Michael Muhbard

Verfarser Delim

ZOOLOGICA

Originalabhandlungen aus dem Gesamtgebiet der Zoologie

Gegründet 1888 von R. Leuckart, C. Chun, fortgesetzt von W. Kükenthal, R. Hesse, W. E. Ankel

Herausgegeben von F. Schaller • Wien

45. Band

1. Lieferung

Heft 131

HEINRICH SCHÖNMANN

Naturhistorisches Museum Wien, 2. Zoologische Abteilung

Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven Siphlonurus aestivalis Eaton und Lepeorus goyi goyi Peters

Mit 39 Abbildungen im Text



E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller) • Stuttgart 1981

ISBN 3 510 55017 X / ISSN 0044-5088

© Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller) D-7000 Stuttgart
Alle Rechte, auch das der Übersetzung vorbehalten. Jegliche Vervielfältigung einschließlich photomechanischer
Wiedergabe der in dem Band enthaltenen Beiträge oder Teile daraus nur mit ausdrücklicher Genehmigung durch den Verlag.

Valid for users in USA: The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated per-copy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., P.O.B. 765, Schenectady, New York 12301, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. Umschlagentwurf von Wolfgang Karrasch

Printed in Germany

Inhalt

Α.	Einleitung	1
В.	Spezieller Teil	1
1.	Siphlonurus aestivalis Eaton	1
	Die Kopfkapsel	1
	Die Mandibel	11
	Die erste Maxille	15
	Die zweite Maxille, Labium	17
	Der Hypopharynx	19
	Zusammenspiel der Mundgliedmaßen bei der Nahrungsaufnahme	20
	Beobachtungen an lebenden Larven	21
	Punktweise Zusammenfassung der Ergebnisse	24
2.	Lepeorus goyi goyi Peters	25
	Die Kopfkapsel	25
	Die Mandibel	31
	Die erste Maxille	34
	Die zweite Maxille, Labium	
	Der Hypopharynx	
	Zusammenspiel der Mundgliedmaßen bei der Nahrungsaufnahme	42
	Punktweise Zusammenfassung der Ergebnisse	46
C.	Diskussion	47
Li	teratur	47
Ve	erzeichnis der in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen	48

A. Einleitung

Das Ziel der vorliegenden Studie ist es, zwei weitere Beiträge zur bereits bestehenden Reihe funktionsmorphologischer Untersuchungen an Larvenköpfen von Ephemeriden zu liefern. Wie STRENGER (1953, 1970) und Brown (1961) angedeutet haben, soll durch eine Serie ähnlicher Arbeiten die Basis für die spätere Diskussion des Gesamtbauplanes des Ephemeridenlarvenkopfes geschaffen werden. Gerade unter dieser Zielsetzung erscheint die Untersuchung einerseits möglichst ursprünglich anmutender andererseits hochspezialisierter Formen gerechtfertigt, da nur so die Modifikationsbreite der Mundteile und damit die Anpassungsfähigkeit der Ephemeridenlarven an die unterschiedlichsten Biotope evident wird. Die von mir untersuchten Arten sind weder verwandtschaftlich noch aufgrund ihrer Lebensweise in nähere Beziehung zueinander zu bringen, sondern sind konträre ökologische Typen und somit Extremformen innerhalb des Ephemeridenlarven-Bauplanes. Siphlonurus aestivalis Eaton (Siphlonuridae) ist die in eher ruhigen Gewässern mit reichlichem Nahrungsangebot vorkommende und ursprünglich erscheinende Art ohne Modifikation der Mundwerkzeuge. Lepeorus goyi goyi Peters (Leptophlebiidae) ist im Gegensatz dazu eine an das Leben im rasch fließenden Wasser angepaßte Form mit stark veränderten Mundteilen.

B. Spezieller Teil

1. Siphlonurus aestivalis Eaton

Die länglich-walzenförmig gebauten Larven erscheinen im Gesamthabitus orthopteroid, zeigen keinerlei auffällige Anpassungen an extreme Lebensräume und sind meist in mit reichlicher Vegetation versehenen Uferregionen von Seen zu finden, bzw. in Buchten und Stillwasserzonen von Bächen und Flüssen. Die von mir untersuchten Larven stammen aus dem "Grünen See" bei Tragöß in der Steiermark. Während des Hochwasserstandes von der Schneeschmelze bis zum Sommer stehen die von hauptsächlich Blütenpflanzen bewachsenen Uferregionen unter Wasser. Dort angefallener Bestandsabfall sowie untergetauchte und teilweise mazerierte Blätter und Stengel stellen somit das wesentlichste Nahrungsangebot für Primärkonsumenten dar (Bretschko 1966). Zur genauen Analyse der Vorgänge bei der Nahrungsaufnahme wurden in Alkohol fixierte Tiere unter binocularer Lupe unter Verwendung eigens dafür zugeschliffener Nadeln und Pinzetten seziert. Die Skelettverhältnisse konnten an Exuvien besonders gut studiert werden. Als wesentliche Ergänzung zu den anatomischen Befunden wurden lebende Tiere unter möglichst natürlichen Bedingungen gehalten und beobachtet.

Die Kopfkapsel

Der Umriß des orthognath getragenen Kopfes einschließlich der äußeren Begrenzung der Mundwerkzeuge ist von vorne gesehen eiförmig mit dem stumpfen Ende oben, wobei die größte Breite am unteren Rand der seitlich aus der Kopfkontur vorragenden Komplexaugen (AC) erreicht wird (Abb. 6). Bei seitlicher Betrachtung (Abb. 1) verläuft die vordere Kontur ebenmäßig halbelliptisch vom höchsten Punkt des Vertex (V) bis zum Ventralrand des Labrums (Labr); der vorderste Punkt liegt dabei in der Höhe der die

Frons (Fr) unterteilenden Quernaht (FrQuN). Die Kopfrückwand erscheint mehr weniger eben und normal zur Körperlängsachse ausgerichtet. Die Mundwerkzeuge liegen in typisch orthognather Haltung normal zur Kopflängsachse und nehmen ungefähr 2/5 der Gesamthöhe des Kopfes an Raum ein (Abb. 1–5). Bedingt durch die ebenmäßige Wölbung der Vorderwand, der Seitenwände und des Daches ist die Kopfkapsel nähtearm, sodaß eine scharfe Abgrenzung von Arealen nicht möglich ist. Auch bei Siphlonurus ist der Epicranialnaht-Komplex kein Festigungselement sondern eine präformierte Rißstelle für die Häutung. Die Coronalnaht (CoN) beginnt bereits als mediane Trennlinie am Postocciput (Pocc) (Abb. 10) und setzt sich über das Occiput (Occ) zum Kopfdach fort, wo sie am Vertex bis in die mittlere Höhe der Komplexaugen nach vorne zieht. Dort gabelt sie sich unter Einschluß eines Winkels von 120° in die kurzen Frontalnähte (FrN). Die in die Kopfkapsel eingelassenen Fenster für die den größten Teil der Kopfseitenwände einnehmenden Komplexaugen und die ovalen nach innen spitz endenden Antennengruben sind von verstärkten Chitinringen, den Ocularen (OR) und Atennalen (AR) Ringen, umgeben. Durch diese Rahmenkonstruktionen sind einerseits Augen und Antennen drucksicher gelagert, andererseits wird die Stabilität der Kopfkapsel erhöht (Abb. 19).

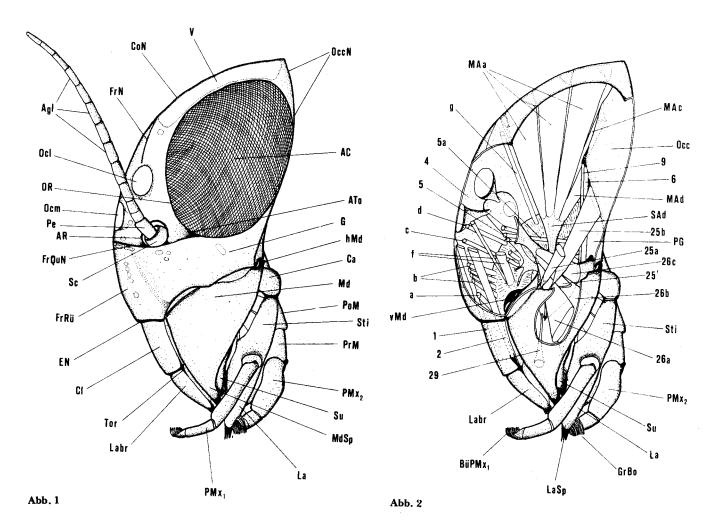
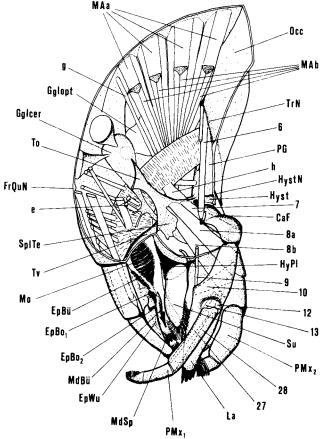


Abb. 1. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Profilansicht des Kopfes — Totalansicht: Die Muskelansatzstellen sind punktiert dargestellt. Dargestellt sind: Kopfkapselskelett und Lage der Mundwerkzeuge.

Abb. 2. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Profilansicht des Kopfes — erster Präparationsschritt: die linke Gena, das linke Komplexauge und Teile der Frons wurden abgehoben, die Seitenwand der linken Mandibel wurde teilweise entfernt. Dargestellt sind: Pharynxmuskulatur, Nervensystem, Mandibelmuskulatur.

Abb. 3. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Profilansicht des Kopfes – zweiter Präparationsschritt: die linke Kopfkapselhälfte wurde teilweise abgehoben und die linke Mandibel entfernt. Dargestellt sind: Tentorium, Maxillarmuskulatur (die erste Maxille ist zum Teil durchscheinend gedacht).



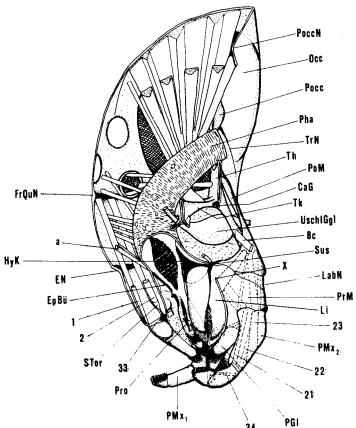


Abb. 4. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Profilansicht des Kopfes — dritter Präparationsschritt: die linke Maxille und der linke vordere und obere Tentoriumarm wurden entfernt und die linke Kopfkapselhälfte zur Gänze abgehoben, die linke Seite des Clypeo-Labral-Komplexes wurde geöffnet. Dargestellt sind: Lagebeziehungen zwischen Epipharynx, Mandibelmolarteil und Hypopharynx; Unterschlundganglion und zweite Maxille (durchscheinend gedacht).

Im Bereich der größten Breite der Kopfkapsel verbindet unter Einbezug der unteren Ränder der Antennalen Ringe eine über die Genae (G) und die Frons verlaufende Quernaht (FrQuN) die unteren Ränder der Ocularen Ringe. An den Abzweigungsstellen erweitert sich die Naht zu je einem stark sklerotisierten Dreieck, an dessen Vorderrand der obere Tentoriumarm von innen Kontakt mit der Kopfkapsel aufnimmt (ATo). Diese Quernaht, die aufgrund ihrer Lage dem Frontalrostrum bei Palingenia (STRENGER 1970) und Ephemera (STRENGER 1975) zu vergleichen ist, halbiert den Kopf in der Horizontalebene. Nach innen wird dabei eine Skelettleiste eingefaltet, die den Labrummuskeln als Ansatzstelle dient (Abb. 19). Die Anteile der Frons und der Genae unterhalb der Frontal-Quernaht bilden einen einheitlichen Skelettbogen, dessen seitliche Abschnitte abgeflacht sind. In der Mediane hingegen kommt es zu einer in der Dorsoventralen verlaufenden rückenartigen Aufwölbung der Frons (FrRü), die sich nach unten zu verbreitert und in ihrer Gesamtheit ebenfalls wesentlich zur Stabilisierung der Kopfkapsel beiträgt (Abb. 1, 17, 19).

Im oberhalb der Quernaht liegenden Teil der Frons sind die Linsen der drei gleich großen Ocellen als durchscheinende kreisrunde Stellen zu erkennen. Die Pigmentbecher der lateralen Ocellen (Ocl) liegen seitlich am Ende der Frontalnähte und sind schräg nach oben geöffnet, der Becher des sich knapp über der Quernaht befindenden medianen Ocellus (Ocm) weist nach vorne und ist gleichzeitig etwas nach unten geneigt (Abb. 2, 7). Unter den Lateral-Ocellen liegen je in einer schwach angedeuteten Eindellung der Kopfkapsel die Antennengruben. Die im Umriß tropfenförmigen Antennalen Ringe weisen mit ihren spitzen Enden zur Mitte, ihr Unterrand ist in die Frontal-Quernaht einbezogen. Die eher kurzen Antennen bestehen aus einem kleineren Scapus (Sc), dem deutlich längeren Pedicellus (Pe) und einer zwölfgliedrigen mit einzelnen Borsten besetzten Geißel (Agl) (Abb. 1, 6). Am proximalen Rand des Scapus setzen drei Muskeln an, die die Antenne nach allen Seiten rotierend bewegen können. Der am oberen Rand des Scapus ansetzende Muskel (4) und der am unteren Rand ansetzende Muskel (5) inserieren beide am oberen

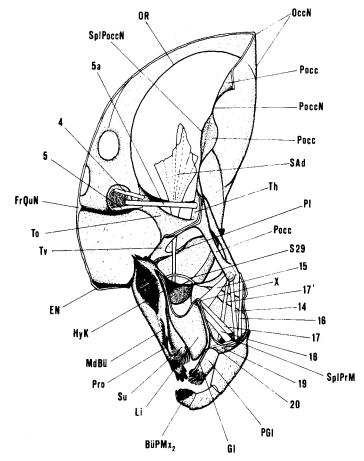


Abb. 5. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Profilansicht des Kopfes — vierter Präparationsschritt: der Clypeo-Labral-Komplex, die an der rechten Kopfkapselhälfte entspringende Muskulatur und die rechte Maxille wurden entfernt, die linke Superlingua, der linke Labialpalpus und die linke Hälfte von Post- und Praementum wurden abgehoben. Dargestellt sind: Muskulatur der zweiten Maxille, Ansatz des Hypopharynx, Tentorium, Postocciput, Antennenmuskulatur, Lage der rechten Mandibel und der Sehne des cranialen Adduktors.

Tentoriumarm (To), der Muskel (5a) entspringt am hinteren Tentoriumarm (Th) und zieht zum lateralen Rand des Scapus (Abb. 2, 5, 7).

Zwischen den beiden hinteren Mandibelgelenken (hMd) verläuft die Occipitalnaht (OccN) als Knickkante der Kopfseitenwände und des Kopfdaches gegen die Kopfrückwand in halbelliptischem Bogen unter Einbezug der Ocularen Ringe nach oben. Die Occipitalnaht wird in ihrer mechanischen Wirkung als Gewölbestütze noch durch eine weitere bogenförmige Naht (TrN) unterstützt, die etwas oberhalb der hinteren Mandibelgelenke beginnt und beiderseits tangential in die Scheitelkrümmung der das Hinterhauptsloch (Forocc) begrenzenden Postoccipitalnaht (PoccN) mündet (Abb. 9, 10, 19). Auch diese Naht ist eine Knickkante zwischen benachbarten Skelettelementen. Das zwischen ihr und der Occipitalnaht liegende Occiput (Occ) ist gegen die Körperlängsachse nach hinten geneigt, während die unter der Trennwand liegenden Postgenae (PG) normal zur Körperlängsachse stehen (Abb. 3). Die Trennaht selbst ist an ihrer Innenseite wulstartig verstärkt und dient außer als wichtiges Verspannungselement als Ansatzstelle für Mandibel- und Maxillenmuskeln (Abb. 2, 8). Die direkte Verspannung der hinteren Mandibelgelenke erfolgt über das von den Postgenae nach unten durch eine deutliche Hypostomalnaht (HystN) abgetrennte und nach hinten aufgewölbte Hypostom (Hyst), das jeweils bis zum Cardo-Kopfkapsel-Gelenk reicht, und in Verlängerung desselben durch die hinteren Tentoriumarme (Abb. 8, 9, 10, 19).

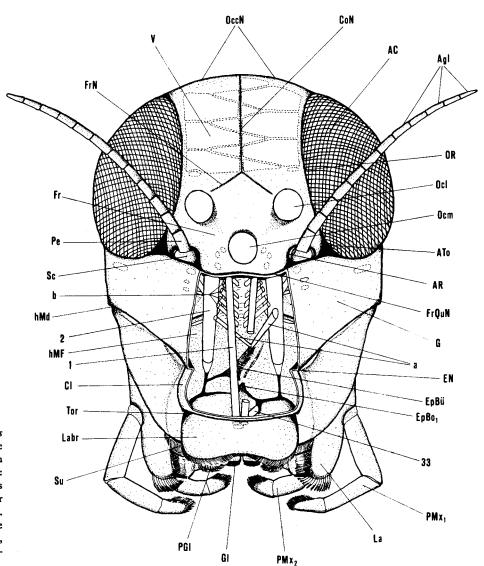


Abb. 6. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Frontalansicht des Kopfes (die Mandibeln sind geschlossen, die Maxillen geöffnet) — erster Präparationsschritt: die Kopfkapsel ist größtenteils unbeschädigt, nur der Längsrücken der Frons und der Clypeus wurden abgehoben. Dargestellt sind: Kopfkapselskelett, Lage der Mundwerkzeuge, Labrummuskulatur, Epipharynx, Teile der Pharynxmukulatur.

Das große runde Hinterhauptsloch wird von der Postoccipitalnaht begrenzt, die das die zweite Maxille tragende Postocciput (Pocc) vom übrigen Kopf trennt. Im Bereich der Postoccipitalnaht ragt seitlich je eine Sehnenplatte (SpIPoccN) ins Foramen occipitale. Diese Skelettplatten liefern gemeinsam mit den an denselben Stellen ausgebildeten dem Occiput dicht anliegenden großen löffelförmigen Postocciput-Flügeln wichtige Muskelansatzstellen, vor allem für die Kopf-Thorax-Muskulatur (Abb. 5, 8, 9, 10). In seinem dorsalen Abschnitt bildet das Postocciput eine flache querliegende das Hinterhauptsloch einengende Skelettplatte, die vom Beginn der Coronalnaht halbiert wird und ebenfalls als Muskelansatzstelle dient. Am schwierigsten zu erkennen sind die Verhältnisse im Bereich der hinteren Tentoriumarme und des Ansatzes der zweiten Maxille (Abb. 4, 5, 9, 10). Die hinteren hohlen Tentoriumarme sind ihrer Lage nach funktioneller Bestandteil der Kopfrückwand und stehen normal zur Körperlängsachse. Ihre vordere und stärkere Wand ist eine mediale Verlängerung der Postgenae, ihre dünnwandigere Rückwand ein Teil des Postocciput. An der lateralen Begrenzung liegen diesem Postocciputteil die länglich auslaufenden proximalen Enden des Postmentums auf. Mit einer Nadel kann an diesen Stellen in den Tentoriumhohlraum sondiert werden; die Öffnungen sind demnach die hinteren Tentoriumgruben (ThGr). Innerhalb der Cardo-Kopfkapsel-Gelenke ragen zwei länglich-zapfenförmige hohle Skelettfortsätze nach unten, an denen Muskeln der ersten und zweiten Maxillen ansetzen. Es handelt sich dabei ebenso wie bei den hinteren Tentoriumarmen um Verschmelzungsprodukte benachbarter Skelettelemente, deren gegenseitige Abgrenzung nicht möglich ist. In den Abbildungen werden sie als Teile des Postocciput dargestellt.

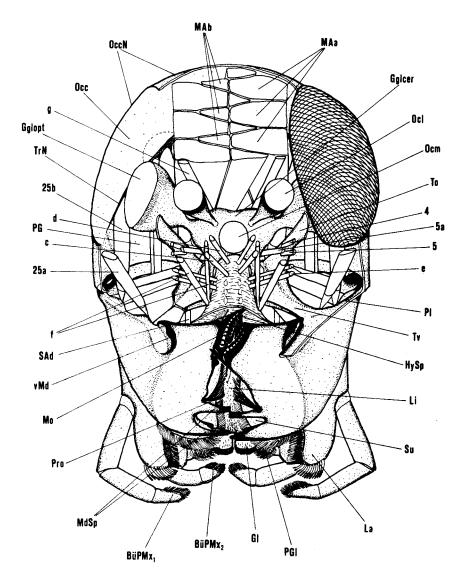


Abb. 7. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Frontalansicht des Kopfes – zweiter Präparationsschritt: die Vorderwand der Kopfkapsel, der Clypeo-Labral-Komplex und das rechte Komplexauge wurden abgehoben und der distale Abschnitt des rechten vorderen Tentoriumarmes wurde entfernt. Dargestellt sind: Pharynxmuskulatur, Nervensystem, Mandibeln incl. Mandibelgelenke und Muskulatur, Tentorium.

