

(Sonderabdruck aus dem »Zoologischen Anzeiger« Bd. XXXIV. Nr. 15  
vom 29. Juni 1909.)

### Zur Frage nach der Morphologie der Kiemen der Ephemeriden-Larven.

Von Bernhard Dürken.

(Mit 3 Figuren.)

In seinem Aufsätze »Die Tracheenkiemen der Ephemeriden«<sup>1</sup> verwirft Carl Börner die von mir<sup>2</sup> vertretene Auffassung von der tergalen Natur der Tracheenkiemen, die ich aus dem dorsoventralen Charakter ihrer Muskulatur herleite, und sucht den Nachweis zu führen, daß sie ventralen Extremitäten homolog seien.

Börner stützt diese Ansicht auf Verhältnisse des Kiemen- bzw. Beingelenks, der Muskeln und des Tracheensystems. Bevor ich daran gehe, das Unzulängliche der Beweismomente im einzelnen darzulegen, seien einige allgemeine Gesichtspunkte vorangestellt.

<sup>1</sup> Zoologischer Anzeiger Bd. 33. Nr. 24/25. S. 806—823. 4 Fig.

<sup>2</sup> Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 87. Heft 3. 1907. S. 435—550, 30 Fig. Taf. 24—26. Im folgenden kurz zitiert unter I.



Die Gliederung der Arthropoden ist kinematischer Natur; die Gliederung des Hautskelettes ist sekundär der primären Gliederung der Muskulatur gefolgt. Dafür finden sich so zahlreiche Belege, daß diese Anschauung keinem Zweifel unterliegen kann. Gerade auch die Verhältnisse bei den Ephemeriden sprechen durchaus für diese Auffassung, wie ich besonders hervorgehoben habe<sup>3</sup>. Für die Morphologie des Skelettes ist daher die Morphologie der Muskulatur von allergrößter Bedeutung. Denn es muß als ein unbestreitbarer methodischer Grundsatz gelten, beim Studium zweier zusammengehöriger Organsysteme, die in einem solchen Abhängigkeitsverhältnis stehen wie hier Muskeln und Skelet, die sekundär aufgetretene Differenzierung durch die primär eingetretene zu erklären, nicht aber entgegengesetzt. Daher dürfen wir, um von dem konkreten Fall zu reden, bei den Ephemeriden nicht behaupten, Vereinfachung der Skeletverhältnisse ziehe Vereinfachung der Muskulatur nach sich, sondern es ist gerade umgekehrt. Ferner können nicht in erster Linie die Eigentümlichkeiten des Skelettes die Verhältnisse der Muskulatur aufhellen, insbesondere dann nicht, wenn es sich um stark bewegte Skeletstücke handelt, sondern der Gedankengang muß ebenfalls umgekehrt sein. Aus dieser Erkenntnis heraus hat Voss<sup>4</sup> in seiner eingehenden Arbeit über *Gryllus* in erfolgreicher Weise das Verhalten der Muskulatur für das Verständnis des Skelettes verwertet, und seinem Vorgehen bin ich in meiner oben angeführten Untersuchung gefolgt.

Nun sucht Börner zunächst lediglich aus der Ähnlichkeit zweier, mit besonders kräftig tätiger Muskulatur in Verbindung stehender Skeletstücke deren Homologie zu erweisen. Dann behauptet er, daß auch die Betrachtung der Muskulatur die so gewonnene Auffassung von der Extremitätennatur der Kiemen stützt. Die Betrachtung der Muskeln und ihre Homologisierung erfolgt aber nicht unabhängig von der Auffassung der strittigen Körperanhänge, sondern die Gleichbewertung der Kiemenmuskeln mit Beinmuskeln beruht ganz und gar auf der Annahme, daß die Kiemen den Extremitäten homolog sind. Es wird also zunächst die Gleichheit zweier Chitinteile aus ihrer Ähnlichkeit »bewiesen«. Aus dieser Homologie wird die Homologie ihrer Muskeln gefolgert. Die so erhaltene Gleichwertigkeit der Muskeln aber als Beweismittel für die Gleichwertigkeit der Chitinstücke zu beanspruchen ist auf keinen Fall zulässig (vgl. unten). Auch das dritte Beweismoment Börners, die Morphologie des Tracheensystems, ist

<sup>3</sup> T. S. 445 ff. S. 528.

<sup>4</sup> F. Voss, Über den Thorax von *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenkes und dessen Bewegung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 78. Heft 2. S. 268—354; Heft 3. S. 356—521; Heft 4. S. 645—759. Taf. 15, 16, 24. 1905.

nicht viel höher anzuschlagen, da nur aus der anderweitig gefaßten Meinung von der Extremitätennatur der Kiemen die Gleichheit der Kiementrachee mit der Beintrachee bewiesen werden kann. Davon unten mehr.

Im Thorax der Ephemeriden zeigen die Pleuren wohl kaum ein rein ursprüngliches Verhalten. Börner betrachtet sie als subcoxale Skeletteile, d. h. als Bestandteile der Extremitätenbasis<sup>5</sup>, und hält das für ausschlaggebend bei der Frage nach der Natur der Tracheenkieme. Das ist aber nicht der Fall. Denn wenn auch die thoracalen Pleuren subcoxale, mit andern Worten also eigentlich ventrale Bildungen sein sollten, müßte erst bewiesen werden, daß diese Verhältnisse des Thorax auch für das Abdomen gelten. Börner setzt dies voraus und versucht durch Gleichsetzung der Kiemen mit Extremitäten den Beweis dafür zu erbringen; doch kann dieser Versuch nicht als gelungen bezeichnet werden. Auf den Streit um die Natur der thoracalen Pleuren braucht deshalb hier nicht eingegangen zu werden.

Haben die Ephemeriden im Abdomen echte Pleuren? Börner verneint dies, und sucht für seine Ansicht einen Beweis dadurch aufzustellen, daß er die Partie der Abdominalsegmente, welche die Kieme trägt, den thoracalen Subcoxen homologisiert.

