

Sonderdruck aus
Beiträge zur Neotropischen Fauna
Band V, Heft 2, 1967
Gustav Fischer Verlag · Stuttgart

Über die Lebensweise, insbesondere das Bauverhalten, neotropischer Eintagsfliegen-Larven (Ephemeroptera, Polymitarcidae)

Von

WERNER SATTLER

Aus dem Max-Planck-Institut für Limnologie,
Abteilung Tropenökologie, Plön (Holstein)

Mit 14 Abbildungen

Einleitung

Die Bautätigkeit gewisser Larven der Ephemeroptera erscheint, verglichen etwa mit derjenigen der Trichoptera-, der aquatischen Lepidoptera- und Diptera-Larven, recht bescheiden. Sie beschränkt sich im wesentlichen auf das, was TEMBROCK (1964) in seiner Einteilung der tierischen Bautätigkeiten den Grabbau (Aushöhlen eines vorhandenen Substrates) nennt.

Zu diesen Ephemeropterenlarven zählen die Mitglieder der Superfamilie Ephemeroidea, unter welchem Begriff die Behningiidae, Potamanthidae, Euthyplociidae, Ephemeridae, Polymitarcidae und Palingeniidae zusammengefaßt werden, EDMUNDS, ALLEN & PETERS (1963). Allerdings gibt es offenbar bei den genannten Familien beträchtliche graduelle Unterschiede in der Grabtätigkeit. Die Larven der 3 erstgenannten wühlen, nach bisher bekanntem, anscheinend ziemlich planlos im Sand oder Schlamm ihrer Wohngewässer, und die Gänge, die dabei entstehen, fallen wahrscheinlich bald wieder in sich zusammen.

Ähnliches gilt von den Ephemeridae, aber vielleicht sind diese insofern schon ein wenig fortgeschrittener, als, nach ŠULC & ZAVŘEL (1924), die Larve von *Ephemera vulgata* LINNÉ einen wenig mehr als körperlangen, flach-bogenförmigen Kanal herstellen kann, von dem über dem Rücken des Tieres eine Extraöffnung in Gestalt eines kleinen Kraters abzweigt, durch den der von den Kiemen erzeugte Wasserstrom austritt. Dies mag bei dicht unter der Oberfläche liegenden Röhren vorübergehend der Fall sein; gewöhnlich durchwühlen jedoch auch die *Ephemera*-Larven den Gewässerboden kreuz und quer, und die Existenz ihrer Gänge ist nicht von langer Dauer, WESENBERG-LUND (1943).

In einem Versuch wurden Larven von *Ephemera* in einer Schüssel mit Agar-Agar-Gelatine graben gelassen und hernach die in diesem Substrat nicht zusammenstürzenden Gänge mit Tusche ausgegossen. Abb. 1 zeigt das regellose Netz dieser Gänge.

Die Larven der beiden übrigen Familien, Palingeniidae und Polymitarcidae, sind am stärksten an die Grabtätigkeit angepaßt, EDMUNDS, ALLEN & PETERS (1963), und ihre Gänge sind anscheinend beständig. Über *Palingenia longicauda* (OLIVIER) berichtet

schon SWAMMERDAM (1737/38) in den «Biblia Naturae». Hiernach stellen die Tiere lange, zylindrische, horizontale Röhren her, in denen sie sich rasch vor- und rückwärts bewegen können. Auch SCHOENEMUND (1929, 1930) und anderen verdanken wir Angaben zur Lebensweise der Larve.

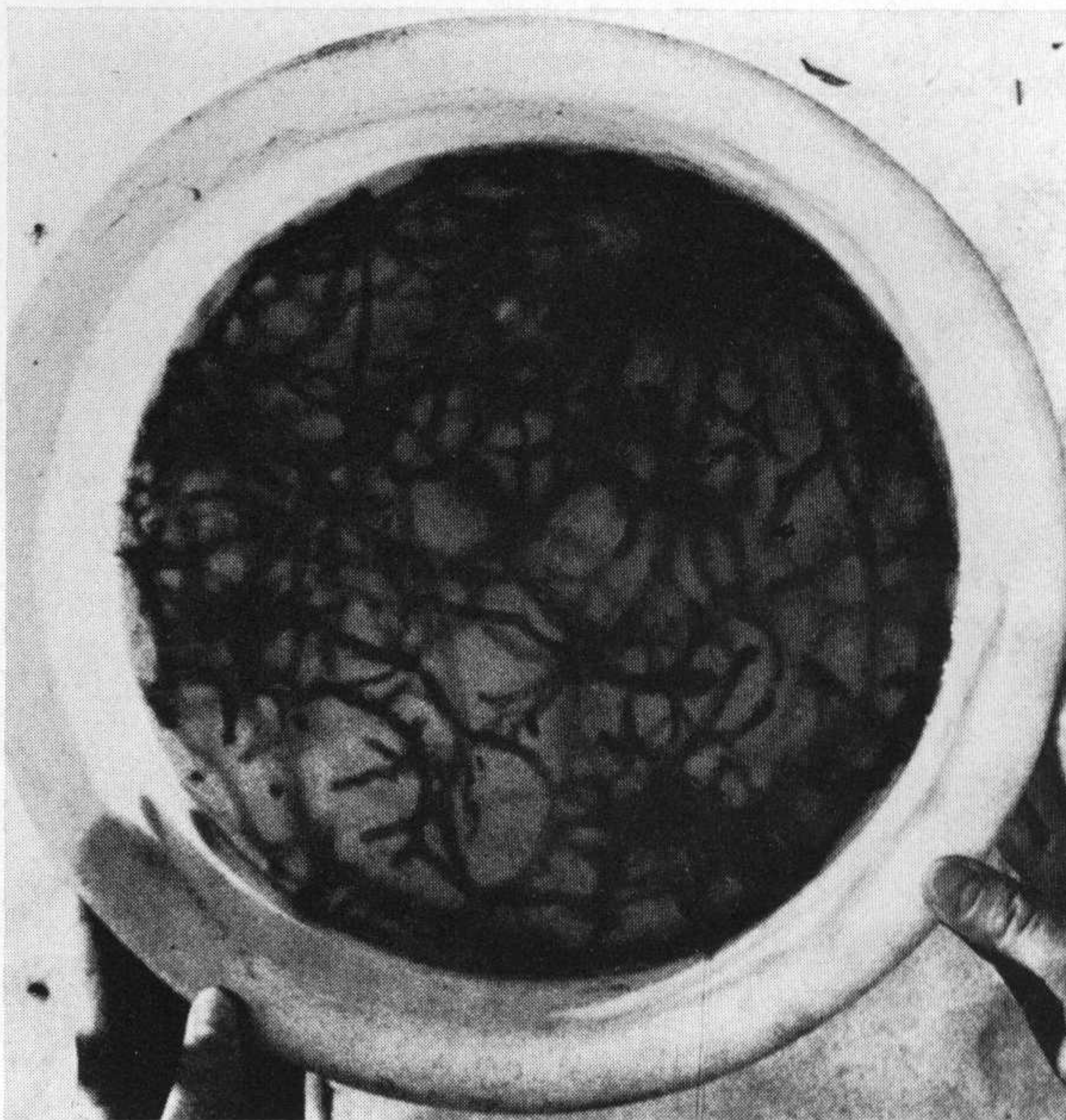


Abb. 1: Gänge von *Ephemera*-Larven (nähere Erklärung im Text)

Was über die Polymitarcidae und ihre Grabbauten bekannt geworden ist, darf als merkwürdig gelten:

Die Wohngänge von *Polymitarcis virgo* (OLIVIER) sind eng U-förmig und meist horizontal angelegt. Bereits RÉAUMUR (1734/42) hat sie abgebildet und beschrieben. Der vorzügliche Beobachter bemerkt dazu, die Wand der Gänge sei viel feiner als die umgebende Erde und anscheinend von der Larve in einer Schicht angelegt. Spätere Untersucher, FRIČ & VÁVRA (1901) und andere, bestätigen RÉAUMURS Angaben.

Ähnlich sehen nach SCOTT, BERNER & HIRSCH (1959) die Larvenwohnungen von *Tortopus* aus; die Autoren bilden von den Larven schwammartig durchlöcherte Lehmklumpen ab; sie fanden auch Larven, die in verrottetem Holz und in weichem Sandstein gruben.

Die Larven von *Povilla corporaali* (LESTAGE) sind zuerst als holzbohrende Schädlinge an Dammbauten in Indien bekannt geworden, VEJABHONGSE (1937). Der Autor spricht davon, daß die Larve den Bohrgang mit möglicherweise selbst ausgeschiedener Substanz auskleidet, und daß Holz die Nahrung darstelle. Ein Vergleich mit dem Schiffsbohrwurm *Teredo* (Lamellibranchia) wird gezogen. Larven der gleichen Art wurden, hölzerne Wasserleitungen schädigend und in submersen Holz- und Bambusresten bohrend, auch aus Insulinde bekannt, ULMER (1939). ULMER weist darauf hin, daß die Bohrgangwände völlig glatt erscheinen.

Noch sonderbarer ist, was ARNDT (1938) in einer Arbeit über afrikanische Spongilliden von einer zweiten Art, *Povilla adusta* NAVÁS, berichtet. Es heißt hier, daß im Inneren der Schwämme sich «Larvengehäuse» oder «Köcher» befänden, deren braune Wand 1–10 mm (!) dick werden könne. Unklar ist ARNDT die Herstellung dieser «Cocons», da Fadenstruktur oder Spiculaeinbau daran nicht zu erkennen und auch Spinndrüsen bei Eintagsfliegenlarven nicht bekannt seien. Er denkt an die Möglichkeit eines Aufbaues der Gehäuse mit Hilfe von Speicheldrüsen.

KIMMINS (1948) erwähnt Schädigung von hölzernen Wasserfahrzeugen im Viktoria- und Njassa-See durch Larven der gleichen Art, die also, wie *P. corporaali*, auch in Holz bohrt. Auch er vermerkt die Auskleidung der Bohrlöcher mit einer anscheinend von der Larve ausgeschiedenen nicht fädigen Substanz, aber er vermutet in den Malpighi-Gefäßen ihren Entstehungsort.

Licht in die Sache haben erst die Untersuchungen von HARTLAND-ROWE (1953, 1958) gebracht. Sie ergaben, daß *Povilla* außer in Schwämmen und Holz auch in Laterit, Sand u. dgl. austapezierte Tunnels machen kann, daß dieselben, die nur wenig länger und weiter als ihre Hersteller sind, gewöhnlich parallel zur Oberfläche des jeweiligen Substrates verlaufen, und daß die Tapete von einer Substanz, die in den Malpighigefäßen erzeugt wird und durch den Anus austritt, gebildet wird. Weiterhin konnte er zeigen, daß diese Substanz mit den Mundteilen behandelt und mit den Vorderbeinen an die Gangwand geschmiert wird.

Ferner ergaben HARTLAND-ROWES Beobachtungen, daß die Tiere, sich mit starren Femoraborsten an der austapezierten Röhrenwand festhaltend, durch Kiemenbewegung einen Wasserstrom erzeugen, der mittels des an Kopf und Beinen befindlichen Borstenbesatzes, der den Röhrenquerschnitt ausfüllt, nach freßbaren Partikeln abfiltriert wird. Die Partikel werden durch charakteristische Bewegungen von Palpen und Beinen zum Munde befördert.

Schließlich schreibt HARTLAND-ROWE: «It appears from illustrations of larvae of other Polymitarcidae that they possess brushes of setae resembling the filter brushes of *Povilla* larvae. It would be of great interest to determine whether these forms also feed by filtering water. It would also be desirable to know whether, like *Povilla adusta*, they line their burrows with silk.»

Im folgenden nun wird an diese Frage angeknüpft, und es werden einige Untersuchungsbefunde mitgeteilt, die zu ihrer Beantwortung beitragen.

Untersuchungsmaterial

Das Untersuchungsmaterial stellten teils eigene Aufsammlungen aus dem brasilianischen Bereich des Amazonasstromes (Staaten Amazonas und Pará) und aus Südbrasilien (Staaten São Paulo und Minas Gerais), teils solche von Herrn Dr. E.-J. FITTKAU, Plön (Holstein), ebenfalls aus Nord- und Südbrasilien. Herrn FITTKAU sei hiermit herzlich für die Überlassung des Materials gedankt. Herrn Prof. Dr. G. F. EDMUNDS jr., Salt Lake City (USA), danke ich ebenso herzlich für die Sichtung des *Asthenopus*-Materials.

Über die Lebensweise der Larven von Asthenopus und Campsurus

Die mit *Povilla* (deren Larven, wie erörtert, hauptsächlich in Holz und Spongilliden bohren) nächstverwandten Gattungen sind *Asthenopus* und *Asthenopodes*. Alle drei zusammen bilden als Asthenopodinae eine Subfamilie der Polymitarcidae. Die Larve von *Asthenopodes* ist nach EDMUNDS, ALLEN & PETERS (1963) noch unbekannt.

