nicht seitlich, wie die Schwanzflosse der Fische, sondern von oben nach unten bewegt werden. Trotz ihrer Gewandheit werden die Larven dennoch oft die Beute ihrer zahlreichen Feinde, unter welchen besonders Wasserwanzen (*Corixa*, *Notonecta* und *Nepa*) und Käferlarven (Dytisciden u. a.) zu nennen sind. Auch scheinen sie im Aquarium leicht Infektionen durch Pilze oder Bakterien zu erliegen; eine ganze Anzahl ging auch unmittelbar vor der Metamorphose zu Grunde, eine Erscheinung, deren Ursachen nicht festgestellt werden konnten.

Die Entwicklung der *Cloëon*-Larven bis zum letzten Larvenstadium.

Über die Entwicklung der Larven von *Cloëon* besitzen wir bereits eine vorzügliche Arbeit von LUBBOCK (12), in welcher dieser Autor 20 Larvenstadien von *Cloëon rufulum* MÜLL. (*dimidiatum* CURT.) eingehend beschreibt und abbildet; ich kann mich daher hier auf die Erwähnung der wesentlichsten Punkte der Larvenentwicklung beschränken, zumal ich irgendwelche Unterschiede in der Entwicklung der genannten Art im Vergleich zu *Cloëon dipterum* nicht habe feststellen können. Die ersten Larvenstadien sind jungen Lepismiden sehr ähnlich: Thorax und Abdomen sind noch nicht differenziert; der Kopf trägt zwei kurze Antennen und fünf gleichgroße Ocellen, das letzte Abdominalsegment zwei Schwanzfäden. Von den Tracheenkiemen ist noch keine Spur vorhanden, die Larve atmet also auf diesem Stadium durch die Haut. Nach der zweiten Häutung erst zeigen sich auf jeder Seite fünf einfache Blättchen am zweiten bis sechsten Abdominalsegment, deren Zahl nach weiteren Häutungen auf sieben steigt. Im dritten

Stadium ist bereits eine Differenzierung von Thorax und Abdomen bemerkbar, auch zeigen jetzt schon zwei Augen eine bedeutende Größenzunahme den übrigen drei gegenüber. Die Anlage des dritten, mittelsten Schwanzfadens wird jetzt als knopfförmiger Ansatz sichtbar. Die Weiterentwicklung der Larven geht von Stadium zu Stadium nach den gleichen Gesichtspunkten weiter: Vermehrung der Gliederzahl der Antennen und der Schwanzfäden, weitere Differenzierung der beiden Fazettenaugen, Wachstum der Tracheenkiemen, bei denen — mit Ausnahme der am 1. Abdominalsegment befindlichen — ein zweites Blättchen zu dem ersten hinzukommt. Im neunten Stadium beginnen die Flügelanlagen sich als kaum sichtbare Ausstülpungen des Hinterrandes von Meso- und Metathorax bemerkbar zu machen, die sich von nun an ständig vergrößern; die Anlagen der Hinterflügel bleiben jedoch sehr bald in ihrer Entwicklung stehen, da die Imago der Gattung *Cloëon* nur zwei Flügel besitzt. Nach der 14. Häutung erreichen die vorderen Flügelanlagen den Hinterrand des Metathorax, im letzten (20.) Larvenstadium reichen sie bis zur Mitte oder bis zum Ende des dritten Abdominalsegmentes. Das 19. Larvenstadium ist endlich dadurch bemerkenswert, daß nunmehr auch die sexuellen Differenzen an der Larve äußerlich sichtbar werden. Da *Cloëon* zu denjenigen Ephemeridenformen gehört, deren Männchen außer den gewöhnlichen Fazettenaugen noch zwei sog. Turbanaugen besitzen, treten jetzt die Anlagen derselben bei den männlichen Larven zwischen den Fazettenaugen hervor; gleichzeitig bemerkt man auf der Unterseite des vorletzten Abdominalsegmentes zwei Ausstülpungen, die Anfänge der Haltezange (Forceps) des Männchens. Bei der weiblichen Larve werden auf gleichem Stadium die Ovarien sichtbar, zwei bräunliche Streifen auf dem Rücken des Abdomens, durch dessen zarte Haut sie hindurchschimmern.

Eine eingehende Beschreibung des letzten Larvenstadiums sowie der beiden Imaginalstadien soll weiter unten folgen, nachdem ich den äußeren Vorgang der Metamorphose kurz geschildert habe.

Die Metamorphose von *Cloëon dipterum* LEACH.

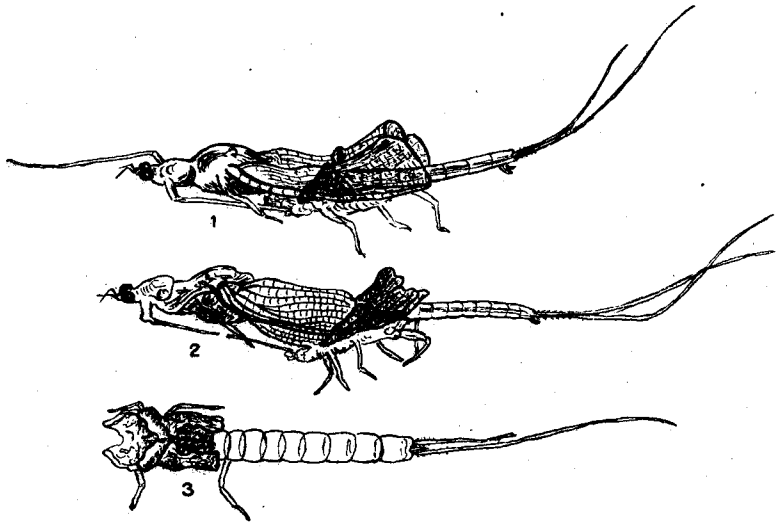
Wenn die erwachsene Larve unmittelbar vor der Häutung zur Subimago steht, hält sie sich meist, an Wasserpflanzen oder sonstigen schwimmenden Gegenständen sitzend, in der Nähe der Wasseroberfläche auf. Nach meinen Beobachtungen fand die Verwandlung stets gegen Abend, meist zwischen 6 und 8 Uhr statt. Es ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß dies die