Inwieweit auch immer die Ephemeridennymphen sekundäre Anpassungsformen darstellen mögen, so viel steht fest, daß gerade im Gebiet der Stigmen und Tracheenkiemen, wie Börner selbst betont, sekundäre Bildungen nachweisbar sind. Diese sekundären Erscheinungen, die mit dem Übergang der ursprünglich jedenfalls landlebigen Formen ins Wasser zusammenhängen, bestehen einestails in dem mehr oder minder weitgehenden Verschuß (nicht Verwachsung!) der Stigmen und der gleichmäßigen Verdickung des umgebenden Chitins, andernteils in der Ausbildung besonderer Atmungsorgane, eben der Tracheenkiemen. Daß diese etwa schon bei der landlebigen Larve vorhanden waren, ist unbewiesen. Es sind also gerade die strittigen Teile sekundär verändert, und darum ist die Betrachtung des nymphalen Chitinskelettes dieser Teile von vornherein nicht recht geeignet, den wahren Sachverhalt aufzuklären.

Das Charakteristikum der pleuralen Region ist in erster Linie das Stigma. Nur gedrängt durch unabweisbare Tatsachen wird man eine Verlagerung der Stigmen in tergales oder sternales Gebiet annehmen dürfen. Im Abdomen der Ephemeridennymphe sind die Stigmen sehr schwer zu sehen, mit Sicherheit sind sie nur auf Querschnitten festzu-

<sup>5</sup> Das Referat über die Arbeiten Börners betreffs Beingliederung der Arthropoden steht nicht, wie infolge eines Druckfehlers angegeben, im Zool. Centralbl. 1904, sondern 1905 Nr. 438—441.

stellen. Um so klarer liegen die Verhältnisse bei der Imago, deren abdominales Skelet einen geradezu typischen Eindruck macht: eine dorsale und ventrale Platte, auf jeder Seite durch eine schmale, parallel begrenzte dünne Flankenhaut verbunden, die das Stigma trägt. Diese Flankenhaut entspricht einem Teil der »abdominalen Subcoxen« Börners, insbesondere dem ventralen Teile, der auch bei der Nymphe das Stigma enthält (vgl. Fig. 3). Nur aus den triftigsten Gründen wird man dorsal von der Stigmenhaut gelegene Skeletteile als ventral ansprechen dürfen, zumal wenn die Verhältnisse so einfach und klar liegen wie im Abdomen der Imago, bei der wir gerade das ursprünglichere Verhalten dieser Region finden. Insbesondere durch die Lage der Stigmen und das Verhalten bei der Imago kennzeichnet sich also die von Börner als subcoxal, d. h. sternal bezeichnete Partie in ihrem ventralen Teile als pleural, während es für den dorsalen Teil noch des näheren zu entscheiden ist, ob er pleural oder tergal sei, da er bei der Imago wenigstens zum Teile zur dorsalen Skeletspange gehört<sup>6</sup>. Daß die Larven der Ephemeriden, ehe sie zum Wasserleben übergangen, als aber schon das Flugvermögen entwickelt war, noch abdominale Beine besaßen, die der fliegenden Imago fehlten, mit andern Worten, daß nicht das Vorhandensein der Kieme bei der Larve, sondern ihr Fehlen bei der Imago sekundär ist, muß noch bewiesen werden. Börner führt als Beleg die *Stenodyctia lobata* aus dem Carbon<sup>7</sup> und recente Ephemeriden an, »die als Imagines ihre Kiemen behalten sollen«. Die abdominalen Anhänge der *Stenodyctia* kann man vielleicht als Extremitäten ansehen, aber sie sind nicht als solche oder als aus diesen abzuleitende Kiemen bewiesen. Das Vorkommen der Kiemen bei Ephemeriden-Imagines ist sehr zweifelhaft; die betreffenden Formen sind ja auch Börner (ebenso wie mir) unbekannt geblieben.

Als Stütze für die Auffassung der Kiemen als Extremitäten zieht Börner auch eine Untersuchung von Heymons heran<sup>8</sup>, in welcher angegeben wird, daß die Kiemen von *Ephemera vulgata* aus lateralen Hypodermisverdickungen hervorgehen. Bei der ganzen Art und Weise der Insektenentwicklung müssen Körperanhänge wie Tracheenkiemen und Beine aus solchen Verdickungen hervorgehen; daraus folgt aber nicht ihre Homologie, ebensowenig wie aus der lateralen Lagerung der Verdickungen, die doch nur eine rein äußerliche Beziehung darstellt.

<sup>6</sup> Vgl. T. S. 534—535. Wie weit die »Subcoxa« in die Flankenhaut einbezogen wird, erhellt in etwa aus den Fig. 17—18 T. S. 477.

<sup>7</sup> A. Handlirsch, Die fossilen Insekten und die Phylogenie der recenten Formen. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1906. Taf. VIII. Fig. 20.

<sup>8</sup> Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anhang z. d. Abhandl. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1896.

Wie wir sehen, spitzt sich die Frage dahin zu, ob es gelingt, den Teil der Abdominalsegmente, welcher die Kieme trägt, als gleichwertig zu beweisen den thoracalen Subcoxen Börners. Das versucht Börner im ersten Teil seiner Beweisführung darzutun, indem er die Ähnlichkeit des Kiemengelenkes mit dem Beingelenk hervorhebt und daraus die Homologie beider folgert.

Wie Börner darlegt, besitzen die Nymphen von *Cloëon* zwischen dem Unterrande der thoracalen Tergite und den frei beweglichen Hüften, die Basis der letzteren umschließende, einfache Subcoxen, »welche außenseitlich annähernd in ihrer Mitte je einen durch eine Chitinleiste verstärkten, vorgewölbten Gelenkknopf tragen, an dem die zugehörigen Coxen mit einer kleinen Gelenkpfanne ihres Ober- (Außen-)randes articulieren . . . Im Abdomen sehen wir die subcoxale ‚Pleuralpartie‘ unverkennbar auf gleicher Höhe fortgeführt<sup>9</sup>«. Nur die Richtung der »abdominalen Subcoxen« ist eine andre; sie sind caudalwärts gerichtet und dorsal verschoben. »Demzufolge finden wir den subcoxalen Gelenkknopf, der hier breit vorgewölbt ist und nicht durch eine Leiste<sup>10</sup> gestützt wird, lateral wieder, während median von ihm die der thoracalen Coxa entsprechende Kieme ansitzt.« Der Hüftgrund ist median verstärkt; dem Gelenkknopf der thoracalen Subcoxen liegt median keine besondere Verstärkung des Chitins gegenüber, während dies bei den abdominalen der Fall ist; doch gehört das dadurch gebildete Scleritstück morphologisch »wahrscheinlich« zur Kieme. »Ich nehme an, daß dies Scleritstück dem auch an den thoracalen Hüften . . . stark versteiften Medianrande des Hüftgrundes entspricht.« (S. 809.) Nebenbei bemerkt, inseriert an diesem Scleritstück nicht, wie Börner meint, mein  $km_1$  (Musculus branchiosternalis primus), sondern mein  $km_2$  (M. br. secundus). »Die Kiementrachee<sup>11</sup> ist übrigens auch an ihrem äußeren, dem subcoxalen Gelenkknopf anliegenden Basalrande ähnlich versteift wie die thoracalen Hüften«. Die Grenze zwischen den wulstig abstehenden Subcoxen des Abdomens und den Tergiten ist (nach Börner) noch deutlich erkennbar. Die Außenseiten der thoracalen Subcoxen und Coxen tragen zarte Härchen und Grübchen unbekannter Funktion. Zwischen den abdominalen Subcoxen und Tergiten, welche beide diese Grübchen aufweisen, sieht man deutlich eine von diesen freie Zone ähnlich wie im Metathorax.