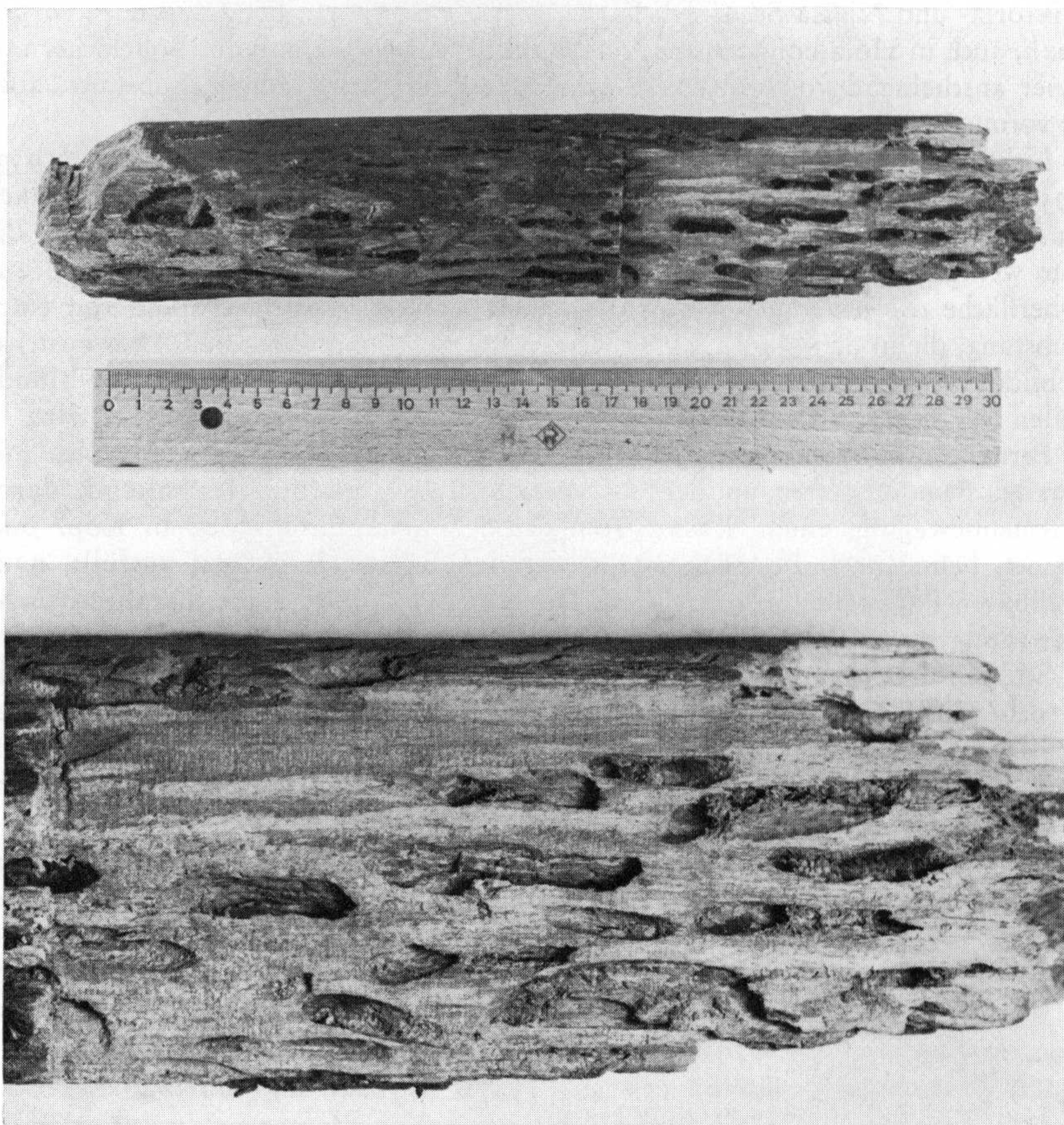


Abb. 2: Von Wohngängen der *Asthenopus*-Larven durchzogenes Holzstück, dessen rechte, längs angesägte Hälfte im unteren Bild vergrößert gezeigt ist (Scala in cm)

Die bei limnologischen Arbeiten in neotropischen Gewässern gefundenen Larven der Gattung *Asthenopus* bohren, wie die der Nachbargattung *Povilla* aus den Tropen der alten Welt, Wohngänge in submersen Holz (Abb. 2). Es kann sich dabei um morsches aber auch erstaunlich festes Holz handeln; inwieweit lebende Bäume, etwa in den ausgedehnten Überschwemmungswäldern (Igapós) der Amazonasebene, befallen werden können, weiß ich nicht. Übrigens hat es

den Anschein, daß die Tiere in beträchtlicher Individuenzahl auftreten, so daß die Frage, ob sie im «kurzgeschalteten» Stoffkreislauf der amazonischen Wälder und Gewässer, SIOLI (1954), bei der Holzverrottung vielleicht eine effektive Rolle spielen, durchaus einmal gestellt zu werden verdient.

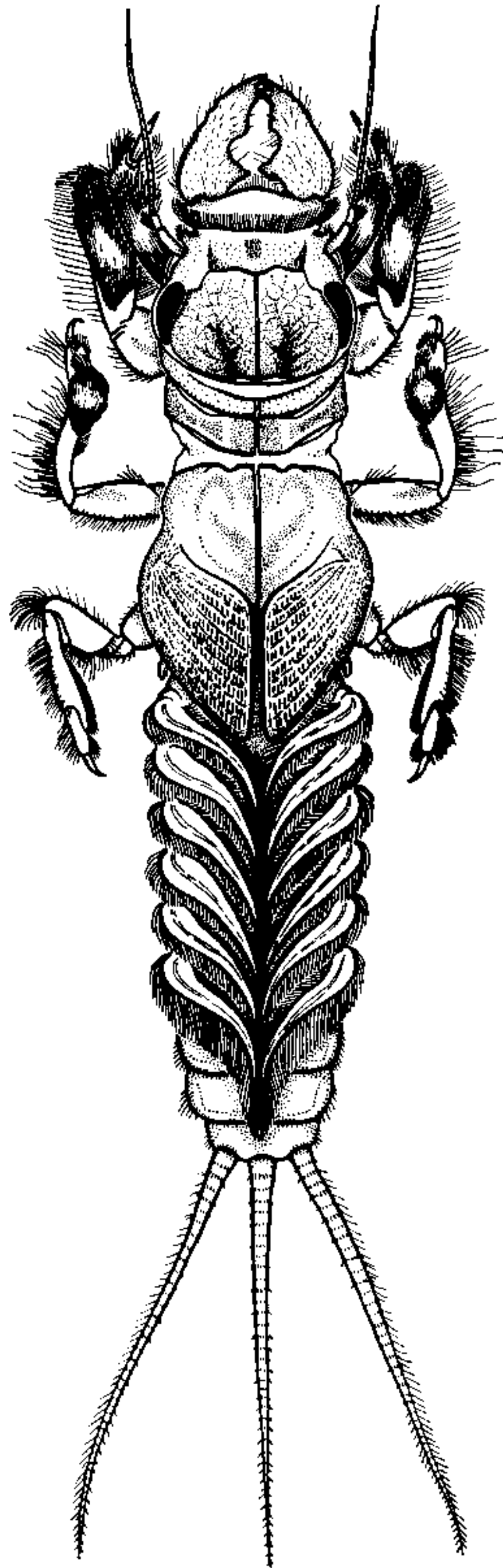


Abb. 3: Erwachsene *Asthenopus*-Larve

Bei den im Boden grabenden Larven, also z. B. bei den erwähnten Gattungen *Ephemera*, *Palingenia*, *Polymitarcis* und *Tortopus*, sind an den Mandibeln lange Grabfortsätze ausgebildet (obendrein weisen die Beine morphologische Anpassungen an die Grabtätigkeit auf). Die Larve von *Asthenopus* ist, ähnlich wie die von *Povilla*, augenfällig an ihre Nagetätigkeit durch mächtige Mandibeln angepaßt (Abb. 3); im Habitus erscheint *Asthenopus* schlanker als die plumpe *Povilla*.

Die Gänge von *Ephemera* und anderen grabenden Larven sind, wie oben festgestellt, unbeständig und unregelmäßig; die von *Polymitarcis* und *Tortopus* sind eng U-förmig und werden längere Zeit von den Larven bewohnt. In der Literatur über *Povilla* wird indessen von einer U-Form der Gänge nichts erwähnt. Anhand der vorliegenden Holzproben aber kann für *Asthenopus* festgestellt werden, daß die Gänge in der Regel ebenfalls eng U-förmig sind (Abb. 4), und daß die Mündungen dementsprechend nahe beieinanderliegen (Abb. 5). Der Durchmesser der Gänge beträgt 3–5 mm, ihr tiefster Punkt liegt 7–26 mm unter der Holzoberfläche. Seltener verlaufen die Röhren flach bogenförmig, sind 60 bis

85 mm lang bei einer Tiefe von ca. 17 mm. Solche Abweichungen von der U- oder Haarnadelform sind anscheinend durch uneinheitliche Holzbeschaffenheit bedingt. Und auch die die Regel darstellenden U-förmigen Gänge stehen, ungleich denen von *Tortopus*, SCOTT, BERNER & HIRSCH (1959), meist nicht senkrecht zur Oberfläche des Substrates (Abb. 6), was wohl ebenfalls eine Folge von dessen nicht überall gleich harter Beschaffenheit ist.

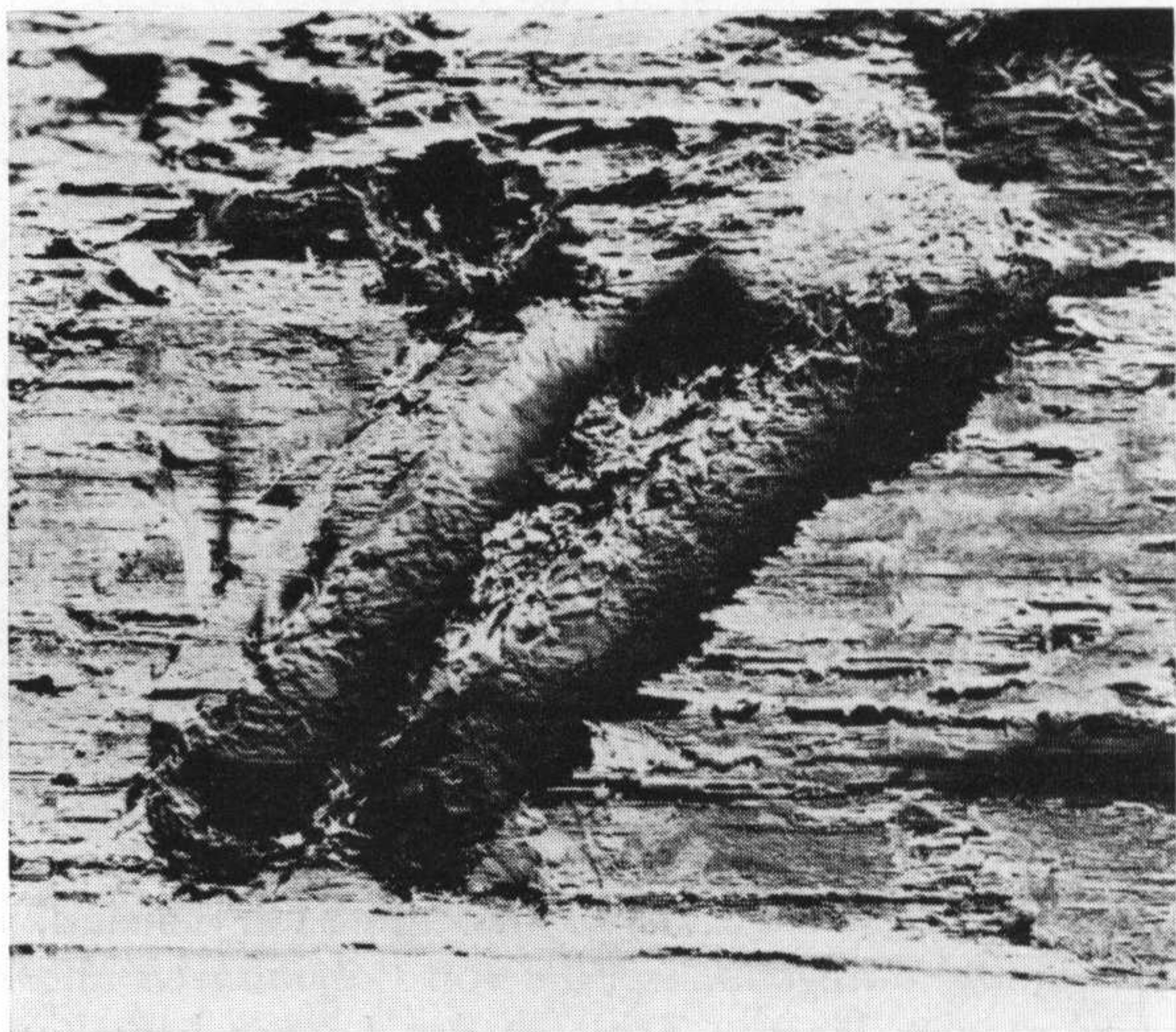
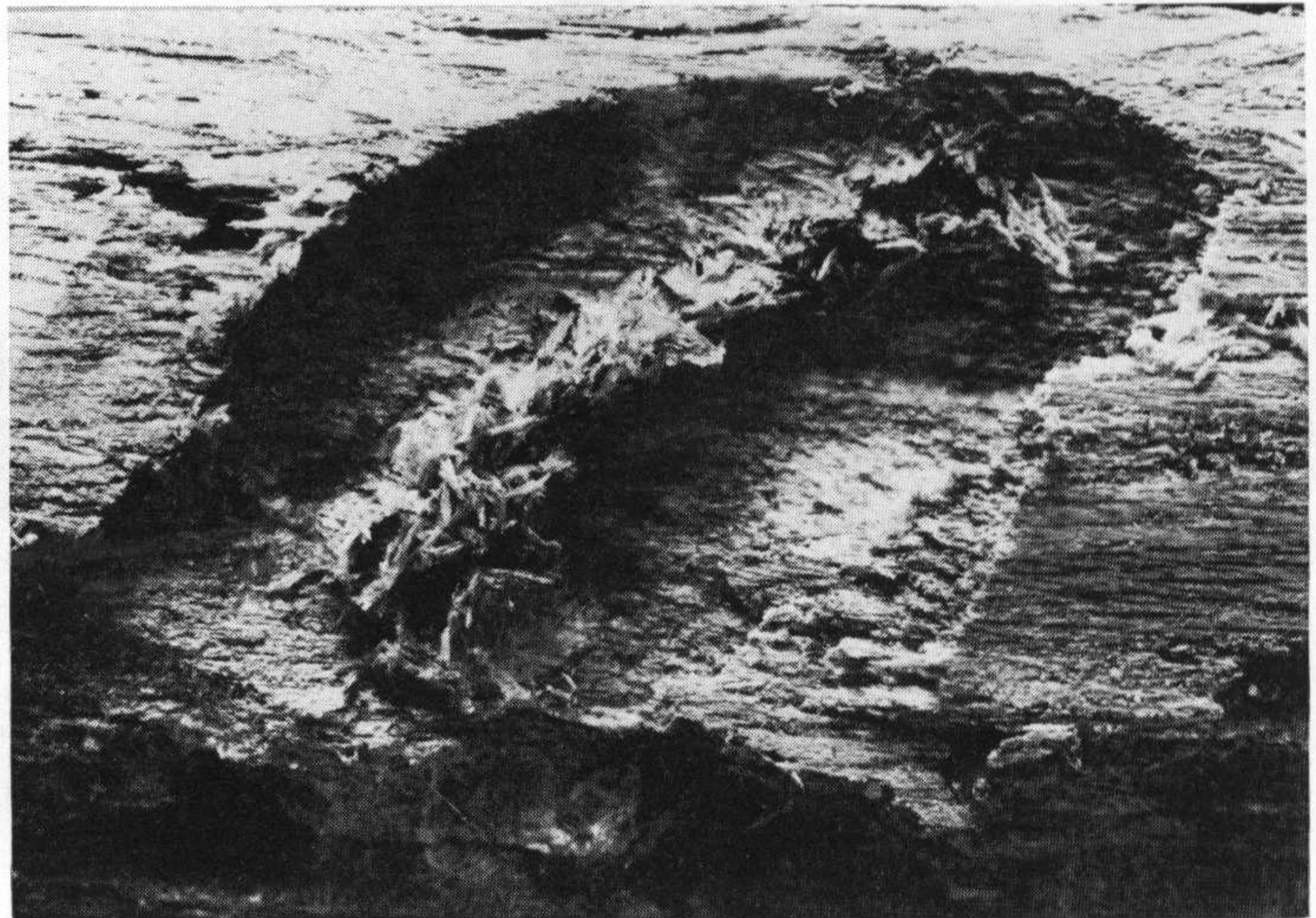