Hauptzeit des Ausschlüpfens bei *Cloëon dipterum* ist, da ich dasselbe niemals am Tage beobachtete und am Morgen immer die frisch ausgeschlüpfte Subimagines an den Wänden des Aquariums sitzen fand. Nach Beobachtungen älterer Autoren geschieht das Ausschlüpfen der Subimagines auch bei anderen Arten hauptsächlich gegen Abend.

Die Häutung selbst ist ein hochinteressanter Vorgang, dessen Schnelligkeit immer wieder die Bewunderung des Beobachters erweckt. Wenige Stunden vorher bemerkt man unter der Haut der Larve eine Ansammlung von Luftblasen, welche immer stärker wird, bis schließlich der ganze Raum unter der Cuticula damit erfüllt ist. Der dadurch erzeugte Auftrieb wird endlich so stark, daß das Insekt bis an die Wasseroberfläche emporsteigt. Ist dieses Stadium erreicht, so darf man die Larve nicht aus den Augen lassen, wenn man den Moment des Ausschlüpfens nicht verpassen will. Die Larve, die sich ruhig auf dem Wasserspiegel treiben läßt, ohne sich zu bewegen, gerät plötzlich in krampfartige Zuckungen; der Thorax platzt auf dem Rücken auf und im nächsten Augenblick sieht man das Insekt mit völlig entwickelten Flügeln vor sich sitzen. Dieser Vorgang erfolgt so schnell, daß man Einzelheiten desselben nicht zu unterscheiden vermag. Der ganze Akt des Ausschlüpfens dauert nicht länger als zwei Sekunden; im Verhältnis zu der Zeit, welche andere Insekten zu ihrer Häutung brauchen, sicherlich eine erstaunliche Leistung, die aber andererseits nicht verwunderlich ist für ein Insekt, welches mit Leichtigkeit 20 bis 22 Häutungen übersteht und sich selbst im geflügelten Stadium noch einmal häutet. Besonders interessant ist dabei die fast momentan erfolgende Ausbreitung der Flügel, die vorher dicht gefaltet unter der Larvenhaut gelegen haben; auf welche Weise diese schnelle Ausstreckung vor sich geht, ob durch Einpressen von Luft in die Tracheen oder von Blutflüssigkeit in die Flügeladern, diese Fragen harren noch der Beantwortung.

Die frisch ausgeschlüpfte Subimago verweilt nur kurze Zeit auf dem Wasserspiegel, indem sie die abgestreifte Larvenhaut als Floß benutzt; dann fliegt sie dem Ufer zu bzw. dem nächsten über das Wasser ragenden Gegenstand, auf dem sie sich niederlassen kann. Hier sitzt sie in der Regel unbeweglich, nur wenn sie gestört wird, kriecht oder fliegt sie weiter; ihr ruhiges Verhalten ist wohl dadurch bedingt, daß sie sich bald noch einer weiteren Häutung unterziehen muß. Sicher ist es aber, daß sie ebenso zu fliegen vermag wie die Imago, ein Umstand, der für die Auffassung des Subimaginalstadiums von Wichtigkeit ist. Die Häutung der

Subimago erfolgte nach meinen Beobachtungen etwa 24 Stunden nach der ersten Häutung, nämlich am Abend des darauffolgenden Tages. Bei Beginn der Häutung sucht sich das Insekt möglichst fest mit den Beinen zu verankern, soweit dies nicht schon beim ersten Niederlassen auf dem dazu erwähnten Gegenstand erfolgt ist. Senkrechte Stellung, mit dem Kopf nach oben, scheint für den Häutungsprozeß besonders günstig zu sein. Das Insekt macht plötzlich zuckende Bewegungen, die Rückenhaut platzt auf dem Thorax und die Ephemeride zieht sich langsam aus der alten Haut heraus. Besondere Schwierigkeiten machen dabei naturgemäß die Flügel, die natürlich nicht, wie man wohl hier und da hören oder gar lesen kann, abgeworfen werden. Vielmehr wird von diesen genau so wie vom übrigen Körper die Haut abgestreift: indem die Imago bemüht ist, sich aus der Subimaginalhaut herauszuziehen, staut sich die alte Flügelhaut am Grunde der Flügel an, der Flügel selbst faltet sich, da er am Ende viel breiter ist als an der Ansatzstelle am Thorax, beim Hindurchziehen durch diese Stelle von selbst zusammen. So häuft sich die abgestreifte Flügelhaut am Hinterrand des Thorax (an der Exuvie) als eine



stark zusammengeschrumpfte Masse an. Sehr instruktiv zeigen diesen Vorgang eine Anzahl trocken konservierter Exemplare von *Polymita arcys virgo*, welche sich im Berliner Zoologischen Museum befinden und aus der alten biologischen Sammlung von ROSENHAUER in Erlangen stammen. Die Abbildungen 1 bis 3 stellen

zwei verschiedene Häutungsstadien sowie die Subimaginallexuvie von *Polymitaercys virgo* dar und erläutern trefflich das über die Häutung der Flügel Gesagte.