<sup>9</sup> Börner a. a. O. S. 808 ff.

<sup>10</sup> Die Sperrungen rühren von mir her. D.

<sup>11</sup> Die Bezeichnung Kiementrachee für die Kieme stiftet leicht Verwirrung und ist daher zu verwerfen. Man sollte doch zwischen Tracheenkieme als dem ganzen Atmungsorgan und Kiementrachee als der in jene eintretenden Trachee unterscheiden.

Zu dieser Börnerschen Beschreibung der beiden in Frage kommenden Gelenke ist folgendes zu bemerken. Zunächst ist das Fortführen der »Pleuralpartie« im Abdomen durchaus nicht so deutlich, wie es nach der Beschreibung und der etwas schematisierten Fig. 1 Börners scheinen möchte, namentlich wenn man andre Formen, wie *Ephemerella*, *Oligoneuria* berücksichtigt, bei denen die Kiemen geradezu dorsal angeheftet sind<sup>12</sup>. Bei den großen Nymphen von *Oligoneuria* besteht ventral von den Kiemen, an der scharfen Seitenkante der Abdominalsegmente in deren ganzer Länge eine sehr schmale, aber deutliche Flankenhaut. Im übrigen will ich mich im folgenden möglichst auf *Cloëon* beschränken. Da die Funktion der oben genannten Grübchen unbekannt ist, d. h. also im Grunde genommen, da wir über diese

Fig. 1 b.

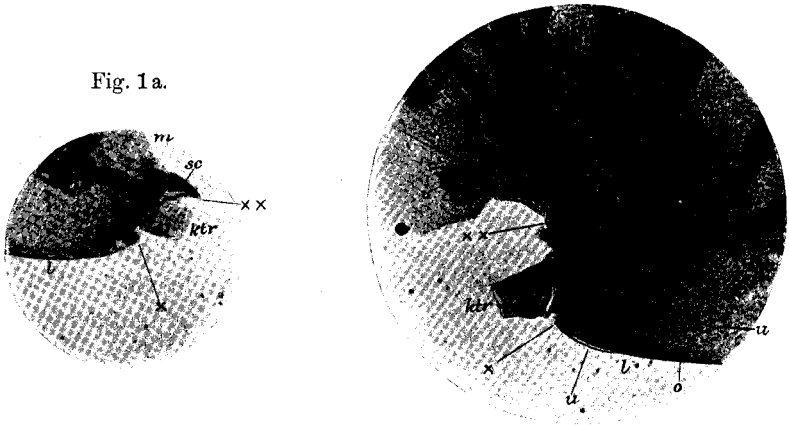


Fig. 1 a.

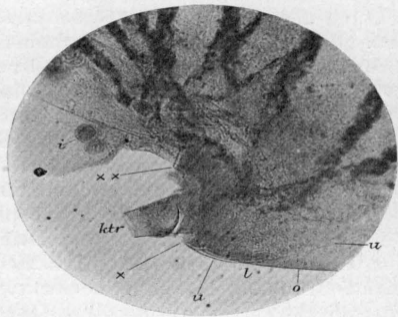
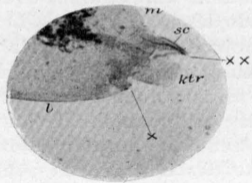
Fig. 1. Tracheenkiemen von *Cloëon* (Photogramme). a. Kieme des I. Abdominalsegments von unten gesehen. Vergr. 80; b. Kieme des II. Abdominalsegments in der Ansicht von oben. Vergr. 100. Zwischen \* . . \* ist die Kieme durch eine dünne Chitinhaut mit dem Segment verbunden; *ktr*, Kiementrachee; *sc*, Scleritstück, an dem der *km<sub>2</sub>* (medianer Kiemenmuskel) inseriert; *m, l*, medianer bzw. lateraler Rand der Kieme; die Kiemen sind zweiblättrig, sie bestehen aus einem oberen und unteren Blatte; beide hängen an der Basis der Kieme zusammen; *o*, Kante des oberen (dorsalen) Blattes; *u*, Kante des unteren (ventralen) Blattes; die laterale Kante beider Blätter ist durch eine einfache Leiste (ohne Gelenkgrube) verstärkt; diese Leisten endigen bei \* mit einer scharfen Spitze; *i*, Infusorien, die sich häufig an den Kiemen finden.

Grübchen nichts Näheres wissen, möchte ich bezweifeln, ob der von den genannten Grübchen freien Zone ein solcher Wert zukommt, wie Börner will. Dann aber überwiegen doch die Ungleichheiten des Kiemen- bzw. Coxalgelenkes die übereinstimmenden Momente. Man lese nur genau

<sup>12</sup> Vgl. T. S. 447.

Fig. 1 b.