Die bisher beschriebenen Elemente der Kopfkapsel bilden nach vorne ein ebenmäßiges Gewölbe und nach hinten die nahezu gerade verlaufende Rückwand. Unten ist die Kopfkapsel in einem nach vorne geneigten Halbkreis offen, der vom Tentorium kreuzförmig verspannt wird (Abb. 19). In seitlicher Verlängerung der Epistomalnaht knickt das Kopfkapselskelett rechtwinkelig nach innen um. Im caudalen Bereich entstehen dadurch schmale Pleurostome (Pl), die den unteren freien Rand der Kopfkapsel in diesem Abschnitt verstärken. Im vor den Pleurostomen gelegenen Bereich beginnen die im Querschnitt aufgebogenen vorderen Tentoriumarme (Tv). Die nach hinten divergierenden medianen Kanten der vorderen Tentoriumarme sind stärker sklerotisiert und bilden den Anteil der Kopfkapsel am vorderen Mandibelgelenk (vMd). Die ebenfalls leicht aufgebogene Vorderkante des Tentoriumkörpers (Tk) verspannt in flachem Bogen die caudalen Enden dieser Gelenkstellen; die vordere Abstützung erfolgt über die Epistomalnaht (Abb. 7, 19). Die zunächst breit ansetzenden vorderen Tentoriumarme verschmälern sich und gehen in den ein wenig nach unten durchgebogenen Tentoriumkörper über, mit dem sie in einer Ebene liegen (Abb. 7). Die vorderen Tentoriumarme und der Tentoriumkörper biegen an den Seiten nach oben um und gliedern die zunächst breit beginnenden oberen Tentoriumarme (To) ab, die jeweils in einen schmäleren Ast auslaufen (Abb. 2, 3, 5, 7, 8, 9). Dieser nimmt im Bereich der dreieckigen Skelettplatte am Ansatz der Frontal-Quemaht Kontakt mit der Kopfkapsel auf (Abb. 5), diese Kontaktstelle (ATo) löst sich jedoch im Mazerationspräparat leicht ab. An der tiefsten Stelle im Übergangsbereich des vorderen zum oberen Tentoriumarm gliedert die Tentoriumwand eine dünne Sehnenplatte (SplTe) ab,

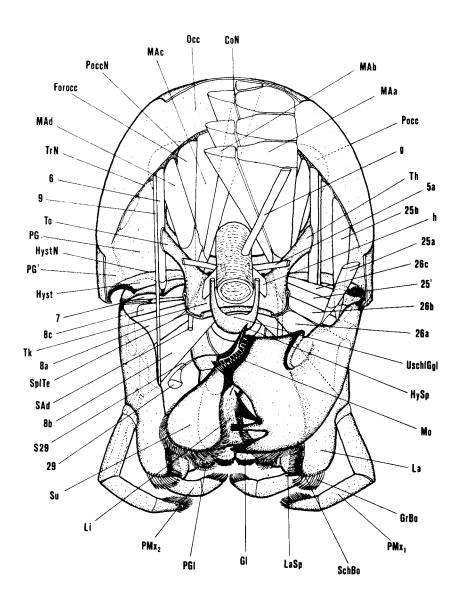


Abb. 8. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Frontalansicht des Kopfes — dritter Präparationsschritt: die gesamte vordere Kopfkapselhälfte und die vorderen Tentoriumarme wurden abgehoben, die rechte Mandibel wurde mit Ausnahme einiger Muskelstränge entfernt. Dargestellt sind: Pharynxmuskulatur, Tentorium, Unterschlundganglion, Mandibel- und Maxillarmuskulatur, Lagebeziehungen zwischen Mandibel und Hypopharynx.

die der Mandibelmuskulatur als zusätzliche Ansatzstelle dient (Abb. 3, 9). Die hinteren Tentoriumarme (Th) sind in die Kopfkapsel-Rückwand eingebaut und schließen das Hinterhauptsloch von unten ab (Abb. 9, 10). Am Unterrand der hinteren Tentoriumarme knickt der Tentoriumkörper unter Einschluß eines Winkels von ca. 120° nach vorne; diese Knickkante ist wesentlich an der Bildung der Rahmenkonstruktion zur Abstützung der hinteren Mandibelgelenke sowie der Cardo-Kopfkapsel-Gelenke beteiligt (Abb. 4, 5, 19). Das Tentorium ist größtenteils hohl, seine Ränder sind wulstartig erweitert und sklerotisiert und somit wirksame Versteifungselemente innerhalb der Kopfkonstruktion.

Der Clypeo-Labral-Komplex ist in der für den orthognathen Kopf charakteristischen Weise annährend parallel zur Rückwand ausgerichtet (Abb. 1–4). Am Übergang der Frons zum flachen querrechteckigen Clypeus (Cl) wird der durch die unterschiedlichen Biegungsradien der benachbarten Skelettelemente bedingte Sprung von einer als stark sklerotisierte Stufe in Erscheinung tretenden Epistomalnaht (EN) ausgeglichen (Abb. 1–6, 17). Die Epistomalnaht, der sie beidseitig fortsetzende Ansatz der vorderen Tentoriumarme und die dahinter liegenden Pleurostome bilden gemeinsam eine weitere bogenförmige Verspannung der Kopfkapsel parallel zur Frontal-Quernaht (Abb. 19). Das ebenfalls flache im Umriß querrechteckige Labrum (Labr) ist beinahe so groß wie der Clypeus und schirmt gemeinsam mit ihm die Praeoralhöhle nach vorne ab. Die proximalen Enden des Labrums sind zu Skelettspangen, den Tormae (Tor), verstärkt, deren laterale Enden die elastische Verbindung mit dem Clypeus herstellen. Außerdem weisen die Tormae einige Fortsätze auf (Abb. 3, 4, 6, 11). Orale Ausläufer streichen zur Mitte bis zu einem spitzen Borstenbüschel (EpBo₁) am oberen Ende des Epipharynxwulstes (EpWu). Von ihnen zweigt

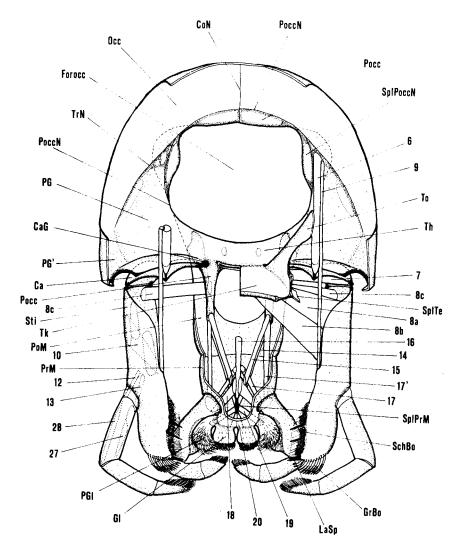


Abb. 9. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Frontalansicht des Kopfes — vierter Präparationsschritt: die linke Mandibel, der Hypopharynx, die rechte Hälfte des Tentoriumkörpers sowie der rechte obere Tentoriumarm und Teile der rechten Maxillarmuskulatur wurden entfernt, die Vorderwand des Praementums wurde abgehoben. Dargestellt sind: Skelettbildungen der Kopfkapselrückwand, Gelenkung und Muskulatur der ersten Maxille, Muskulatur der zweiten Maxille.

beidseitig je ein nach oben gerichteter in einer trichterförmigen Sehne (STor) endender Skelettdorn ab. An diesen Sehnen setzen die an der Frontal-Quernaht inserierenden Labrumadduktoren (2) an. Der mediad gerichtete Ast der linken Torma bildet zusätzlich noch einen nach unten weisenden Dorn, der dem Labrumkompressor (33) als Ansatzstelle dient. Der nach oben gerichtete Fortsatz der rechten Torma gliedert eine spitz-dreieckige Skelettplatte ab, an deren Innenrand das bewegliche Epipharynxbürstchen (EpBü) liegt. In der Mitte der Vorderwand des Labrums etwas unterhalb der Clypeo-Labral-Naht setzen über dem Kompressor (33) die Labrumabduktoren (1) an, die leicht divergierend nach oben ziehen, wo sie innerhalb der Adduktoren (2) ebenfalls an der von der Frontal-Quernaht gebildeten Leiste entspringen. Etwas über der Umschlagstelle der Seitenränder zur Unterkante beginnend ist das Labrum stark beborstet, wobei die Borsten schräg zur Mitte und gleichzeitig in Richtung Mundöffnung weisen (Abb. 6, 11, 17). Der anfänglich einfache Saum geht gegen die Mediane in ein nach unten gerichtetes dichtes dreieckiges Borstenfeld über, von dem nach innen die Epipharynxbeborstung beginnt. Außerdem ist der untere Rand des Labrums an der Stelle des kurzhaarigen dreieckigen Borstenfeldes eingebuchtet. Beim Schließen der Mundteile werden die Spitzen der Labialpalpen in diese Grube gelegt. Die Randbehaarung des Labrums dient der Abdichtung des Mundraumes bei Schluß der Mundteile.

Links der Mitte des Labrumrandes beginnend zieht im distalen Abschnitt des Epipharynx ein sich allmählich verstärkender Wulst (EpWu) zu den mediad streichenden Fortsätzen der Tormae, wo er in einem spitz beborsteten Höcker (EpBo₁) endet. Der Epipharynxwulst ist kurz behaart und wird oberhalb der Mitte seiner Längserstreckung von einer bei der Ansatzstelle des Labrumkompressors beginnenden Borstenreihe (EpBo₂) gequert. An beiden Seiten des Wulstes liegt je ein mit schräg zur Mitte gerichteten Borsten dicht besetztes Feld (Abb. 3, 4, 6, 11). Diese gesamte Einrichtung befindet sich in Streichrichtung

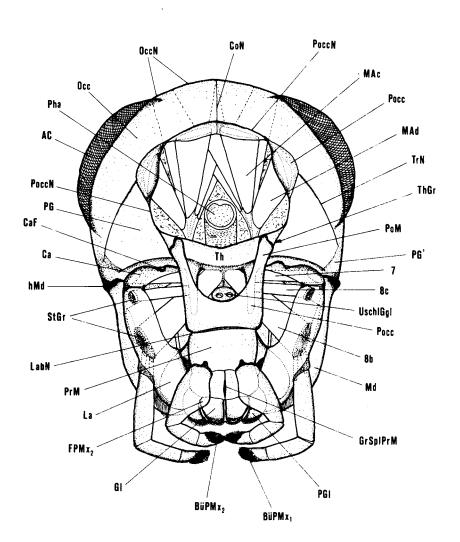


Abb. 10. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Totalansicht der Kopfkapsel von hinten (Mandibeln und Maxillen sind geschlossen). Dargestellt sind: Skelettverhältnisse der Kopfkapselrückwand, Ansatz der zweiten Maxille an der Kopfkapsel und die Lage der von ihren Anhängen gebildeten hinteren Verschlußklappe der Mundhöhle.

der Mandibelbürstchen (MdBü); das spitze Epipharynx-Borstenbüschel liegt am oberen Ende des Transportweges der Nahrung. Hier können die Mandibelbürstchen nach vollständiger Mandibeladduktion beim Wiederausschwenken Material abstreifen, ebenso an der tiefer gelegenen querverlaufenden Borstenreihe des Epipharynx. Spitzes Borstenfeld und querverlaufende Borstenreihe hängen an ihrem Usprung durch den nach unten weisenden Skelettdorn der linken Torma zusammen und können bei Kompression des Labrums durch den Muskel (33) geringfügig bewegt werden.

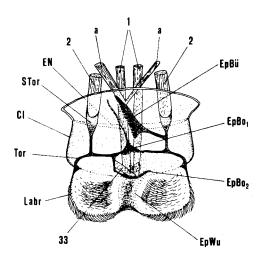


Abb. 11. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Epipharynx — Oralansicht: der Clypeo-Labral-Komplex wurde entlang der Epistomalnaht von der Kopfkapsel abgetrennt. Dargestellt sind: Skelettbildungen der Tormae, Borstenstrukturen am Epipharynx, Labrummuskulatur und die das Epipharynxbürstchen bewegende Pharynxmuskulatur.

Am proximalen oberhalb der Tormae gelegenen Teil des Epipharynx ziehen zwei in Richtung Mundöffnung leicht divergierende Borstenreihen von links unten nach rechts oben. Die rechte liegt an der medianen Kante der bereits erwähnten von der rechten Torma abgegliederten dreieckigen Skelettplatte, deren spitzes Ende in Richtung Mundöffnung weist. Dieses Epipharynxbürstchen (EpBü) ist als Falte abgehoben und kann durch ein Paar asymmetrischer Pharynxmuskeln (a) — die linke Portion ist doppelt bis dreifach so stark wie die rechte — eingeklappt werden. Die Muskeln entspringen an den Flanken des medianen Rückens der Frons und konvergieren gegen das spitze Ende der dreieckigen Skelettplatte. Die linke etwas schwächer ausgebildete Epipharynxborstenreihe streicht in Verlängerung des spitzen Borstenbüschels am oralen Ende des Epipharynxwulstes nach links oben. Sie kann durch keine eigene Muskulatur bewegt werden und ist auch nicht durch Skelettelemente verstärkt. Bei Mandibelschluß liegt sie den vorderen in dichte Borstenbüschel auslaufenden Lamellenenden des linken Mandibelmolaren dicht an und streift aus ihnen beim Öffnen der Mandibel Material ab. Das rechte bewegliche Epipharynxbürstchen erfüllt einerseits eine ähnliche Funktion für den rechten Mandibelmolaren. Andererseits kann es beim Einklappen die am unteren Ende des linken Molarteiles ausgebildete kräftige Bürste abwischen, bevor sich die Mandibel gänzlich öffnet, und auf diese Weise Material zwischen die Molaren kehren.

Die proximalen Teile des Epipharynx und des Hypopharynx, sowie die lateralen Teile des häutigen Mundfeldes (hMf) über den Mandibelmolaren verengen sich rasch zum Pharynx, der in der flachen Rinne des Tentoriumkörpers liegend zum Hinterhauptsloch zieht (Abb. 4, 6, 7, 8, 10). Vor allem der vordere Abschnitt des Pharynx kann durch zahlreiche Muskeln bewegt werden und ist hiermit der letzte Teil der aktiv am Nahrungstransport beteiligten Kopfelemente. Von vorne gesehen setzen am Pharynx zwei parallele Reihen von Muskelsträngen an, die gegen die Frons divergieren. Das erste asymmetrische Muskelpaar (a) bewegt das Epipharynxbürstchen. Die nächsten vier bis fünf eng aufeinander folgenden Muskelpaare (b) dieser Reihe sind symmetrisch und ziehen ebenfalls von den abgeflachten Seitenwänden der rückenartigen Aufwölbung der Frons konvergierend zur Pharynxvorderwand. Zwei weitere stärker voneinander getrennte Muskelpaare (c) und (d) verlaufen ähnlich, inserieren jedoch oberhalb der Frontalquernaht seitlich des medianen Ocellus und ziehen vor dem Cerebral-Ganglion (Gglcer) zum Pharynx (Abb. 2, 3, 6, 7). Hinter dem Gehirn setzen zwei zarte lange Muskelstränge (g) am Pharynxdach an und konvergieren gegen den Vertex, wo sie seitlich vor den cranialen Mandibeladduktoren entspringen (Abb. 2, 3, 7, 8). An der Ventralseite gegenüber von (g) verbinden zwei sich gegen den Tentoriumkörper auffächernde Muskeln (h) den Pharynx mit dem Tentorium (Abb. 3, 4, 8). Unterhalb der Antennen ent-

springen an der Frons beidseitig zwei zarte Muskeln (e), die zur Seitenwand des Pharynx ziehen, und etwas näher der Mitte zu ein kräftiger Muskel (f), der am Mundwinkel ansetzt. Eine zweite zarte Portion dieses Muskels inseriert zwischen (c) und (d). Der geteilte Pharynxmuskel (f) bei Siphlonurus entspricht am ehesten dem von Strenger beschriebenen Hypopharynxmuskel (3) (Abb. 2, 3, 7).

Das Nervensystem und die mit ihm eng verbundenen Lichtsinnesorgane liegen drucksicher in völlig muskelfreien Regionen der Kopfkapsel, eingebettet in Fettgewebe; das Cerebralganglion mit Ocellen, optischen Ganglien (Gglopt) und Komplexaugen in einem Bogen um die Mandibeladduktoren (Abb. 2, 3,7), das Unterschlundganglion (UschlGgl) unter dem Tentoriumkörper zwischen den Muskeln der ersten Maxillen und Mandibeln (Abb. 4, 8, 10).

Die Mandibel

Unter allen Mundgliedmaßen sind die Mandibeln (Md) an Größe, Muskulatur und Gelenkausbildung die mächtigsten und erinnern bei erster Betrachtung an Orthopteren-Mandibeln. Die länglich dreieckige Seitenwand des Mandibelkörpers ist schräg nach vorne gerichtet, knickt hinter der seitlichen Begrenzung des Clypeo-Labral-Komplexes in die zu diesem parallel verlaufende Vorderwand um, die schließlich in die gut entwickelten Spitzen- und Molarteile übergeht. Die konkave Innenwand schließt den Mandibelkörper nach unten und hinten ab. Während die für den Materialtransport bedeutsamen medianen Abschnitte asymmetrisch ausgebildet sind, sind Gelenke und Muskulatur beider Mandibeln nicht wesentlich voneinander unterschieden.

Die Schwenkbewegung der Mandibel gegen die Kopfkapsel erfolgt bei Siphlonurus im Gegensatz zu bisher beschriebenen Ephemeriden-Larven um eine Drehachse, die durch ein vorderes und ein hinteres Mandibelgelenk verläuft, während ein mittleres Gelenk höchstens andeutungsweise in Erscheinung tritt. jedoch keine funktionelle Bedeutung hat. Die Schwenkachsen beider Mandibeln konvergieren nach vorne und sind seitlich gesehen nach unten geneigt (Abb. 19). Das stark entwickelte hintere Mandibelgelenk (hMd) besteht seitens der Kopfkapsel aus einer länglichen konkaven Gelenksfläche am dreieckigen seitlichen Abschnitt der Postgena, dessen Unterrand verbreitert und stärker sklerotisiert ist (Abb. 7-10). Dieser seitliche Abschnitt der Postgena (PG') ist von der übrigen Kopfkapselrückwand durch einen Knick nach vorne abgesetzt, der sich nach oben in der Trennaht zwischen Occiput und Postgena fortsetzt. Die dreieckige Umrahmung der Mandibelbasis weist in der hinteren Ecke als Gelenkspartner ebenfalls eine stark sklerotisierte länglich konkave Gelenksfläche auf, die von deutlichen Höckern begrenzt wird (Abb. 12). Die Mandibel umgreift die Gelenksfläche an der Kopfkapsel, wobei der seitliche Gelenkshöcker außen und der stärkere und höhere innen zu liegen kommt; auf diesen wird bei Adduktion der Mandibel ein Teil des Kaudruckes übertragen. Die Bewegungsfreiheit der Mandibel im hinteren Mandibelgelenk ist gering und erlaubt nur ein Aus- und Einschwenken, so daß diese Gelenkstelle als Drehpunkt der Mandibel verstanden werden kann.

Das vordere Mandibelgelenk (vMd) ist die am kräftigsten entwickelte Gelenkstelle. Ihre Hauptfunktion liegt im Abfangen des Kaudruckes, der beim Aneinanderpressen der Molaren entsteht. Jeder Mandibelmolarteil liegt am medianen Ende eines in der Richtung des Kaudruckes verlaufenden stark sklerotisierten Rückens. Dieser endet seitlich unter Ausbildung einer sattelartigen Stufe am Mandibelkörper, deren oberer Rand besonders verstärkt ist, am höchsten Punkt nach außen überhängt und den an dieser Stelle aufgebogenen und wulstig verdickten Rand des vorderen Tentoriumarmes umgreift (Abb. 2, 7, 8, 16). Diese Gelenkstellen an den vorderen Tentoriumarmen sind nach hinten divergierende Seiten eines trapezförmigen Verspannungsrahmens, bestehend aus der Epistomalnaht, den medianen Kanten der in gleicher Ebene liegenden vorderen Tentoriumarme und der verstärkten und aufgebogenen Vorderkante des Tentoriumkörpers (Abb. 19). In der Knickstelle der vorderen Tentoriumarme zum Tentoriumkörper liegt beidseitig ein kleiner Höcker; am hinteren Rand der Sattelfläche am Mandibelkörper kommt es ebenfalls zur Ausbildung eines kleinen Höckers (Abb. 12, 16), der seitlich vor den zuerst genannten zu liegen kommt. Durch diese Bildung wird die Bewegungsfreiheit der Mandibel vor allem in der Kopflängsachse stark eingeengt. Ein Auf- und Niedergleiten der Gelenksfläche der Mandibel am Gelenkspartner, dem Wulst an der medianen Kante des vorderen Tentoriumarmes, ist in geringem Maße möglich, wird jedoch beschränkt durch den überhängenden oberen Rand der Gelenksfläche an der Mandibel.

Die Mandibeln sind also nur um die durch die beschriebenen Gelenkstellen verlaufenden Achsen

ein- und ausschwenkbar, haben in den vorderen Mandibelgelenken geringfügige Bewegungsfreiheit in der Dorsoventralen, können aber nicht verdreht werden. Die Molarflächen werden nur nach einer Richtung gegeneinander verschoben, bei maximaler Adduktion der Mandibeln passen dabei ihre Lamellen genau ineinander. Ihre Funktionsweise ist daher am ehesten als ein Weiterschieben von Teilchen zwischen zwei Bürsten, die außerdem fest aneinandergepreßt werden können, zu beschreiben.

Der äußere Mündungsrand des Mandibelhohlkörpers zwischen vorderem und hinteren Mandibelgelenk ist stärker sklerotisiert, nach oben verlängert und nach außen umgebogen, so daß er innen das schmale Pleurostom umgreift und als zusätzliche Führung bei Mandibelbewegungen herangezogen werden kann (Abb. 5, 7). An dieser Stelle setzen die Mandibel-Abduktoren an. Bei den bisher untersuchten Formen liegt zwischen diesen Muskelansatzstellen und dem Ansatz des vorderen Tentoriumarmes das mittlere Mandibelgelenk. Bei Siphlonurus sind die einander benachbarten Skelettelemente zwar ebenfalls stärker sklerotisiert, es kommt jedoch nicht zur Differenzierung einer deutlichen Gelenkstelle.

Diese Tatsache, nämlich das Fehlen eines mittleren Mandibelgelenkes, ist insofern sehr bemerkenswert, da man gerade bei Siphlonurus als ursprünglich anmutender Form dieses Gelenk erwarten würde, wenn die Ausbildung von drei Mandibelgelenken für Ephemeriden-Larven als typisch angenommen wird. Da ein mittleres Mandibelgelenk vor allem bei jenen Formen stark entwickelt vorgefunden wurde, deren Mandibeln besondere Differenzierungen ihres Lateralabschnittes erfahren haben (STRENGER 1973), besteht die Möglichkeit des Zusammenhanges dieser mittleren Gelenksbildung mit der sich daraus ergebenden zusätzlichen Belastung. Demnach wäre das mittlere Mandibelgelenk eine Spezialbildung. Dagegen spricht jedoch, daß eher das hintere und das mittlere Mandibelgelenk aufgrund ihrer Lage mit den Gelenkstellen der dicondylen Mandibel anderer pterygoter Insektenordnungen homologisierbar sind, und daher das vordere Mandibelgelenk der Ephemeriden als Spezialbildung zu deuten wäre. Dann müßte Siphlonurus dieses mittlere Gelenk rückgebildet und gleichzeitig das vordere Gelenk zusätzlich als Drehachsengelenk modifiziert haben. Eine mögliche Erklärung für diese Rückbildung könnte darin gesehen werden, daß der äußere Mündungsrand der Mandibel zwischen hinterem und vorderen Mandibelgelenk annähernd gerade verläuft und daher mit der Schwenkachse der Mandibel beinahe zusammenfällt. Vergleichsweise ist bei den von Brown (1961) beschriebenen Baetiden, die ähnlich orthopteroid anmuten wie Siphlonurus, der äußere Mündungsrand der Mandibel geknickt. In dieser Knickstelle ist ein mittleres

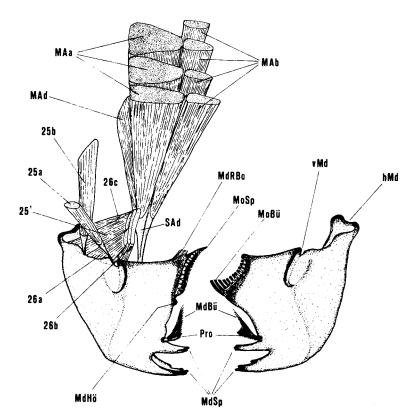


Abb. 12. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Mandibeln in Frontalansicht: die exartikulierten Mandibeln liegen in richtiger Lagebeziehung zueinander sind jedoch seitlich auseinandergerückt. Dargestellt sind: Mandibelgelenke, mediane Abschnitte der Mandibel, Muskulatur der rechten Mandibel.