Die morphologischen und anatomischen Veränderungen bei der Metamorphose.

Die bei der Verwandlung der Ephemeriden in den verschiedenen Organsystemen stattfindenden Veränderungen werden wir am besten übersehen, wenn wir die drei Stadien der Nymphe¹⁾, Subimago und Imago eingehend beschreiben und miteinander vergleichen. Diese Bemerkungen beziehen sich zwar zunächst nur auf die von mir untersuchte *Cloëon dipterum* LEACH, gelten im wesentlichen aber auch für die Gruppe der Ephemeriden im allgemeinen.

1. Die Nymphe.

Als letztes Larvenstadium ist die Nymphe charakterisiert durch den Besitz von larvalen Organen; als solche sind bei den Ephemeriden die Tracheenkiemen, die kauenden Mundwerkzeuge und die kurzen, mit starkem, seitlichen Haarbesatz versehenen Schwanzfäden anzusehen²⁾. Die Mundwerkzeuge zeigen noch keinerlei Andeutung einer Verkümmernng, vielmehr sind noch alle Teile wohl entwickelt. Bei den männlichen Larven sind die Anlagen des Forceps und der Turbanaugen, wie schon oben erwähnt, deutlich sichtbar. LUBBOCK'S (12) Bemerkung, die Fazetten der Turbanaugen seien nur durch Flecké angedeutet, kann ich nicht bestätigen; man kann auf diesem Stadium bereits eine deutliche Fazettenbildung erkennen. Die Antennen erreichen etwa halbe Körperlänge und besitzen eine große Anzahl von Gliedern. Alle drei Paar Extremitäten zeigen dieselbe Größe und gleichen Habitus: Coxa und Trochanter sind sehr kurz, der Tarsus zweigliedrig, das Endglied bildet eine starke Klaue. Das letzte Abdominalsegment trägt drei gleichlange Schwanzfäden, von denen der mittelste zweiseitig dicht behaart ist, während die beiden anderen nur auf der Innenseite einen Haarbesatz tragen.

In der Anatomie der inneren Organsysteme ist nichts auffälliges zu bemerken, insbesondere zeigt der Darm das typische Aussehen des Insektendarmes.

¹⁾ Ich gebrauche diese Bezeichnung hier nur für das letzte Larvenstadium.

²⁾ Eine gute Abbildung der Nymphe von *Cloëon rufulum* MÜLL. findet sich bei EATON (6), von wo sie in viele Lehrbücher übergegangen ist. Dort wie auch bei LUBBOCK (12) sind auch Mundteile, Extremitäten u. s. w. gut abgebildet.

2. Die Subimago.

Der Name Subimago ist für dieses Stadium von BURMEISTER (2) sehr treffend gewählt worden, da er dasselbe charakterisiert als einsolches, das zwar im wesentlichen, aber doch nicht völlig der Imago gleicht. Die Unterschiede zwischen Imago und Subimago sollen weiter unten besprochen werden; wir wollen hier zunächst diejenigen zwischen Nymphe und Subimago behandeln. Während die Entwicklung der Ephemeride bis dahin fast unmerklich von Stufe zu Stufe fortgeschritten ist, tritt nunmehr ein großer Sprung auf, der durch den Übergang von der wasserbewohnenden Larve zum Lufttier bedingt ist. Dieser Wechsel bringt zunächst eine Änderung in der Art der Atmung mit sich, indem die Tracheenkiemen abgeworfen werden und gleichzeitig das bisher geschlossene Tracheensystem durch Öffnen der Stigmen zu einem offenen wird. Das Verhalten des Tracheensystems während der Metamorphose ist bereits von PALMÉN (13) zum Gegenstand einer sehr interessanten und ausführlichen Untersuchung gemacht worden, in welcher er nachweist, daß bei jeder Larvenhäutung, trotz Mangel an offenen Stigmen, ein vollständiger Wechsel der Tracheenintima der Larve zustande kommt und daß ferner die Tracheenkiemen nicht an denselben Stellen sitzen, an denen später die Stigmen auftreten, mithin beide Organe keine genetischen Beziehungen zu einander haben. Nach PALMÉNS Untersuchungen sind die beiden Haupttracheenlängsstämme bei den Ephemeriden durch 10 Paar dünne, farblose Stränge an den Seiten der Körpersegmente befestigt, die aus einem inneren, soliden Chitinstrang und einer Epithelschicht bestehen. Bei der Häutung machen die Stränge dieselben Veränderungen durch, wie die Tracheen, woraus hervorgeht, daß die Stränge obliterierte Tracheenäste sind; dabei bleibt ihre Chitinachse mit der Körpercuticula in Verbindung und an dieser Achse werden die einzelnen Teile der Tracheenintima nach außen gezogen. Bei den Larvenhäutungen schließen sich die durch das Ausziehen der Chitinstränge entstandenen Öffnungen sofort wieder; bei der Häutung zur Subimago dagegen bleiben sie offen, und diese Öffnungen sind die Stigmen des jetzt offenen Tracheensystems.