Fig. 1 a.



die Beschreibung Börners. Der durch eine Leiste verdickte Gelenkknopf der »Subcoxa« fehlt am Kiemengelenk; nur gezwungen kann jener scharf abgesetzte, in einer Pfanne articulierende Knopf der plumpen, nicht durch eine Leiste verstärkten, breit vorgewölbten Chitinverdickung der Abdominalsegmente gleichgesetzt werden, die nicht, wie Börners Figur 2 fälschlich andeutet, in einer Gelenkpfanne der Kieme eine korrespondierende Bildung findet. Denn die Kieme artikuliert nicht an diesem »Gelenkknopf«, sondern inseriert median von ihm. Eine Gelenkgrube oder ähnliche Bildung ist an der Kieme nicht vorhanden. Ich verweise hier auf meine Mikrophotogramme (Fig. 1). Die Kieme hat lediglich verdickten Rand, wie bei der starken Inanspruchnahme des Gelenkes eine Verstärkung von vornherein zu erwarten ist. Eine ähnliche Versteifung von Kieme und Coxa liegt keineswegs vor; die geringen Ähnlichkeiten, die vorhanden sind, müssen durch ähnliche Funktion erklärt werden. Auch die Gleichheit der thoracalen Coxalgelenke beruht lediglich auf der gleichen Funktion. Sie sind in ihrer besonderen Ausbildung nicht für die Funktion, sondern durch die Funktion entstanden. Es ist, wie schon eingangs erwähnt, keine unbeweisbare Behauptung, sondern eine unbestreitbare Grundanschauung, daß bei der kinematischen Gliederung die primäre Muskelgliederung die Gliederung des Skelettes erst geschaffen hat. Und so bieten gerade die Beingelenke einen guten Beleg für die gleiche Wirkung gleicher Funktion. Die besprochenen Gelenkbildungen beweisen also keineswegs die Homologie der anliegenden Körperteile.

Durch einen Vergleich der Muskulatur glaubt Börner die Homologie der thoracalen Extremitäten und der abdominalen Kiemenblätter des weiteren bekräftigt zu finden. Auf die ungeeignete Anlage der Beweisführung habe ich schon hingewiesen. Ihre Unzulänglichkeit tritt bei Prüfung der Einzelheiten noch deutlicher hervor.

Die Bedeutung der Muskelkategorie, wie ich sie nach dem Vorgange von Voss<sup>13</sup> benutzt habe, hat Börner offenbar nicht ganz zutreffend aufgefaßt. Er verwirft meine Muskelgruppierung, weil sie den Vergleich einzelner Muskeln erschwere. Ich sehe mich daher genötigt, etwas näher auf den Begriff der Muskelkategorie und seine Bedeutung für die Homologisierung der einzelnen Muskeln einzugehen.

Die Kategorien sind die archaistischen Gruppen der Muskeln, wie sie beim Urhexapod anzunehmen und in großer Ursprünglichkeit noch bei einem Teile der Würmer (Anneliden) zu finden sind. Sie können hypothetisch zurückgeführt werden auf eine Längsmuskelschicht und eine diese umgebende Ringmuskelschicht. Dieser letzteren

<sup>13</sup> a. a. O.



entsprechen die dorsoventralen und die pleuralen Muskeln. Die Längsmuskeln sind stets intersegmental, d. h. sie dienen der Verbindung zweier oder mehrerer Segmente. Die Dorsoventralmuskeln verbinden Tergit mit Sternit bzw. tergale Teile mit sternalen. Wenn Börner mir vorwirft, meine Muskelgruppierung stimme nicht überein mit meiner am Eingang meiner Arbeit gegebenen Einteilung der Muskeln, weil die Mehrzahl meiner thoracalen Dorsoventralmuskeln an der Basis der Coxa oder des Trochanters inseriere, also nicht Tergit und Sternit verbinde, so ist das durchaus unbegründet, da die thoracalen Extremitäten echt ventrale Bildungen sind. Außer den Dorsoventralmuskeln, die auch intersegmental sein können, sind im allgemeinen noch vorhandenen Pleuralmuskeln, die einen pleuralen Bestandteil entweder mit einem tergalen (tergalpleural) oder mit einem sternalen (sternalpleural) verbinden; endlich kommen auch Muskeln vor, welche einer Körperregion allein (z. B. sternale Muskeln) oder einem speziellen Organ angehören. Für die Beinbewegung kommen in erster Linie in Betracht dorsoventrale und pleurale Muskeln. Die genannten Muskelkategorien erschweren nun nicht die Homologisierung der Muskeln, sondern geben ein gutes Kriterium für die Richtigkeit einer Homologisierung. Denn nur Muskeln der gleichen Kategorie oder aus gleicher Kategorie derivierte dürfen homologisiert werden. Wie es nicht angeht, einen Längsmuskel gleichzubewerten einem intersegmentalen Dorsoventralmuskel, so darf ebensowenig ein echter Pleuralmuskel einem echten Dorsoventralmuskel oder Längsmuskel gleichgesetzt werden, mag selbst die Funktion die gleiche sein. Ein echter Dorsoventralmuskel unterscheidet sich von einem »falschen« dadurch (und mutatis mutandis gilt das auch bei Pleuralmuskeln), daß er aus der archaistischen dorsoventralen Kategorie stammt, nicht etwa ursprünglich der pleuralen Kategorie angehörte; ist das letztere der Fall, so darf dieser »falsche« Dorsoventralmuskel nur mit einem ebensolchen Muskel oder mit einem Pleuralmuskel homologisiert werden, und umgekehrt ist nur dann ein (scheinbar) pleuraler Muskel einem Dorsoventralmuskel gleichzusetzen, wenn aus dem morphologischen Verhalten der Muskeln folgt, daß jener ursprünglich ein Dorsoventralmuskel gewesen ist. Damit scheidet er aber aus der pleuralen Kategorie aus, er gehört dann zur dorsoventralen, wenn auch seine Insertionsweise ihn scheinbar zum pleuralen Muskel macht. Wenn Börner sagt (S. 812), daß es für einen »Promotor coxae ziemlich gleichgültig ist, ob er vom Tergit oder der Subcoxa abgeht, die Homologie beider Muskeln bleibt dennoch nachweisbar«, so ist das nur bedingt richtig, nämlich dann, wenn beide ursprünglich der gleichen Kategorie angehören. Trifft das nicht zu, ist einmal der fragliche Muskel von der dorsoventralen, das andre Mal von der pleuralen Kategorie

herzuleiten, so heißt das, daß der Muskel mehrmals unabhängig voneinander zur Ausbildung gekommen ist; eine Homologisierung solcher konvergenter Bildungen ist aber nicht zulässig. Bei der Homologisierung kommt die Funktion der Muskeln erst in zweiter Linie in Betracht; sie sind nicht deswegen homolog, weil sie dieselbe Funktion haben. Jedenfalls müssen Kategorien nach der Funktion oder nach der von dieser abhängigen Insertion (z. B. Beinmuskeln) zu einem Durcheinander nicht zusammengehöriger Muskeln führen. Erst nach Zurückführung auf eine der archaischen Kategorien entscheiden innerhalb dieser die Insertion, Funktion usw. die Bewertung.