Abb. 4: Längsgeschnittene Larvengänge von *Asthenopus*

Zeugnis von der Nagearbeit der Larven geben die in den Gängen reichlich vorhandenen Holzspäne, Durchschnittsgröße 0,3–1,0 mm. Streckenweise überzieht eine bis 1 mm dicke Späneschicht die Gangwand, manchmal sind Vertiefungen derselben damit aufgefüllt. Vor allem im Hinblick darauf, daß das Bau-

verhalten der Eintagsfliegenlarven, wie eingangs erwähnt, zunächst einfach ein (destruktives) Grabbauen (bei dem ein Material aus der Umwelt des Tieres lediglich stellenweise entfernt wird) zu sein scheint, darf folgendes als besonders interessant hervorgehoben werden: Die zwischen den beiden Schenkeln des U-förmigen Ganges bestehende Wand ist ebenfalls aus Holzspänen hergestellt

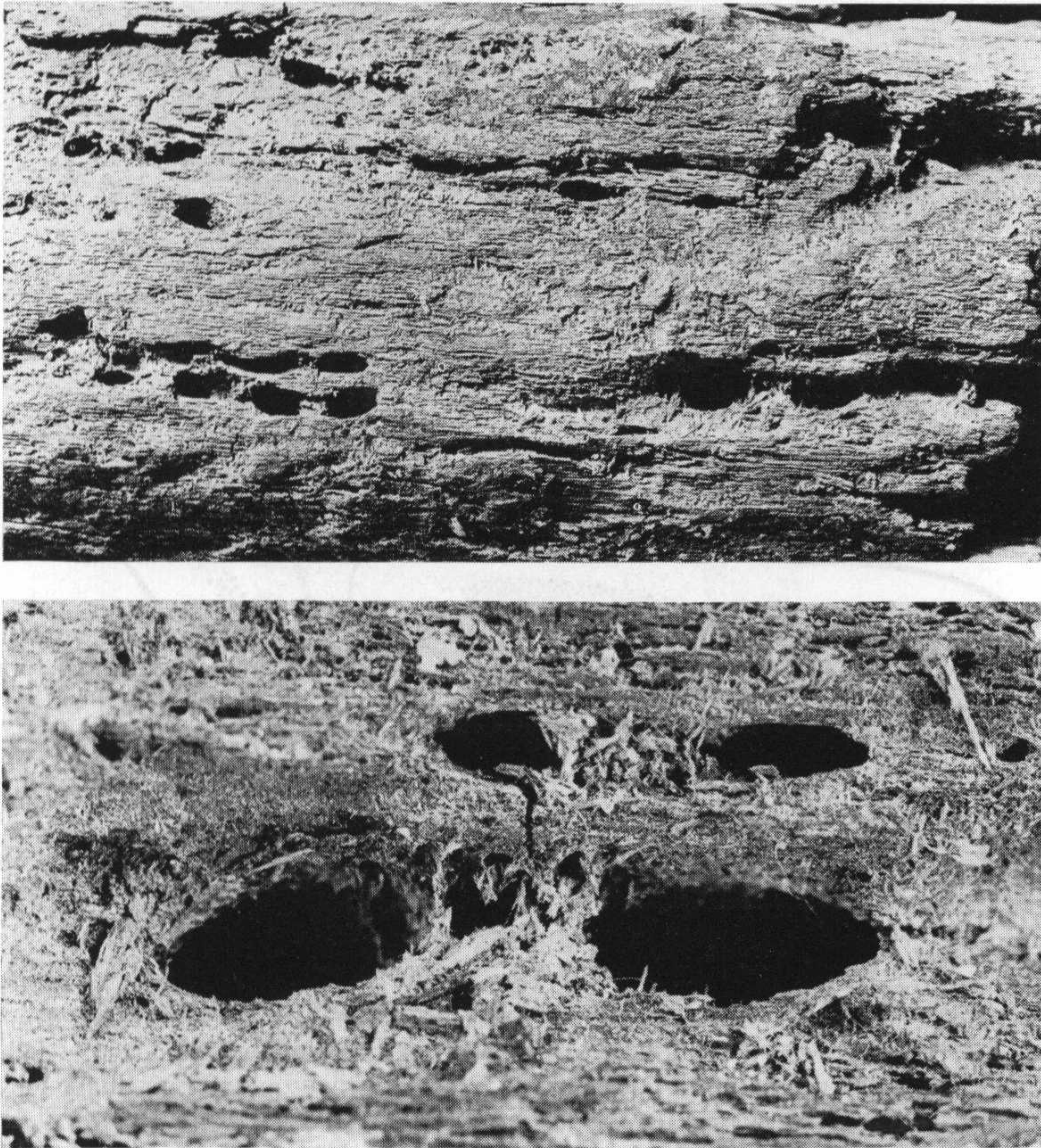


Abb. 5: Mündungen von *Asthenopus*-Larvengängen; auf oberem Teilbild ist die Paarigkeit der Öffnungen in mindestens 8 Fällen deutlich zu erkennen; unteres Teilbild zeigt zwei Mündungspaare stärker vergrößert, man beachte hier die Zwischenwände aus Holzspänen

(Abb. 4, 5 und 6). SCOTT, BERNER & HIRSCH (1959) schreiben über *Tortopus*, der Larvengang werde entsprechend dem Wachstum des Bewohners in Durchmesser und Länge vergrößert, und dies werde durch Substratabbau am Hinterende und Anbau im Zentrum erreicht; letzterer bilde die Scheidewand. Offensichtlich erfolgt bei *Asthenopus* ganz Entsprechendes. Und somit haben wir hier, wie bei *Tortopus* und wohl auch bei anderen Formen, ein Bauverhalten, das über einfaches destruktives Grabbauen hinausgeht und konstruktive Elemente enthält.

Konstruktivem Bauen liegen in der Regel kompliziertere Verhaltensmechanismen zugrunde als destruktivem, und oft im Tierreich ist mit dem konstruktiven Bauen die Ab-

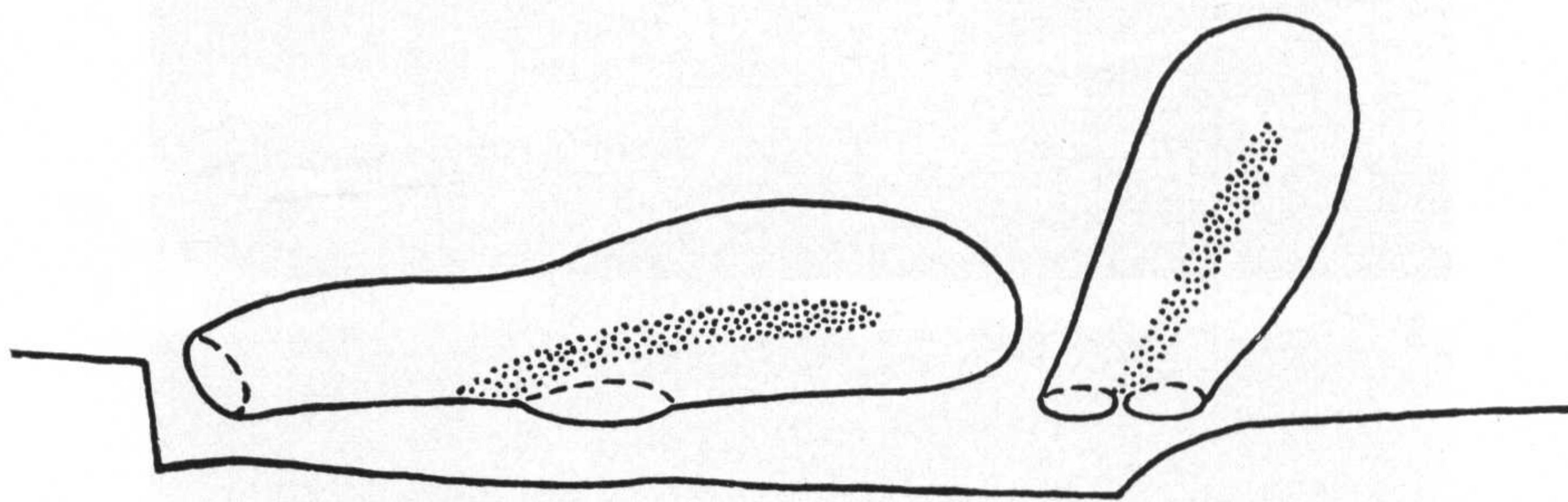
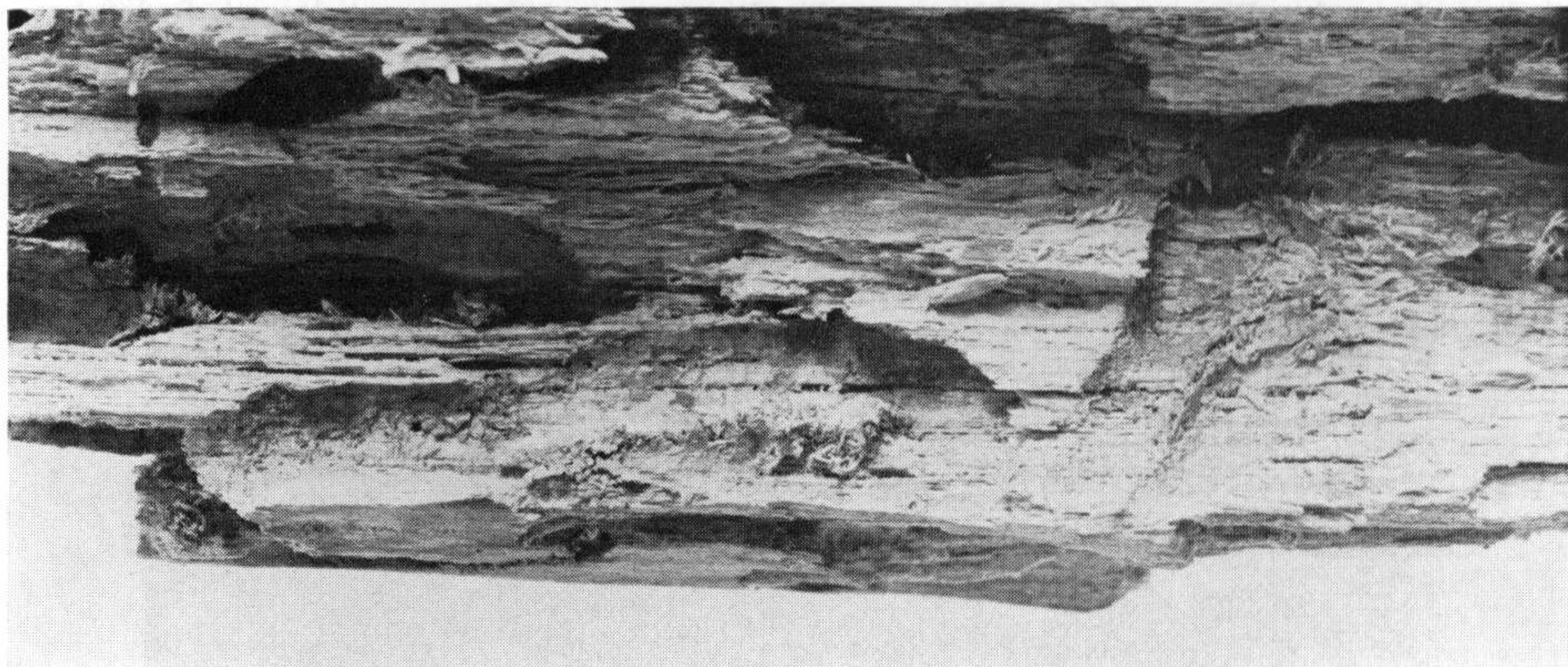


Abb. 6: Zwei U-förmige Larvengänge von *Asthenopus*, von denen der linke beinahe parallel zur Holzoberfläche verläuft, der rechte annähernd rechtwinklig zu ihr steht; die unten beigefügte Skizze dient der Verdeutlichung des Fotos (punktiert: Zwischenwände aus Holzspänen)

scheidung eines körpereigenen Stoffes verknüpft, der als Kitt- oder Bindesubstanz dient. Aus der Fülle von Beispielen dafür seien nur einige Fälle limnischer Tiere aufgezählt: *Diffugia* (Protoz.) kittet feinsten Sand mittels eines von der Zelle ausgeschiedenen klebrigen Stoffes zu Gehäusen zusammen, FRANCÉ (1922); *Aulophorus* (Oligoch.) verklebt mittels Speichels Bryozoen-Statoblasten, *Tubifex* (Oligoch.) mittels Hautschleims Schlammteilchen zu Wohnröhren; *Corophium* (Crust., Amphip.) verbindet mit Beindrüsensekret Detritus und Sand zu Wohnröhren; Larven der Trichoptera, Chironomidae (Dipt.) und Pyralidae (Lepidopt.) benutzen Speicheldrüsensekret, um ihre Gehäuse aus Sand und Schlamm bzw. Pflanzenteilen zusammenzubauen; der Stichling, *Gasterosteus* (Pisc.), verfestigt das aus Pflanzenteilen gefertigte Nest durch ein Sekret, das dem Endabschnitt der Niere entstammt.

In diese Reihe hinein gehört auch die Larve von *Asthenopus*, denn allemal sind die die Gangwand überziehende Holzspanschicht, die aus Spänen bestehende Wand zwischen den Schenkeln des U-Ganges und auch die sonstigen Wandflächen mit einem Sekret überzogen. Zweifellos werden die Holzspäne dadurch zusammengehalten. Es kann auch kaum Zweifel darüber bestehen, daß dieses Sekret demjenigen entspricht, das in den *Povilla*-Bohrgängen in Schwämmen oder Holz von verschiedenen Autoren gefunden wurde, auch wenn bei *Povilla* nichts davon gesagt wird, daß Bohrmehl damit verkittet werde.