Gelenk entwickelt, durch das die Schwenkachse der Mandibel verläuft. Wären bei Siphlonurus ebenfalls drei Gelenke ausgebildet, kämen sie nahezu in einer Linie zu liegen. Ein mittleres Gelenk könnte demnach ohne Schwierigkeiten reduziert werden, da es kaum belastet wird und das besonders stark entwickelte vordere Mandibelgelenk dessen Funktion als Drehachsengelenk übernehmen kann. Bei Siphlonurus vereinigt das vordere Mandibelgelenk eben die Funktionen eines vorderen mit denen eines mittleren anderer Ephemeriden-Larven, indem es einerseits als Drehachsengelenk dient, andererseits den Kaudruck abfängt und zusätzlich geringfügige Bewegungen in der Dorsoventralen zuläßt.

Die Schwenkbewegungen der Mandibeln werden von zwei antagonistischen Muskelgruppen durchgeführt, von denen die einen ein kräftiges Einklappen unter gleichzeitiger Erzeugung von starkem Druck der Molaren gegeneinander bewirken, während die anderen schwächer entwickelten Muskeln die Mandibeln unter geringerem Kraftaufwand wieder öffnen können. Die Mandibeladduktoren nützen fast alle innerhalb der Schwenkachse liegenden Stellen am Mandibelkörper als Ansatzpunkte. Der stärkste unter ihnen ist der craniale Mandibeladduktor (MA). Seine Portionen setzen an einer flachen verzweigten Sehnenplatte (SAd) an, die in einen langen dünnen Sehnenschaft ausläuft und am stark sklerotisierten Innenwinkel der Mandibelbasis mit der Mandibel verbunden ist (Abb. 5). Die meisten Fasern des cranialen Adduktors inserieren an der Vertexhälfte der gleichen Kopfseite (MAa) und ziehen zu der durch eine weitere nach außen gerichtete Sehnenplatte annähernd gedrittelten Außenwand der Adduktorsehne. Die an deren Innenwand ansetzenden Muskelpartien (MAb) überkreuzen einander wechselseitig und entspringen jeweils am Vertexabschnitt der gegenüberliegenden Kopfhälfte. Zwei weitere im Vergleich eher schwächere Portionen ziehen einerseits zum flachen dorsalen Teil des Postocciput (MAc), andererseits zu den das Hinterhauptsloch seitlich einengenden Sehnenplatten der Postoccipitalnaht (MAd) (Abb. 2, 3, 7, 8, 10, 12). Im Mandibelhohlkörper entspringt der aus drei Portionen bestehende tentoriale Mandibeladduktor (26). Die an der Außenwand des Mandibelhohlkörpers ansetzende Portion (26a) und die an der Innenwand ansetzende stärkere Portion (26b) ziehen zur Unterseite des vorderen beziehungsweise zur Rückwand des oberen Tentoriumarmes. Die an dieser Stelle ausgebildete zarte Sehnenplatte (SpITe) dient den gegen das Tentorium konvergierenden Muskelfasern als zusätzlicher Ansatzpunkt. Der Portion (26b) liegt eine weitere Faserpartie (26c) auf, die zum verstärkten und nach innen geknickten Innenrand der Mandibelbasis knapp vor dem hinteren Mandibelgelenk zieht (Abb. 2, 8, 12).

Alle Muskeln, die an außerhalb der Schwenkachse gelegenen Teilen des Mandibelkörpers ansetzen, öffnen die Mandibel. Der knapp vor dem hinteren Mandibelgelenk am Außenrand der Mandibelbasis entspringende zum oberen Tentoriumarm ziehende Muskel (25') ist zwar eine Abspaltung des tentorialen Adduktors, erweist sich jedoch aufgrund der Lage seines Ansatzpunktes an der Mandibel als eindeutiger Abduktor (Abb. 2, 8, 12). Am äußeren Mündungsrand des Mandibelhohlkörpers zwischen vorderem Mandibelgelenk und tentorialem Abduktor setzen zwei trichterförmig endende Sehnen an. Von der weiter vorne gelegenen zieht ein Muskel (25a) zu einer durch stärkere Sklerotisierung dunkel gefärbten Stelle an der Gena. Der an der Trennaht zwischen Postgena und Occiput außerhalb der Maxillarmuskulatur entspringende stärkste Mandibelabduktor (25b) setzt an der weiter hinten gelegenen Sehne an (Abb. 2, 7, 8, 12). An der Mandibelseitenwand unter und vor der Portion (26a) des tentorialen Adduktors entspringt ein aus wenigen Fasern zusammengesetzter Muskel (29), der in eine lange dünne Sehne ausläuft (S29). Diese tritt vor der Sehne des cranialen Adduktors aus dem Mandibelkörper aus und setzt im Mundwinkel am Hypopharynx an. Bei Kontraktion dieses Muskels wird der Kontakt zwischen Mandibelmolarteilen und Hypopharynxborsten verstärkt (Abb. 2, 5, 8, 15).

Der am Nahrungstransport wesentlich beteiligte distale Abschnitt der Mandibeln ist in gut entwickelte Spitzen (MdSp) und Molaren (Mo) mit dazwischenliegenden Prostheken (Pro) gegliedert (Abb. 5, 7, 8, 12, 16). Die Molarlamellen liegen jeweils in einem kräftigen Skelettrahmen am medianen Ende des Rückens zwischen vorderem Mandibelgelenk und Molarteil. Nach unten wird diese Zone stärkerer Sklerotisierung über die mediane Kante der Mandibel bis zu den Ansatzstellen der Prostheken fortgesetzt und geht schließlich in die schwarzbraunen besonders stark sklerotisierten Spitzenteile über.

Der Spitzenteil der linken Mandibel ist in zwei Abschnitte gegliedert, von denen der untere einer nach innen offenen Schaufel mit vier gerundeten Spitzen ähnelt, deren innerste und zugleich längste Spitze am stärksten sklerotisiert ist (Abb. 7, 8, 12, 13d, 16). An der Innenkante der Schaufel zieht eine Reihe kurzer Dornen annähernd bis zu ihrer Mitte. Der über dem ersten liegende Spitzenteil ist flach spachtelförmig und endet in drei gleich langen Spitzen. An seiner Innenkante befindet sich eine zur oben genann-

ten parallel verlaufende Domenreihe. In einer stark sklerotisierten grubenartigen Vertiefung knapp über der Basis des zweiten Spitzenteiles entspringt ein mit der medianen Kante der Mandibel elastisch verbundener nach oben rinnenartig gehöhlter Skelettfortsatz, die Prostheka. Diese verläuft parallel zu den Spitzen, ist jedoch kürzer als diese. Die Prostheka endet in einer gegen die Mitte weisenden Spitze und in drei nach vorne gerichteten undeutlichen Zähnchen. An ihrer Unterseite ist sie dicht kurz bedornt und dorsal mit von der Basis zur Spitze an Länge stark abnehmenden geraden Borsten besetzt, die ein spitzes schräg nach oben gerichtetes Bürstchen bilden. Dieses Mandibelbürstchen (MdBü) ist am Nahrungstransport wesentlich beteiligt und kann mit Epipharynx und Hypopharynx in Kontakt gebracht werden (Abb. 7, 12, 13c, 16).

Der Spitzenteil der rechten Mandibel ist ebenfalls zweiteilig, wobei jedoch der untere schaufelförmige Abschnitt nach außen geöffnet erscheint und der kürzeste der vier höckerartigen Zähne nach innen zu liegen kommt (Abb. 3, 4, 5, 7, 12, 13d, 16). Bei maximaler Mandibeladduktion wird die rechte Mandibel stärker angehoben, so daß sich die Spitzenteile überkreuzen; dabei passen die unterschiedlich geneigten Schaufeln ineinander und können Material festhalten. Der obere Spitzenteil ist flach und gabelt sich an seinem Ende in zwei Zähne. An den Innenkanten beider Spitzen befinden sich ebenfalls Dornenreihen, die denen

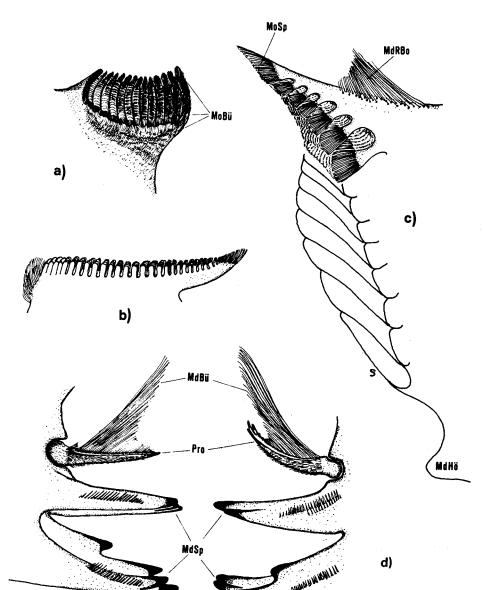


Abb. 13. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Mandibel — Details: a) linke Molarfläche von median. b) mittlere Lamelle der linken Molarfläche, stärker vergrößert. c) Spitze des rechten Molaren. d) Mandibelspitzen, Prostheken und Mandibelbürstchen in Oralansicht.

an der linken Mandibel ähnlich sind. Die rechte Prostheka ist kürzer, setzt näher an der Basis des oberen Spitzenteiles an und endet in drei langen Spitzen. Das Mandibelbürstchen entspricht in seiner Gestaltung und Funktion dem der linken Mandibel. Knapp unter der rechten Molarfläche befindet sich ein stark sklerotisierter Höcker (MdHö), der als zusätzliche Führung der Molaren und als Sperre bei maximaler Mandibeladduktion dient (Abb. 7, 12, 13c, 16).

Die Molarfläche der linken Mandibel ist im Umriß rundlich, weist schräg nach hinten und ist in vierzehn querverlaufende Lamellen gegliedert. Auf einen stark sklerotisierten Wulst am oberen Ende der Molarfläche folgen dreizehn Lamellen, die gegen das untere Ende immer stärker strukturiert werden. Am oralen Beginn der Lamellen stehen Borstenbüschel, die in ein dichtes Feld gekrümmter feiner Borsten am Mandibelkörper übergehen. Die Lamellen selbst sind am oralen Ende in stärker sklerotisierte Querlamellen unterteilt, die nach außen zunächst geriefelt werden und sich dann allmählich in Papillen und längere stumpfe Dornen auflösen. Die über die Molarfläche vorragenden Lamellenspitzen sind weichelastisch und nur mehr aus feinen Borstenbüscheln aufgebaut (Abb. 13a, b). Bei den beiden letzten distal gelegenen Lamellen erreicht die feine Strukturierung ihren Höhepunkt. Diese inserieren vor und unter der eigentlichen Molarfläche am verstärkten Skelettrahmen und bestehen nur noch aus langen feinen sehr dicht stehenden Borsten. Gemeinsam mit den frei stehenden Spitzen der übrigen Lamellen bilden sie eine elastische weiche Bürste (MoBü), die bei Mandibelschluß den rechten Molaren umgreift (Abb. 7, 13a).

Die tropfenförmige Molarfläche der rechten Mandibel ist nach vorne gerichtet, läuft in Verlängerung des den Kaudruck abstützenden Rückens in eine lange elastische Spitze (MoSp) aus und ist gleich der linken in vierzehn Lamellen gegliedert. Auf dem Rücken selbst liegt knapp vor der Spitze des Molaren ein Feld langer schräg nach oben gerichteter Borsten (MdRBo) (Abb. 3, 4, 5, 7, 12, 13c, 16). Die Feinstrukturierung der Lamellen ist zu der der linken Mandibel spiegelbildlich. Am unteren Ende der Molarfläche liegt zunächst ein ungegliederter Wulst. Auf diesen folgen zwei quergeriefelte Lamellen, die am oralen Ende in ein am Mandibelkörper bis unter den Führungshöcker reichendes Feld feiner gekrümmter Borsten übergehen. Ab der vierten Lamelle ist der Molarteil feiner strukturiert. An den aboralen Enden der Lamellen sind blattförmige Querlamellen ausgebildet, die in Richtung Pharynx allmählich in feine Borstenfelder aufgelöst werden; auf stark sklerotisierten Stielen stehen dichte Büschel stumpfer Borsten. Die siebente Lamelle ist als erste nur mehr aus Borsten aufgebaut. Die darauf folgenden sind zunehmend weicher und bilden schließlich mit einem langen Borstenbüschel das spitze elastische Ende des rechten Molaren (Abb. 13c). Dieses reicht gemeinsam mit dem Borstenfeld am Rücken des Molarteiles am weitesten in den Pharynx und dient zum Nachstopfen der Nahrung (Abb. 3, 4, 7, 16).

Die asymmetrischen Molarflächen sind konkav und passen bei Mandibelschluß genau ineinander. Dabei kommt die Spitze des rechten Molaren die Mediane weit überragend nach links oben zu liegen, während die dieser Spitze entsprechende weiche Bürste des linken Molaren den Partner rechts unten umgreift, jedoch nur bis zur Mediane reicht (Abb. 7, 16). Die Lamellen beider Molarflächen streichen in gleicher Richtung von unten hinten nach vorne oben und werden bei Mandibelschluß dicht aneinander gepreßt.

Die erste Maxille

Die erste Maxille, der wesentlichste Teil zum Ergreifen und Transportieren der Nahrung, ist deutlich in eine Cardo (Ca) und einen Stipes (Sti) gegliedert, der nur eine Lade (La) sowie einen dreigliedrigen Maxillarpalpus (PMx₁) trägt. Die Cardo erscheint in der Aufsicht spitz-dreieckig, der spitz auslaufende proximale Abschnitt endet in einer Gelenkskugel. Diese rastet in einer im Winkel zwischen ventralem Postocciput-Flügel und Beginn des Hypostoms am Rande des Tentoriums liegenden Gelenkpfanne ein. Die Ausbildung dieses Cardo-Kopfkapsel-Gelenkes (CaG) erlaubt Bewegungen der ersten Maxille nach allen Richtungen, so daß der Aktionsradius ihrer distalen Abschnitte, verglichen mit dem der übrigen Mundwerkzeuge, am größten ist (Abb. 3, 9, 14, 16, 17, 18). Von der Vorderkante der Cardo wird ein kurzer Fortsatz abgegliedert, der in eine nach oben gerichtete kleine trichterförmige Sehne umbiegt. An dieser setzt der an der Trennaht zwischen Postgena und Occiput inserierende Cardoabduktor (6) an. Bei Anheben der Maxille stößt der durch die Abgliederung des Sehnenschaftes gebildete hakenartige Fortsatz an die Unterkante des Hypostoms, fixiert auf diese Weise die Cardo in ihrer Lage und erleichtert dadurch das Einschwenken des Stipes-Laden-Komplexes (Abb. 3, 8, 9, 14). Die Außenkante der Cardo schließt mit der

Kopflängsachse in Ruhestellung einen Winkel von ca. 60° ein. Die Endpunkte der Kante sind stärker sklerotisiert und bilden gemeinsam mit dem ähnlich gestalteten Endabschnitt des Stipes ein Scharniergelenk, um welches die Schwenkbewegung des Stipes-Laden-Komplexes von schräg hinten zur Mitte erfolgt (Abb. 2, 3, 8, 9, 10, 14). Durch eine vom hinteren der beiden Gelenkspunkte schräg nach vorne zum Ansatz des Cardo-Abduktors ziehende faltige Einsenkung (CaF) wird die Cardo in zwei Abschnitte geteilt und zusätzlich verstärkt (Abb. 3, 9, 10, 14). Ähnlich wie es Brown (1961) bei Chloeon und Baetis angedeutet hat, wird durch geringfügige Verbiegung der Cardoabschnitte gegeneinander der Aktionsradius der Maxille weiter erhöht. Im bauchig aufgewölbten distalen Cardo-Abschnitt setzt der am Tentoriumkörper hinter den Stipes-Adduktoren entspringende Cardo-Adduktor (7) an. Der im Querschnitt ebenfalls aufgebogene längliche proximale Cardo-Abschnitt ist an seiner Basis stärker sklerotisiert und endet in der den Anteil der Cardo am Cardo-Kopfkapsel-Gelenk bildenden Gelenkskugel.

Stipes and Lade sind voneinander weder durch Gelenke noch Nähte abgegrenzt und bilden eine funktionelle Einheit. Der proximale länglich-rechteckige Abschnitt dieses Komplexes, der Stipes, gleicht einer nach innen offenen Rinne (Abb. 9). Die Rückwand des Stipes wird an zwei Stellen eingedellt und stärker sklerotisiert. An diesen verstärkten Stipesgruben (StiGr) setzen zwei Portionen der Stipes-Adduktoren an (Abb. 10). An seinem distalen Ende trägt der Stipes den dreigliedrigen Maxillarpalpus, wobei die Gelenkstelle des Palpus nicht genau lateral zu liegen kommt, sondern eher auf die Vorderwand des Stipes verschoben wird. Dadurch wird Bewegungsfreiheit und Aktionsradius des Palpus erhöht (Abb. 1–3, 6–10, 16–18).

Die Lade ist etwa gleich lang wie der Stipes und endet in einem stark sklerotisierten zur Mitte weisenden Spitzenteil (LaSp) (Abb. 2, 8, 9, 14). In Verlängerung einer versteiften Falte an der Rückwand der Lade liegt zunächst ein mediad gerichteter kürzerer Dorn. Auf diesen folgen zwei flache löffelförmige Fortsätze und schließlich am vorderen Ende des Spitzenteiles ein längerer schräg nach vorne weisender Dorn. Diese Skelettbildungen sind allerdings nicht beweglich, wie es Brown bei ähnlichen Strukturen der Laden von Chloeon und Baetis beobachten konnte. Die Lade ist sowohl entlang ihrer medianen Kante wie entlang ihrer unteren Begrenzung reichlich beborstet. Am Unterrand inseriert eine beim Spitzenteil beginnende Reihe gekrümmter und nach oben gekämmter Borsten, die nach außen zu immer länger werden. Diese als "Greifborsten" (GrBo) der Lade bezeichnete Einrichtung bildet beim Schließen der Laden einen den Schaufeln eines Baggers gleichenden Greifapparat (Abb. 14b, c). Die Aufgaben dieser Greifborsten sind einerseits das Aufgreifen von Nahrung, andererseits das Ausbürsten von in den Borsten der zweiten Maxillen haftendem Material. Entlang der medianen Kante der Lade liegen zwei Borstenreihen, die untereinander einen Winkel von ca. 50° einschließen. Ein aus in einer Ebene liegenden geraden Borsten aufgebauter Borstenkamm weist zur Mitte, ein zweiter Kamm aus leicht gekrümmten Borsten, dem der längere Dorn des Spitzenteiles und zwei weiter dorsal gelegene Dornen angehören, liegt in der Streichrichtung der Lade. Zwischen diesen Kämmen wird Material festgehalten, auf den Hypopharynx geschoben und beim Offnen der Laden von den Hypopharynxborsten und den Borsten der Superlinguae abgestreift. Daher werden diese Borstenkämme als "Schiebeborsten" (SchBo) der Lade bezeichnet (Abb. 6–9, 14, 16–18).

Die Adduktion des Stipes erfolgt durch den am untersten Postocciputabschnitt inserierenden Muskel (8c), der zu der kleinen sklerotisierten Grube an der Stipesrückwand knapp unter dem Cardo-Stipes-Gelenk zieht, und durch die am Tentoriumkörper entspringenden Muskeln (8a) and (8b). Der Muskel (8a) setzt im proximalen Teil des Stipes an dessen Außenkante an, während der stärkste Stipesadduktor (8b) zu der großen sklerotisierten Eindellung an der Stipesrückwand nahe dem Übergang zur Lade zieht (Abb. 3, 8–10, 14). Am oberen Ende der medianen Kante der Lade setzen zwei Muskeln an. Der breitere Muskel (10) entspringt an der Stipesvorderwand neben (8a) und bewirkt bei Kontraktion eine geringfügige Verformung des Stipes-Laden-Komplexes und damit verbunden eine leichte Knickung der Lade gegen den Stipes. Der andere zarte Muskel (9) inseriert an der Kopfkapselrückwand außerhalb des Cardoabduktors, verläuft zunächst in einer von diesem gebildeten Rinne und zieht dann gerade nach unten zur Lade. Bei seiner Kontraktion wird die gesamte Maxille angehoben (Abb. 3, 8, 9, 14).

Der Bewegungsablauf der Maxillen ist einer gegenläufigen elliptischen Rotation vergleichbar, bei der Material zunächst von außen nach innen transportiert, dann angehoben und schließlich am Hypopharynx abgestreift wird. Bei maximal ausgeschwenkter Haltung sind alle Muskeln gedehnt, nur (7) ist kontrahiert, zieht die Cardo etwas nach unten, und bewirkt dadurch die Streckung des Stipes-Laden-

Komplexes, die außerdem durch Turgor unterstützt wird. Nun werden die Portionen von (8) kontrahiert und durch Beugung des Cardo-Stipes-Gelenkes die Laden zur Mitte gezogen. Die Kontraktion von (6) und (9) bei gleichzeitiger Erschlaffung von (7) bewirkt das Anheben der einander genäherten Laden; der maximale mediane Schluß wird erst bei Kontraktion von (10) durch leichte Verbiegung des Skelettes erreicht.