Im Abdomen der Ephemeriden gibt es nach Börner nur ein Paar echter Dorsoventralmuskeln in jedem Segment, die stark lateral an der Vordergrenze der Segmente liegen (mein *dvm*<sub>1</sub>)<sup>14</sup>. Mit Recht gibt Börner den Ephemeriden eine isolierte Stellung; aber doch nimmt er hier Bezug auf die andern Arthropoden, bei denen die typischen Dorsoventralmuskeln »stets nur in einem Paar im normalen Segment anzutreffen sind«. »Mehr als ein Paar echter Dorsoventralmuskeln habe ich nun auch bei den Ephemeriden nicht gefunden.« Was unter »echten« und »typischen« Dorsoventralmuskeln zu verstehen ist, wird nicht gesagt. Ich kann nicht beurteilen, wie weit diese Angaben über die Verhältnisse der Dorsoventralmuskulatur in jedem einzelnen Falle zutreffend sind. Jedenfalls aber handelt es sich hier um eine ungerechtfertigte Verallgemeinerung. So besitzen z. B. die Libellen in jedem Abdominalsegment zweifellos mehrere Dorsoventralmuskeln<sup>15</sup>. Für die Ephemeriden muß ich an meiner Auffassung, daß zwei bzw. drei segmentale Dorsoventralmuskeln vorhanden sind, festhalten. Ich komme darauf noch zurück. Im Thorax ist nach Börners Auffassung bei *Cloëon* nur ein echter Dorsoventralmuskel erhalten, nämlich mein *Iipm*<sub>6</sub><sup>16</sup>. Den Beweis, daß dies kein Pleuralmuskel, sondern ein Dorsoventralmuskel sei, bleibt Börner schuldig. Nach seiner Auffassung müßte man ihn sogar als rein sternalen Muskel ansehen, da nach ihm seine Insertionen an sternalen bzw. »subcoxalen« Teilen liegen. Daß er ein Derivat eines Dorsoventralmuskels sei, wird nicht bewiesen; mir scheint der Beweis auch kaum möglich zu sein. Börner rechnet den Muskel zum Metathorax, während er zwangloser dem Mesothorax

<sup>14</sup> Bezüglich der Einzelheiten der Muskulatur verweise ich auf meine frühere Abhandlung.

<sup>15</sup> Diese (mündliche) Mitteilung verdanke ich Herrn P. Backhoff, der z. Z. die Entwicklungsgeschichte des Geschlechtsapparates der Libellen bearbeitet. Außerdem konnte ich mich an Herrn Backhoffs Präparaten selbst davon überzeugen.

<sup>16</sup> Seite 810 in Börners Abhandlung ist offenbar ein sehr sinnstörender Druckfehler stehen geblieben. Zeile 9 von oben muß es in der Klammer doch wohl heißen *Iipm*<sub>6</sub> statt *Iidem*<sub>6</sub>.

zugeschrieben wird (vgl. *Ephemerella*<sup>17</sup>). Hier wie an andern Stellen zeigt sich ein Nachteil darin, daß Börner nur eine Form (*Cloëron*) berücksichtigt hat, während ich nicht bloß, wie Börner bemerkt, *Centroptilum* studiert habe, sondern noch andre Formen, *Ephemerella* z. B. noch eingehender als *Centroptilum*. Im Mesothorax soll nach Börner kein Dorsoventralmuskel vorhanden sein.

Den *Iipm*<sub>6</sub> nun setzt Börner als Dorsoventralmuskel homolog meinem abdominalen *dvm*<sub>1</sub>, mit der Begründung, daß dieser letztere und der ventrale Ansatz von *Iipm*<sub>6</sub> etwas median von der übrigen Muskulatur liege, während der dorsale Ansatz von *Iipm*<sub>6</sub> durch die mächtigen Beinmuskeln lateral nach vorn in den Mesothorax gedrängt sei. Ich möchte denn doch bezweifeln, daß auf Grund dieser einzigen Übereinstimmung, von allem andern abgesehen, eine Homologisierung erfolgen darf. Dabei übersieht Börner auch, daß die mehr mediane Lage des *dvm*<sub>1</sub> bezüglich der übrigen abdominalen Dorsoventralmuskulatur bei andern Formen gar nicht so stark hervortritt (z. B. *Ephemerella*). Die etwas laterale Lage meiner abdominalen *dvm*<sub>2</sub> wird einfach dadurch bedingt, daß letztere durch die übrige Muskulatur zur Seite gedrängt werden, während der *dvm*<sub>1</sub> dorsal aus eben diesem Grunde medianwärts geschoben ist, ein Argument, das Börner selbst für den *Iipm*<sub>6</sub> in Anspruch nimmt. Meine thoracalen Dorsoventralmuskeln *II* u. *III dvm*<sub>1</sub> bezeichnet Börner als Subcoxalmuskeln und homologisiert sie mit meinen abdominalen *dvm*<sub>2</sub>, die er abdominale Subcoxalmuskeln nennt. Die *II* und *III dvm*<sub>1</sub> sind nun auf jeden Fall echte Dorsoventralmuskeln, denn sie verbinden auch nach Börners Auffassung Tergit und einen ventralen oder, anders ausgedrückt, sternalen Skeletteil. Sie werden nach ihren ganzen Lagebeziehungen zwangloser den abdominalen *dvm*<sub>1</sub> gleichgesetzt. Werden sie aber den abdominalen *dvm*<sub>2</sub> homologisiert, so müssen diese *dvm*<sub>2</sub> ebenfalls Dorsoventralmuskeln sein oder doch von solchen hergeleitet werden (vgl. oben). Aber weshalb sollen die thoracalen *dvm*<sub>1</sub> den abdominalen *dvm*<sub>2</sub> homolog sein? Börner kommt hier nur dadurch zu seiner Anschauung, daß er mit Hilfe der strittigen Teile (nämlich der »abdominalen Subcoxen«) die Insertionsart der abdominalen Muskeln beurteilt. Eine nähere Beschreibung dieser Muskeln gibt Börner nicht; sie ist ersetzt durch Abbildung 3. Leider gibt diese in Verbindung mit den übrigen Figuren keine klare Vorstellung von der ventralen Insertion dieser Muskeln. Man erhält leicht den Eindruck, als ob sie an der Seitenkante des Segments ansetzten. Diese Seitenkante ist dadurch gegeben, daß in ihr die dorsale Fläche in die ventrale übergeht. Bei andern Formen, z.