Die Tracheenkiemen werden bei den Larvenhäutungen ebenso mit gehäutet wie der ganze Körper, bei der Häutung zur Subimago dagegen bleibt die ganze Kieme an der Larvenexuvie zurück.

Die Flügel der Subimago entsprechen in Größe und Habitus genau denen der Imago, haben also auf diesem Stadium bereits

ihre volle Ausbildung erlangt. Ihre Färbung ist ein mattes, undurchsichtiges Grau, auch sind sie am Hinterrand mit einem dichten Haarbesatz versehen, der ebenso wie die Undurchsichtigkeit charakteristisch für den Flügel der Subimago ist.

PICTET (15) hat das Aussehen der Flügel der beiden Imaginalstadien eingehend und treffend behandelt, so daß es sich erübrigt, auf diesen Punkt hier näher einzugehen. Ich möchte nur zu einer Bemerkung dieses Autors Stellung nehmen, die geeignet ist, einer irrthümlichen Auffassung Vorschub zu leisten. Es heißt nämlich bei PICTET (15) p. 72: Die Undurchsichtigkeit der Subimaginalflügel käme zum Teil daher, daß dieselben aus einer doppelten Haut beständen, da der Flügel der Subimago von einer Epidermis umhüllt sei, die bei der Häutung abgestreift würde. Diese Worte müssen beim Leser unbedingt die Vorstellung erwecken, daß die Subimago bereits bei dem Verlassen der Nymphenhaut eine doppelte Flügelmembran besäße, eine Vorstellung, welche noch durch die Angabe mancher Autoren, die Subimago häute sich unmittelbar nach dem Ausschlüpfen noch einmal, eine Stütze findet. Diese Annahme ist aber nicht richtig. Die Epidermis bzw. ihre Cuticula ist an den Flügeln der eben ausgeschlüpfen Subimago ebensowenig doppelt wie am übrigen Körper, und wie bei diesem geht auch bei den Flügeln der vor jeder Häutung stattfindende Vorgang — das Abheben der Cuticula und die Bildung einer neuen unter derselben — der Häutung selbst voraus. Allerdings geht dieser Prozeß im Vergleich zum Häutungsprozeß anderer Insekten außerordentlich schnell vor sich, so daß bei unseren kleinsten Ephemeridenarten wahrscheinlich wenige Stunden zur Vorbereitung der zweiten Häutung genügen werden. Leider besitzen wir nur sehr wenige sichere Angaben über die Dauer des Subimagostadiums. Es scheint nach denselben, daß die größeren Arten — *Palingenia*, *Ephemera* u. a. — durchschnittlich einen bis zwei Tage als Subimago leben; für *Cloëon dipterum* habe ich die Dauer dieses Stadiums auf ca. 24 Stunden festgestellt, bei anderen Arten habe ich noch keine Beobachtungen darüber anstellen können. Nehmen wir aber selbst an, daß bei einzelnen Arten eine noch kürzere Zeit genügen würde, den Häutungsprozeß vorzubereiten, so scheinen mir doch Angaben, daß sich eben ausgeschlüpfte Ephemeriden nach einer halben Stunde oder gar nur 10 Minuten zum zweitenmal gehäutet hätten, mindestens unwahrscheinlich. Einwandfreie Beobachtungen wären hier sehr erwünscht.

PICTETS oben zitierte Angabe wurde also höchstens für Sub-

imagines gelten, die unmittelbar vor der zweiten Häutung stehen; die Undurchsichtigkeit der subimaginalen Flügel erklärt sie aber nicht. Dagegen ist der zweite von ihm für diese Tatsache angeführte Grund wohl der richtige, daß die Flügelmembran nämlich stark pigmentiert und obendrein mit einer großen Anzahl von Tüpfeln und Haaren besetzt sei.

Bedeutende Unterschiede der Larve gegenüber haben weiterhin alle äußeren Organe der Subimago aufzuweisen. Die Antennen sind bedeutend kürzer als bei der Larve; die beiden ersten Glieder entsprechen noch im wesentlichen denen der letzteren, dagegen ist der übrige Teil der subimaginalen Antenne ungegliedert, peitschenartig, auf der Oberfläche mit dichter, unregelmäßiger Querstreifung versehen. Die Augen zeigen keine wesentliche Veränderung, die Turbanaugen der ♂♂ treten jetzt allerdings stärker hervor und besitzen eine intensivere Färbung. Die Mundteile dagegen weisen schon eine sehr weitgehende Verkümmernng auf. Die Beine sind in allen ihren Teilen etwas länger und schlanker geworden, ihr Tarsus ist jetzt viergliedrig; bemerkenswert ist, daß noch alle drei Beinpaare völlig gleichartig gestaltet sind. Der Forceps des ♂ hat zwar noch nicht seine volle Größe erreicht, läßt aber bereits deutlich 4 Glieder unterscheiden. Von den 3 Caudalanhängen der Larve erhalten sich nur 2 bei der Subimago von *Cloëon*, indem der mittelste rudimentär wird; sie sind bedeutend länger und dünner als bei der Nymphe und tragen nur noch ganz kurze, borstenartige Haare.