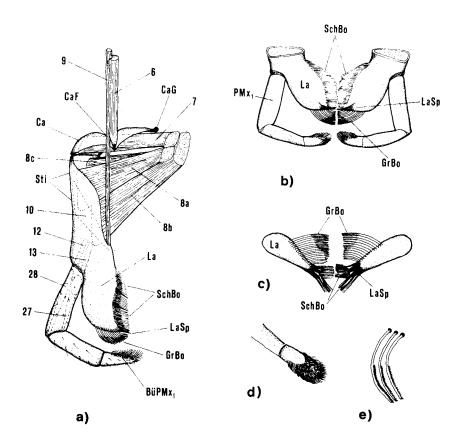


Abb. 14. Larve von Siphlonurus aestwalis EATON. Erste Maxille — Totalansicht und Details: a) Frontalansicht der rechten Maxille mit Muskulatur. b) die distalen Enden der geschlossenen Maxillen von der Oralseite geschen. c) die geschlossenen Laden der Maxillen von unten geschen. d) Besen am distalen Ende des Maxillarpalpus von oben geschen. e) einzelne Greifborsten der Lade.

Der dreigliedrige Maxillarpalpus ist im Querschnitt annähernd kreisrund und länglich schlank gebaut. Gegen den Stipes wird das proximale längste Palpusglied durch den Abduktor (12) und den Adduktor (13) bewegt, die von seinem proximalen Rand zur größeren Delle an der Stipesrückwand ziehen, wo sie außerhalb von (8a) entspringen. Im proximalen Glied verlaufen die das mittlere Glied bewegenden Muskeln, der Adduktor (27) und der Abduktor (28) (Abb. 3, 8, 9, 14). Das distale Glied ist zwar deutlich vom vorherigen abgegrenzt, jedoch nicht durch eigene Muskulatur beweglich. Seine aus geraden spitzen Borsten bestehende gegen das Ende zu immer dichter werdende Behaarung gleicht einer konkaven Bürste (BüPMx₁). Trotz seiner verhältnismäßig geringen Größe ist der Maxillarpalpus, bedingt durch seinen großen Aktionsradius, unter allen Mundgliedmaßen das wichtigste Element zum Heranbürsten von Nahrungsteilchen. Die Bewegungsmöglichkeit seines Endbürstchens in Richtung Mundöffnung reicht von schräg vorne bis schräg hinten. Außerdem kann der Palpus sowohl laterad wie auch ventrad durchgestreckt werden (Abb. 2, 6–10, 14, 16–18).

Die zweite Maxille, Labium

Die zweite Maxille ist in Postmentum (PoM) und Praementum (PrM) gegliedert, letzteres trägt als bewegliche distale Anhänge Glossae (Gl), Paraglossae (PGl) und Labialpalpen (PMx₂). Sie ist annähernd gleich lang wie die erste Maxille, so daß ihre distalen Abschnitte, vor allem die Labialpalpen, mit dem Substrat in direkten Kontakt gebracht werden können. Neben ihrer Hauptfunktion als hintere Verschlußklappe der Mundhöhle kann die zweite Maxille ebenfalls selbständig Material von der Unterlage abbürsten.

Das Postmentum ist eine in der Ebene der Kopfkapsel-Rückwand liegende flache Skelettplatte, die

dorsal in zwei länglichen Forsätzen endet und mit diesen unbeweglich mit dem Postocciput verschmolzen ist (Abb. 10). Eine weitere Skelettverbindung besteht außerdem noch zwischen Postmentum und den tiefstliegenden Postocciputflügeln (Abb. 5). Durch den aus hinteren Tentoriumarmen, Postocciputflügeln und dem oberen Rand des Postmentums gebildeten Rahmen tritt das Nervensystem drucksicher aus der Kopfkapsel aus (Abb. 4, 10). Funktionell gesehen ist das Postmentum eine Verlängerung der Kopfkapselrückwand nach unten, um deren untere Begrenzung, die Labialnaht (LabN), das Praementum vor- und rückgeklappt werden kann (Abb. 4, 5, 9, 15a).

Das Praementum ist ein geschlossener Skeletthohlkörper. Seine Rückwand zieht zunächst in Verlängerung des Postmentums nach unten, knickt jedoch in der Mitte um ca. 60° nach vorne. In seinem distalen Abschnitt wird eine in der Längsrichtung verlaufende Sehnenplatte (SplPrM) eingefaltet, die als wichtige Muskelansatzstelle dient und von außen als schmale Grube (GrSplPrM) zu erkennen ist (Abb. 5, 9, 10, 15a, 17). Der zur Rückwand parallel verlaufenden Vorderwand des Praementums liegt die Hinterwand der Lingua (Li) frei auf; erst in Höhe des Ansatzes der Superlinguae (Su) geht die Vorderwand des Praementums durch Umbiegen in die Rückwand des Hypopharynx über. Diese Umschlagstelle ist in den Abbildungen 4 und 5 mit x gekennzeichnet. Die Bewegung des Praementums erfolgt durch zwei Muskelpaare und einen unpaaren Muskel. Von den tiefstgelegenen Postocciputflügeln ziehen die zarten Adduktoren (15) konvergierend zur Mitte der Vorderwand des Praementums und die beinahe gleich starken Abduktoren (14) zum oberen Rand der von der Praementum-Rückwand eingestülpten Sehnenplatte. An dieser Stelle setzt auch der median im Postmentum entspringende unpaare Abduktor (16) an (Abb. 4, 5, 9, 15a).

An seinem unteren Ende trägt das Praementum die länglichen Glossae und seitlich davon die nach außen gebogenen Paraglossae. Beide weichhäutigen Elemente sind durch schwach entwickelte Nähte vom Praementum getrennt und können von den zarten Muskeln (19) und (20), die zur Sehnenplatte im Praementum ziehen, an das distale Ende des Hypopharynx beziehungsweise an den Unterrand des Labrums geklappt werden (Abb. 5, 9, 15a). Dabei wird einerseits Material auf den Hypopharynx transportiert andererseits die Praeoralhöhle von unten abgedichtet. Antagonisten dieser Muskeln sind Eigenelastizität des Skelettes sowie Körperflüssigkeitsdruck. Die Paraglossae sind dicht und gleichmäßig mit zur Mitte gerichteten zarten Haaren besetzt. Die ventralen Partien der Glossae sind ebenfalls fein behaart. Ihre zugespitzten nach oben weisenden distalenEnden hingegen sind dicht kurz bedornt und werden bei völligem Schluß der Mundteile an das dreieckige mediane Borstenfeld am Unterrand des Labrums gepreßt (Abb. 4, 5, 8, 9, 15a, 16, 17).

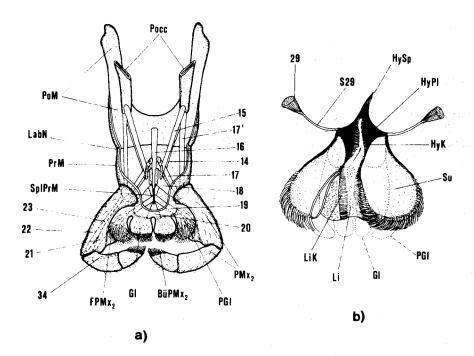


Abb. 15. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Zweite Maxille und Hypopharynx: a) Frontalansicht der zweiten Maxille — die Vorderwand des Praementums wurde abgehoben, um die Muskulatur des Labiums zu zeigen, die untersten als Muskelansatzstellen dienenden Postocciputflügel sind lagerichtig dargestellt. b) Frontalansicht des Hypopharynx — die rechte Superlingua wurde teilweise entfernt, um die Borstenkämme der Ligua zu zeigen.

Die deutlich dreigliedrigen Labialpalpen sind kleiner und plumper gebaut als die Maxillarpalpen. An den lateralen Enden der Knickkante in der Rückwand des Praementums ist beidseitig als kleiner dunkler Punkt eine Gelenkstelle zu erkennen, um die der sonst breit ansetzende Palpus nach allen Richtungen gedreht werden kann (Abb. 4, 10). Die Innenseite der proximalen Palpusglieder ist jeweils in eine Falte (FPMx₂) ausgezogen (Abb. 9, 10, 15a, 16, 17). In die dadurch entstehenden flachen Gruben werden bei maximaler Adduktion der Palpen die Paraglossae genau passend eingelegt. Alle beweglichen Teile der zweiten Maxille können somit dicht aneinandergelegt werden und bilden eine einheitliche hintere Verschlußklappe der Praeoralhöhle als funktionelles Gegenstück zum Labrum (Abb. 10). Ähnlich den Verhältnissen am Maxillarpalpus ist auch das distale Glied des Labialpalpus mit orad gerichteten kurzen geraden Borsten dicht besetzt (Abb. 15a). Mit diesem Endbürstchen (BüPMx2) kann der Palpus Nahrungsteilchen von der Unterlage aufgreifen und auf die Glossae beziehungsweise auf die Spitze der Lingua weitergeben (Abb. 16-18). Innerhalb des Ansatzes von (15) am Praementum inserieren hintereinander die zum proximalen freien Rand des ersten Palpusgliedes ziehenden Muskeln, der Adduktor (18) und der Abduktor (17). Letzterer wird in seiner Funktion noch von einem zarten Muskelstrang (17') unterstützt, der neben (14) und (15) am Postocciput entspringt und etwas oberhalb von (17) am Palpus ansetzt. Die von der Innenwand des ersten Gliedes zum Rand des zweiten Gliedes ziehenden Antagonisten, der Beuger (21) und der Strecker (22) bewegen das zweite Palpusglied. Auch bei Siphlonurus konnte ein nur innerhalb des proximalen Gliedes verlaufender Muskel (23) gefunden werden, der sogar stärker entwickelt ist als die oben genannten Palpusmuskeln. Bei dessen Kontraktion kommt es zum Verbiegen des Skelettes und damit zu Änderungen des Turgors. Das dritte Palpusglied kann bei Siphlonurus, ebenso wie bei Proboscidiplocia (STRENGER 1977) durch einen eigenen zarten Muskel (34) bewegt werden. In der echten Dreigliedrigkeit des Labialpalpus ist wiederum ein Hinweis auf die ursprüngliche Bauweise von Siphlonurus zu sehen.

Der Hypopharynx

Der zu annähernd gleichen Teilen in eine unpaare Lingua (Li) und paarige Superlinguae (Su) gegliederte größtenteils weichhäutige Hypopharynx ist morphologisch deutlich von der zweiten Maxille getrennt (Abb. 4, 5). Seine Bewegung erfolgt dennoch hauptsächlich gemeinsam mit der zweiten Maxille beziehungsweise durch Turgoränderungen. Der Hypopharynx dient als den Mundraum abdichtender Polster, ist aber durch seine reichliche Beborstung auch am Nahrungstransport wesentlich beteiligt (Abb. 16–18).

Die Lingua oder Hypopharynxkörper ist im Querschnitt trapezförmig. An das eingedellte und dicht kurz behaarte distale Ende der Lingua können Glossae und Paraglossae fugenlos angelegt werden. Sowohl die schrägen Seitenflächen wie auch die nach oben aufgebogene Oralfläche sind gleichmäßig samtig behaart. Entlang der Knicklinien zu den Seitenflächen liegen der Oralfläche dichte aus langen geraden Borsten zusammengesetzte Kämme (LiK) auf, die zur Mitte weisen und gemeinsam mit der medianen Randbeborstung der Superlinguae wie eine Reuse die Schiebeborsten der Laden beim Ausklappen derselben auskämmen. Am proximalen Abschnitt des Hypopharynxkörpers inserieren seitlich die im Umriß rundlichen Superlinguae. Diese sind entlang ihrer Ränder mit langen gekrümmten Haaren besetzt, die an der Innenkante an Länge abnehmen und gemeinsam mit den Borstenkämmen der Lingua in die Borstenkämme der Hypopharynxspitze übergehen (Abb. 8, 15b). Von der stark sklerotisierten Ansatzstelle jeder Superlingua zieht eine Skelettleiste als Verstärkung des lateralen Randes nach unten. Zwei weitere Skelettspangen, die Suspensorien (Sus), stellen eine elastische Skelettverbindung zur zweiten Maxille her (Abb. 4). Die ovalen Basisumrahmungen der Superlinguae erweitern sich in ihrem oberen Abschnitt zu zwei spitzdreieckigen Skelettplatten (HyPl) (Abb. 3-5, 15b). Die orad gerichteten Ränder dieser Platten liegen in Verlängerung der Borstenfelder der Lingua und enden in asymmetrischen dichten einreihigen Kämmen (HyK) aus hakenförmig gekrümmten Borsten. Beide Kämme verlaufen entsprechend der Streichrichtung der Mandibelmolaren schräg nach links und vereinigen sich schließlich zu einer aus zarten Haaren bestehenden Hypopharynxspitze (HySp) (Abb. 8, 15b, 16). Der Kontakt zwischen Mandibelmolaren einerseits und Hypopharynxkämmen sowie Hypopharynxspitze andererseits wird durch eigene aus den Mandibelkörpern entspringende zu den Mundwinkeln ziehende Muskeln (29) hergestellt (Abb. 2, 3, 8). Direkt am Hypopharynx setzen keine weiteren Muskeln an; nur der Pharynxmuskel (f) unterstützt den Muskel (19) durch Anheben der Mundwinkel in seiner Wirkung.

Zusammenspiel der Mundgliedmaßen bei der Nahrungsaufnahme

(Abb. 16-18)

Die distalen Abschnitte aller Mundteile sind mit Ausnahme der Mandibelspitzen qualitativ ähnlich beborstet und können mit dem Substrat in direkten Kontakt gebracht werden. Kein Teil fällt durch besondere Größe oder Struktur auf; nur aufgrund der Aktionsradien, der Stärke der Muskulatur und der Gelenksausbildung sowie der Bewegungsfrequenzen kann eine funktionelle Rangordnung aufgestellt werden. Der Palpus der ersten Maxille wird laterad und ventrad völlig ausgestreckt und kann noch zusätzlich geringfügig nach vorne und hinten geschwenkt werden. Sein Endbürstchen hat somit den größten Aktionsradius und ist das wichtigste Element zum Ergreifen der Nahrung. Bei Adduktion und darauffolgendem neuerlichen Ausschwenken übergibt der Palpus Material an die ähnlich beborsteten distalen Enden der übrigen Mundteile, vor allem an Glossae, Paraglossae und Superlinguae. In seiner Funktion wird er vom Labialpalpus unterstützt, der ebenfalls ein gleichgerichtetes Endbürstchen trägt, das das in seinen Borsten haftende Material im wesentlichen aber nur an die Glossae abstreift. Er ist zwar kleiner als der Maxillarpalpus und wird nicht durchgestreckt, seine Bewegung erfolgt allerdings in rascherer Frequenz. Von größter Bedeutung für den Weitertransport der Nahrung bis in die Reichweite der Mandibelmolaren sind die Laden der ersten Maxillen, die elliptisch rotierend bewegt werden. Sie können mit ihren Greifborsten ebenfalls Substrat von der Unterlage aufgreifen, ihre Hauptaufgabe liegt jedoch darin, bereits auf den Glossae und Paraglossae abgelagertes Material auszubürsten und auf den Hypopharynx zu heben. Die Schiebeborsten an der medianen Kante der Lade schieben das auf diese Art angereicherte Material am Hypopharynxkörper höher und werden beim Öffnen der Lade von den medianen

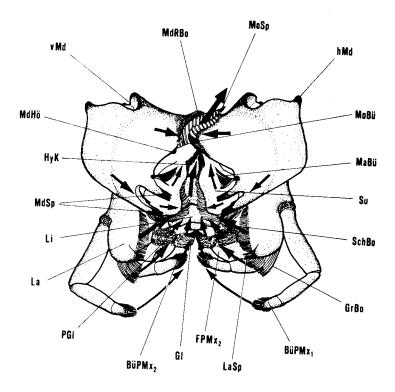
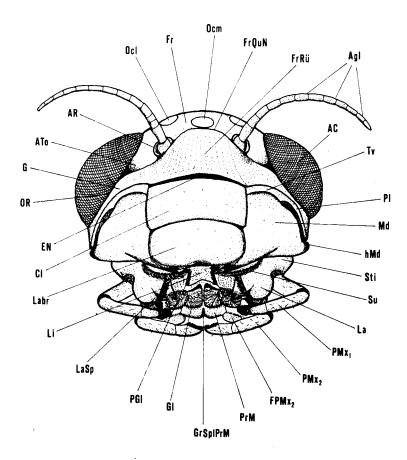


Abb. 16. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Funktionsschema der Mundteile: Ansicht der geöffneten Mundteile von schräg unten und vorne. Die Pfeile geben die Bewegungsrichtungen der einzelnen Teile an und zeigen damit gleichzeitig den Weg der Nahrungsteilchen bei der Nahrungsaufnahme.

Randborsten der Superlinguae und den Borstenkämmen an den lateralen Kanten der Lingua ausgekämmt. Die Mandibelspitzen greifen teilweise aus der durch das Labrum gegebenen Abdeckung vor und können ebenfalls Partikel aufnehmen. Die Mandibelbürstchen streichen in Richtung Hypopharynxspitze beziehungsweise Epipharynxbürstchen und dienen ähnlich wie die Schiebeborsten der Laden zum Anheben und Weiterschieben von Nahrungsteilchen. Diese gelangen somit in Reichweite der Molaren und werden zwischen den in der Streichrichtung der Molaren verlaufenden Borstenkämmen der Hypopharynxspitze und des Epipharynx festgehalten. Die asymmetrischen Molaren übernehmen beim Einschwenken



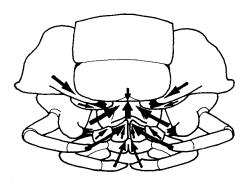


Abb. 18. Larve von Siphlonurus aestwalis EATON. Funktionsschema der Mundteile: Von den in Abbildung 17 dargestellten Mundteilen sind nur die Umrisse gezeichnet, die Pfeile geben ebenso wie in Abbildung 16 die Bewegungsrichtungen der Mundteile an.

Abb. 17. Larve von Siphlonurus aestivalis EATON. Totalansicht des Kopfes von unten (etwas nach vorne gekippt). Dargestellt sind: Lagebeziehungen der Mundteile zueinander. Skelettverhältnisse der Kopfkapsel.

der Mandibeln die Nahrung, pressen sie aus und schieben sie portionsweise in den Pharynx. Das bewegliche Epipharynxbürstchen wischt die Lamellenenden der Molaren ab und kehrt beim Öffnen der Mandibeln Material zwischen die Molaren. Bei völligem Mandibelschluß werden die Mandibelspitzen überkreuzt, wobei die rechte Mandibel höher zu liegen kommt, so daß die Spitze des rechten Molaren und die am Rücken desselben befindlichen Borsten am weitesten in den Pharynx gehoben werden und die Nahrung nachstopfen. Die reichliche Muskulatur, die am vorderen Abschnitt des Pharynx ansetzt, unterstützt den Weitertransport der Nahrung. Alle bisher aufgezählten beweglichen Mundteile werden mehr weniger normal zur Körperlängsachse aus- und eingeschwenkt und zum Ergreifen beziehungsweise Weiterschieben der Nahrung verwendet. Die übrigen in der Längsrichtung vor- und rückklappbaren Elemente wie Labrum und Labium sowie im weiteren Sinne auch Epipharynx und Hypopharynx dichten den Mundraum ab und dienen zum Festhalten der Nahrung.

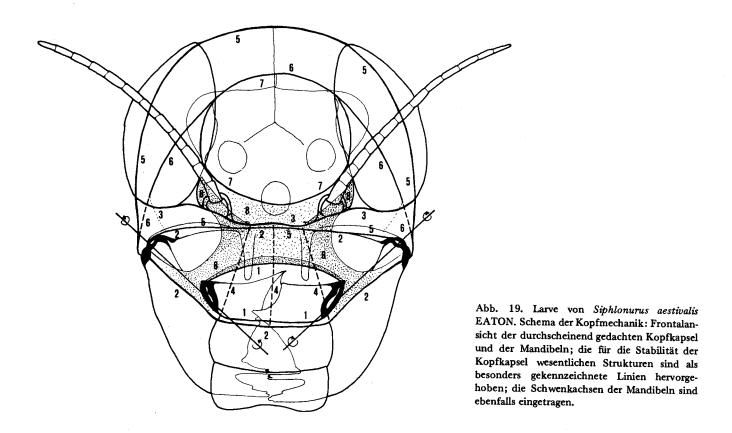
Beobachtungen an lebenden Larven

Siphlonurus-Larven sitzen in der dicht bewachsenen Uferregion an reichlich mit organischen Resten überzogenen untergetauchten Blättern und Halmen, bei leichter Strömung an der strömungsabgewandten Seite. Bei Beobachtung lebender Larven sowohl in ihrer natürlichen Umgebung wie auch im Aquarium konnte festgestellt werden, daß die Nahrungsaufnahme nicht nur an einen Bewegungsablauf gebunden ist, der immer wiederholt wird, sondern daß je nach Menge und Beschaffenheit der Nahrung sowie in Abhängigkeit von der Unterlage mehrere unterschiedliche Bewegungsabläufe angewendet werden können.

Wenn die Larven auf einer ebenen gleichmäßig mit Detritus bedeckten Fläche sitzen, egal ob auf Glasschalen, Blättern oder Halmen, wird der Nahrungstransport durch rasche Bewegung der seitlich weit ausholenden Maxillarpalpen sowie der Laden und Labialpalpen eingeleitet. Diese Vorgangsweise, die eher einem "in den Mund Werfen" als einer präzisen Weitergabe von einem Borstenfeld zum nächsten

gleicht, führt zur Anreicherung von Nahrungsmaterial in der Praeoralhöhle auf Glossae, Paraglossae, Superlinguae und Lingua. Die Mandibeln bleiben zunächst geöffnet; erst wenn genügend Material angereichert ist, beginnen sie zu arbeiten. Die Laden schieben neue Nahrungsteilchen nach, während die übrigen Mundteile geschlossen bleiben und den Mundraum abdichten. Nach kurzer Zeit werden Laden und Mandibeln regelmäßig alternierend bewegt.