<sup>17</sup> T. Fig. 24. S. 510.

B. *Ephemerella*, *Oligoneuria*, ist sie weit schärfer ausgeprägt als hier (vgl. Fig. 5 in T. S. 448). Nicht an dieser Kante, die der Länge nach über Börners »Subcoxa« verläuft, also noch an der »Subcoxa«, liegt der Ansatz des  $dvm_2$ , sondern durchaus ventral davon, wie namentlich Querschnitte dartun (Fig. 2).

Der ventrale Ansatz ist unzweifelhaft sternal; hätte Börner die klarliegenden Verhältnisse der Imago geprüft<sup>18</sup>, so wäre ihm das sicher nicht entgangen; aber auch bei der Nymphe von *Cloëon* läßt sich dies ohne Zweifel nachweisen. Die abdominalen  $dvm_2$  überspannen geradlinig die pleurale Partie (also Börners abdominale Subcoxa) des Segments, die einerseits durch das Stigma, das ebenfalls ventral, nicht

Fig. 2.

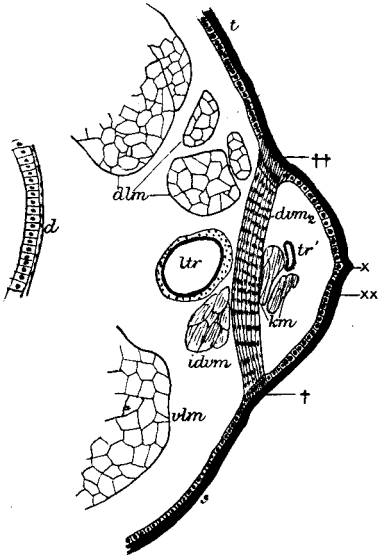


Fig. 3.

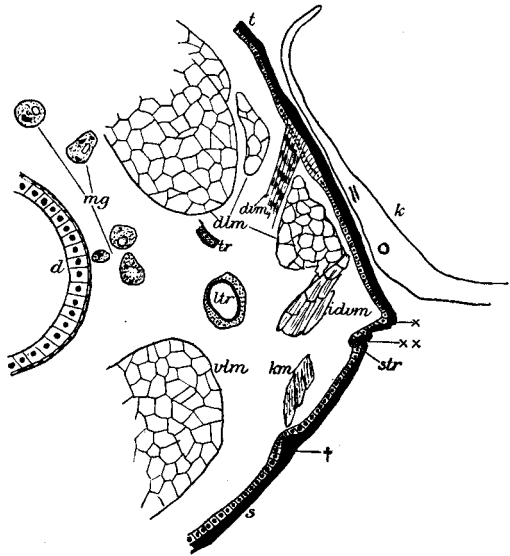


Fig. 2. Querschnitt durch den mittleren Teil des III. Abdominalsegments von *Cloëon* nymph. Bezeichnungen wie in Fig. 3.

Fig. 3. Querschnitt durch den vorderen Teil des VI. Abdominalsegments von *Cloëon* nymph. ++, ++ ventrale bzw. dorsale Grenze der »abdominalen Subcoxa« Börners; \* Segmentseitenkante; \*\* in Fig. 2 die Höhe des Stigmas, in Fig. 3 die Stelle, vor der unmittelbar das Stigma liegt; t, Tergit; s, Sternit; utr, Hauptlängstrachee; tr, dorsaler Tracheenast; tr', von der Kiementrachee abzweigender Muskelast; str, Stigmen-Anfangstrachee; d, Darm; mg, Malpighische Gefäße;  $dvm_1, vlm$ , dorsale bzw. ventrale Längsmuskeln;  $idm$ , intersegmentaler Dorsoventralmuskel; km, Kiemenmuskeln;  $dvm_1, dvm_2$ , erster bzw. zweiter Dorsoventralmuskel; k, Kieme des V. Abdominalsegments.

dorsal von der Segmentseitenkante liegt, gekennzeichnet wird, anderseits sich bei der Imago als deutliche, ohne jede Komplikation ausgebildete Flankenhaut kundgibt.

<sup>18</sup> Ich verweise hier auf T. S. 450 bzw. 477, Fig. 7 und 17.

In lateraler Ansicht erscheint die kiementragende Partie der Abdominalsegmente (Börners »Abdominalsubcoxen«) bei *Cloëon* als ein etwa stumpfkegelförmiger Wulst, der den lateralen Teil des Segments bildet und dessen Spitze caudalwärts gerichtet ist. Die von mir als *dvm* bezeichneten Muskeln inserieren weder dorsal noch ventral an ihm, sondern an Tergit und Sternit, wie sehr deutlich an Querschnittserien von *Cloëon* zu sehen ist. Auf Querschnitten kennzeichnet sich die dorsale Grenze der »abdominalen Subcoxa« (um Börners Ausdruck zu gebrauchen) durch eine Einknickung des Chitins (Fig. 2††), die nach vorn allmählich verstreicht, aber bis fast an die hintere Kante des *dvm*<sub>1</sub> verfolgt werden kann. Ventral ist die Grenze gegen das Sternum im hinteren Teile des Segments durch eine ebensolche Einbuchtung (†) gegeben, im vorderen Teile durch eine endoskelettale Chitinleiste (Fig. 3 †), an der die Kiemenmuskeln ventral inserieren.

Diese Chitinleiste verflacht sich caudalwärts; sie verstreicht lateral vom ventralen Ansatz des zweiten Dorsoventralmuskels (*dvm*<sub>2</sub>). Die Insertionen meiner *dvm* verhalten sich bezüglich der angegebenen Grenzen der »Subcoxa«, wie folgt. Ventral wie dorsal inserieren sowohl *dvm*<sub>1</sub> wie *dvm*<sub>2</sub> median von ihr am Sternit bzw. Tergit. Dorsal sind die Ansätze der beiden Muskeln etwas in entgegengesetzter Richtung verschoben. Der von Börner in seiner echten dorsoventralen Natur unbestrittene *dvm*<sub>1</sub> inseriert mehr median von der oben genannten Grenze der Subcoxa Börners, während der *dvm*<sub>2</sub> hart an die Grenze gerückt ist. Diese laterale Verschiebung des Ansatzes beruht erstens auf einer Verdrängung durch andre Muskeln, namentlich durch den median von *dvm*<sub>2</sub> hinziehenden intersegmentalen Dorsoventralmuskel (*idvm*), der vorn im Segment die dorsale Insertion von *dvm*<sub>1</sub> medianwärts drängt; und zweitens auf der Inanspruchnahme des *dvm*<sub>2</sub> als eines indirekten Kiemenmuskels, welche so erleichtert werden dürfte. Die dorsale Insertion der *dvm* liegt bei der Imago an der tergalen Skelettspange. Die dorsoventrale Natur des *dvm*<sub>2</sub> und damit die tergale Natur der dorsalen Insertionsfläche<sup>19</sup> zu bestreiten, ist unbegründet und läßt sich ohne Zwang nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen in Einklang bringen, zumal die von Börner betonte bezüglich *dvm*<sub>1</sub> mehr laterale Lagerung nur absolut (und auch nur dorsal), nicht aber relativ bedeutend ist; auch liegt bei andern Formen *dvm*<sub>2</sub> nicht so stark lateral.