Von den Veränderungen der inneren Organsysteme ist besonders die des Darmes bemerkenswert. PALMÉN (14) und STERNFELD (18) haben den Funktionswechsel des Darmes bei der Metamorphose der Ephemeriden bereits kurz behandelt, eine eingehende Untersuchung über die histologischen Vorgänge bei der völligen Degeneration der Darmwandzellen besitzen wir aber noch nicht.

3. Die Imago.

Wie schon erwähnt, stimmt die Imago im wesentlichen morphologisch und anatomisch mit der Subimago überein. Charakteristische Unterschiede der letzteren gegenüber sind: Die frische, glänzende Färbung des ganzen Insektes, ferner die völlige Durchsichtigkeit der Flügel und das Fehlen der Randbehaarung an denselben. Doch sind diese Unterschiede nicht für alle Ephemeriden gültig. Die Arten der Gattung *Caenis* z. B. haben auch als Imagines einen behaarten Flügelrand, ferner besitzt *Polymitaercys virgo* im Imaginalstadium trübe, undurchsichtige

Flügel. Ein sicheres Kennzeichen für das Imaginalstadium aller Ephemeriden scheinen die stark verlängerten Vorderbeine der ♂♂ abzugeben, da ja, wie oben erwähnt, bei der Subimago alle drei Beinpaare noch gleichartig aussehen. Im übrigen sind die Differenzen zwischen Subimago und Imago bei *Cloëon dipterum* nur geringe: die Turbanaugen der ♂♂ sind bei der Subimago mehr kugelförmig, bei der Imago zylindrisch, mit starker Verbreiterung nach oben; die Verkümmerng der Mundteile ist vollständig; die Glieder des Forceps sind länger und schlanker geworden. Während also bei den ♂♂ die Unterscheidung der beiden Imaginalstadien mit Hilfe dieser Merkmale ziemlich leicht ist, wird es bei den ♀♀ zuweilen schwierig sein, Subimago und Imago zu unterscheiden, besonders bei denjenigen Arten, bei denen das Aussehen der Flügel in beiden Stadien kaum von einander abweicht. Offenbar hat bei den Ephemeriden das ♀ im Imaginalstadium einen primitiveren Zustand bewahrt als das ♂, eine Ansicht, die durch die Behauptung einzelner Autoren, die ♀♀ einiger Arten häuteten sich überhaupt nur einmal, eine bedeutende Stütze finden würde. Jedoch möchte ich dies bei dem derzeitigen Stande unserer Kenntnis von der Metamorphose der Ephemeriden noch nicht als sicher erwiesen betrachten, wie aus der folgenden kritischen Betrachtung der bisher vorliegenden Literatur hervorgehen wird.

Zusammenfassung und Kritik der bisherigen Literatur über die Ephemeriden-Metamorphose.

Da es wohl zu weit führen würde, wenn ich die vorhandene Literatur über die Metamorphose der Ephemeriden hier vollständig referieren wollte, so will ich mich darauf beschränken, auffallende Übereinstimmungen und etwaige Differenzen hier zu erörtern. Die erste eingehende Schilderung der Verwandlung der Ephemeriden verdanken wir SWAMMERDAMM (19). Seine außerordentlich sorgfältigen und für seine Zeit bewunderungswürdigen Beobachtungen können noch heute als grundlegend auf diesem Gebiete gelten. Im wesentlichen stimmen seine Untersuchungen über die Metamorphose von *Palingenia longicauda* mit den von mir bei *Cloëon dipterum* gemachten überein. Auch SWAMMERDAMM gibt als Hauptzeit für das Ausschlüpfen der Subimagines die Zeit zwischen 6 und 7 Uhr abends an. Das schnelle Ausbreiten der Flügel ist nach seiner Meinung vielleicht dadurch zu erklären, daß das Wasser an der Oberfläche wärmer ist als in der Tiefe und durch die schnelle Erwärmung beim Aufsteigen des Insektes zur Ober-

fläche das Blut in die Flügel getrieben würde. Andererseits schreibt er auch dem Einströmen von Luft in die Flügeltracheen eine Mitwirkung zu. Die mit der Metamorphose verbundenen morphologischen Veränderungen sind scharf und richtig beobachtet; nur die Bemerkung: „Die Veränderung, die mit den Augen vorgeht, ist viel beträchtlicher, denn nachdem das Hornhäutgen, das am Wurme eben und platt ist, herabgegangen, so sieht man an dessen statt eine Versammlung von vielen Augen, die gleichsam ein gleichmäßig Netzgen ausmachen“ — scheint auf einem Irrtum zu beruhen, da auch bei der Nymphe schon die Augen fazettiert sind, wenn auch nicht so deutlich. In der Schilderung der zweiten Häutung finde ich nur eine kleine Differenz gegenüber meinen Beobachtungen, welche die Häutung der Flügel betrifft. Es heißt nämlich bei S. p. 111: „Aber mit den übrigen Gliedern, als dem ersten und zweiten Paar Flügel, streift sich die Haut so los, daß deren inwendige Seiten nach außen zu stehen kommen, so wie wir unsere Handschuhe umstreifen, daß das Innere der Finger nach außen kommt.“ Auf Tafel XIII Figur 13 ist dieses Stadium der Häutung dargestellt. Eine derartige völlige „Umkrempelung“ der alten Flügelhaut habe ich bei *Cloëon dipterum* niemals beobachtet, auch habe ich bei zwei Exuvien von *Palingenia longicauda*, die sich im Berliner Zoologischen Museum befinden, keine Umstülpung der Flügelexuvie feststellen können. Interessant ist endlich SWAMMERDAMMS Bemerkung, daß das ♀ sich nur einmal häute; er will dies jedoch nicht als erwiesen hinstellen, denn er fügt hinzu: „Doch will ich dies eben vor keine Grundwahrheit ausgeben, weil ich keine ganz gewisse Erfahrung hierinnen habe.“