Das Sekret in den *Asthenopus*-Gängen erscheint in den vorliegenden trockenen Holzproben als feine, zerbrechliche, papierartige Haut, in den alkohol-konservierten Proben als weißlich oder bräunlich glänzende Schicht. Im feuchten Zustand kann sie an Bruchrändern in kleinen Stückchen laminar abblättern, was einen Hinweis gibt, daß sie in mehreren Lagen aufgetragen ist. Bei mäßiger mikroskopischer Vergrößerung erscheint ihre Oberfläche rauh, bei stärkerer Vergrößerung erkennt man zahlreiche, sich in allen Richtungen kreuzende verschieden dicke Linien (Abb. 7), die offenbar die erwähnte Rauheit bedingen. Fädige Anteile oder andere Anhaltspunkte dafür, daß die Sekretschicht sich etwa aus

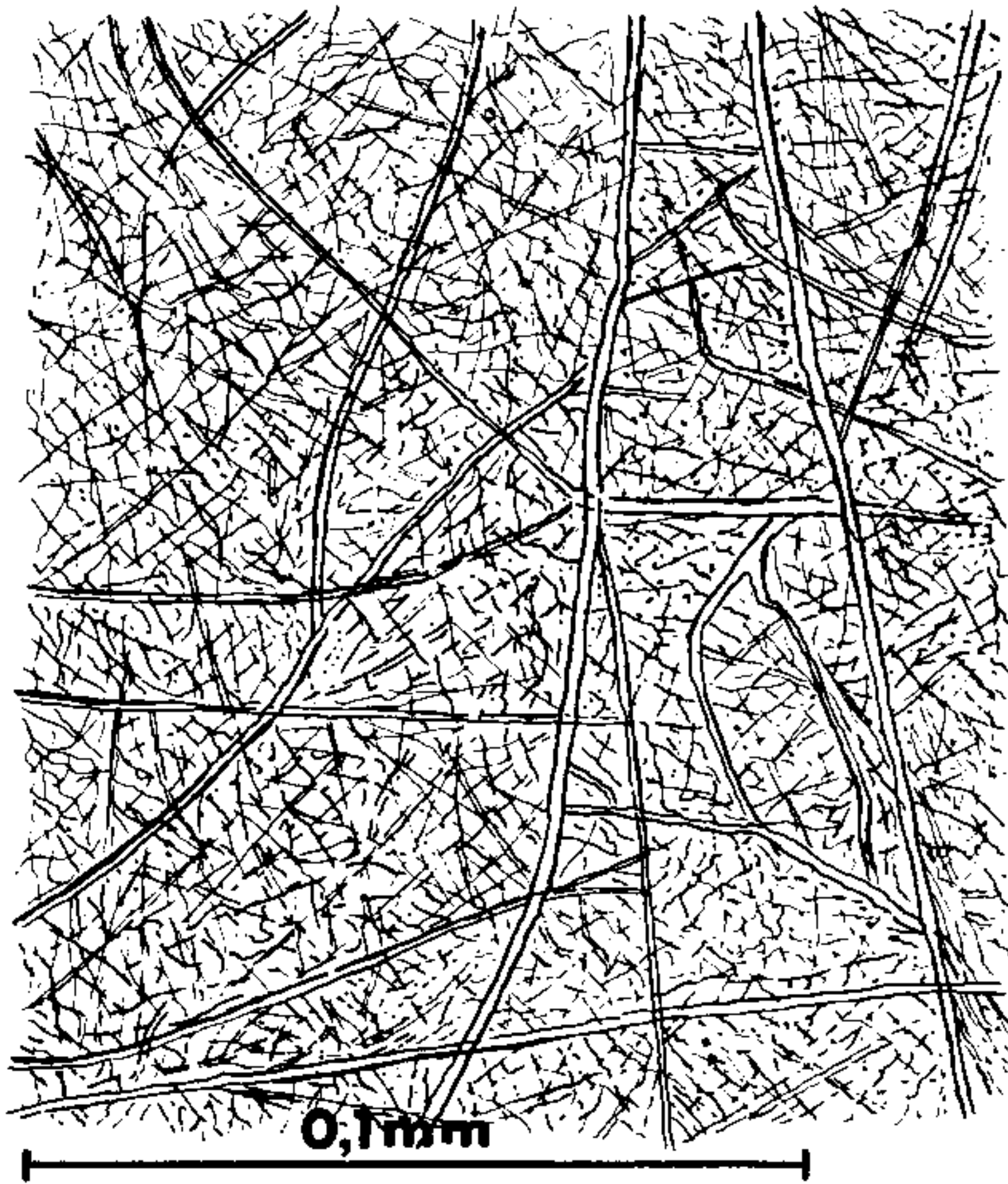


Abb. 7: Ausschnitt aus einem Stück (trockener) Sekret-Tapete vom *Asthenopus*-Larvengang

Spinnfäden zusammensetze, habe ich aber nie gefunden. Merkwürdig sind die zahllosen, sich kreuzenden Linien auf der Sekrethaut deswegen, weil sie verschieden stark sind, und weil sich die stärkeren Linien häufig verzweigen. Zuerst hatte ich an Kratzspuren gedacht, die durch die reiche Borsten- und Dornenausstattung der Extremitäten der Larve erzeugt werden könnten. Aber die Aufzweigungen der stärkeren Linien sind so deutlich, daß es sich zumindest bei ihnen um etwas anderes handeln muß. Vielleicht ist es so, daß die dünnen tatsächlich Kratzspuren sind, während die dickeren Hyphen eines Pilzes sind, der auf oder in dem Sekret ein Fortkommen findet. Da ich aber nur über getrocknete und alkoholkonservierte Holzproben verfüge, wird diese Frage schwer zu entscheiden sein.

Der Fall, daß ein seidenartiges Sekret in den Malpighigefäßen erzeugt wird, das bei der Herstellung von Gehäusen Verwendung findet, ist nicht bloß von *Povilla adusta* bekannt geworden. Über Planipennia-Larven (*Chrysopa*, *Myrmeleon*, *Osmylus*, *Sisyra* u. a.) weiß man seit langem, daß die Puppen-Kokons aus in den Malpighigefäßen erzeugter, im Enddarm gespeicherter und durch den Anus ausgeschiedener Seide bestehen: MEINERT (1889), McDUNNOUGH (1909), WITHYCOMBE (1923, 1924), WEBER (1954), WIGGLESWORTH (1961) u. a. Von einigen Coleoptera kennt man entsprechendes: *Lebia scapularis* FOURC. (Carabidae) umgibt sich als Larve mit einem kokonartigen Gehäuse,

in dem auch später die Verpuppung stattfindet; der Spinnstoff entsteht am gleichen Ort und macht den gleichen Weg wie bei den Planipennia-Larven: SILVESTRI (1904/05), WEBER (1954). Ähnliches erfolgt u. a. bei *Phytonomus arator* L. (Curculionidae): LEBEDEV (1914), WIGGLESWORTH (1961), bei *Niptus hololeucus* FALD. (Ptinidae): MARCUS (1930), WIGGLESWORTH (1961), und auch bei den Lepidoptera: DEWITZ (1912), LEBEDEV (1914). Schließlich muß in diesem Zusammenhang auch die Homoptera-Familie der Machaerotidae erwähnt werden, deren Vertreter im Larvenstadium Wohnröhren bauen, deren mit Fremdmaterial aufgefülltes Rahmenwerk aus Fasern (Mucokomplex) besteht, die an ihren Entstehungsorten, Zellen der Malpighigefäße, zumeist als rundliche Plättchen angelegt werden: MARSHALL (1965).

Sind also solche Fälle schon bei verschiedenen Insekten aufgedeckt worden und ist nach HARTLAND-ROWE eine Seidenproduktion in den Malpighigefäßen auch in der benachbarten Gattung *Povilla* gegeben, so liegt die Annahme sehr nahe, daß es sich bei *Asthenopus* ebenso verhält.

Um Anhaltspunkte hierfür zu finden, wurden *Asthenopus*-Larven aufpräpariert, wobei sich erwies, daß die Malpighigefäße reichlich unübersichtlich sind. Deshalb orientierte ich mich zunächst an hierzulande leicht zu habenden, frisch fixierten Larven von *Ephemerella danica* (MÜLLER). Bei diesen Tieren gehen relativ dicke, sich verzweigende Gefäße vom Darm ab, in die überall sehr feine Gänge einmünden (Abb. 8a, III). Diese feinen Gänge ihrerseits gehen von kugelig aufgeknäulten Partien ab (auf der die Gänge jeweils eine enge, U-förmige Schlinge bilden) (Abb. 8a, II), und schließlich laufen die Gefäßteile in terminal blind geschlossene Schläuche mit größerem Durchmesser als die feinen Gänge aus (Abb. 8a, I). Diese Verhältnisse sind ziemlich genau die gleichen, wie sie MARSHALL (1927) bei der Ephemeropterenlarve *Heptagenia interpunctata* SAY (Heptageniidae) vorgefunden hat.

So informiert, erkennt man an seziierten *Asthenopus*-Larven das Bauprinzip der Gefäße nun leichter und stellt fest, daß es das gleiche ist wie bei den beiden anderen Formen, mit einem auffallenden Unterschied jedoch: Der Abschnitt, der bei *Ephemerella* als feiner Gang erscheint, bei *Heptagenia* als dünner Ductus beschrieben wird, stellt bei unseren Larven einen dicken, prallgefüllten Schlauch dar (Abb. 8b, III). Diese Schläuche, die in die basalen, verzweigten Teile der Malpighigefäße münden, und die in ihrer Gesamtanordnung einem etwas unordentlichen Bananenfruchtstand nicht unähnlich sehen, stehen an anatomierten Larven optisch so im Vordergrund, daß erst bei genauem Zusehen die übrigen Anteile der Gefäße zu entdecken sind.

Der die Schläuche prall füllende Inhalt besteht aus feinen Granula, rund, oval oder bohnenförmig, von etwas ungleicher Größe, im Durchschnitt aber von 3 μ m Durchmesser (Abb. 9). Beginn und Ende der Granula-Zone sind ziemlich abrupt.

Um die Vermutung zu unterbauen, daß es sich bei diesen Granula um den Stoff zur Herstellung der Gangtapete handele, habe ich einige Färbe-Reaktionen durchgeführt:

1. Mit einer Präpariernadel aus den Schläuchen gequetschte Granula wurden auf mit Eiweißglyzerin bestrichene Objektträger geklebt und einer «Färbung der kristallinen Harnsäure und des Harnsäureinfarktes» nach SCHULTZ & SCHMIDT, entsprechend den Angaben von ROMEIS (1948) unterzogen. Die Körnchen blieben, von einer sehr blassen bläulichen Tönung abgesehen, ungefärbt; Harnsäurekristalle sowie kolloidale Tropfen und Sphärolithe bei Harnsäureinfarkt würden nach dieser Färbemethode stark rotgefärbt sein, wie denn auch ein Kontroll-Versuch mit Vogelkot zeigte. Um Harnsäure dürfte es sich demnach bei den Körnchen nicht handeln.

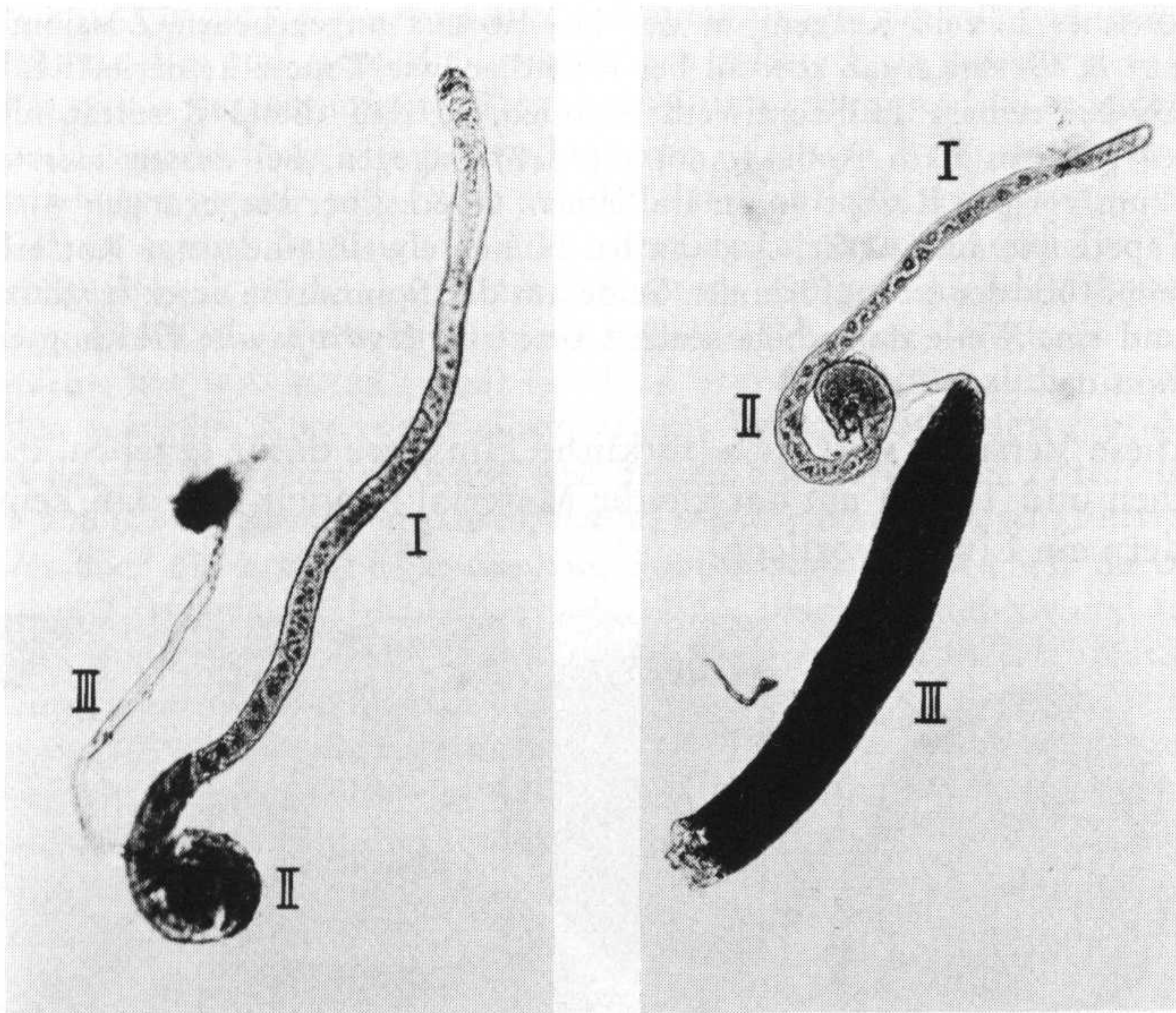


Abb. 8: Distale Enden der Malpighigefäße, a von *Ephemera*, b von *Asthenopus*; die einander entsprechenden Abschnitte sind durch römische Zahlen gekennzeichnet