Wie Börner schreibt, homologisiere ich die *dvm*<sub>2</sub> des Abdomens mit den Tergo- und Pleuro-Coxalmuskeln der Thoraxsegmente; das ist aber nicht der Fall. Ich setze die *dvm*<sub>2</sub> nur gleich dorsoventralen

<sup>19</sup> Man vergleiche auch vor allem die Verhältnisse des noch weiter caudalwärts liegenden *dvm*<sub>3</sub> bei *Ephemerella* T. S. 477, Fig. 17.

Beinmuskeln, und diese Homologisierung, soweit man überhaupt eine solche vornimmt, dürfte die nächstliegende sein<sup>20</sup>.

Börner nennt meine Herleitung der Kiemenmuskeln von den Dorsoventralmuskeln umständlich. Bei der kinetischen Natur der Insektengliederung sind, wie schon oben betont wurde, spezielle Differenzierungen in der Muskulatur durch vergleichende Untersuchung der Muskulaturverhältnisse (namentlich an stark bewegten Teilen), nicht der Skelettdifferenzierungen aufzuklären, weil die Muskeldifferenzierung der Skelettdifferenzierung vorangeht. Klarheit über einzelne Muskeln kann man dabei gewinnen entweder durch Homologisierung einzelner Muskeln, oder, wo das nicht möglich oder ausreichend erscheint, durch eine vergleichende Betrachtung der allgemeinen Verhältnisse, selbst auf die Gefahr hin, umständlich zu werden.

Die direkten Kiemenmuskeln homologisiert Börner mit Beinmuskeln, und zwar dem »archaistischen Muskelpaar der thoracalen Hüften«, das aus einem Pro- und Remotor (Heber-Senker oder Vor- und Rückdreher) bestanden hat. Gegen die letztere Annahme ist nichts einzuwenden. Der Pro- und Remotor ist erhalten in meinen dorsoventralen Beinmuskeln *II dvm<sub>2</sub>* bzw. *dvm<sub>3</sub>* und *III dvm<sub>2</sub>* bzw. *dvm<sub>3</sub>*; außerdem sind noch einige andre Beinmuskeln vorhanden, die teils dorsoventraler, teils sternalpleuraler bzw. sternaler Natur sind. Die thoracalen *dvm<sub>2</sub>* und *dvm<sub>3</sub>* (Börners Pro- und Remotor) von einer andern als echt dorsoventralen Kategorie herzuleiten, liegt kein Anlaß vor, so daß ihr echt dorsoventraler Charakter nicht zu bezweifeln ist. Werden nun ihnen die beiden Kiemenmuskeln homologisiert, so ist doch auch für diese letzteren ursprünglich dorsoventrale Natur anzunehmen. Dann entspricht der Ansatz an der Kieme (d. h. der dorsal gelegene) dem Ansatz der Pro- und Remotores an der Coxa (d. h. dem ventralen Ansatz), während der unzweifelhaft ventrale vordere Ansatz der Kiemenmuskeln (am Seitenrande des Sternits, vgl. Imago!) dem ebenso sicher tergalen Ansatz der Beinmuskeln homologisiert werden muß. Es muß also eine Wanderung des letztgenannten Ansatzes der Kiemenmuskeln eingetreten sein von der tergalen Fläche über die Pleuren hinweg zur sternalen Fläche. Das ist eine gezwungene Vorstellung, und diese Drehung der Muskeln mit dem Wandern des tergalen Ansatzes über die Pleure hinweg ist mit nichts begründet. Nach Börners Annahme sind die ursprünglich ventralen Kiemen dorsal verlagert worden, und damit haben die abdominalen Subcoxen eine Drehung erfahren. Für diese Verlagerung kann maßgebend gewesen sein 1.) Verlagerung durch die Funktion, 2.) Ausbildung spezieller Organe, welche die abdominalen

<sup>20</sup> T. S. 537.

Beine dorsalwärts drängten. Letzteres ist nicht der Fall; ersteres mehr als unwahrscheinlich, da die Kiemenbewegung gleich Beinbewegung sein soll und letztere bei ventraler Lagerung der Beine normal vor sich geht. Es würde, da der unter 2.) genannte Punkt nicht zutrifft, nach den oben entwickelten Grundsätzen eine Drehung der »Subcoxen« nicht eine Drehung der Muskulatur veranlassen, sondern umgekehrt würde eine Veränderung der Muskulatur als Ursache für die Änderungen im Skelet anzunehmen sein. Daß aber etwa wegen erhöhter Inanspruchnahme, die allein bei einer solchen weitgehenden Verschiebung als auslösende Ursache zu betrachten wäre, die Kiemenmuskeln die genannte Wanderung vom Tergit über die Pleure hinweg zum Sternit angetreten hätten, würde unbeweisbar sein, da für die Bewegung ventraler Kiemen dorsoventrale Muskeln (wie für die Beinbewegung) am geeignetsten erscheinen. Trat ferner eine dorsalwärts gerichtete Drehung der »abdominalen Subcoxen« ein, so mußte das Stigma, das doch ursprünglich oberhalb, d. h. dorsal von diesen Subcoxen anzunehmen ist, entweder ebenfalls dorsalwärts oder in die Intersegmentalhaut verdrängt werden; keines von beiden ist aber eingetreten (vgl. Fig. 3).