RÉAUMUR (16) beschreibt die Entwicklung von *Polymitaercys virgo*, wendet seine Aufmerksamkeit jedoch weniger der Metamorphose dieser Art als einigen anderen auffallenden Erscheinungen im Leben der Ephemeriden zu, z. B. ihrem massenhaften Auftreten, der Art der Eiablage, Lebensweise der Larven u. s. w. Bei der Häutung der Larve zur Subimago bewundert er (p. 489) besonders die Schnelligkeit und Leichtigkeit, mit der dieser Vorgang erfolgt. Bei einigen Larven beobachtete er, daß sie aus dem Wasser an das Ufer krochen, wó sich dann das Ausschlüpfen der Subimago vollzog. Die Subimagines sitzen mit Vorliebe in senkrechter Stellung an Bäumen, Mauern u. s. w., den Kopf nach oben, die Flügel zusammengeklappt, wie Tagschmetterlinge in Ruhestellung (p. 504). In dieser Haltung erwarten sie ruhig die zweite Häutung, die manchmal erst nach mehr als 24 Stunden eintritt. Eine am 19. Mai mittags gefangene Ephemeride häutete

sich am folgenden Tage abends 9 $\frac{1}{2}$ Uhr, eine zweite, die an einem Sonnabend 5 Uhr nachmittags gefunden wurde, in der Nacht vom Sonntag zu Montag. Dagegen nimmt RÉAUMUR an, daß die kleineren Arten sich sehr bald nach dem Verlassen der Larvenhaut noch einmal häuten; er sei mehrere Male am Flußufer von großen Schwärmen solcher kleinen Ephemeridenarten überrascht worden, die seinen ganzen Körper völlig bedeckt und sich vor seinen Augen massenhaft gehäutet hätten. Daß diese Tiere eben erst ihrer Larvenhaut entschlüpft waren, ist aber nur eine Vermutung RÉAUMURS, nicht eine auf direkter Beobachtung beruhende Tatsache. Im übrigen ist seine Schilderung der zweiten Häutung (p. 505) sehr zutreffend und namentlich die Häutung der Flügel besser beobachtet und abgebildet als bei SWAMMERDAMM. RÉAUMUR will auch Ephemeriden gefunden haben, die überhaupt nur eine Häutung durchmachen, also auch im männlichen Geschlecht; er habe sie gleich nach dem Ausschlüpfen in Gefangenschaft gesetzt, wo sie schließlich gestorben seien, ohne sich noch einmal gehäutet zu haben.

DE GEER (7) beschreibt im zweiten Bande seiner Geschichte der Insekten die Lebensgeschichte der *Ephemera vulgata*, doch beruft er sich vielfach schon auf SWAMMERDAMM und RÉAUMUR. Sein besonderes Verdienst ist die erste exakte Beobachtung der Begattung der Ephemeriden, welche bis dahin noch bestritten worden war. Seine Ausführungen über die Metamorphose enthalten nichts neues. Von Wichtigkeit ist seine Bemerkung über die nochmalige Häutung der Subimago: „Ich habe Grund zu glauben, daß alle Arten von Ephemeriden, große und kleine, diese Eigenschaft besitzen; wenigstens haben sich alle, die mir vorgekommen sind, zum zweitenmal gehäutet, nachdem sie die Nymphenhaut schon abgelegt hatten“. Sicher gilt dies jedenfalls für das ♀ von *Ephemera vulgata*, welches er sogar im Stadium der Häutung abbildet. Die übrigen 4 Arten, welche DE GEER noch beschreibt, lassen sich nach Beschreibung und Abbildung nicht sicher bestimmen (wahrscheinlich *Heptagenia*, *Pothamanthus* und *Cloëon*). Als Zeitdauer des Subimagonalstadiums wird bei einer Art ein Tag, bei anderen 2 bis 3 Tage angegeben.

Fast alle späteren Autoren berufen sich, sobald sie in ihren Arbeiten die Metamorphose der Ephemeriden berühren, auf die Beobachtungen von SWAMMERDAMM, RÉAUMUR und DE GEER. In der Ephemeriden-Literatur der neueren Zeit ist daher kaum etwas neues über die Metamorphose dieser Insekten enthalten. SCHÄFFER (17) hat die Verwandlung oft beobachtet und gibt eine