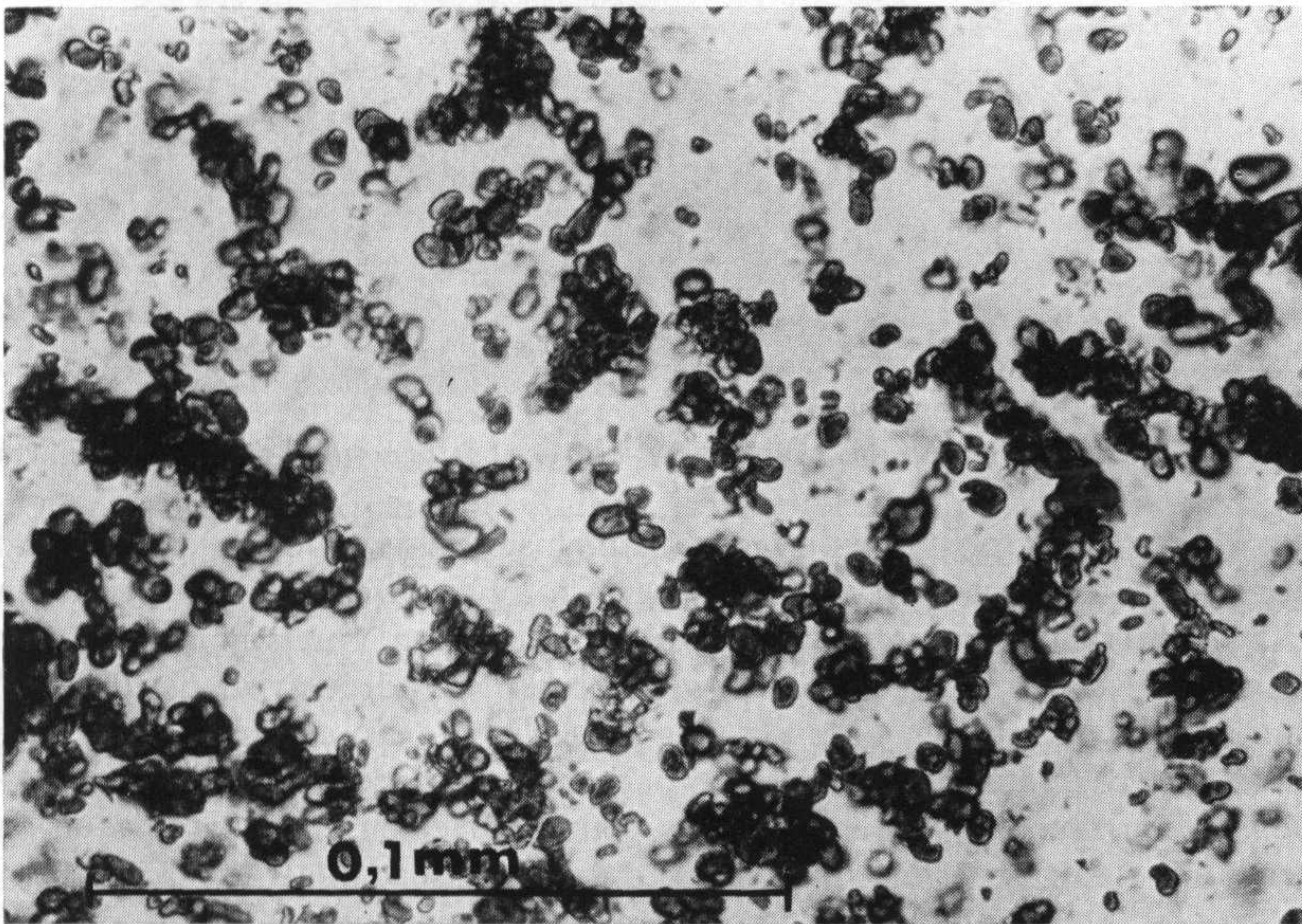


Abb. 9: Granula aus den Malpighigefäßen der *Asthenopus*-Larve

Das gleiche Färberesultat erhielt ich bei einem Stückchen Gangtapete.

2. Eine Xanthoprotein-Reaktion zum Nachweis von Eiweiß, ebenfalls entsprechend ROMEIS, verlief dagegen sowohl bei den Granula wie der Tapete positiv. Beide Objekte färbten sich deutlich gelb.

3. MILLONSches Eiweiß-Reagens in der bei ROMEIS angegebenen Zusammensetzung nach BENSLEY & GERSH ergab sowohl bei Körnchen wie Tapete keinerlei Reaktion, die freilich auch bei reinem Hühnereiweiß ausblieb, so daß dieses Resultat nicht zählt. MILLONSches Reagens nach ABDERHALDEN (1948) dagegen, bei dessen Herstellung im Gegensatz zum vorigen Rezept von metallischem Quecksilber ausgegangen wird, rief bei Granula, Tapete wie auch natürlich dann bei Hühnereiweiß eindeutige Rotfärbung hervor. Auch ein Stück der strangförmigen Seide aus der Spinndrüse einer frisch in Alkohol getöteten und eine Weile darin belassenen Larve von *Hydropsyche* (Trichoptera) zeigte positive Reaktion.

Durch diese Versuche sind nachdrückliche Hinweise dafür gegeben, daß es sich bei Körnchen und Tapete um das gleiche Material handelt und daß keine Harnsäure sondern ein Eiweiß vorliegt.

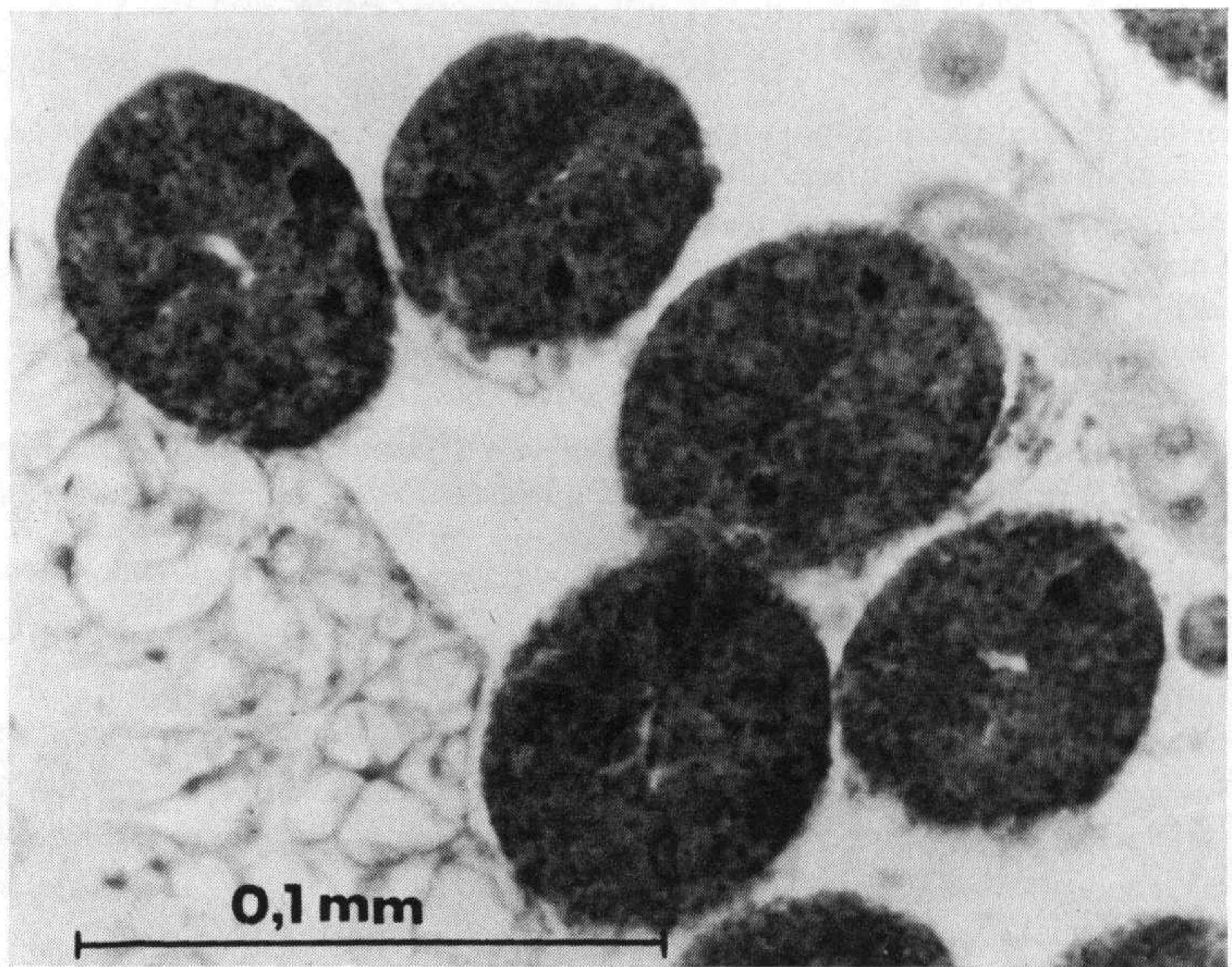


Abb. 10: Querschnitt durch die Malpighigefäße der *Asthenopus*-Larve, Azan-Färbung

Da ich nur über Spiritus-fixiertes, also für histologische Untersuchung ziemlich ungeeignetes, Tiermaterial verfüge, wage ich kaum, weitere Aussagen anhand von Schnittserien ganzer Larven abzuleiten, obschon Querschnitte durch den Abschnitt III der Malpighigefäße (vgl. Abb. 8b!) eindrucksvoll die dichte Anfüllung desselben mit den Granula zeigen (Abb. 10). Zu erkennen ist auch gut, wie die durch Azan-novum-Färbung nach GEIDIES intensiv rotgefärbten Granula im Zentrum des Gefäßabschnittes manchmal einen engen Hohlraum freilassen (Abb. 10), der eine Andeutung dafür sein mag, daß die Körnchen im gleichen Gefäßteil gebildet werden und nicht in einer mehr distalen Zone, von der aus sie basalwärts geschwemmt oder geschoben werden. Schnittserien von einzelnen Gefäßen, auf die die oben erwähnte Harnsäurefärbung angewendet wurde, brachten übrigens das gleiche negative Resultat wie die isolierten Granula.

Über die Ernährungsweise der Gänge grabenden Ephemeropterenlarven ist in der Literatur nicht allzu viel und z. T. auch Widersprüchliches gesagt worden. SWAMMERDAM

(1737/38) stellte für die *Palingenia*-Larve Schlamm als Darminhalt fest. SCHOENEMUND (1929) bestätigte dies und sagte, die beim Graben gelöste Erde passiere den Darm, und Verdauliches werde herausverdaut; WESENBERG-LUND (1943) und GLEISS (1954) geben Entsprechendes an. Auch die alte Feststellung von RÉAUMUR (1734–1742), im Darm der *Polymita*-Larve befinde sich Erde, aus der das Nahrhafte verwertet werde, findet, etwa bei GRASSÉ (1949), Bestätigung; dort allerdings wird summarisch für alle grabenden Larven gesagt, sie seien «veritables limivores». Doch während WESENBERG-LUND (1913) davon sprach, die *Ephemera*-Larven stellten Löcher her, «in denen sie auf Beute lauend sitzen», hat WISSMEYER (1926) für diese Larven aus pflanzlichen und tierischen Bestandteilen gemischte Kost vorgefunden. SCOTT, BERNER & HIRSCH (1959) vermuten auf Grund des Haarbesatzes an Kopf und Beinen der Larve von *Tortopus*, daß sich diese Tiere ähnlich wie *Povilla* ernähren, die ja, wie wir bereits wissen, Filtrierer ist.

Genaueres über die Ernährungsweise von *Povilla adusta* haben wir durch KIMMINS (1948), der im Larvendarm feines Pflanzenmaterial, einige Diatomeen und feine Mineralien fand, besonders aber durch HARTLAND-ROWE (1953, 1958) erfahren: Die Larve besitzt je eine Borstenreihe außen an den Mandibeln, je eine an den Vorderfemora und je zwei an den Vordertibien, außerdem hat sie eine Querreihe Fiederborsten auf der Stirn. Dieser Haarbesatz erfüllt den Röhrenquerschnitt und filtriert aus dem von der Larve erzeugten Wasserstrom Nahrungsteilchen aus. Durch bestimmte Bewegungen vor allem der Palpen werden die Filterbürsten (außer der Stirnbürste) abgesammelt und die Nahrung zum Munde befördert.

Was nun die Larve von *Asthenopus* betrifft, so ist zu sagen, daß der Darminhalt fast ausschließlich aus feinem, braunen Detritus besteht, unter den kleine Pflanzengewebeteilchen gemischt sind, und zwar relativ wenige und ziemlich gleich große (z. B. bei 5 Larven nur 15 Partikel von 0,2–0,4 mm Maximaldurchmesser). Die holzbohrende Larve von *Asthenopus* ernährt sich also ebensowenig wie die holzbohrende Larve von *Povilla* von Holz.