Nach welchen Gesichtspunkten im einzelnen homologisiert nun Börner die Kiemenmuskeln mit den Beinmuskeln? Einerseits weil die Kiemenbewegung und die Beinbewegung übereinstimmen (gleiche Funktion der Muskeln), andererseits weil beide an Extremitäten inserieren. Die Gleichheit der Muskeln wird abgeleitet aus der Annahme von der Extremitätennatur der Kiemen. Der Gedankengang ist also kurz folgender: Das Kiemengelenk ist homolog dem Coxalgelenk; zwei kinetisch in ähnlicher Weise beanspruchte Skeletstücke werden wegen ihrer (in Wirklichkeit durch ähnliche Funktion bedingten) geringen Ähnlichkeit ihrer Gelenke gleichgesetzt; aus der Gleichwertigkeit der Skeletteile folgt die Gleichwertigkeit ihrer Muskeln, und diese letztere bekräftigt die Homologie beider skelettaler Organe! Das Unzutreffende dieser Schlußfolgerung leuchtet ohne weiteres ein. Bei solcher Beweisführung kann im allgemeinen aus den Verhältnissen der Muskulatur höchstens etwas Negatives gefolgert werden, nämlich daß die Muskelverhältnisse den Skeletverhältnissen nicht unlösbar widersprechen, daß sie sich in die aus der Betrachtung des Skelettes gewonnene Anschauung hineinpassen lassen. Aber im vorliegenden Falle auch das nicht einmal; erstens erinnere man sich daran, daß die Homologie von Kieme und Extremität durch die Gelenkbildung nicht erwiesen ist, zweitens vergleiche man die unbegründete und geradezu gezwungene Drehung der Kiemenmuskeln nach Börners Auffassung. Daß dabei die kinetische Natur der Skeletgliederung außer acht gelassen wird, sei hier noch einmal wiederholt. Meine Annahme von der dorsoventralen Natur der

Kiemenmuskeln und damit die Anschauung von dem tergalen Charakter der Tracheenkiemen ist nicht unbewiesen, sondern die Herleitung der Kiemenmuskeln von den Dorsoventralmuskeln des Abdomens durchaus gerechtfertigt (betreffs der Einzelheiten verweise ich auf meine frühere Abhandlung); in keiner Weise aber kann meine Beweisführung durch die Börnerschen Darlegungen erschüttert werden.

Börners Aufsatz enthält noch einige Bemerkungen, die sich auf meine Deutung und Homologisierung der einzelnen Kiemenmuskeln bei den verschiedenen Gattungen beziehen. Sie sind meines Erachtens für die vorliegende Streitfrage ohne Belang. Meine Art der Homologisierung ist durchaus begründet in den Tatsachen, die aus der anatomischen Beschreibung und den Figuren hinreichend hervorgehen, so daß bei der Gleichsetzung eine besondere Aufzählung derselben überflüssig erschien. Den  $km_2$  als Heber, nicht als Senker, anzusprechen, halte ich für eine ungerechtfertigte Verallgemeinerung. Da das aber hier ohne Bedeutung ist, gehe ich nicht näher darauf ein. Selbst nicht einmal bei *Cloëon* scheint mir die Bezeichnung »Heber« ganz zutreffend zu sein, sicherlich aber nicht bei *Ephemerella*. Börner meint, meine beiden äußeren Kiemenmuskeln ( $km_1$  und  $km_2$ ) dürften durchweg homolog sein; ich muß jedoch bei meiner Auffassung verharren. Übrigens ist auch die hier angedeutete Frage für das in Rede stehende Thema ganz nebensächlich.

Als drittes Beweismoment für die Extremitätennatur der Tracheenkiemen führt Börner die Morphologie des Tracheensystems an. Wie Verfasser ausführt, läßt sich das abdominale und thoracale Tracheensystem auf ein einheitliches Schema bringen. Daraus soll dann die Identität der Kiemenäste mit den Extremitätenästen resultieren. Ich will hier einmal ganz davon absehen, daß eine Beweiskraft des Tracheensystems für morphologische Fragen gar nicht nachgewiesen ist. Im einzelnen stimmen die Verhältnisse in den verschiedenen Segmenten keineswegs überein, nicht einmal innerhalb des Abdomens bzw. des Thorax. So ist z. B. die Anzahl der selbständigen dorsalen und ventralen Äste im 6. und 7. Abdominalsegment größer als in den vorderen Segmenten; auch der Thorax zeigt in den einzelnen Segmenten wie auch dem Abdomen gegenüber doch bedeutende Verschiedenheiten (vgl. Börners Fig. 4). Die Kiementrachee entspringt naturgemäß der Lagerung der Kieme hinten am Segment entsprechend hinter den dorsalen und ventralen Ästen, im ersten Abdominalsegment diesen sehr stark genähert. Gleiches läßt sich für die Extremitätentrachee kaum aussagen; die Ursprungsweise des Extremitätenastes ist in jedem der drei Thoraxsegmente anders. Daraus daß, wie das Schema angibt, in jedem Segment (außer dem Hauptstamm) nur dorsale, ventrale,



viscerale, Extremitäten- bzw. Kiemenäste vorhanden sind, von denen die letzteren eine ziemlich übereinstimmende, die Extremitätenäste eine in jedem Segment andre Ursprungsweise zeigen, folgern zu wollen, daß die Kiemenäste den Extremitätenästen homolog sind, ist eine unbewiesene Annahme, die nur möglich ist, wenn man Homologie von Kieme und Extremität voraussetzt; aber die soll doch erst bewiesen werden. Auch der Umstand, daß die Kiementracheen an die Kiemenmuskeln und im Thorax die Extremitätenäste an die den Kiemenmuskeln nach Börner gleichwertigen Subcoxalmuskeln in ähnlicher Weise einen Ast abgeben, beweist nichts für die Muskelhomologie (und damit für die Homologie der zugehörigen Skeletteile), da die (nicht zutreffende) Muskelhomologie ja vorausgesetzt wird, zumal sich die Tracheenverteilung nach dem Bedarf richten dürfte und die letztgenannten Äste im Thorax nach Börner außer den subcoxalen auch die dorsoventralen Muskeln versorgen.

Daß die abdominalen Sternite der Ephemeriden echte Sterna sind, d. h. daß sie die einstigen Coxen nicht in sich aufgenommen haben, ist von Börner nur aus der angenommenen Extremitätennatur der Kiemen gefolgert.

So wird — das sei zum Schlusse wiederholt — durch die Ausführungen Börners die Extremitätennatur der Tracheenkiemen nicht erwiesen und die von mir vertretene Anschauung von der dorsoventralen Natur der Kiemenmuskeln und damit der tergalen der Kiemen in keiner Weise widerlegt.