zutreffende Schilderung derselben; PICTETS (15) Behauptung, SCHÄFFER habe die Häutung „figuré avec exactitude“, kann ich aber nicht beipflichten. Eine sehr anschauliche Schilderung der zweiten Häutung gibt DAVIS (4). Aus der Tatsache, daß einige in einer Schachtel mitgenommene Subimagines starben, ohne sich zu häuten, zieht dieser Autor nicht, wie RÉAUMUR, den Schluß, daß diese Ephemeriden nur ein Imaginalstadium besitzen, sondern er sucht den Grund dieser Erscheinung wohl richtiger in dem Mangel von Licht und Luft, der die gefangenen Tiere beeinträchtigte. BURMEISTER (2) betont besonders die Unterschiede im Aussehen der beiden Imaginalstadien: „Der Unterschied im Aussehen des Tieres zwischen der letzten und vorletzten Häutung ist sehr beträchtlich. Vor derselben erscheinen alle Organe plumper, dicker, kürzer, und die Haut hängt schlotternd an allen Stellen; dabei ist die Farbe des Tieres matter, unreinlich, oft ganz unbestimmt, besonders an den Flügeln. Nach der letzten Häutung ist alles klarer, reiner, tiefer gefärbt, alles glänzender, frischer.“ PICTET (15) widmet in seiner umfassenden Monographie der Ephemeriden im allgemeinen Teil zwei Kapitel der Metamorphose. Nach der Lebensweise der Larven unterscheidet sich nach PICTET auch die Art des Ausschlüpfens der Subimagines: die in stehenden und langsam fließenden Gewässern lebenden Larven häuten sich an der Oberfläche des Wassers, diejenigen dagegen, die schnellfließende Gebirgsbäche bewohnen, suchen das Ufer oder im Bach liegende trockene Steine zur Verwandlung auf, offenbar, weil sie sonst leicht zerschmettert oder wieder in die Tiefe gerissen würden. Die Subimago, meint PICTET, sei langsamer und schwerfälliger in ihren Bewegungen als die Imago; das Subimaginalstadium dauere mehrere Stunden, manchmal sogar weniger wie eine Stunde.“ Besonders eingehend sind von PICTET die morphologischen Charakteristika der einzelnen Stadien — Nymphe, Subimago und Imago — behandelt worden, indem er das Verhalten jedes einzelnen Organes während der Metamorphose eingehend untersucht hat. Im einzelnen auf diese Ausführungen einzugehen erübrigt sich an dieser Stelle; die Bemerkungen des Autors über die Flügel der Subimago sind oben bereits einer Kritik unterzogen worden.

Die trefflichen Beobachtungen von CORNELIUS (3) über *Palinogenia longicauda* enthalten auch eine Schilderung der Metamorphose dieser Ephemeride, welche nach C. dadurch bemerkenswert ist, daß die weibliche Subimago keine Häutung mehr durchmacht. Diese schon von SWAMMERDAMM vermutete Eigentümlichkeit muß

man somit wohl als Tatsache ansehen. Die Dauer des Subimaginalstadiums gibt CORNELIUS auf ca. 10 Minuten an, was mir jedoch nach meinen Beobachtungen an *Cloëon dipterum* sehr unwahrscheinlich ist und außerdem mit den Angaben anderer Autoren in Widerspruch steht. PALMÉN (13) bemerkt ebenfalls (p. 20), daß das ♀ von *Palingenia longicauda* im Subimagostadium verbleibe; ebenso behauptet er von *Polymitarcys virgo*, daß eine weibliche Imago dieser Art noch nie gefunden worden sei, doch „halte er es nicht für unwahrscheinlich, daß unter Umständen Individuen sich bis zum Imaginalstadium entwickeln könnten.“

EATONS (6) vortreffliche Ephemeriden - Monographie enthält nur sehr wenige Bemerkungen über die Biologie, speziell die Metamorphose dieser Insekten. Nach seiner Ansicht besteht eine Beziehung zwischen der Dauer des Subimagostadiums und der Lebensdauer der Imago: wenn erstere 12 oder 24 Stunden bzw. mehr betrage, lebe die Imago länger als einen Tag; wenn jedoch die Verwandlung in die Imago „wenige Minuten“ nach dem Verlassen der Larvenhaut stattfände, sei es mit dem Leben der Ephemeride am Abend oder frühen Morgen vorbei. Ich glaube nicht, daß man dies als allgemein gültige Regel ansehen darf; viel eher dürfte die Lebensdauer der Imago von anderen Faktoren, z. B. der Witterung, der schneller oder langsamer erfolgenden Begattung und Eiablage, etwa vorhandener Viviparität u.s.w. abhängig sein. TUMPPELS (20) Beschreibung der Metamorphose ist zutreffend; daß die letzte Häutung in der Luft stattfinden soll, ist wohl nicht als Regel, sondern als Ausnahme zu betrachten, da die meisten Beobachter darin übereinstimmen, daß sich die Subimago meist im Sitzen häute. HUDSON (11) hat die Metamorphose verschiedener australischer Arten beobachtet. Die Dauer des Subimaginalstadiums beträgt nach diesem Autor bei keiner der erwähnten Arten unter 2 Tagen, bei einigen sogar 3 bis 4 Tage. In einer neueren Arbeit über die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose, in welcher HEYMONS (10) auch eine Übersicht der bisherigen Ansichten über die Ephemeridenmetamorphose gibt und seine eigene Auffassung derselben darlegt, wird besonders die Häutung des geflügelten Insektes einer kritischen Betrachtung unterzogen. Der an dieser Stelle (p. 161) ausgesprochenen Ansicht, daß für geflügelte und flugfähige Insekten Häutungen ein wesentliches Hindernis seien, da der Flügel durch doppelte Chitinbelastung schwerfällig und zum Gebrauche wenig geeignet werde, ist DEGENER (5) in einer soeben erschienenen Arbeit über die Insektenmetamorphose entgegengetreten. DEGENER weist darauf hin, daß diese Gewichts-