Sitzen die Larven hingegen an einer Blattkante, greifen Maxillarpalpen und Spitzen sowie Greifborsten der Laden beiderseits entlang der Blattflächen weit nach unten, werden dann an das Blatt gepreßt und kehren schließlich Material nach oben; die Labialpalpen sind daran kaum beteiligt. Beim Anheben werden die Ladenspitzen über die Mandibelspitzen gehoben, so daß Material direkt an die Lingua weitergegeben wird beziehungsweise an den Glossae und Paraglossae bereits haftende Teilchen ausgebürstet und angehoben werden. Die Maxillarpalpen bürsten dabei so rasch, daß zurückfallendes Material beim nächsten Anheben der Maxillen aufgefangen wird. Da die Nahrung hauptsächlich von der Seite herantransportiert



1 - Verspannungsrahmen zum Abfangen des Kaudruckes in den vorderen Mandibelgelenken über die Epistomalnaht, die vorderen Tentoriumarme und die Vorderkante des Tentoriumkörpers. 2 - Verspannung der hinteren Mandibelgelenke einerseits über die Hypostome und den Knick zwischen Tentoriumkörper und den hinteren Tentoriumarmen, andererseits über die Pleurostome, die Ansätze der vorderen Tentoriumarme und die Epistomalnaht. 3 - Überspannung der Kopfkapsel an ihrere breitesten Stelle über die unteren Ränder der Ocularen und Antennalen Ringe und die Frons-Quernaht. 4 - Längsrücken an der Frons als Horizontalverspannung zwischen 2 und 3 (strichliert dargestellt). 5 - Äußere Umrahmung der Kopfkapsel-Rückwand durch die Occipitalnaht, die Hypostome und den Knick zwischen Tentoriumkörper und hinteren Tentoriumarmen. 6 - Bogenförmige Verspannung der Kopfkapsel-Rückwand zwischen den hinteren Mandibelgelenken über die seitlichen über den hinteren Mandibelgelenken liegenden Abschnitte der Postgenae, die Trennnaht zwischen Postgenae und Occiput und den oberen Abschnitt der Postoccipitalnaht. 7 - Umrahmung des Hinterhauptsloches durch die Postoccipitalnaht. 8 - Tentorium (punktiert dargestellt): die vorderen Tentoriumarme und der Tentoriumkörper verspannen die Ventralseite der Kopfkapsel, die oberen Tentoriumarme stellen eine weitere Verbindung zwischen 2 und 3 her.

wird, dichten Labrum und Labium den Mundraum in der Mitte ab und verhindern dadurch weitgehend Verluste durch Herausfallen von Nahrungsteilchen. Die Mandibeln beginnen nun, die Nahrung aufzuarbeiten, die Laden greifen wieder nach unten, um neues Material heranzubürsten, so daß sich auch in diesem Fall wieder ein regelmäßig alternierender Bewegungsablauf von ersten Maxillen und Mandibeln einstellt. Bei der Nahrungsaufnahme entlang einer Blattkante wird ein Annagen des Blattes vorgetäuscht; nachträgliche Untersuchungen der Blätter lassen jedoch keinerlei Fraßspuren erkennen, nur die anhaftenden Detritusteilchen wurden sorgfältig abgebürstet. Die Mandibelspitzen, die als einziges Element zum Schneiden eines Blattes herangezogen werden könnten, werden in diesem Falle von Labrum und Labium von der Unterlage weitgehend abgeschirmt.

Von Siphlonurus-Larven werden auch bereits teilweise mazerierte Blätter als Nahrung angenommen. Dabei werden alle Mundteile an das Blatt gepreßt; Labrum und Labium sind gespreizt, so daß die Mandibelspitzen mit dem Substrat in direkten Kontakt gebracht werden können. Mit einigen raschen Bewegungen lockern sie die Mesophyllzellen auf, die weitere Vorgangsweise entspricht dann der Nahrungsaufnahme von ebenen Flächen. Bei dieser Art des Nahrungserwerbes entstehen "Fraßspuren", da von den Blättern im wesentlichen nur die Epidermis und die Gefäße übrig bleiben, während das dazwischen liegende lockere

Zellmaterial "ausgelutscht" wird.

Als Nahrung können auch größere weiche Detritusklumpen oder Gewebsteile mazerierter Blätter verwendet werden. Die Klumpen werden von den Maxillarpalpen und in seltenen Fällen sogar von den Vorderbeinen in die Praeoralhöhle gestopft. Leztere haben jedoch keine Strukturen, die auf eine regelmäßige Beteiligung an der Nahrungsaufnahme schließen lassen. In der Praeoralhöhle werden die Nahrungsklumpen zunächst von den Mandibelspitzen zerkleinert, durch gesteigerte Aktivität der Laden und der Mandibeln wird das Material in der bereits beschriebenen Vorgangsweise weitertransportiert, während die Palpen inzwischen in Ruhestellung gehalten werden. Erst nach nahezu vollständiger Aufarbeitung beginnen die distalen Abschnitte der Mundwerkzeuge wieder nach neuer Nahrung zu suchen.

In wenigen Fällen konnte beobachtet werden, daß durch alternierende Vor- und Rückbewegungen der dabei geschlossen gehaltenen Labialpalpen Algenfäden in den Mund gestopft werden. Die Bewegungen der Mundteile, besonders die Rotation der Laden, können auch rückläufig erfolgen; dabei werden die Borstenfelder gereinigt beziehungsweise zu große oder zu harte Nahrungsteilchen und Fremdkörper entfernt. Auch die Vorderbeine können von hinten nach vorne über den Kopf gestreift werden, so daß

sie mit ihren Innenkanten die Mundteile abstreifen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß in jedem Fall die distalen Abschnitte der Mundteile solange bewegt werden, bis genügend Material auf den Glossae, Paraglossae und der Lingua liegt. Dieses wird bei gleichzeitiger Abdichtung des Mundraums von den Laden der ersten Maxille und den Mandibeln aufgearbeitet, d. h. in den Pharynx transportiert. Erreicht die Nahrungsmenge innerhalb des Transportweges einen bestimmten unteren Grenzwert, beginnen die distalen Teile wieder neues Material heranzukehren. Bei gleichmäßigem Nahrungsangebot und bei gleichmäßiger Beschaffenheit der Unterlage kommt es dabei zu einer gleichmäßig alternierenden Bewegungsabfolge zwischen ersten Maxillen und Mandibeln. Unregelmäßigkeiten können dadurch ausgeglichen werden, daß die jeweils stärker benötigten Mundteile entsprechend rascher bewegt werden. Der "Sensor", der über den jeweiligen Einsatz der notwendigen Teile entscheidet, könnte im Bereich der Glossae beziehungsweise der Lingua liegen, da die Berührung dieser Teile mit einer Nadel heftige Bewegungen der Mundteile auslöst, wodurch die vermeintliche Nahrung weitertransportiert werden soll. Siphlonurus ist noch so unspezialisiert, daß er mit allen Mundteilen einschließlich der Mandibelspitzen Substratkontakt hat und Nahrungsteilchen aufgreifen kann. Der Weitertransport erfolgt zumindest anfangs nicht mit Hilfe präziser Abstreifmechanismen, so daß Verluste auftreten, die aber durch das Nahrungsüberangebot in seinem Lebensraum ausgeglichen werden. Der Erfolg bei der Nahrungsaufnahme hängt im wesentlichen von der Bewegungsfrequenz ab; es wird laufend neues Material nachgeschoben, wodurch die durch herabfallende Teilchen gegebene Verlustrate verringert und durch Anreichern von Nahrung in der Mundhöhle der Weitertransport eingeleitet wird.

Punktweise Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Der orthognathe Kopf und die Mundwerkzeuge erscheinen ursprünglich gebaut und zeigen keinerlei Modifikationen als Resultat einer Biotopanpassung. Die Mundteile sind untereinander annähernd gleichwertig und werden alle zum Nahrungserwerb beziehungsweise zum Nahrungstransport herangezogen.

2. Die ersten Maxillen sowie Maxillar- und Labialpalpen sind gut beweglich, z. T. auch in der Längsachse des Kopfes, und können mit ihren distalen Enden weit ausholen und Material in den Mund kehren. Die Laden kämmen gleichzeitig noch die Glossae und Paraglossae aus und schieben die Nahrung auf dem Hypopharynx höher; die Labialpalpen dienen gemeinsam mit Glossae und Paraglossae zu-

sätzlich als untere und hintere Verschlußklappe der Praeoralhöhle.

3. Die Mandibel tritt als stärkster Mundteil in Erscheinung. Ihre großen Molarflächen sind kompliziert strukturiert, so daß die Entwicklung der Lamellen aus Borstenreihen noch teilweise erkennbar ist. Ihre Funktion liegt nicht im Zerreiben von großen harten Nahrungsteilchen, sondern im Portionieren, Auspressen des Wassers und Weiterschieben der nur aus kleinen Teilchen bestehenden Nahrung. Die Mandibelspitzen können zum Auflockern von größeren aber weichen Nahrungsklumpen herangezogen werden.

4. Entsprechend der unspezialisierten Ausbildung aller Mundwerkzeuge kommt es zu keiner Differenzierung der Lateralabschnitte der Mandibeln, wie sie STRENGER (1973) bei spezialisierten Formen

beschrieben hat.

- 5. Im Zusammenhang mit der Ausbildung großer Molaren sind auch die mit diesen in engster funktioneller Beziehung stehenden Teile gut entwickelt. Die lange Hypopharynxspitze ist reichlich beborstet, am Epipharynx ist neben einigen unbeweglichen Borstenfeldern ein bewegliches Bürstchen ausgebildet.
- 6. Die Bewegungsachse der Mandibel verläuft durch ein hinteres und ein vorderes Mandibelgelenk, während das bei anderen Ephemeriden als Drehachsengelenk dienende mittlere Mandibelgelenk bei Siphlonurus, höchstwahrscheinlich durch Reduktion, nicht in Erscheinung tritt. Aufgrund der Lage der Gelenkstellen ist anzunehmen, daß zwar das mittlere nicht aber das vordere Mandibelgelenk der Ephemeriden-Larven dem vorderen Gelenk der dicondylen orthopteroiden Beißmandibel anderer pterygoter Insekten-Ordnungen entspricht. Dann wäre allerdings die durch die Reduktion eines mittleren Mandibelgelenkes veränderte Form der Mandibelgelenkung bei Siphlonurus als Sonderbildung zu verstehen.
- 7. Durch Gelenke und Muskulatur der starken Mandibeln wird die Kopfkapsel mechanisch belastet. Als zusätzliche Skelettverstärkung wird eine Quernaht über die Frons gespannt, die gemäß ihrer Lage mit dem Frontalrostrum bei Ephemera und Palingenia verglichen werden kann. Die Epistomalnaht tritt als deutliche Stufe in Erscheinung; der untere Abschnitt der Vorderseite der Kopfkapsel ist durch die Ausbildung eines medianen Längsrückens an der Frons sowie durch die geradlinig verlaufenden Ansatzstellen der vorderen Tentoriumarme statisch günstig geformt.

8. Das dritte Glied des Labialpalpus wird durch einen eigenen zarten Muskel bewegt. Die bei den meisten bisher untersuchten Ephemeriden-Larven nur als Skelettuntergliederung vorgefundene Dreiteilung

des Palpus konnte bei Siphlonurus als echte Dreigliedrigkeit nachgewiesen werden.

9. Der Kopf ist gut beweglich mit dem Thorax verbunden, wodurch indirekt die Bewegungsfreiheit der Mundwerkzeuge erhöht wird, da die Kopfstellung jeweils an die wechselnde Stellung der Unterlage

angeglichen werden kann.

10. Siphlonurus ist Detritusfresser und bürstet Material von jeder Unterlage ab. Er kann auch größere Partikel aufnehmen, sofern diese weiche Detritusklumpen oder bereits stark mazerierte Pflanzenreste sind, und anmazerierte Blatteile auslutschen, wobei letzteres im Arbeitsgang grundsätzlich dem Abbürsten von Detritus von einer ebenen Unterlage gleichzusetzen ist.. Vom Bewegungsablauf her gesehen täuscht das Abbürsten entlang von Blattkanten ein Abnagen derselben vor. Durch das Auslutschen mazerierter Blätter entstehen Fraßspuren, die allerdings nicht durch Annagen von Blattteilen entstanden sind, sondern durch Ausbürsten der aufgelockerten Mesophyllzellen. Siphlonurus läßt sich demnach aufgrund der Art seines Nahrungserwerbes in das bei bisher untersuchten Ephemeriden Larven aufgestelle Freßschema einreihen, ist jedoch unter allen untersuchten Formen die am wenigsten spezialisierte.

11. Die Abhängigkeit des Bewegungsablaufes vom Nahrungsangebot, von Brown (1961) bereits angedeutet, sowie der Einsatz rückläufiger Bewegungen zum Entfernen von Fremdkörpern oder zu großen Nahrungsteilchen, von Strenger (1975) bei Ephemera danica beschrieben, konnte bei Siphlonurus ebenfalls beobachtet werden.

2. Lepeorus goyi goyi Peters

Die Larven von Lepeorus goyi goyi Peters wurden von Univ. Prof. Dr. F. STARMUHLNER anläßlich seiner Indopazifik-Expedition in Neu-Kaledonien in schmalen Bächen und Gebirgsflüssen mit starker Wasserströmung aufgesammelt. Die von mir untersuchten Tiere stammen aus einem Bachabschnitt mit einer durchschnittlichen Wasserströmung von 0.2 Metern pro Sekunde und einer Wassertemperatur von 17°C. Das Bachbett besteht größtenteils aus flachen Glanzschieferplatten, die mit einem dichten Cyanophyceen-Belag überzogen sind. Die Larven sind dort immer mit dem Kopf gegen die starke Strömung orientiert an Steinen sitzend anzutreffen und weiden den Algenaufwuchs ab. Ihr im Gesamtumriß ovaler Körper ist abgeflacht, stromlinienförmig gebaut und erinnert habituell an Epeorus. Die Kiemen bilden gemeinsam einen eiförmigen Saugnapf und begünstigen somit zusätzlich das Festheften der Larven an der Unterlage. Das in flachem Bogen über den Körper hinweg strömende Wasser drückt die Larven an die Steine; dadurch können die Tiere rasch gegen die Strömung laufend ihren Standort ändern, ohne von der Strömung mitgerissen zu werden.

Die Kopfkapsel

Der prognath getragene Kopf ist in Übereinstimmung mit dem stromlinienförmigen Bau des übrigen Körpers dorsoventral abgeflacht; Kopfkapsel und Mundwerkzeuge bilden gemeinsam einen an der Ventralseite konkaven Schild, der an die Unterlage gepreßt wird. Bei den bisher beschriebenen an starke Strömungsverhältnisse angepaßten Larven von Ecdyonurus und Rhithrogena (Strenger 1953) sowie von Arthroplea congener (FROEHLICH 1964) wird dieser Schild ausschließlich von der Kopfkapsel selbst gebildet, die nicht nur die Dorsalseite sondern auch teilweise die nach unten entlang einer scharfen Kante umgeschlagene Ventralseite des Schildes liefert und dabei die Mundwerkzeuge größtenteils abschirmt. Davon wesentlich zu unterscheiden sind die Verhältnisse bei Lepeorus. Die Dorsalseite des Schildes wird gemeinsam von der Kopfkapsel, den Mandibeln und dem Labrum gebildet (Abb. 20), die Ventralseite hingegen von den mächtigen Maxillen und dem Labium (Abb. 33, 34). Nur der hintere Abschnitt der "Ventralseite" besteht aus Teilen des Kopfkapselskelettes, indem die aus Postgenae und Occiput zusammengesetzte morphologische Kopfrückwand schräg nach vorne umgeschlagen wird (Abb. 24, 25, 38). Die seitliche Begrenzung des Kopfschildes erfolgt nicht entlang einer scharfen Kante sondern durch die schmalen Seitenflächen der ersten Maxillen. Für das Funktionieren dieser Konstruktion bei rascher Strömung, wobei die Mundteile nicht ausschließlich im Strömungsschatten eines über sie hinausgezogenen Kopfschildes arbeiten können, ist daher wesentlich, daß sie, wie noch ausgeführt wird, gegeneinander und vor allem gegen die Strömung abgedichtet werden.

Das wenig aufgewölbte Kopfkapseldach (Abb. 20, 21) wird mechanisch kaum beansprucht und ist daher nähtearm und gleichmäßig sowie eher dünn sklerotisiert, so daß die Areale Vertex (V), Frons (Fr) und Genae (G) nicht deutlich voneinander zu trennen sind. Die Durchbrechungen des Daches durch die großen Komplexaugen (AC) und durch die Antennen sind von Skelettringen, den Ocularen (OR) und Antennalen (AR) Ringen umgeben und somit gefestigt. Am Innenrand des Antennalen Ringes liegt ein Gelenkspunkt, um den der kurze Scapus (Sc) von zwei in ihrer Stärke den Labrummuskeln vergleichbaren am oberen Tentoriumarm entspringenden Muskeln (4, 5) gedreht werden kann (Abb. 21). Auf den Scapus folgt der längliche Pedicellus (Pe) und die aus einem länglichen proximalen Glied und ungefähr 30 zunächst kurzen gegen das distale Ende an Länge allmählich zunehmenden Gliedern bestehende Geißel (Agl), die den Kopf um die Hälfte seiner Länge überragt. Ein Epicranialnahtkomplex bestehend aus der median verlaufenden Coronalnaht (CoN) und den kurzen Frontalnähten (FrN) ist deutlich erkennbar, dient jedoch ebenfalls nur als praeformierte Rißstelle bei der Häutung. Am Ende der Frontalnähte

sind die unter der durchscheinenden Frons liegenden nach außen gerichteten Pigmentbecher der Lateral-Ocellen (Ocl) zu erkennen, in der Mitte und weiter nach vorne gerückt der Median-Ocellus (Ocm). Zwischen Antennalem Ring und Lateral-Ocellus ist beidseitig ein dunkler nierenförmiger Fleck (ATo) zu sehen; an dieser Stelle hat der obere Tentoriumarm sehnigen Kontakt mit der Gena. Der von oben als stärker pigmentierte Stelle erkennbare Ansatzpunkt des cranialen Mandibeladduktors nimmt nur einen Teil des Vertex ein und wird von einem Saum aus einzeln stehenden Borsten begrenzt.

Die Dorsalseite des Kopfes ist bei normaler Haltung gegen den Thorax abgewinkelt, d. h. schräg nach vorne unten geneigt, und hat von oben gesehen den Umriß eines eckengerundeten Trapezes mit der längeren Seite vorne. Der Verlauf dieser Kontur fällt nur in der hinteren Hälfte mit der seitlichen und hinteren Begrenzung der Kopfkapsel, der Occipitalnaht (OccN), zusammen, während er nach vorne von den Lateralkanten der Mandibeln (Md) fortgesetzt und schließlich von der Vorderkante des Labrums (Labr) geschlossen wird. Im Bereich des nach ventral verlagerten hinteren Mandibelgelenkes (hMd) knickt die eigentliche Kopfkapselkontur unter Ausbildung einer Stufe nach innen, verläuft dann zunächst schräg nach vorne bis in die Höhe des mittleren Mandibelgelenkes (mMd) und von dort nach neuerlichem Knick gerade mediad (Abb. 21).

Im Gegensatz zur Dorsalseite der Kopfkapsel wird die im wesentlichen aus dem Tentorium und der von diesem etwas abgewinkelten morphologischen Kopfkapselrückwand zusammengesetzte Ventralseite mechanisch stark beansprucht, da an ihr ein Großteil der Muskulatur entspringt und alle Gelenkspunkte in ihrem Bereich liegen, die gegeneinander abgestützt werden müssen; sie ist daher reich an Skelettverstärkungen und Nähten (Abb. 38, 39). Ihre ovale Begrenzung, gleichzeitig die Umschlagkante zur Dorsalwand, ist gegeben durch die Occipitalnaht (OccN), die kurzen Pleurostome (Pl) und die breiten Ansätze der vorderen Tentoriumarme (Tv). Entlang dieses Rahmens liegen die Gelenkspunkte der Mandibeln. Durch das Fehlen einer Epistomalnaht kommt es jedoch zu einer Unterbrechung dieses Rahmens zwischen den vorderen Mandibelgelenken (vMd). In diesem Bereich verlaufen die Drucklinien zum geringeren Teil über den Clypeus nach oben, sondern zum größten Teil entlang der Vorderkante des Tentoriums im Bogen nach hinten, wodurch die fehlende direkte Verspannung ersetzt wird. Diese Konstruktion kann allerdings weniger stark belastet werden, genügt aber den Ansprüchen, die bei Lepeorus an die Mandibeln gestellt werden. Die gesamte Ventralseite der Kopfkapsel ist einem diesen Rahmen verspannenden X mit

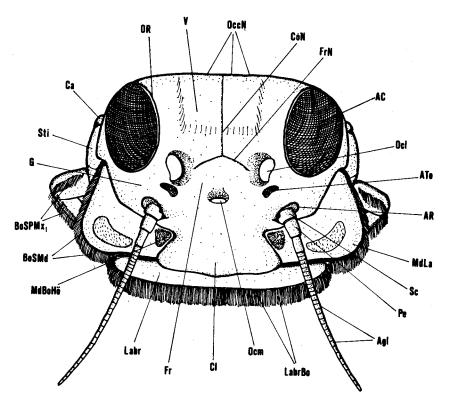


Abb. 20. Larve von Lepeorus goyigoyi PETERS. Dorsalansicht des Kopfes in natürlicher Haltung — das Kopfkapseldach ist schräg nach vorne geneigt. Dargestellt sind: Kopfkapseldach, Ausbildung des Kopfschildes unter Beteiligung des Labrums und der Lateralabschnitte der Mandibeln.

stark erweiterten Schenkeln vergleichbar, wobei der Tentoriumkörper (Tk) den Kreuzungspunkt, die vorderen Tentoriumarme (Tv) einerseits sowie die hinteren Tentoriumarme (Th) zusammen mit den Elementen der morphologischen Kopfkapselrückwand andererseits die Schenkel liefern (Abb. 39).

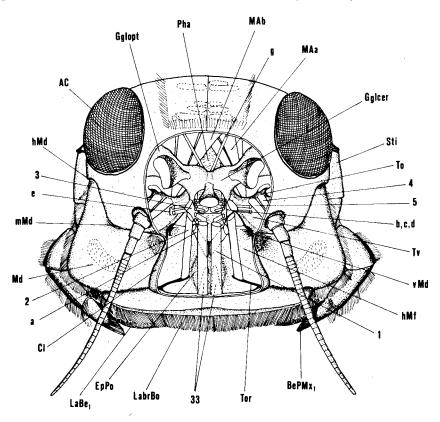


Abb. 21. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Dorsalansicht des Kopfes — erster Präparationsschritt: die Frons, der Clypeus sowie Teile der Genae und des Vertex wurden abgehoben. Dargestellt sind: Kopfkapseldach, Labrum und Labrummuskulatur, Epipharynx, Pharynx und Pharynxmuskulatur, Antennenmuskulatur, Nervensystem.