Die Ausstattung mit Bürsten an Kopf und Vorderbeinen erscheint bei *Asthenopus* weitaus üppiger als bei *Povilla*, wenn man sich an die in der Literatur gegebenen Abbildungen letzterer, ULMER (1939), HARTLAND-ROWE (1953), hält. An den Vorderbeinen stehen je 3 große Haarbürsten oder -pinsel, einer an der Femur-Unterkante, einer auf der Außenkante und einer auf der Innenkante der Tibia, sodann sitzt ein Haarpinsel basal auf der Außenfläche jeder Mandibel. Die Haare dieser Pinsel stehen bei Normalstellung der Larve in ihrer Röhre nach vorne, und sie sind alle miteinander jeweils in einer eng U-förmigen Reihe angeordnet. Bei allen diesen U-Reihen ist der bogenförmig geschlossene Teil basalwärts gelegen, während das durch die beiden Schenkel des U gebildete offene Ende der Reihe distalwärts weist. Diese Anordnung der Haare hat zur Folge, daß 8 nach vorne gestellte Haartrichter entstehen (Abb. 11). Alle sie bildenden Haare sind fein und lang bewimpert, und zwar zweizeilig; doch sind beide Wimperzeilen nach der gleichen Seite gekehrt, so daß die Bewimperung auf den ersten Blick einseitig erscheint (Abb. 12). Die Haarreihe auf der Stirn ist nicht U-förmig gebogen, sondern fast geradlinig, bildet also keinen Trichter, und die auch hier vorhandenen Sekundärstrahlen der Haare sind nach allen Seiten gerichtet.

Wenn ich nun diese morphologischen Gegebenheiten nicht gänzlich mißdeute, so haben wir in diesen Haartrichtern und der Reihe der Stirnhaare einen den Röhrenquerschnitt ausfüllenden Filterapparat vor uns, der vermöge des durch die Kiemen erregten Wasserstromes dem Tier Nahrungspartikel aus dem Wasser zu filtrieren ermöglicht. Die Bewimperung der Haare erhöht dabei die Effektiv-

tät ganz erheblich. Der Abstand der (in Doppelreihe stehenden!) Wimpern beträgt 3–4 μm .

Dies ist genau die gleiche Größenordnung, wie sie die Maschen der Nahrungsfangnetze der Larve von *Macronema* (Trichoptera, Hydropsychidae) haben, die am gleichen Biotop wie *Asthenopus* gefunden wurde, nämlich in klaren, sandigen Urwaldbächen des Amazonasgebietes, SATTLER (1963). Ich hatte seinerzeit, im Zweifel darüber, ob das klare Wasser genug organisches Material für die Ernährung der *Macronema*-Larve mitführe, eine kleine Untersuchung durchgeführt, indem ich das kristallklar erscheinende Wasser durch Membranfilter

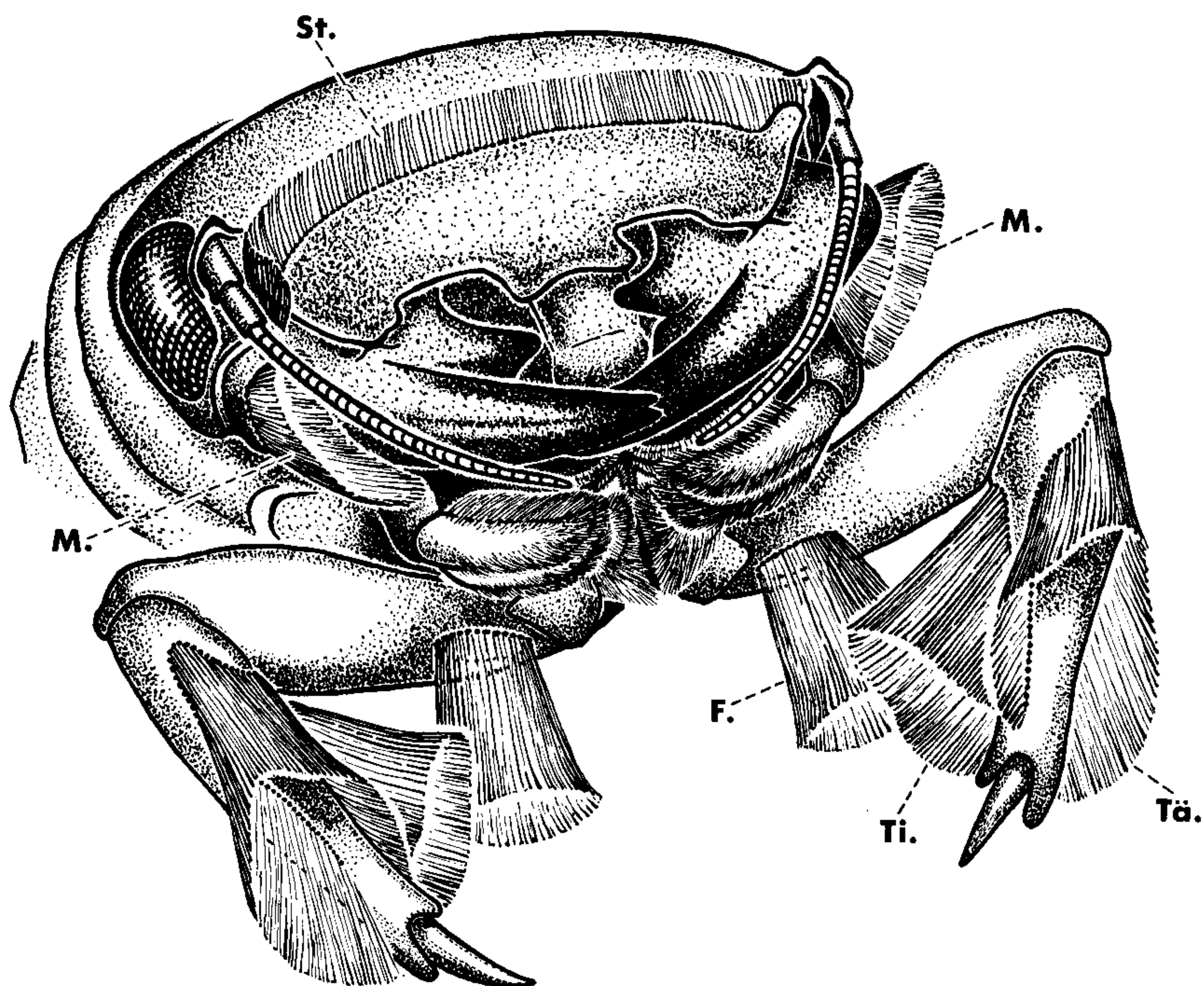


Abb. 11: *Asthenopus*-Larve, Vorderende von vorn schrägoben gesehen, die zum Nahrungserwerb wichtige Behaarung zeigend (sonstige, übrigens nicht besonders reiche Behaarung, weggelassen); F. = Femurbürste, M. = Mandibelnbürste, St. = Stirnbürste, Tä. = äußere Tibiabürste, Ti. = innere Tibiabürste

(Porengröße 0,45 μm) schickte. Dabei hatte sich ergeben, daß 1 ml 4 organische Partikel von $> 100 \mu\text{m}$, 34 zwischen 60 und 100 μm , 174 zwischen 30 und 60 μm , 430 zwischen 15 und 30 μm , 3838 zwischen 6 und 15 μm , 5349 zwischen 3 und 6 μm und schließlich 3608 von $< 3 \mu\text{m}$ Durchmesser enthielt (die letzte Größengruppe enthält bloß solche Partikel, die nur wenig kleiner als 3 μm waren, also sich möglicherweise noch in den Maschen verfangen konnten). Diese unerwartet hohe Anzahl an im Wasser treibenden Teilchen, die aber gleichwohl keine Trübung hervorruft, ist offenbar die Nahrungsgrundlage der *Macronema*-Larve. Und anscheinend gilt dasselbe auch für *Asthenopus*, vorausgesetzt, daß es mit dem hier auf Grund von morphologisch-anatomischen Befunden angenommenen Ernährungsmodus seine Richtigkeit hat. Dies würde sich wohl nur

durch Lebendbeobachtung ergeben, ebenso wie die Frage, ob die filtrierte Partikel wie bei *Povilla* durch die Tätigkeit der Palpen zum Munde befördert werden, nicht endgültig anhand von konserviertem Material zu beantworten ist.

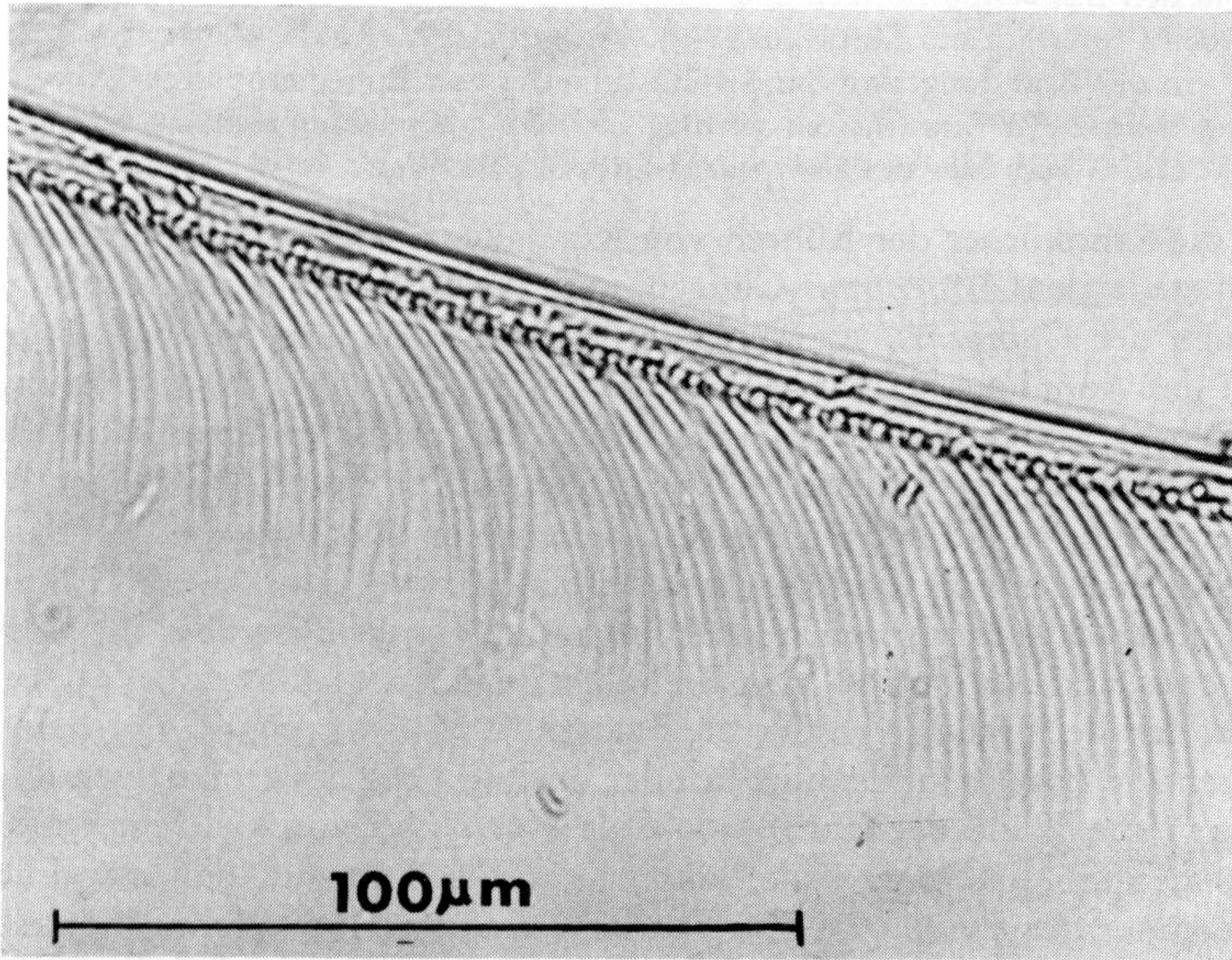


Abb. 12: Abschnitt eines bewimperten Haares vom Vorderbein der *Asthenopus*-Larve

HARTLAND-ROWE (1958) sagt, die Wandtapete der Gänge gebe der *Povilla*-Larve einen «foothold» und sichere das Strömen des Wassers durch die Borstenfilter. Wie der Autor das letztere meint, ist mir nicht ganz klar, was aber den «foothold» angeht, so sollte man denken, daß die untapezierte rauhe Holzwand viel griffiger sei. Vielleicht ist er deswegen zu dieser Deutung verleitet worden, weil er zwecks Lebendbeobachtung *Povilla*-Larven in Glasröhrchen gehalten hat. Mir scheint die durch das Sekret erreichte Glättung der Gangwand eher dazu zu dienen, jede Lückenbildung zwischen dem Haarbesatz und der Gangwand zu vereiteln, so daß das gesamte Wasser durch den Filterapparat zu strömen gezwungen ist. Falls HARTLAND-ROWE das ebenfalls gemeint hat, bin ich darin mit ihm einig. Die Larve ist übrigens durch verschiedene Stachel- und Dornbildungen an Tibien und Tarsen aller 3 Beinpaare zur Lokomotion in ihrer Röhre sehr gut ausgestattet.

In eine andere Subfamilie der Polymitarcidae als *Asthenopus*, *Povilla* und *Asthenopodes* gehört die Gattung *Campsurus*, die zusammen mit *Tortopus* die *Campsurinae* darstellt, EDMUNDS, ALLEN & PETERS (1963).

Über *Campsurus* kann ich nur einige wenige, aber im Zusammenhang mit dem vorigen erwähnenswerte Angaben machen:

Im sandigen Grund des Rio Jaguari, im äußersten Süden des brasilianischen Staates Minas Gerais, fielen mir beim Sammeln von Benthos senkrechte, die Oberfläche des Flußbodens kaum (vielleicht 2–3 mm) überragende, aus zusammengeklebten Sandkörnern bestehende Röhrchen auf. Ihr Durchmesser betrug ungefähr 0,4 cm. Sie zerrissen leicht und zeigten, hervorgeholt, schlaaffe Konsistenz. In einem der derartigen Schläuche befand sich eine *Campsurus*-Larve.

Larven der gleichen Gattung hatte ich schon zu früherem Zeitpunkt in einem Bach in Caieiras, nahe São Paulo, in Mengen erbeutet. Hierbei waren mir allerdings nur kleine Löcher im Bachboden aufgefallen; die vermutlich auch hier vorhandenen Sandschläuche waren mir entgangen.

Und in den Exkursionsnotizen über meine Sammeltätigkeit in der Gegend am unteren Rio Madeira finde ich die Eintragung: 13. 11. 59, Rio Abacaxis, seenartiger Mündungsbereich, «in der Brandung sind Sandwohnschläuche von Ephemeropteren-Larven (?) zusammengeweht». An Einzelheiten vermag ich mich aber leider nicht zu erinnern. Vielleicht hat es sich auch hier um *Campsurus*-Larven gehandelt.