differenz so gering sei, daß sie die Subimago, deren Flügel schon die imaginalen Flügel enthalten, nicht am Fliegen verhindere; er selbst habe beobachtet, wie Subimagines einer kleinen Art (wahrscheinlich *Caenis* sp.) massenhaft umhergeflogen seien und sich vor seinen Augen gehäutet hätten. In der Tat kann, wie schon oben bemerkt wurde, an der völligen Flugfähigkeit der Subimago nicht mehr gezweifelt werden. Die Ansicht DEEGENERS, daß das Aufhören der Flügelhäutung, d. h. der ausgebildeten Flügel, nicht der Flügelstummel, mit der Verminderung der gesamten Häutungen in engstem Zusammenhange stehe, scheint mir sehr zutreffend zu sein; denn es ist sicherlich ein auffallendes Zusammenreffen, daß diejenige Insektengruppe, bei welcher sich allein unter allen übrigen die Häutung der Flügel erhalten hat, gleichzeitig die größte Zahl der Häutungen (bis zu 22!) aufzuweisen hat.

Zusammenfassung.

Aus meinen Beobachtungen an *Cloëon dipterum* LEACH und den vorhandenen Literaturangaben über andere Ephemeriden ergeben sich für die Biologie der Ephemeriden-Metamorphose folgende Hauptpunkte:

1. Das Ausschlüpfen der Subimago erfolgt meist gegen Abend, entweder am Ufer oder direkt auf der Wasseroberfläche; bemerkenswert ist die Schnelligkeit des Vorgangs und besonders die fast momentan erfolgende Ausbreitung der Flügel.

2. Die Subimago ist vollkommen flugfähig, sie macht sogar meist sofort von dieser Eigenschaft Gebrauch, indem sie unmittelbar nach dem Verlassen der Larvenhaut dem Ufer zufliegt. Dort verharret sie in der Regel ruhig bis zur nächmaligen Häutung.

3. Die Häutung der Subimago zur Imago geht langsamer vor sich als die erste Häutung; sie ist erschwert durch das Abstreifen der Flügelhaut.

4. Die Dauer des Subimaginalstadiums ist für die einzelnen Arten verschieden. Ihr Maximum dürfte 3 bis 4 Tage betragen, bei einigen Arten beträgt sie wahrscheinlich nur wenige Stunden (bei *Cloëon dipterum* ca. 24 Stunden). Die Angaben einzelner Autoren, daß die zweite Häutung schon wenige Minuten nach der ersten erfolge, sind nicht einwandfrei; zudem auch nicht wahrscheinlich, da die histologischen Vorgänge in der Hypodermis, welche jeder Häutung notwendigerweise vorausgehen müssen, kaum in so kurzer Zeit beendet werden können.

5. Die Weibchen einiger Arten (*Palingenia longicauda*, *Poly-*

mitarcys virgo) verbleiben angeblich im Subimagostadium, werden also in diesem Stadium bereits geschlechtsreif.

Es geht hieraus hervor, daß namentlich die beiden letztgenannten Punkte noch weiterer, vor allen Dingen exakter Beobachtungen bedürfen, ehe sie als völlig geklärt angesehen werden können.

Literatur-Übersicht.

1. BOAS, E. V. Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten. — Zool. Jahrb. Abt. Syst. XII. 1899.
2. BURMEISTER, H. Handbuch der Entomologie. II. 2.
3. CORNELIUS, C. Beiträge zur näheren Kenntnis der *Palingenia longicauda* OLIV. Elberfeld 1848.
4. DAVIS, A. H. Metamorphosis of Ephemera. — Entomol. Magaz. II. London 1835.
5. DEGENER, P. Die Metamorphose der Insekten. Leipzig (Teubner) 1909.
6. EATON, A. E. A Revisional Monograph of Recent *Epheméridae* or Mayflies. — Transact. Lin. Soc. London. Sec. Ser. Vol. III. (Zool.) 1888.
7. DE GEER. Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. (Deutsche Ausgabe von E. GÖTZE). Nürnberg 1779.
8. HEYMONS, R. Fortpflanzung und Entwicklungsgeschichte der *Ephemera vulgata* L. — Sitz. Ber. Ges. Nat. Fr. Berlin 1896.
9. — Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. — Anhang z. d. Abhandl. d. Kgl. Pr. Akad. d. Wissensch. Berlin 1896.
10. — Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose. — Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. I. 1. 1907.
11. HUDSON, G. V. New Zealand *Neuroptera*. London 1904.
12. LUBBOCK, J. On the development of *Cloëon dimidiatum*. — Trans. Lin. Soc. London. Vol. 24. 1864 und Vol. 25. 1866.
13. PALMÉN, J. A. Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors 1884.
14. — Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. — Helsingfors 1884.
15. PICTET, F. Histoire naturelle des Insectes *Neuroptères*. Famille des *Ephémérides*. Genève et Paris 1848.
16. RÉAUMUR, R. Memoires pour servir à l'histoire naturelle des Insectes. Bd. VI. 1784—42.
17. SCHÄFFERS Abhandlungen von Insekten. III. 1779.
18. STERNFELD, R. Die Verkümmerng der Mundteile und der Funktionswechsel des Darmes bei den Ephemeriden. — Zool. Jahrb. Abt. Anat. XXIV. 1907.
19. SWAMMERDAMM, J. Bibel der Natur. Leipzig. 1752.
20. TÜRPEL, R. Die Geradflügler Mitteleuropas. Eisenach 1901.