Der untere freie Rand der Kopfkapsel zwischen hinterem Mandibelgelenk und Cardo-Kopfkapsel-Gelenk (CaG) wird von einer im Querschnitt aufgebogenen schmalen Skelettleiste, dem Hypostom (Hyst), verstärkt, das entlang der Hypostomalnaht (HystN) von der Postgena leicht nach vorne abgewinkelt ist. Die kurze schmale Skelettleiste, die eine ventrale Verbindung zwischen dem hinteren Mandibelgelenk und dem Ansatz des vorderen Tentoriumarmes herstellt, wäre demnach als Pleurostom (Pl) zu bezeichnen (Abb. 38). Postgena (PG) und Occiput (Occ) werden zum Teil von einer querverlaufenden im proximalen Abschnitt nach unten gebogenen Naht (TrN) voneinander getrennt. Unterhalb dieser Naht wird die Postgena nach hinten ausgebeult, so daß eine Grube mit verstärkter Kante entsteht (PGGr₁), an der Mandibelund Maxillarmuskeln entspringen. Am proximalen Ende der Naht liegt eine zweite wesentlich kleinere Grube (PGGr₂), die ebenfalls als Muskelursprungsstelle dient (Abb. 22–25, 38).

Das kleine trapezförmige Hinterhauptsloch (Forocc) wird von der Postoccipitalnaht (PoccN) begrenzt, die seitlich und oben zu Skelettplatten (SplPoccN) erweitert wird. Die oben gelegenen kleineren Platten sind zusätzlich am Rand wulstig verdickt und liefern die Elemente des Kopf-Thorax-Gelenkes (KThG) seitens der Kopfkapsel (Abb. 24, 25, 38). Das Postocciput (Pocc) liegt der Kopfkapselrückwand eng an. Nach oben wird es zu großen löffelförmigen Skelettplatten erweitert, an denen die zum Thorax ziehenden Kopfhebemuskeln (36) ansetzen. Mit den lateralen schmalen Partien des Postocciput verschmelzen die proximalen Enden des Postmentums (PoM) zu unbeweglichen Verbindungen (Abb. 33). In seinem unteren Bereich ist das Postocciput in lange nach vorne konvergierende Platten ausgezogen, die unter dem Tentoriumkörper bis zu seiner vorderen Begrenzung reichen und eine zusätzliche Verbindung zum Postmentum aufweisen. Diese Platten sind wichtige Muskelansatzstellen; an ihrer Außenseite entspringt der Maxillenmuskel (8c), innen setzen an der gesamten Fläche die starken Kopfsenker (35) an, die dadurch möglichst weit von der Drehachse des Kopfes gegen den Thorax gerückt werden, so daß durch günstige Hebelwirkung maximale Kraft beim Anpressen der Mundteile an die Unterlage erreicht wird (Abb. 25, 29, 33).

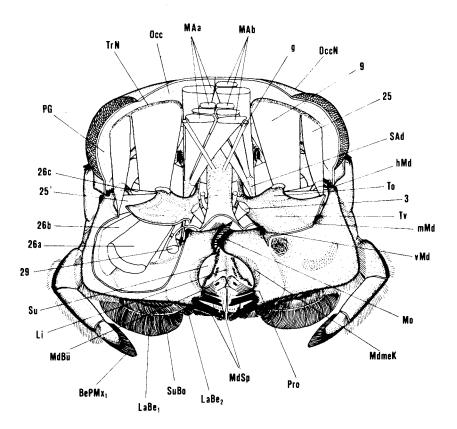


Abb. 22. Larve von Lepeorus goyigoyi PETERS. Dorsalansicht des Kopfes — zweiter Präparationsschritt: das Kopfkapseldach und der Clypeo-Labral-Komplex wurden abgehoben, das Nervensystem und die Augen sowie der vorderste Abschnitt des rechten vorderen Tentoriumarmes wurden entfernt und der rechte Mandibelkörper geöffnet. Dargestellt sind: Lagebeziehungen der Mundteile zueinander, Mandibeln, Mandibelgelenke und Mandibelmuskulatur, Pharynx, Tentorium.

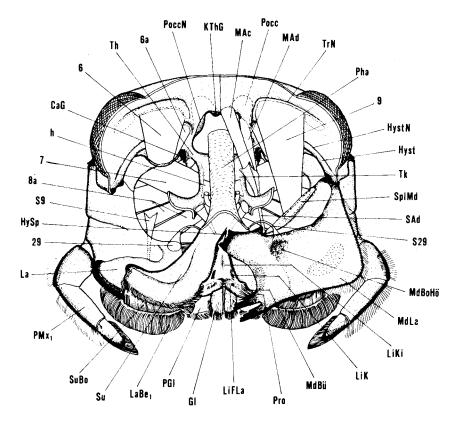


Abb. 23. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Dorsalansicht des Kopfes — dritter Präparationsschritt: die rechte Mandibel wurde gänzlich entfernt, die Muskulatur der linken Mandibel zum größten Teil, ebenso die vorderen Tentoriumarme und der rechte craniale Ladenadduktor. Dargestellt sind: Hypopharynx und die am Hypopharynx ansetzende Muskulatur, Lagebeziehungen zwischen Mandibel und Hypopharynx; Mündungsrand, Gelenkstellen und die an der Rückwand der Kopfkapsel entspringenden Portionen des cranialen Adduktors der linken Mandibel, Muskulatur der ersten Maxille.

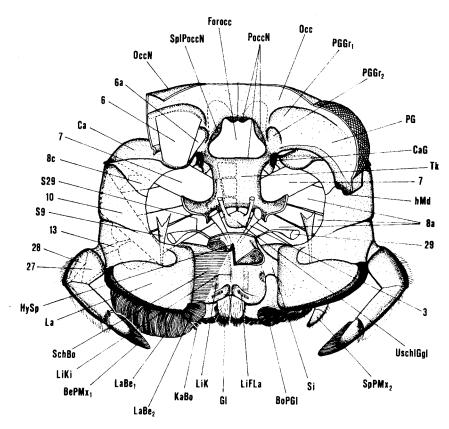


Abb. 24. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Dorsalansicht des Kopfes — vierter Präparationsschritt: der Pharynx, die linke Mandibel, Teile der Maxillarmuskulatur, die Borsten der linken Lade und ein Teil der Kopfkapselrückwand wurden entfernt, die Superlinguae wurden knapp vor der Hypopharynxspitze abgetrennt, die rechte Maxille ist durchscheinend gedacht. Dargestellt sind: Beborstung, Muskulatur und Gelenkung der ersten Maxille; Lagebeziehungen der ersten Maxille zum Hypopharynx und zum Labium, morphologische Kopfkapselrückwand, Tentorium, Unterschlundganglion.

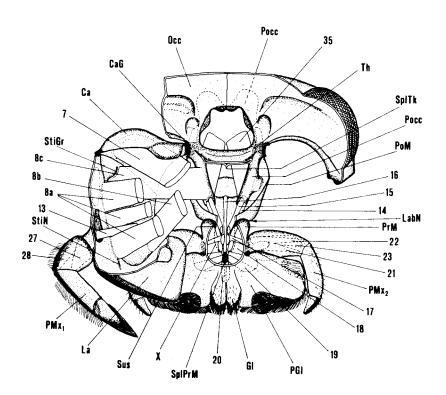


Abb. 25. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Dorsalansicht des Kopfes — fünfter Präparationsschritt: die linke erste Maxille wurde gänzlich entfernt, der Tentoriumkörper zum größten Teil, der Hypopharynx und die Dorsalwand des Praementums wurden abgehoben, ebenso die Dorsalwand der rechten ersten Maxille, die Beborstung der Lade wurde entfernt und die Maxillarmuskulatur zum Teil verkürzt. Dargestellt sind: morphologische Kopfkapselrückwand, Postocciput, Labium mit Anhängen und Muskulatur, Muskulatur der ersten Maxille, Lagebeziehungen zwischen Lade und Paraglossa.

Das Tentorium ist sowohl die wichtigste Muskelansatzstelle wie auch das wesentlichste Verspannungselement der Kopfkapsel. Es ist größtenteils hohl; die dorsalen Skelettplatten können bei der Sektion von den ventralen Platten verhältnismäßig leicht abgehoben werden. Seine Ränder sind durchwegs aufgebogen und stärker sklerotisiert (Abb. 38, 39). Der zentral liegende im Umriß annähernd quadratische Tentoriumkörper (Tk) verjüngt sich an seinen Ecken. Die dadurch entstehenden sehr kurzen aber besonders stark sklerotisierten hinteren Tentoriumarme (Th) gehen in einem Bereich, in dem Postgenae, Hypostome und Postocciput verschmelzen und nicht mehr voneinander zu trennen sind, in das Kopfkapselskelett über. In dieser Region liegen auch die Cardo-Kopfkapsel-Gelenke, die am meisten druckbeansprucht werden. Durch ihre gegenseitige Abstützung über die hinteren Tentoriumarme und den aufgebogenen Hinterrand des Tentoriumkörpers wird ein Verbiegen des Tentoriums bei Kontraktion der mächtigen Maxillar-Muskulatur verhindert (Abb. 24, 25, 39). Um die Ansatzflächen für die Maxillar-Muskulatur zu vergrößern, wird die Ventralseite des Tentoriumkörpers in eine in der Längsrichtung verlaufende kielförmige Sehnenplatte (SplTk) ausgezogen (Abb. 25). Die vorderen Tentoriumarme (Tv) beginnen zunächst als leicht nach unten durchgebogene breite Skelettplatten, die nahezu den gesamten Raum zwischen hinterem und vorderen Mandibelgelenk einnehmen. Gegen die Mitte zu verschmälern sie sich plötzlich und gehen in die vorderen Ecken des Tentoriumkörpers über. An ihrem Vorderende ist die mediane Kante der vorderen Tentoriumarme eingebuchtet und besonders stark sklerotisiert und liefert das vordere Mandibelgelenk seitens der Kopfkapsel. Die hintere Kante der vorderen Tentoriumarme wird nach oben zu den kleineren oberen Tentoriumarmen erweitert, die sehnig mit der Kopfkapsel verbunden sind (Abb. 22, 38).

Das Kopfkapseldach wird nach vorne ohne eigene Abgrenzung durch eine Epistomalnaht vom in seinem Umriß der Kontur des gesamten Kopfes ähnlichen Clypeus (Cl) fortgesetzt, der in der Stärke seiner Sklerotisierung und im Grad seiner Wölbung der dahinterliegenden Frons entspricht. Vom Clypeus durch eine deutliche Naht mit verstärkten lateralen Enden, den Tormae (Tor), getrennt, bildet das schmale in seiner Länge hingegen durch die Ausbildung von Seitenlappen beinahe die Breite der Kopfkapsel erreichende Labrum (Labr) in flachem Bogen den vorderen Abschluß des Kopfschildes (Abb. 20, 21). Die Dorsalseite des Labrums liegt zunächst in der schräg nach vorne geneigten Ebene des übrigen Kopfdaches, knickt jedoch im vordersten Abschnitt nach unten, so daß eine schmale zur Körperlängsachse und damit auch zur Wasserströmung normal stehende Vorderfläche gebildet wird (Abb. 34, 35). Die Bewegung des Labrums gegen den Clypeus erfolgt durch zwei im vordersten Abschnitt der Frons entspringende Muskelpaare. Die Abduktoren (1) ziehen in der Mitte verlaufend zum dorsalen Rand des Labrums, die seitlich von ihnen gelegenen Adduktoren (2) divergieren gegen die an der Ventralseite nach innen weisenden Skelettspangen der Tormae. Außerdem ist ein paariger Labrumkompressor (33) ausgebildet, der unter dem Ansatz des Abduktors entspringt und schräg zum Vorderende des Epipharynxpolsters (EpPo) zieht (Abb. 21, 26).

Das Labrum hat hauptsächlich Schirmfunktion und ist entlang seiner Unterkante dicht behaart (LabrBo). Ein Teil der Borsten weist nach vorne und bildet einen dichten Saum, der an die Unterlage gepreßt und nach außen und hinten vom ähnlich gestalteten Borstensaum an der Lateralkante der Mandibeln (BoSMd) fortgesetzt wird. Die Rückseite der Seitenlappen ist nur zart behaart (Abb. 20, 21).

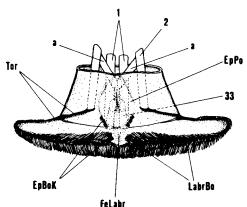


Abb. 26. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Labrum und Epipharynx in Ventralansicht: der Clypeo-Labral-Komplex wurde an seinem oberen Ende entlang einer eher willkürlich gewählten Schnittlinie von der Kopfkapsel getrennt (eine morphologische Abgrenzung in Form einer Epistomalnaht fehlt bei Lepeorus!). Dargestellt sind: Beborstung der Labrum-Ventralseite, Epipharynx, Tormae, Labrum- und Epipharynxmuskulatur.

An der Ventralseite wird das Labrum in der Mitte etwas eingebuchtet. Beidseitig der Delle liegt ein dichtes Feld aus mediad gerichteten langen Borsten, die die Vorderkanten der Mandibeln abdecken. In der Mitte wird in dieser dichten Behaarung allerdings ein Fenster (FeLabr) ausgespart, durch das die nach unten gekrümmten Mandibelspitzen mit der Unterlage in Berührung gebracht werden können. An den seitlichen Rändern des Fensters entspringt unter den langen dünnen Haaren noch je ein Büschel starker Borsten; in Verlängerung dieser Büschel liegen zwei nach hinten divergierende Borstenkämme (EpBoK), die noch innerhalb der Reichweite der Mandibelspitzen enden (Abb. 26, 33, 34).

Der als länglich eiförmiger Polster ausgebildete weichhäutige Epipharynx zeigt außer einer zarten samtigen Behaarung keine besonderen Strukturen. Er nimmt aktiv nicht am Nahrungstransport teil, sondern dient ausschließlich der Abdichtung. Der Polster reicht tiefer als die medianen Kanten der Mandibeln und wird durch Turgorerhöhung an die höchste Stelle des Hypopharynxkörpers gepreßt. Sein Anheben respektive sein Rückzug erfolgen durch Kontraktion des Labrumkompressors (33) beziehungsweise des ersten Pharynxmuskelpaares (a) (Abb. 21, 26).

Der Pharynx wird in seinem vorderen Bereich von zahlreichen Muskeln bewegt, der Muskelsatz entspricht dabei im wesentlichen dem von Siphlonurus. Das Muskelpaar (a) ist allerdings bedingt durch das Fehlen besonderer Epipharynxstrukturen symmetrisch entwickelt (Abb. 21–23) und der bei Siphlonurus als (f) bezeichnete je aus zwei Portionen zusammengesetzte Pharynxmuskel ist bei Lepeorus ein eindeutiger starker Hypopharynxmuskel (3), der hinter dem Labrumabduktor (1) an der Frons entspringt und den Pharynx umgreifend zur Hypopharynxspitze zieht (Abb. 21–23, 29, 31).

Die Mandibel

Bedingt durch die generelle Anpassung an eine Lebensweise in rasch fließenden Gewässern werden bei Lepeorus auch die Mandibeln entsprechend modifiziert. Wesentliche Funktionen neben ihrer Beteiligung am Nahrungstransport sind einerseits die Ausbildung eines die übrigen Mundwerkzeuge abdeckenden Schildes gemeinsam mit Labrum, Clypeus und Kopfkapseldach, andererseits die Abdichtung des Mundraums durch gestaltliche Anpassung an benachbarte Teile. Da Lepeorus Blaualgen von der Unterlage abbürstet, ist der wichtigste Schritt bei der Nahrungsaufnahme das Ablösen der Nahrung, während zum Auspressen und Portionieren der sehr kleinen und einheitlichen Nahrungsteilchen sowie zum Weiterschieben derselben in den Pharynx weniger Kraftaufwand nötig ist. Aus dieser Tatsache ist auch verständlich, daß bei Lepeorus nicht die Mandibeln morphologisch als bedeutendster Mundteil in Erscheinung treten, sonder die ersten Maxillen, die zum Ablösen der Nahrung von der Unterlage herangezogen werden. Im Vergleich mit anderen Ephemeriden-Larven sind die Molarteile klein und wenig gegliedert, die Mandibelmuskulatur tritt an Mächtigkeit gegenüber der Maxillenmuskulatur zurück, die Gelenke sind schwächer und die allgemeine Sklerotisierung ist geringer.

Von oben gesehen hat die dorsoventral abgeflachte Mandibel (Md) nahezu rechteckigen Umriß. Die bei Ephemeriden-Larven prinzipiell immer gleich gestaltete mediane Partie wird von Clypeus und Labrum abgedeckt und besteht aus einem zweiteiligen Spitzenabschnitt (MdSp), der diesem eng anliegenden Prostheka (Pro) und dem Molarteil (Mo) (Abb. 22, 23, 27). Der von oben sichtbare nicht überdeckte Mandibelkörper hingegen ist stark modifiziert und weist mehrere Strukturen auf, die aus seinen verschiedenen Funktionen erklärbar sind. Durch starke Annäherung von Dorsal- und Ventralwand entsteht eine scharfe Außenkante. Diese verläuft vom hinteren Mandibelgelenk zunächst parallel zur lateralen Begrenzung des Clypeus, biegt in gleichmäßigem Bogen zu den lateralen Enden des Labrums und geht unter dessen Bedeckung in die stark sklerotisierte Vorderkante und schließlich in den Spitzenteil über. Die Dorsalwand der Mandibel paßt sich im Grad ihrer Wölbung dem Kopfkapseldach und dem Clypeo-Labral-Komplex an und bildet gemeinsam mit diesen einen einheitlichen Schild (Abb. 20, 21). Entlang der Außenkante der Mandibel entspringt eine Reihe nach oben und im vorderen Bereich nach vorne gerichteter Borsten (BoSMd), die den als Strömungsschirm dienenden Borstensaum am Labrum nach hinten fortsetzen (Abb. 20, 21, 34, 36). Die Dorsalwand der ersten Maxille gleitet beim Öffnen entlang der Ventralwand der Mandibel, die ihr dicht aufliegt; durch Adduktion der Mandibel wird ihre Außenkante nach unten gepreßt und dichtet ab.

In der Bucht zwischen Clypeus und Gena ragt aus dem Mandibelkörper ein kurz bedornter Hügel (MdBoHö), der die in diesem Bereich im Kopfschild auftretende Stufe ausgleicht, abdichtet und als zusätzliche Führung bei Mandibelbewegungen dient (Abb. 20, 21, 36). Der Spitzenteil der Mandibel

weist nicht in der Ebene des Mandibelkörpers zur Mitte, sondern ist leicht nach unten und vorne abgewinkelt; zusätzlich ist die Ventralwand des Mandibelkörpers eingedellt. Dadurch entsteht eine flache Grube (MdGr), in die die Superlingua (Su) wie in eine Leitschiene eingelegt werden kann. Die abdichtende Wirkung dieser Anpassung benachbarter Teile aneinander wird noch durch ein an der Mandibelventralseite gegenüber dem äußeren Ende der Superlingua befindliches Borstenbüschel (BoMdGr) verdeutlicht (Abb. 27, 36).

Der flache schlitzförmige Mündungsrand des Mandibelkörpers, die Mandibelbasis, folgt in ihrem Verlauf dorsal der seitlichen und vorderen Begrenzung des Kopfschildes, ventral schneidet sie diesen Knick in flachem Bogen ab. Im Innenwinkel der Mündung schräg unter dem vorderen Mandibelgelenk kommt es zur Ausbildung einer kleinen dreieckigen Skelettplatte, an der der Sehnenschaft des cranialen Mandibeladduktors (SAd) ansetzt. Zwischen Sehnenschaft und ventralem Mündungsrand ist eine dünne Sehnenplatte (SplMd) ausgespannt, die als zusätzliche Ansatzstelle für Portionen des tentorialen Mandibeladduktors dient. Die Ventralwand der Mandibel ist also flächenmäßig größer als die Dorsalwand und bietet demnach mehr Ansatzfläche für die Mandibelmuskulatur. Dadurch wird, wie bei der ersten Maxille, bei Kontraktion der Adduktoren nicht nur ein Einschwenken zur Mitte bewirkt sondern gleichzeitig Druck nach unten ausgeübt, der zur Abdichtung des Mundraumes wesentlich ist (Abb. 23, 27).

Die Mandibel ist an drei Stellen gelenkig mit der Kopfkapsel verbunden (Abb. 22, 23, 27, 38). Das hintere Mandibelgelenk (hMd) wird einerseits von zwei flachen stark sklerotisierten Höckern am hinteren Ende des Mandibelkörpers andererseits von zwei ähnlich gestalteten Höckern am lateralen Ende des unteren freien Randes der Kopfkapsel gebildet. Die jeweils zwischen den Höckern gelegenen Buchten werden ineinandergelegt, so daß sich Mandibel und Kopfkapsel wechselseitig umgreifen; dabei kommt der weiter innen gelegene Höcker an der Mandibelbasis vor dem entsprechenden Höcker am Pleurostom zu liegen.

Sowohl die Begrenzungslinie der Kopfkapsel wie der dorsale Mündungsrand der Mandibel verlaufen vom hinteren Mandibelgelenk zunächst leicht zur Mitte geneigt nach vorne und biegen dann in die zur Längsachse normal stehende vordere Begrenzung der Kopfkapsel respektive der Mandibelbasis um. In dieser Knickstelle liegt das mittlere Mandibelgelenk (mMd), das in seiner Ausbildung dem bei Ecdyonurus und Rhithrogena sehr ähnlich ist. Seitens der Mandibel besteht es aus einer wulstigen Verdickung am Mündungsrand, die von unten an die am Ansatz des vorderen Tentoriumarmes befindliche länglich flache Gelenksgrube gelegt wird.

Die am stärksten beanspruchten Gelenkstellen sind auch bei Lepeorus die vorderen Mandibelgelenke (vMd), nur sind sie kleiner und schwächer entwickelt als bei anderen Ephemeriden-Larven. Sie werden weniger beansprucht und müssen daher nicht eigens durch eine Epistomalnaht gegeneinander abgestützt werden. Von jedem Molarteil zieht ein stark sklerotisierter Rücken nach außen und endet in einer leicht aufgebogenen sattelartigen Stufe. Die Seitenfläche dieser Stufe ist am stärksten sklerotisiert, wird an die am Ansatz des vorderen Tentoriumarmes eingelassene Gelenkgrube gepreßt und kann entlang dieser vor- und rückgleitend bewegt werden.