Die die Sandkörner der Röhren von Rio Jaguari verkittende Substanz gleicht der Tapete in den *Asthenopus*-Gängen, und die Ausstattung von Kopf und Vorderbeinen der *Campsurus*-Larven mit Haaren ist ähnlich wie bei *Asthenopus*, was zu der Annahme berechtigt, daß *Campsurus* eine ähnliche Ernährungsweise eigen ist wie *Asthenopus*. Im gleichen Sinn kann man nach dem Darminhalt der in den Schläuchen gefundenen Larve schließen: Er besteht aus einer braunen flockigen Masse von feinem Detritus, in den hier und da winzige Pflanzengewebestückchen gemischt sind (größtes bei einer Larve gefundenes 0,4 mm lang).

In Anbetracht der vorstehenden Untersuchungsergebnisse über die Gattungen *Asthenopus* und *Campsurus*, den Befunden HARTLAND-ROWES (1953, 1958) an *Povilla*, der Vermutung von SCOTT, BERNER & HIRSCH (1959), *Tortopus* sei ein Filtrierer wie *Povilla*, und schließlich der Beobachtung des großartigen RÉAUMUR (1734/42), die Wand der Gänge von *Polymitarcis* sei von viel feinerer Beschaffenheit als die umgebende Erde, kommt der Verdacht auf, daß möglicherweise alle Vertreter der *Polymitarcidae* Filtrierer sind und ihre Wohngänge mit einer seidenartigen Substanz austapezieren. Dies würde bedeuten, daß die in der Literatur verbreitete Angabe, die grabenden Ephemeropterenlarven seien Erdfresser, die das bei der Herstellung der Wohnröhre abgebaute Material regenwurmartig durch den Darm passieren lassen, wenigstens zum Teil revidiert werden müßte.

Zur Systematik der untersuchten Tiere

Nach DEMOULIN (1955) sind zwei Species der Gattung *Asthenopus* bekannt, *A. curtus* und *A. amazonicus*.

Den Namen der ersten Art hat HAGEN (1861), für eine *Palingenia albifilum* WALKER, var., eingeführt; er nannte sie *Palingenia curta*, doch gab er keine Beschreibung. Auf Grund des gleichen Exemplars, einem ♂ aus Pará (Paraguay? Brasilien?) beschrieb EATON (1868) seinen *Campsurus curtus*, den er später (1871) in die neu gegründete Gattung *Asthenopus* stellte; 1883/88 ließ er dann diese Gattung wieder fallen und stellte die Art zu *Campsurus*. ULMER (1920) nahm die Gattung *Asthenopus* wieder auf und fügte zu der EATONSchen Beschreibung die Beschreibung von 2 ♂ aus Paraguay. SPIETH (1943) hat, anhand von 2 ♂, die Art für Venezuela nachgewiesen. Durch KIMMINS (1960) sind die Genitalien des EATONSCHEN Typus erneut abgebildet worden.

Die zweite Art wurde von HAGEN (1888) als *Campsurus amazonicus* beschrieben, und zwar auf Grund eines ♂ aus Teffé (Brasilien). HAGEN gibt an, die Fig. 8 auf Tafel VI in EATON (1883/88) gehört zu diesem Typus. ULMER, der die Art (1920) zur wieder aufgenommenen Gattung *Asthenopus* (s. o.!) gestellt hat, beschrieb (1942) («mit einigem Zweifel») drei ♀ aus britisch Guayana. TRAVER (1950) lagen ein ♂ und ein ♀ aus Surinam vor, von denen jedoch das ♂ nach den bisher angegebenen, von ULMER (1942) aus-

föhrlich dargestellten Merkmalen der beiden *Asthenopus*-Species eigentlich zu *A. curtus* gehört. Wenn TRAVER dennoch «tentatively» das ♂ zu *A. amazonicus* stellte, dann deswegen, weil beide Exemplare am gleichen Ort und zur gleichen Zeit gefangen wurden und sehr wahrscheinlich zur gleichen Art gehören. Die gleiche Schwierigkeit bestand offenbar bei dem Material DEMOULINS (1955), 50 ♂ und 4 ♀ aus Óbidos (Brasilien), weswegen – gleich TRAVER – der Autor der Artbezeichnung *A. amazonicus* ein Fragezeichen beifügt.

Und nicht anders ist es bei dem mir vorliegenden Material (von dem Herr EDMUNDS, Salt Lake City, 2 ♂ und 2 ♀ überprüft und als *A. amazonicus* – ebenfalls mit Fragezeichen versehen – bestimmt hat).

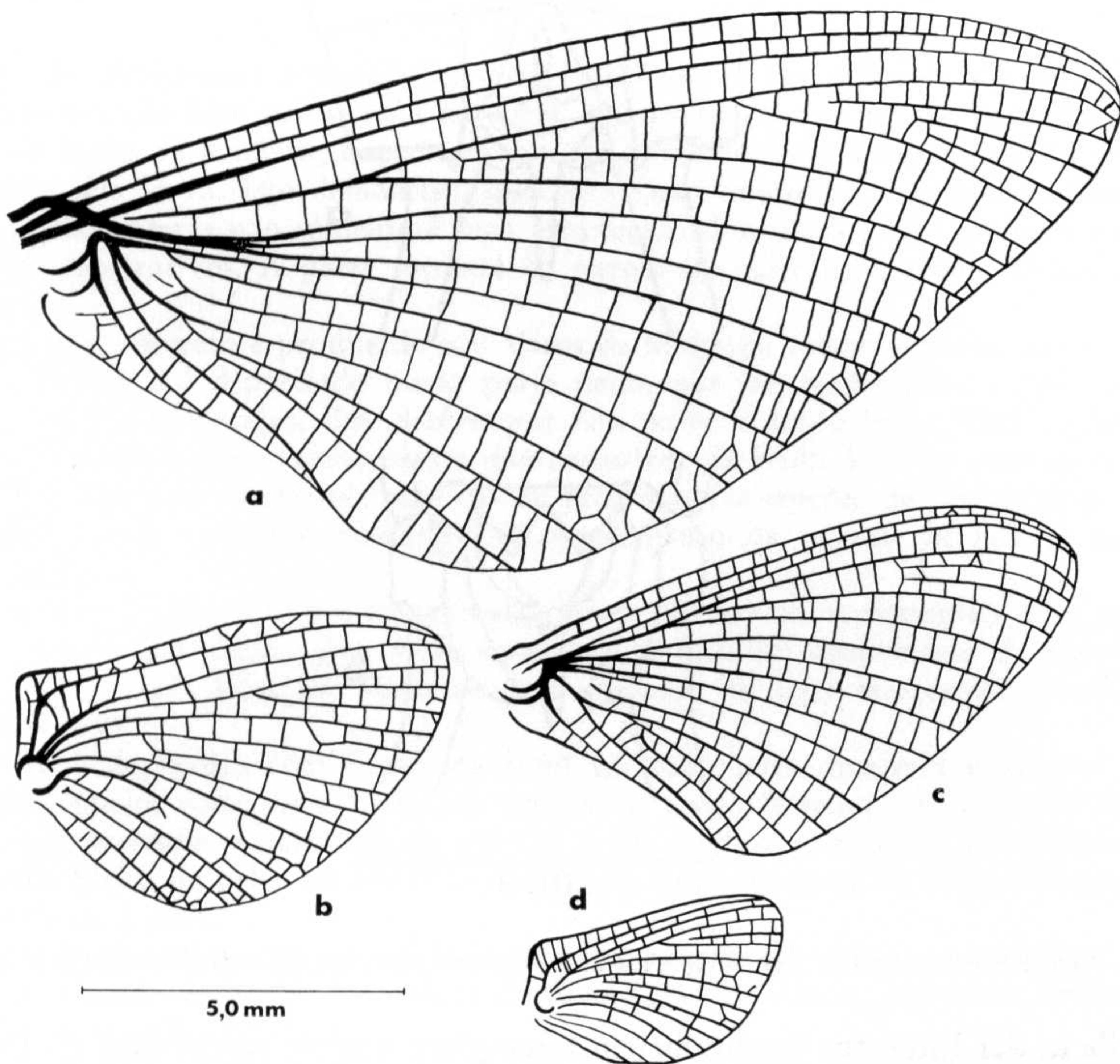


Abb. 13: Flügel der untersuchten *Asthenopus*-Art; a, b ♀; c, d ♂

Nach ULMER (1942) lassen sich zwar meine Tiere, bei denen die 2. Interkalarader im 1. Analfeld nicht aus A_2 entspringt und die Penisloben der ♂ nicht gerade (sondern krallenartig gekrümmt) sind (Abb. 13 und 14), gut gegen die (altweltliche) Gattung *Povilla* abgrenzen. Und auch die Unterscheidung von der anderen Nachbargattung, *Asthenopodes* (neuweltlich), ist entsprechend den Angaben TRAVERS (1950) u. a., nach denen *Asthenopodes* am Apikalrand des Vorderflügels kurze Interkalaradern hat, die bei *Asthenopus* fehlen, ohne Schwierigkeit möglich. Aber ich muß, ebenso wie TRAVER (1950) und offenbar auch DEMOULIN (1955), bezweifeln, daß das von ULMER (1942) wiedergegebene Hauptkriterium zur Trennung der beiden Species richtig ist. Es handelt sich hierbei um die Zahl der Interkalaradern zwischen R_2 und der langen Zwischenraumader, die zwischen R_2 und R_3 liegt; bei *A. curtus* sollen dort 2, bei *A. amazonicus* 3–4 Interkalaren vorhanden sein.

Mir liegen 5 ♂ und 12 ♀ Subimagines vor. Davon müßten entsprechend der Zahl der fraglichen Interkalaren die ♂ alle zu *A. curtus*, die ♀ alle zu *A. amazonicus* gerechnet werden.

4 ♂ und 4 ♀ bzw. 1 ♂ und 1 ♀ wurden gleichzeitig und am gleichen Ort erbeutet, was es sehr wahrscheinlich macht, daß diese Tiere zur gleichen Species gehören. Die übrigen von ULMER (1942) gemachten Angaben zur Artentrennung sind wenig eindeutig.

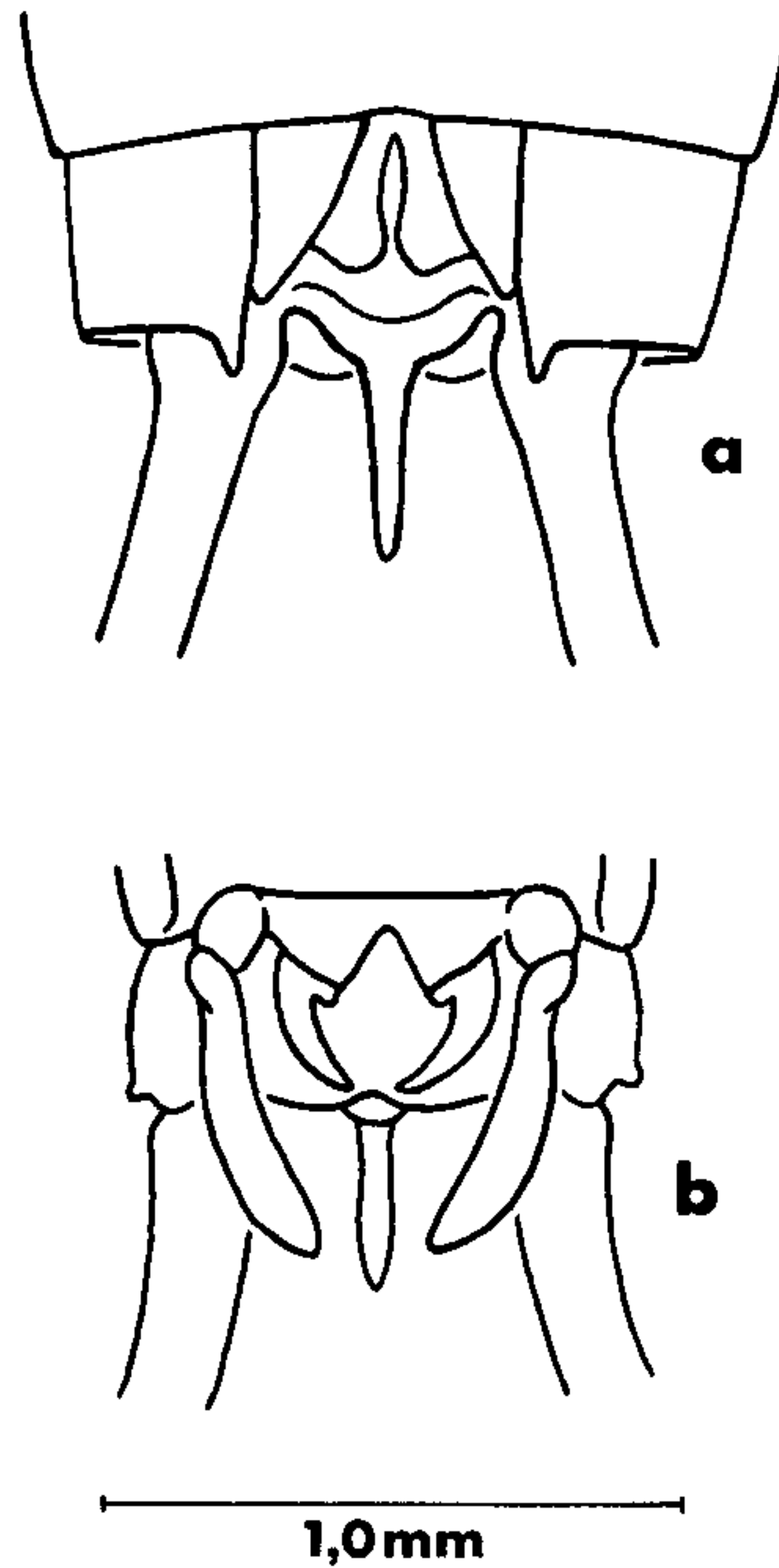


Abb. 14: Abdomenspitze der untersuchten *Asthenopus*-Art (Ventralansicht); a ♀, b ♂

Alle in der Literatur beschriebenen Exemplare von *A. curtus* sind ♂. Das von TRAVER (1950) beschriebene ♂ von «*A. amazonicus*?» hat 2 der fraglichen Interkalaradern, und in der von DEMOULIN (1955) gegebenen Abbildung des ♂ Flügels von «*Asthenopus ? amazonicus*» – dem Autor haben 50 ♂ vorgelegen – sind ebenfalls nur 2 Adern eingezeichnet. Aber in der oben erwähnten Fig. 8, Tafel VI, EATON (1883/88), die nach HAGEN zu dem ♂ Typus seines «*Campsurus amazonicus*» gehört, sind 4 Adern eingetragen. Aus diesem Grunde kann ich mich nicht entschließen, die wahrscheinlich nötige Einziehung einer der Arten vorzunehmen, und verweise darauf, daß die Frage wohl durch Herrn EDMUNDS, der z. Z. ein umfangreiches Südamerikamaterial bearbeitet, geklärt werden wird.