Die Drehachse der Mandibel verläuft durch das hintere und mittlere Mandibelgelenk, während das vordere Mandibelgelenk als zusätzliche Führung und Druckabstützung dient. Die Ausbildung der Gelenke erlaubt nur einen geringen Öffnungswinkel der Mandibel; bedingt durch die geringe Größe der Nahrungsteilchen müssen die Mandibeln allerdings auch nicht weit geöffnet werden.

Die Bewegung der Mandibel erfolgt durch zwei Gruppen von Muskeln. Zwischen hinterem und mittleren Mandibelgelenk setzen an der Mandibelbasis, also knapp außerhalb der Drehachse, die Abduktoren an. Der stärkere von ihnen (25) entspringt am äußeren Ende der die Kopfkapselrückwand querenden Naht neben den Maxillenmuskeln (6) und (9) und läuft in eine dünne Sehne aus, die neben dem mittleren Mandibelgelenk ansetzt. Vom dahinter liegenden Abschnitt der Mandibelbasis zieht ein flacher Abduktor (25') zum oberen Tentoriumarm (Abb. 22).

Die Adduktion der Mandibel, bei der der flache Mandibelkörper auch gleichzeitig nach unten gedrückt wird, erfolgt durch eine Gruppe wesentlich stärkerer Muskeln. An der unter dem vorderen Mandibelgelenk mit dünnem Schaft ansetzenden Sehnenplatte ziehen mehrere Portionen des cranialen Mandibeladduktors. Die meisten von ihnen entspringen, sich teilweise überkreuzend, am Vertex (MAa, MAb), wobei die der rechten Mandibel aus drei Paaren von Faserbündeln, die der linken bloß aus zwei Paaren bestehen (Abb. 22); das bedeutet, daß der auf den rechten Molaren ausgeübte Zug stärker ist. Dieser reicht auch weiter in den Pharynx und ist zum Nachschieben der Nahrung wichtiger. Zwei weitere Por-

tionen des cranialen Adduktors entspringen an den das Hinterhauptsloch dorsal und lateral einengenden Sehnenplatten der Postoccipitalnaht (MAc, MAd) (Abb. 23, 33).

Die aus dem Mandibelkörper zum breiten vorderen Tentoriumarm ziehenden tentorialen Adduktoren zerfallen in zwei Gruppen. Die kleinere Portion (26a) setzt an der Dorsalwand des Mandibelkörpers an, wobei diese Ansatzstelle von außen am nicht abgedeckten Mandibelabschnitt als mondförmiges mit kurzen Härchen besetztes Feld zu erkennen ist (Abb. 20, 21). Die restlichen Portionen entspringen an der Ventralwand der Mandibel (26b) und an der zwischen Sehnenschaft des cranialen Adduktors und der Mandibelbasis gespannten Sehnenplatte (26c) entlang zum Außenrand der Mandibel parallel laufenden Linien. Dabei wird ebenfalls die Betonung der rechten Mandibel verdeutlicht. Die als Ansatzstelle für (26c) dienende Sehnenplatte reicht rechts wesentlich weiter entlang des Sehnenschaftes nach hinten. An ihr setzen zwei Portionen (26c) an, während an der schmäleren linken Sehnenplatte nur eine Portion ansetzt (Abb. 22, 23, 27).

Alle Muskelansatzstellen liegen innerhalb der Außenkante der Mandibel, so daß ein muskelfreier schmaler und stark depresser Abschnitt (MdLa) am Mandibelkörper gebildet wird, der funktionell gesehen auch andere Bedeutung hat. Er ist der Seitenteil des Kopfschildes und morphologisch vergleichbar mit anderen Differenzierungen der Lateralkante der Mandibel bei Ephemeriden-Larven (Strenger 1973) (Abb. 20, 21, 33, 34, 36).

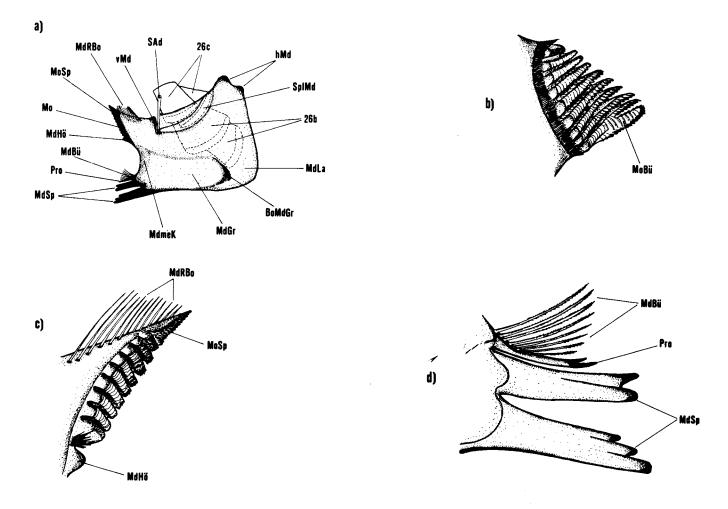


Abb. 27. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Mandibeln — Ventralansicht und Details: a) Ventralansicht der rechten Mandibel: der craniale Adduktor wurde mit Ausnahme seines Sehnenschaftes entfernt, ebenso der zum Hypopharynx ziehende Muskel 29. Dargestellt sind: Skelettstrukturen der Mandibel, Muskelansatzstellen an der Ventralseite des Mandibelkörpers. b) Molarfläche der linken Mandibel — Blickwinkel von schräg rechts hinten. c) Molarfläche der rechten Mandibel — Blickwinkel von schräg links vorne. d) Mandibelspitzen, Prostheka und Mandibelbürstehen der rechten Mandibel.

Der Kontakt zwischen Molaren und Hypopharynxspitze wird von einem Muskel (29) hergestellt, dessen Fasern am kurz bedornten Hügel am Mandibelkörper entspringen und sich rasch zu einer langen dünnen Sehne (S29) vereinigen, die zwischen der Adduktorsehne und dem vorderen Mandibelgelenk aus dem Mandibelkörper austritt und zum Mundwinkel zieht (Abb. 22, 23).

Die verhältnismäßig kleinen Mandibelmolaren (Mo) liegen von einem starken Skelettrahmen umgeben am Ende des beim vorderen Mandibelgelenk beginnenden Rückens. Sie sind asymmetrisch gebaut und umgreifen einander wechselseitig, wobei die freien Enden der Lamellen des linken Molaren den rechten vorne etwas abdecken, während die Spitze des rechten Molaren hinter dem linken in den Pharynx reicht (Abb. 22). Die Streichrichtung der Molaren weist von vorne unten schräg nach oben hinten, die Querlamellen stehen dazu annähernd normal und passen bei Mandibelschluß genau ineinander. Als zusätzliche Führung bei Schluß der Molaren dient ein Skeletthöcker an der Basis des rechten Molaren (MdHö). In der Grube zwischen diesem und der ersten Lamelle stehen einige kurze Dornen, die mit den freien Enden der untersten Lamellen des linken Molaren (MoBü) in Kontakt gebracht werden können (Abb. 27).

Die im Umriß spitz-elliptische rechte Molarfläche ist in neun deutliche Lamellen gegliedert, die in die mit Papillen besetzte weich-elastische Spitze des Molaren (MoSp) übergehen. Entlang der dem Pharynx zugewandten Seite entspringen außerdem einige lange Borsten (MdRBo), die ebenfalls Nahrung in den Pharynx weiterschieben. An ihrem dorsalen Ende beginnen die Lamellen zunächst als Wülste, die sich ventrad in Querrippen und Papillen auflösen, wobei ihre Strukturierung jedoch wesentlich einfacher ist als die bei Siphlonurus (Abb. 27c). Der linke Molar hat nahezu rechteckigen Umriß und ist in zehn Lamellen gegliedert, von denen die erste, von dorsal beginnend, ein ungegliederter Wulst ist, während die folgenden Lamellen immer weiter mit elastischen gezähnten Spitzen über den Rahmen des Molaren hinaus nach vorne ragen und immer stärker von Querrillen durchzogen werden. Die beiden letzten Lamellen verschmelzen teilweise miteinander und bilden einen elastischen beidseitig gefiederten Lappen (MoBü). An der Ventralseite ist der den Molaren umgebende Skelettrahmen mit kurzen Borsten besetzt, die nach oben an Länge zunehmen und schließlich eine Manschette um die erste als Wulst erscheinende Lamelle bilden (Abb. 27b).

Der zweizinkige Spitzenteil der Mandibel (MdSp) ist nach unten geneigt und hat durch das in der Labrumbeborstung ausgesparte Fenster Kontakt mit der Unterlage, kann also auch in geringem Ausmaß zum Abkratzen von Nahrungsteilchen verwendet werden (Abb. 33, 34, 36). Die Bedeutung dieser Funktion steht aber weit hinter der der übrigen Mundteile zurück. Die vordere Spitze endet in einer gegen die Unterlage offenen Schaufel mit rechts drei und links vier höckerartigen Zähnen. Die knapp dahinter befindliche zweite Spitze endet spachtelförmig mit rechts zwei und links drei flachen Zähnen. Dieser eng aufliegend und an der Basis auf kurze Strecke mit ihr verschmolzen ist beidseitig eine deutliche in zwei spitze Zacken auslaufende Prostheka (Pro) zu erkennen. An ihrer Basis entspringen ca. zehn lange zart gefiederte Haare (MdBü) und bilden einen nach hinten weisenden Fächer (Abb. 27d).

Die mediane Partie des Mandibelkörpers zwischen Molarteil und Mandibelspitzen wird zu einer flachen mondförmigen Platte zusammengepreßt (MdmeK), die genau zwischen Superlingua und Epipharynx gelegt wird und in ihrem Kantenverlauf bei Mandibelschluß der äußeren Begrenzung des Epipharynxpolsters entspricht. Dieser wird an den Hypopharynxkörper gepreßt und dichtet die Molarteile von vorne gesehen völlig ab. Die mondförmigen Platten sind somit eine weitere der Abdichtung des Mundraumes dienende Struktur an der Mandibel (Abb. 22, 27a).

Die erste Maxille

Unter allen Mundteilen fällt die erste Maxille durch ihre Größe, Sklerotisierung und Muskulatur sowie durch ihre starke Behaarung besonders auf und drängt die in den meisten anderen Fällen dominanten Mandibeln in den Hintergrund (Abb. 23, 36). Funktionell gesehen ist sie auch das wichtigste Element zur Aufnahme und Weitergabe der Nahrung; sie wird direkt mit dem Substrat in Kontakt gebracht, bürstet Teilchen von der Unterlage ab und gibt sie an die übrigen Mundteile weiter. Die erste Maxille besteht aus einem klobigen rechteckigen Element, zusammengesetzt aus Cardo (Ca), Stipes (Sti) und Lade (La), die gegeneinander kaum bewegt werden können, und einem seitlich am Stipes ansetzenden gut beweglichen Maxillarpalpus (PMx₁) (Abb. 24, 28). Sie wird nicht gänzlich vom Kopfschild abgedeckt, sondern ragt

etwas aus der vom Mandibelrand und der Occipitalnaht gebildeten lateralen Kopfkontur; ihre schmale Seitenfläche ist gleichzeitig die seitliche Begrenzung des Kopfschildes (Abb. 20, 21), ihre kräftig entwickelte Ventralwand ist wesentlich an der Bildung des ventralen Abschlusses des Kopfschildes beteiligt (Abb. 33, 34).

Die dreieckige Cardo besteht aus einer schmalen Dorsalwand und einer größeren ausgebuchteten Ventralwand, die beide entang eines nach hinten gebogenen Grates aneinander stoßen. Median endet die Ventralwand in einer starken Skelettleiste (CaLei), deren oberes Ende zu einem in der Dorsoventralen verlaufenden Wulst verdickt wird (Abb. 28, 33). Am Kopfskelett befindet sich als entsprechender Gelenkspartner im Bereich des Ansatzes der hinteren Tentoriumarme und ventralen Postocciputflügeln eine stark sklerotisierte Rinne, die den Wulst am proximalen Ende der Cardo umgreift und im obersten Abschnitt zu einer kleinen Pfanne erweitert wird (Abb. 24, 25, 33, 38). Das dermaßen gestaltete Cardo-Kopfkapsel-Gelenk (CaG) ist ein Scharniergelenk mit zusätzlicher Druckabstützung nach oben; es erlaubt ein Einund Ausschwenken der ersten Maxille unter gleichzeitigem Anpressen derselben an die Unterlage. Als das am meisten druckbeanspruchte Gelenk ist es auch dementsprechend kräftig gebaut und abgestützt (Abb. 39).

Entlang der Außenkante der dreieckigen ventralen Skelettplatte der Cardo setzt der Stipes breit an, wobei es nur außen zur Ausbildung einer deutlicheren Gelenkstelle kommt. Die Druckabstützung zwischen dieser breiten Drehachse und dem Cardo-Kopfkapsel-Gelenk erfolgt einerseits durch die Cardoleiste, andererseits durch den Grat zwischen Dorsal- und Ventralwand der Cardo. Im zwischen diesen Abstützungen gelegenen bauchigen Abschnitt der Cardo-Ventralwand setzt der zum Tentorium ziehende mächtige Cardo-Adduktor (7) an (Abb. 25, 28, 33). Von der schmalen Dorsalwand der Cardo wird im proximalen Abschnitt eine trapezförmige Skelettplatte abgegliedert, die als Ansatzstelle des zur Postgena ziehenden Cardo-Abduktors dient. Dieser Muskel besteht aus zwei Portionen, wobei der mediane dünnere Strang (6a) in der kleinen Delle der Postgena oberhalb des Cardo-Kopfkapsel-Gelenkes inseriert, während die Fasern der wesentlich stärkeren flachen Portion (6) in der großen Grube an der Postgena entspringen (Abb. 23–25, 28).

Das zentrale und größte Element der ersten Maxille, der Stipes, besteht aus einer von der Cardo durch eine schräg verlaufende Naht abgetrennten stärker sklerotisierten Ventralwand, einer von dieser entlang einer deutlichen Naht (StiN) umgeknickten Seitenfläche und einer schwächer ausgeprägten Dorsalwand. Am vorderen Ende der schräg nach unten geneigten Seitenfläche entspringt der Maxillarpalpus, Dorsalsowie Ventralwand gehen in die Lade über, die nur als breit am Stipes ansetzende Verlängerung desselben anzusehen ist (Abb. 24, 28, 33, 34).

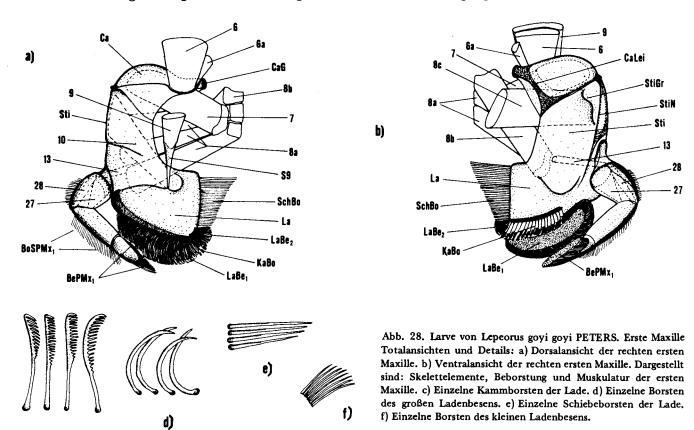
Die Bewegung des Stipes, und damit eigentlich die der gesamten ersten Maxille, erfolgt durch eine Gruppe von Muskeln, die bei Lepeorus sogar die Mandibeladduktoren an Masse übertreffen. Während der Cardo-Adduktor (7) schräg nach vorne zieht und die nach oben gebogenen Ränder des Tentoriumkörpers und den Beginn der oberen Tentoriumarme als Ansatzfläche verwendet, inserieren zwei Portionen der Stipes-Adduktoren am Tentoriumkörper und an der von diesem abgefalteten kielförmigen Sehnenplatte. Die Fasern der dorsal gelegenen stärksten Portion (8a) setzen am Stipes entlang der Naht zwischen Seitenund Ventralwand an und konvergieren gegen das Tentorium. Am hintersten Abschnitt des Tentoriumkörpers entspringt eine weitere Portion (8b) und zieht unterhalb von (8a) und (7) schräg nach vorne zur Stipes-Ventralwand (Abb. 23—25, 28). In der hinteren äußeren Ecke ist die Ventralwand des Stipes leicht eingedellt; der Innenrand der dadurch entstehenden Grube (StiGr) ist stark sklerotisiert und als Sehnenplatte eingefaltet. Von dieser zieht die dritte am tiefsten gelegene Portion (8c) gerade zur Mitte zum breiten ventralen Postocciputflügel (Abb. 25, 28, 33). Die Stipes-Adduktoren bewirken bei ihrer Kontraktion nicht nur ein Einschwenken der Maxille, sondern pressen sie gleichzeitig an die Unterlage.

Die kurze und breite im Umriß dreieckige Lade wird dorsal durch eine querverlaufende, ventral durch eine weit nach vorne gebogene Naht vom Stipes abgegrenzt (Abb. 28). Am medianen Ende der dorsal liegenden Naht setzt eine dünne sich nach hinten erweiternde Sehne (S9) an, die den Ladenmuskeln als Ansatzstelle dient. An ihrer Außenseite setzt der breite Ladenadduktor (10) an, der zur Seitenwand des Stipes zieht, wo er zwischen Cardo-Stipes-Gelenk und Ansatz des Maxillarpalpus entspringt. Bei Kontraktion dieses Muskels wird die Lade nur geringfügig durch Verbiegen des Skelettes gegen den Stipes abgewinkelt. Um dabei ein zu starkes Einknicken der Stipes-Dorsalwand zu verhindern, ist letztere in der Mitte durch eine querverlaufende Einschnürung versteift (Abb. 24, 28). An der Quernaht der Kopfrückwand entspringt oberhalb des Cardo-Abduktors der breite und flache craniale Laden-Adduktor (9), dessen

c)

Fasern nach vorne konvergierend am caudalen Ende der Sehne (S9) ansetzen. Die Kontraktion dieses Muskels bewirkt, bedingt durch die geringe Bewegungsmöglichkeit der Lade gegen den Stipes, in erster Linie das Einschwenken des gesamten Stipes-Laden-Komplexes gegen die Cardo und damit den Rückzug der Lade (Abb. 22–24, 28).

Trotz der mächtig entwickelten Muskulatur ist die Bewegungsfreiheit der ersten Maxille gering; für den Erfolg bei der Nahrungsaufnahme ist allerdings auch die Erzeugung von Druck auf die Unterlage zum Abbürsten der Algen von größerer Bedeutung als weitausholende Bewegungen.



Entsprechend der Vorrangstellung der ersten Maxille ist die Beborstung der Lade und des Maxillarpalpus am stärksten ausgeprägt. Dorsal- und Ventralwand der Lade konvergieren gegen die Mitte und
enden in einer parallel zur Kopflängsachse verlaufenden geraden Kante. Entlang dieser medianen Begrenzung ist eine Reihe gerader Borsten angeordnet, die zwischen Hypopharynxkörper und Superlingua schräg
nach oben streichen und die dort angereicherte Nahrung auf den Hypopharynx schieben. Caudad nehmen
diese Schiebeborsten (SchB) gleichmäßig an Länge zu, so daß sich die längsten und am weitesten hinten
gelegenen Borsten bei Adduktion der Maxillen an der Hypopharynxspitze berühren und so die Nahrung in
Reichweite der Molaren bringen (Abb. 22–24, 28, 36).

Der vordere vom Palpusansatz schräg zur Mitte verlaufende Bereich der Lade ist stark sklerotisiert; an der Ventralseite kommt es dabei zur Ausbildung einer länglichen besonders starken Skelettplatte. Zwischen dieser und der Vorderkante der Lade, gleichsam in einem druckfesten Rahmen eingebettet, entspringen viele Reihen langer gekrümmter Borsten, die so dicht stehen, daß sie einen einheitlichen geschwungenen Besen bilden. Dieser große Ladenbesen (LaBe₁) löst Nahrung von der Unterlage ab beziehungsweise übernimmt vom Maxillarpalpus bereits abgelöste Partikel und kehrt sie zur Mitte (Abb. 22–24, 28, 33, 34, 36). Parallel zur oben genannten Skelettplatte an der Basis des großen Ladenbesens zieht ein weiteres schmales Skelettband von der Spitze der Lade bis zur Mitte ihrer Ventralwand. Entlang dieser Versteifung entspringt eine Reihe besonders strukturierter Borsten mit von außen nach innen immer

stärker gekrümmten und nach unten gerichteten Kämmen am distalen Ende. Diese Kammborsten (KaBo) streichen beim Einklappen der Maxillen über die Randbeborstung der Paraglossae und kämmen sie aus. Als Rechen zum Abkratzen der Nahrung von der Unterlage dürfte ihnen weniger Bedeutung zukommen. Bei fixierten Tieren liegen sie meist eng an die Paraglossae geschmiegt, ihr geringer Aktionsradius erlaubt ihnen nur wenig Substratkontakt (Abb. 24, 28, 33–37).

An der Spitze der Lade, etwas auf die Dorsalseite verschoben, ist die kurze Ansatzlinie eines weiteren Borstenbüschels zu finden, das sich aus geraden zur Mitte auffächernden dichtstehenden Haaren zusammensetzt. Dieser kleine Ladenbesen (LaBe₂) überdeckt den Übergang zwischen großem Besen und den Schiebeborsten und liegt außerdem über dem medianen Ende der Kammborstenreihe. Bei Adduktion der Maxille streicht er über das auffallende Borstenfeld an der Dorsalseite der Paraglossa (BoPGI) und kämmt es aus (Abb. 24, 28, 36).

Das proximale Glied des dreigliedrigen Maxillarpalpus setzt am Vorderende der nach unten geneigten Seitenwand des Stipes an, wobei dieser Ansatz bei oberflächlicher Betrachtung wesentlich breiter erscheint, als er tatsächlich ist. Diese Täuschung erklärt sich daraus, daß sich das breite zunächst stark sklerotisierte erste Palpusglied am proximalen Ende plötzlich verjüngt und in einem nach hinten gerichteten löffelförmigen Fortsatz endet, der geringer sklerotisiert und mit dem Stipes elastisch verbunden ist. Im Stipes entspringt neben dem Muskel (8b) ein schwacher Adduktor (13) und zieht zum Vorderende dieses Ansatzes. Ein Abduktor konnte nicht gefunden werden; er ist auch nicht nötig, da er durch Eigenelastizität des Skelettes sowie durch Turgoränderungen funktionell ersetzt werden kann (Abb. 24, 25, 28, 33).