Von 5 der 12 ♀ Exemplare habe ich die dazugehörigen Larvenexuvien, mit denen die zahlreichen Larven meines Materials übereinstimmen, so daß ich mich berechtigt glaube, sie alle dem Genus *Asthenopus* zuzuordnen.

Sollten sich unter diesem Larvenmaterial etwa Larven von *Asthenopodes*, die nach EDMUNDS, ALLEN & PETERS (1963) noch nicht bekannt sind, oder einer anderen noch ganz unbekannten Asthenopodinae-Gattung befinden, so müßten

evtl. vorhandene, von mir übersehene Gattungsunterschiede äußerst geringfügig sein. (Die Möglichkeit, daß Larven von *Povilla* dabei sein könnten, kann ausgeschlossen werden, da diese Gattung bisher nur in den Tropen der alten Welt gefunden wurde.)

Von *Campsurus* habe ich lediglich Larven, deren Abgrenzung gegen die andere Gattung der Campsurinae, *Tortopus*, nach den Bestimmungstabellen von EDMUNDS (1959) und EDMUNDS, ALLEN & PETERS (1963) unschwer möglich ist.

Sumário

A larva de *Asthenopus* roe galerias com forma de U em madeira submersa; suas embocaduras estão bem pertas uma da outra. A parede entre os braços paralelos do U é feita de lascas de madeira, que são revestidas e coladas uma a outra por um secreto produzido pela larva. Isto demonstra, que para fazer moradias o comportamento das larvas Efemerópteras não somente é uma escavação (destrutiva), mas também contém elementos construtivos. A parte restante da parede de galeria é também revestida de secreto.

Parece que o secreto é produzido nos Vasos de Malpighi (como acontece também no gênero *Povilla*) e é depositado numa parte deles, que em *Heptagenia* e *Ephemer* é somente um ducto estreito. Em *Asthenopus* esta parte é muito larga. Está repleta de grânulos pequenos, que evidentemente não consistem de ácido úrico (a correspondente reação deu resultado negativo), mas são de proteínas (as reações de Xanthoproteína e de Millon deram resultado positivo). O revestimento de parede da galeria mostra reações idênticas.

O conteúdo do intestino e o equipamento de cerdas nas patas anteriores e na cabeça deixam tirar a conclusão, que *Asthenopus* (como *Povilla*) alimenta-se de partículas minúsculas, que ela filtra por meio de uma corrente de água respiratória produzida pelas brânquias.

Tres tufo de cerdas com forma de funil em cada pata dianteira e um em cada mandíbula (assim como uma fileira de cerdas na testa) formam um aparelho de filtração, que preenche o diâmetro da galeria, e sua eficácia é bastante aumentada por uma dupla fileira de pelos em todas as cerdas dos funis (o tamanho dos poros entre os pêlos mede ca. 4 μ m).

A camada de secreto alisa irregularidades das paredes da galeria e contribue, para que entre a grade de cerdas e a parede do túnel não haja fenda, que possa diminuir a eficiência do aparelho filtrante.

Ao que parece a larva de *Campsurus* tem modos de viver semelhantes, só que seus tubos de abrigo são construídos no solo dos igarapés e são constituídos de areia grudada com secreto.

Provavelmente todas as larvas de Polymitarcidae alimentam-se desta maneira.

A classificação do material de *Asthenopus* é duvidosa, pois provavelmente as duas espécies até agora descritas são uma única só.

Summary

The larva of *Asthenopus* makes U-shaped tunnels in submerged wood, the orifices of which are close together. The wall between the parallel tubes of the U consists of the rasped-off chips of wood, which are coated and glued together by a secretion produced by the larva. This shows that building-behaviour of Ephemeroptera-larvae is not only destructive digging, but includes also constructive elements. The rest of the tunnel-wall is also coated by the secretion.

The secretion originates apparently in the Malpighian tubules (as it also does in the

neighbouring genus *Povilla*) and is stored in a certain part of them, represented in *Heptagenia* and *Ephemera* only by a thin ductus. In *Asthenopus* this part is very thick. It is filled with small granules, which apparently do not consist of uric acid (appropriate colour-reaction negative) but are composed of protein (Xanthoprotein-reaction and Millon-reaction positive). The coat of the wall of the tunnel gives the same reactions.

Contents of the intestine and equipment with hairs on forelegs and head permit the supposition that *A.* (like *Povilla*) feeds on tiny particles, which are filtered out of the respiratory water-currence.

The filter-apparatus is composed of three funnel-shaped tufts of hairs on each foreleg and one on each mandible (and also a transverse row of hairs on the forehead) and fills the diameter of the tunnel. Its efficiency is much increased by a double-row of fine secondary hairs on each funnel-hair (size of filter-pores about 4 μ m).

The secretion-coat smoothes the rough tunnel wall and is supposed to avoid gaps between filter-apparatus and wall, which might disturb filtration.

The larva of *Campsurus* evidently lives in the same way, except that its tubes are dug in the bottom of the waters and are made of sand, glued together by the secretion.

Probably all Polymitarcidae-larvae live that way.

The taxonomy of *Asthenopus*-species is doubtful; probably the two described species represent one species only.

Literatur

- ABDERHALDEN, E., 1948: Physiologisches Praktikum, Teil I. Physiologisch-Chemisches Praktikum. – Steinkopff-Verlag, Frankfurt/Main.
- ARNDT, W., 1938: Spongilliden. – Expl. Parc Albert, Miss. Damas, 2, 3–26.
- DEMOULIN, G., 1955: Une mission biologique Belge au Brésil. Éphéméroptères. – Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., 31 (20), 1–32.
- DESPAX, R., 1949: Ordre des Éphéméroptères. – (In GRASSÉ: Traité de Zoologie.) 9, Masson, Paris.
- DEWITZ, J., 1912: Über die Entstehung der Farbe des Kokons gewisser Lepidopteren (*Lasiocampa quercus*). – Zool. Anz., 40, 396–399.
- EATON, A. E., 1871: A Monograph on the Ephemeridae. – Trans. ent. Soc. London, 1–164.
- 1883/88: A Revisional Monograph of Recent Ephemeridae or Mayflies. – Trans. Linn. Soc. London, Sec. Ser. Zool., 3, 1–352.
- EDMUNDS, G. F., 1959: Ephemeroptera. – (In WARD & WHIPPLE: Fresh-water Biology.) Wiley & Sons, New York.
- EDMUNDS, G. F., ALLEN, K. & PETERS, W. L., 1963: An Annotated Key to the Nymphs of the Families and Subfamilies of Mayflies (Ephemeroptera). – Univ. Utah Biol. Series, 13 (1), 1–49.
- FRANCÉ, R. H.: Das Leben im Ackerboden. – Franckh'scher Verlag, Stuttgart.
- FRIČ, A. & VÁVRA, V., 1901: Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens. V. – Arch. naturw. Landesdurchf. Böhmen, 11 (3), 1–154.
- GLEISS, H., 1954: Die Eintagsfliegen. – (Neue Brehm-Bücherei.) Ziemsen-Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- HAGEN, H., 1861: Synopsis of the Neuroptera of North America, with a list of South American species. – Smith. Misc. Coll., 38–55.
- 1888: Unsere gegenwärtige Kenntnis der Ephemeriden. – Stettin. Ent. Ztg., 49, 221–232.
- HARTLAND-ROWE, T., 1953: Feeding mechanism of an Ephemeropteran Nymph. – Nature, 172 (4389), 1109–1110.
- 1958: The biology of a tropical mayfly *Povilla adusta* Navas (Ephemeroptera, Polymitarcidae) with special reference to the lunar rhythm of emergence. – Rev. Zool. Bot. Afr., 58 (3/4), 185–202.

- KIMMINS, D. E., 1948: Ephemeroptera from Nyasaland, with descriptions of new species. – Ann. Mag. Nat. Hist. (12), **1**, 825–836.
- 1960: The Ephemeroptera types of species described by A. E. Eaton, R. McLachlan, and F. Walker, with particular reference to those in the British Museum (Natural History). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entom., **9** (4), 269–318.
- LEBEDEW, A., 1914: Über die als Sericterien funktionierenden Malpighischen Gefäße der Phytonomus-Larven. – Zool. Anz., **44** (2), 49–56.
- LESTAGE, J.-A., 1922: Notes sur les genres *Asthenopus* – *Povilla* (Ephemeroptera) et Description d'une espèce javanaise nouvelle *Asthenopus Corporaali* n. sp. – Ann. Soc. Ent. Belg., **62**, 142–148.
- MARCUS, B. A., 1930: Untersuchungen über die Malpighischen Gefäße bei Käfern. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **19** (4), 609–677.
- MARSHALL, A. T., 1965: Spittle-production and tube-building by cercopoid nymphs (Homoptera). III. The cytology and function of the fibril zone of the Malpighian tubules of tube-building nymphs. – Quart. J. micr. Sci., **106**, 37–44.
- MARSHALL, W. S., 1927: The Malpighian tubules of the larva of *Heptagenia interpunctata*. – Ann. Ent. Soc. Amer., **20**, 149–155.
- MCDUNNOUGH, J., 1909: Über den Bau des Darms und seiner Anhänge von *Chrysopa perla* L. – Arch. Naturg., **75/1** (3), 313–360.
- MEINERT, F., 1889: Contribution à l'anatomie des Fourmis-lions. – Ov. Danske Selsk., **3**, 4.
- PICTET, F. J., 1843/45: Histoire naturelle des Insectes névroptères. Famille des Ephémérides. – Geneva, Paris.
- RÉAUMUR, R., 1734/42: Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. – Imprimerie Royale, Paris.
- ROMEIS, B., 1948: Mikroskopische Technik. – Leibnitz-Verlag, München.
- SATTLER, W., 1963: Über den Körperbau, die Ökologie und Ethologie der Larve und Puppe von *Macronema* Pict. (Hydropsychidae), ein als Larve sich von «Mikro-Drift» ernährendes Trichopter aus dem Amazonasgebiet. – Arch. Hydrobiol., **59** (1), 26–60.
- SCOTT, D. C., BERNER, L. & HIRSCH, A., 1959: The nymph of the mayfly genus *Tortopus* (Ephemeroptera: Polymitarcidae). – Ann. Ent. Soc. Amer., **52**, 205–213.
- SCHOENEMUND, E., 1929: Beiträge zur Kenntnis der Nymphen von *Palingenia longicauda* Oliv. – Zool. Anz., **80** (3/4), 106–120.
- 1930: Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. – (In DAHL: Die Tierwelt Deutschlands.) Fischer-Verlag, Jena.
- SILVESTRI, F., 1904/05: Contribuzione alla conoscenza della metamorfosi e dei costumi della *Lebia scapularis* Fourc. con descrizione dell'apparato sericiparo della larva. – Redia (Firenze), **2**, 68–84.
- SIOLI, H., 1954: Betrachtungen über den Begriff der «Fruchtbarkeit» eines Gebietes an Hand der Verhältnisse in Böden und Gewässern Amazoniens. – Forsch. Fortschr., **28** (3), 65–72.
- SPIETH, H. T., 1943: Taxonomic studies on the Ephemeroptera. III. Some interesting ephemerids from Surinam and other neotropical localities. – Ann. Mus. Nat. Hist. Am. Mus. Novitates, **1244**, 1–13.
- ŠULC, K. & ZAVŘEL, 1924: Über epoikische und parasitische Chironomidenlarven. – Acta Soc. Sci. nat. Morav., **1**, 9, 353–391.
- SWAMMERDAM, J., 1733–1738: Biblia Naturae. – Leyden.
- TEMBROCK, G., 1964: Verhaltensforschung. Eine Einführung in die Tier-Ethologie. – G. Fischer-Verlag, Jena.
- TRAVER, J. R., 1950: Notes on Neotropical Mayflies. Part IV. Family Ephemeridae. – Rev. Ent. (Rio de Janeiro), **21**, 593–614.
- ULMER, G., 1920: Übersicht über die Gattungen der Ephemeropteren, nebst Bemerkungen über einzelne Arten. – Stettin. ent. Ztg., **81**, 97–144.
- 1921: Über einige Ephemeropteren-Typen älterer Autoren. – Arch. Naturgesch., **87** (6), 229–267.

- 1924: Einige alte und neue Ephemeropteren. – Konowia (Wien), **3**, 23–27.
- 1924: Ephemeropteren von den Sunda-Inseln und den Philippinen. – Treubia, **6**, 28–91.
- 1939: Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln. – Arch. Hydrobiol., Suppl.-Bd. **16**, 443–692.
- 1942: Alte und neue Eintagsfliegen (Ephemeropteren) aus Süd- und Mittelamerika. – Stettin. ent. Ztg., **103**, 98–128.
- VEJABHONGSE, N. P., 1937: A note on the habits of a may-fly and the damage caused by its nymphs. – J. Siam Soc. Nat. Hist., Suppl. **2**, 11, 1, 53–56.
- WEBER, H., 1954: Grundriß der Insektenkunde. – Fischer-Verlag, Stuttgart.
- WESENBERG-LUND, C., 1913: Wohnungen und Gehäusebau der Süßwasserinsekten. – Fortschr. naturw. Forsch., **9**, 55–132.
- 1943: Biologie der Süßwasserinsekten. – Springer-Verlag, Berlin, Wien.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1961: The principles of Insect Physiology. – Methuen & Co., London.
- WISSMEYER, A., 1926: Nahrungsuntersuchungen bei Ephemeridenlarven. – Arch. Hydrobiol., **16**, 668–698.
- WITHYCOMBE, C. L., 1923: Notes on the Biology of some British Neuroptera (Planipennia). – Trans. ent. Soc. London, **71**, 501–594.
- 1924: Some aspects of the Biology and Morphology of the Neuroptera. With special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance. – Trans. ent. Soc. London, **72**, 303–411.

Anschrift des Verfassers: Dr. WERNER SATTLER, Max-Planck-Institut für Limnologie, Abteilung Tropenökologie, z. Z.: Limnologische Flußstation, 6407 Schlitz (Bundesrepublik Deutschland).