Diese eigentümlichen Verhältnisse sind aus der Funktion des Maxillarpalpus zu verstehen. Der distale Palpusabschnitt ist gut beweglich und wird gegen die Lade eingeschwenkt, während das proximale Glied nur als laterale Verlängerung des Stipes dient und die nach außen verlagerte Drehachse für den beweglichen Arm liefert. Seine eigene Bewegung ist demgemäß von geringer Bedeutung, eine Gelenksbildung gegen den Stipes kann unterbleiben. Der Muskel (13) ist aufgrund seiner Zugrichtung ein eindeutiger Adduktor und fixiert bei Kontraktion zusätzlich die elastische Verbindung zwischen erstem Palpusglied und Stipes.

Außer seiner Funktion als seitliche Verlängerung des Stipes dient das erste Palpusglied als Träger der starken Muskulatur, die am zweiten Glied ansetzt. Die Bewegung des aus den beiden distalen Palpusgliedern bestehenden Armes ist von größter Bedeutung; dieser ist nämlich das am weitesten reichende Element zum Heranbürsten der Nahrung. Entlang einer Verjüngungszone im ersten Palpusglied entspringen dorsal wie ventral die Fasern des mächtigen Adduktors (27), die den wesentlich schwächeren außen im Palpus verlaufenden Abduktor (28) umgreifen und gegen das proximale Ende des zweiten Palpusgliedes konvergieren. Das vom zweiten Glied deutlich abgegrenzte dritte Palpusglied wird von keinem eigenen Muskel bewegt (Abb. 24, 25, 28, 33).

Vom proximalen Glied bis zum distalen Ende des zweiten Gliedes zieht ein Saum aus langen geraden dorsad gerichteten Borsten (BoSPMx₁), der funktionell dem Borstensaum entlang der Außenkante der Mandibel und dem entlang der Vorderkante des Labrums entspricht und ebenfalls als Strömungsschirm dient. An der Naht zwischen zweitem und dritten Palpusglied geht er in eine Borstenmanschette über, die das distale Glied von vorne zum Teil abdeckt (Abb. 20, 21, 28, 34, 36). An der Ventralseite und über die Spitze des dritten Gliedes hinausreichend bilden dicht stehende Haare den Besen des Maxillarpalpus (BePMx₁). Die distal stehenden Haare sind zunächst lang und gekrümmt sowie elastisch beweglich, die proximal stehenden werden allmählich kürzer und sind gerade ausgerichtet sowie steifer. Die Borstenqualität sowie die Streichrichtung des Ladenbesens und des Palpusbesens stimmen überein, so daß der Palpus Material an die Lade weitergeben kann (Abb. 22–24, 28, 33, 37).

Die zweite Maxille, Labium

Funktionell gesehen ist die aus den üblichen Elementen aufgebaute zweite Maxille eine Klappe, die den Mundraum von unten abschließt und abdichtet (Abb. 33, 34). Da sie dabei der Unterlage dicht anliegt und sich außerdem im Strömungsschatten befindet, wird sie mechanisch wenig beansprucht und ist deshalb schwach sklerotisiert und wird nur von dünnen Muskelsträngen bewegt.

Das Postmentum (PoM) ist eine flache Skelettplatte mit zwei länglich-schmalen proximalen Fortsätzen, die mit dem Postocciput unbeweglich verschmolzen sind, wobei ihr Ansatz am Postocciput als stärker sklerotisierte Stelle deutlich zu erkennen ist. Diese Fortsätze liegen in der Ebene der schräg

nach vorne geneigten Kopfkapselrückwand, divergieren etwas nach unten und stellen funktionell gesehen eine Verlängerung derselben dar (Abb. 33). Unter Einschluß eines Winkels von ca. 120° knicken sie schließlich nach vorne in eine einheitliche ventrale Skelettplatte um und sind an dieser Stelle zusätzlich mit den tiefstgelegenen Postocciput-Flügeln verbunden (Abb. 25, 29). Auf diese Weise entsteht unter Einbezug von Tentorium und Postocciput ein Skelettrahmen, durch den das Nervensystem drucksicher aus der Kopfkapsel austritt und durch den auch die ventralen Kopf-Thorax-Muskeln (35) ziehen, die bei Kontraktion den Kopf an die Unterlage pressen (Abb. 33). Die Ventralwand des Postmentums knickt beidseitig in schmale nach oben und dann zur Mitte weisende Skelettleisten um, so daß zwei nach vorne divergierende Rinnen entstehen, in denen die für das Auf- und Abklappen des Praementums (PrM) verantwortliche Muskulatur zum Postocciput zieht (Abb. 25, 29).

Etwas oberhalb des distalen Randes des Postmentums setzt entlang einer deutlichen Labialnaht (LabN) das wesentlich kleinere im Umriß ungefähr quadratische Praementum an. Das starr mit der Kopfkapsel verbundene Postmentum liefert die Drehachse für die vom Praementum gemeinsam mit seinen Anhängen gebildete bewegliche Klappe. Diese Drehachse liegt etwas hinter dem distalen Ende des Postmentums, das mit einer Skelettfalte das Praementum an dieser Stelle untergreift und somit eine Sperre beim Öffnen der Klappe bildet (Abb. 33). Außerdem laufen die proximalen lateralen Enden des Praementums in zwei nach hinten weisende stärker sklerotisierte Höcker aus (Abb. 25, 29), die beim Einklappen des Praementums an die dorsalen Skelettleisten des Postmentums stoßen und ebenfalls als Sperre dienen; die Bewegungsfreiheit der Klappe wird also nach beiden Richtungen stark eingeschränkt.

Innerhalb der Höcker am Praementum ziehen zwei Skelettspangen, die Suspensorien (Sus), nach oben und verbinden die Hypopharynxbasis mit der zweiten Maxille (Abb. 25, 31). Die konkave Hypopharynx-Ventralwand ist außerdem noch teilweise mit der beidseitig abgeschrägten Dorsalwand des Praementums verschmolzen. Die äußere Begrenzung dieser Verschmelzungszone, in Abb. 25 mit X bezeichnet, ist ein die Basis der Suspensorien verbindender nach vorne weisender Bogen, der die Ansatzstellen der Palpusmuskulatur und der Praementum-Adduktoren umgreift. Die außerhalb und vor dieser Linie gelegene Dorsalwand des Praementums sowie die Ventralwand des Hypopharynx liegen einander dicht auf, bleiben jedoch morphologisch voneinander getrennt. Durch die teilweise Verschmelzung von Hypopharynx und

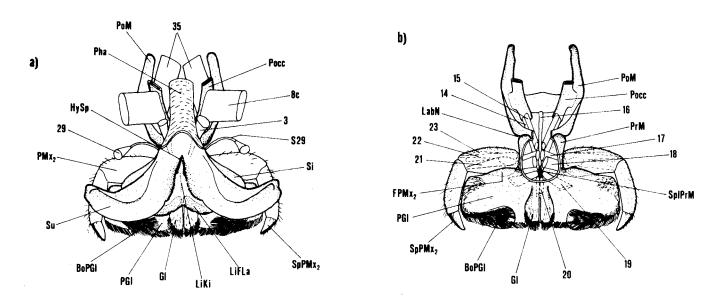


Abb. 29. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Zweite Maxille und Hypopharynx in Totalansichten: a) Dorsalansicht der zweiten Maxille und des mit der Dorsalwand des Praementums teilweise verschmolzenen Hypopharynx: der vordere Abschnitt des Pharynx wurde ebenso wie die vordersten Postocciput-Flügel lagerichtig eingetragen. Dargestellt sind: Lagebeziehungen zwischen zweiter Maxille und Hypopharynx, am vordersten Postocciput-Flügel entspringende Muskulatur. b) Dorsalansicht der zweiten Maxille: der Hypopharynx wurde entfernt und die Dorsalwand des Praementums geöffnet, die Anhänge des Praementums sind durchsichtig gedacht. Dargestellt sind: Strukturierung und Muskulatur der zweiten Maxille, von den Anhängen des Praementums gebildete ventrale Verschlußklappe der Mundhöhle.

Praementum wird einerseits der enge funktionelle Zusammenhang zwischen Hypopharynx und zweiter Maxille verdeutlicht, andererseits wird durch die Bildung einer Verschmelzungszone eine verstärkte Muskelansatzstelle geschaffen. In der Mitte der ebenfalls konkaven Ventralwand des Praementums ist eine in der Längsrichtung verlaufende ovale Grube (GrSplPrM) eingefaltet, die als wichtige Muskelansatzstelle dient (Abb. 25, 29, 33, 34, 36).

Die Bewegung des Praementums erfolgt durch annähernd gleich starke antagonistische Muskelgruppen. Vom distalen Ende des ventralen Postocciput-Flügels konvergieren zwei Paare schmaler Muskelstränge nach vorne. Die dorsal verlaufenden Adduktoren (15) setzen an der gemeinsam von Hypopharynx und Praementum gebildeten Skelettplatte an, während die ventral verlaufenden Abduktoren (14) zum Hinterende der in der Praementum-Ventralwand eingefalteten Sehnenplatte ziehen, wo sie gemeinsam mit einem unpaaren schmalen median verlaufenden Abduktor (16) ansetzen, der am Postmentum entspringt. Die genannte Muskulatur ist schwach entwickelt und bewirkt bei Kontraktion nur geringe Lageveränderungen der Ventralklappe, die durch Eigenelastizität der Labialnaht normalerweise gerade in Verlängerung des Postmentums gehalten wird (Abb. 25, 29, 30).

Diese den Mundraum abschließende Ventralklappe wird von den Anhängen des Praementums gebildet, die es an Größe weit übertreffen; Labialpalpen (PMx₂), Glossae (Gl) und Paraglossae (PGl) können dicht aneinander gepreßt werden, so daß eine einheitliche querliegende nahezu rechteckige Platte entsteht (Abb. 25, 29, 33). Am distalen Rand des Praementums setzen Glossae und Paraglossae ohne deutliche dorsale Abgrenzung an. Die länglichen Glossae sind eher klein und dachartig aufgerichtet, so daß sie von unten genau passend an das konkave distale Ende des Hypopharynxkörpers geklappt werden können. Mit ihren Spitzen erreichen sie dabei das in der Labrumbeborstung ausgesparte Fenster, durch das die Mandibelspitzen mit dem Substrat in Kontakt gebracht werden können, und bilden dessen hintere Begrenzung (Abb. 33, 34).

Die wesentlich größeren querrechteckigen Paraglossae überragen das Praementum seitlich um mehr als das Doppelte, kommen unter die Laden der ersten Maxillen zu liegen und verlaufen daher in deren Streichebene. In der Mitte untergreifen sie die Glossae und decken sie teilweise ab. Die ventrale Abgrenzung jeder Paraglossa vom Praementum erfolgt durch eine deutliche schräg verlaufende Naht, die gegen die Mitte zu einem Wulst verstärkt ist und als Drehachse dient. Am Vorderende der Sehnenplatte im Praementum inserieren zwei zarte eng nebeneinander liegende Muskeln (20), die dorsal an der Basis der Glossae ansetzen und sie bei Kontraktion aufklappen, während von den Seiten der Sehnenplatte stärkere Muskeln (19) zur Basis der Paraglossae ziehen und diese anheben können. Als antagonistische Kräfte wirken in beiden Fällen Eigenelastizität und Turgor (Abb. 25, 29, 30, 33, 34).

Glossae und Paraglossae sind entlang ihrer vorderen und seitlichen Begrenzung dicht mit schräg zur Mitte gerichteten leicht gekrümmten Borsten besetzt. Während die Glossae auf ihrer Dorsalseite nur

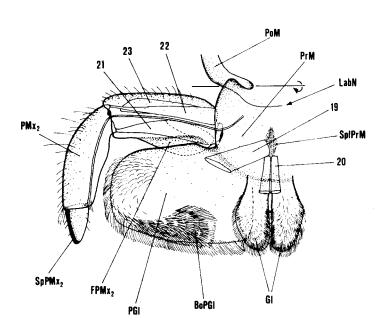


Abb. 30. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Zweite Maxille – Details. Dargestellt sind: Skelettstrukturen und Beborstung der von den Labialpalpen, den Glossae und Paraglossae gebildeten ventralen Verschlußklappe der Mundhöhle.

schütter behaart sind, fällt auf jeder Paraglossa ein nahe ihrer Vorderkante gelegener Polster aus geraden mediad gerichteten Borsten (BoPGl) auf; dieses Borstenfeld hat enge funktionelle Beziehung zum kleinen Besen der Lade (Abb. 24, 25, 29, 30, 36).

Hinter den Paraglossae setzen am Praementum die dreigliedrigen Labialpalpen an. Aus ihrer geringen Sklerotisierung, Größe und Behaarung, sowie aus ihrer Form, die sich gänzlich an die benachbarte Kontur der Paraglossae angleicht, kann man schließen, daß ihre Hauptfunktion in der Beteiligung an der Ausbildung der Ventralklappe liegt. Nur das kleine dritte Palpusglied, die Palpusspitze ($SpPMx_2$), könnte in funktionellen Zusammenhang mit den Borsten der ersten Maxille gebracht werden. Seine Außenkante ist nämlich im Vergleich zum übrigen Labium stärker sklerotisiert und dürfte zum Ordnen und Zurechtlegen der Ladenbürsten verwendet werden (Abb. 30, 33 – 37). Das proximale Palpusglied bilded ähnlich wie bei Siphlonurus eine muskelfreie Falte ($FPMx_2$), die bei völliger Adduktion des Palpus unter die Paraglossa geschoben wird und dadurch die abdichtende Wirkung des Labiums erhöht (Abb. 25, 29, 30, 33).

Der Labialpalpus ist an seiner Ansatzstelle am Praementum stark verengt und weist im ventralen Bereich dieser Einschnürung eine punktförmige Verstärkung auf, um die er bewegt werden kann. Vor dem Ansatzpunkt der Praementum-Adduktoren entspringen zwei Paare flacher Muskeln, die zu den Labialpalpen ziehen und an der deutlichen Einschnürung an der Palpusbasis ansetzen. Die außen und weiter hinten liegenden sind ihrer Zugrichtung nach Abduktoren (17), die innen und weiter vorne verlaufenden sind Adduktoren (18). Die Funktion beider Muskelpaare dürfte jedoch eher in der Fixierung des proximalen Palpusgliedes in einer dem Hinterrand der Paraglossa dicht angelegten Stellung liegen, wodurch die der Abdichtung des Mundraumes dienende Ventralklappe stabilisiert wird.

Dasjenige Element der zweiten Maxille, das am besten bewegt werden kann und auch die stärkste Muskulatur aufweist, ist das zweite Glied des Labialpalpus mit dem von ihm deutlich getrennten Spitzenglied. Seine vom ersten Glied überdeckte Basis läuft in zwei kurze Sehnen aus. An der innen in der Beuge gelegenen setzt der Adduktor (21) an und zieht zum proximalen Ende des ersten Palpusgliedes, während der dazu parallel verlaufende etwas schwächer ausgebildete Abduktor (22) an der außen gelegenen Sehne ansetzt (Abb. 30). Die durch zwei deutliche Gelenkspunkte verlaufende Drehachse des zweiten gegen das erste Palpusglied liegt dem Abduktor näher; aus der sich daraus ergebenden günstigeren Hebelwirkung und aus der stärkeren Ausbildung des Adduktors ergibt sich, daß die wichtigere Bewegung des Labialpalpus das Einklappen gegen die Paraglossa unter Bildung der Ventralklappe ist, und nicht wie man eventuell aus der stärkeren Sklerotisierung des Außenrandes der Palpusspitze schließen könnte, das Ausklappen der Spitze. Auch bei Lepeorus verläuft ein Muskel (23) im ersten Palpusglied vom proximalen zum distalen Ende und bewirkt bei Kontraktion Turgoränderungen durch Verbiegen des Skelettes. Die Palpusspitze kann nicht durch Muskulatur bewegt werden (Abb. 25, 29, 30).

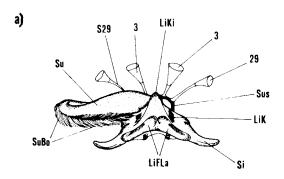
Der Hypopharynx

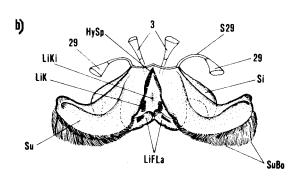
Der gut entwickelte aus einem zentral gelegenen Hypopharynxkörper, der Lingua (Li), und paarigen mächtigen Superlinguae (Su) bestehende durchwegs weichhäutige Hypopharynx nimmt eine zentrale Stellung unter allen Mundgliedmaßen ein (Abb. 23). Während die übrigen Mundteile auf- und abgeklappt beziehungsweise aus- und eingeschwenkt werden, beschränkt sich die Bewegung des Hypopharynx einerseits auf die passive Mitbewegung mit der zweiten Maxille, mit der er eng verbunden ist, andererseits auf die nur geringe aktive Bewegung durch zwei Muskelpaare und durch Anderungen des Turgors. Dementsprechend ist er auch nicht direkt an der Nahrungsaufnahme beteiligt, sondern dient mit seinen distalen Abschnitten der Abdichtung des Mundraumes, sein proximaler Teil hingegen ist der Endpunkt des Nahrungstransportweges vor Übernahme der Nahrung durch die Molaren.

Die Lingua erscheint im Querschnitt dreieckig. Ihre konkave Ventralwand liegt nur im vorderen und seitlichen Bereich der Dorsalwand des Praementums frei auf, im caudalen Abschnitt verschmilzt sie mit derselben zu einer einheitlichen Skelettplatte. Die Seitenwände der Lingua sind dachartig abgeschrägt und enden in einem in der Längsrichtung verlaufenden abgerundeten Kiel (LiKi), der seinen höchsten Punkt noch vor der Hypopharynxspitze (HySp) erreicht und bei Schluß der Mundteile an den Epipharynx stößt und dabei die Molaren nach vorne völlig abschirmt (Abb. 31, 36). Am Vorderende wird die Lingua eingebuchtet und bildet einen paarigen schräg nach oben gerichteten Wulst, den Frontallappen (LiFLa). In die Einbuchtung werden die Glossae gelegt; eine undeutliche Stufe jeweils in der

Mitte der Frontallappen zeigt die äußere Begrenzung dieser Bucht an. An beiden Seiten trägt die Lingua noch einen sichelförmig gebogenen nach vorne weisenden weichhäutigen Anhang (Si) (Abb. 23, 24, 29, 31, 32, 36).

Der Hypopharynxkörper ist durchgehend fein behaart, weist jedoch noch zusätzlich besonders ausgeprägte Borstenfelder und Borstenreihen auf. Beidseitig des Hypopharynxkieles, vor allem im Bereich seines höchsten Punktes, kommt es zur Verdichtung der Borsten, ebenso auch an zwei hintereinander liegenden Stellen am Ansatz der sichelförmigen Anhänge. Als zu den Schiebeborsten der Laden kor-





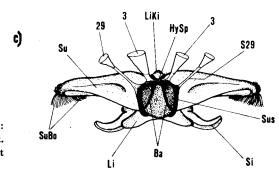
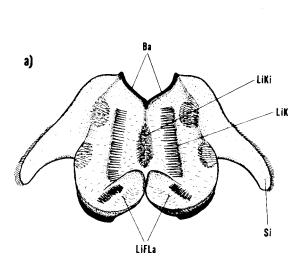


Abb. 31. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Hypopharynx — Totalansichten: a) Frontalansicht des Hypopharynx, die linke Superlingua wurde abgetrennt. b) Dorsalansicht des Hypopharynx. c) Rückansicht des Hypopharynx. Dargestellt sind: Gliederung, Beborstung, Muskulatur und Stützskelett des Hypopharynx.



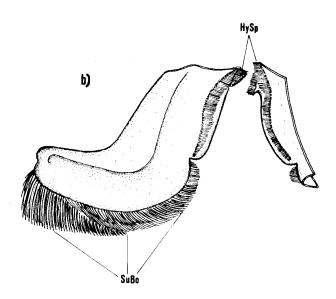


Abb. 32. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Hypopharynx — Details: a) Lingua. b) Superlingua und Hypopharynxspitze. Dargestellt sind: Gliederung und Beborstung der den Hypopharynx aufbauenden Elemente.

respondierende Einrichtung ist an jeder Seitenfläche der Lingua ein in der Längsrichtung verlaufender Borstenkamm (LiK) ausgebildet. An den Frontallappen liegen zwei kleinere Borstenfelder, die mit den Glossae in Kontakt gebracht werden können (Abb. 32).

Die mächtigen Superlinguae liegen als flache Polster zwischen Mandibeln und Laden (Abb. 23, 36). In ihrem proximalen Abschnitt, der mehr weniger in der Kopflängsachse verläuft, liegen sie eng den Seitenflächen der Lingua auf, während sie ab der Mitte nach außen biegen und mit ihren Spitzen bereits nach hinten weisen. Durch einen dorsal verlaufenden Wulst werden die weichhäutigen Superlinguae etwas stabilisiert (Abb. 29, 31, 32). Vom distalen Ende beginnend ist die Vorderkante der Superlingua mit zur Mitte an Länge abnehmenden mediad weisenden Borsten (SuBo) dicht besetzt, wobei die größere Zahl der Borsten schräg nach unten gerichtet ist. Am Übergang vom distalen zum proximalen Abschnitt der Superlingua ist an der Vorderkante eine Einschnürung zu erkennen. An dieser Stelle endet die Randbeborstung aus langen feinen leicht gekrümmten Haaren und geht in einen aus eng stehenden kurzen Borsten gebildeten Kamm über. Die Kämme beider Seiten konvergieren nach hinten, ihre Borsten nehmen an Länge zu und vereinigen sich zur schräg nach links oben weisenden Hypopharynxspitze (Abb. 22, 23, 31, 32, 36).

Die Superlinguae sind weitgehend von der Lingua getrennt. Ihre enge ovale Basis ist stark sklerotisiert. Die außen gelegenen stärker entwickelten Skelettspangen, die Suspensorien (Sus), verbinden die Hypopharynxspitze mit der Basis des Praementums; die innen verlaufenden Basalsklerite (Ba) stützen die dachartig abgeschrägten Seitenflächen der Lingua in ihrem hintersten Abschnitt. Durch diese Skelettbildungen wird der gesamte Hypopharynx in der Dorsoventralen stabilisiert (Abb. 31, 32). An der Dorsalseite des von Suspensorien und Basalskleriten gebildeten Skelettrahmens setzt auch die Muskulatur des Hypopharynx an. In der Mitte entspringt ein Paar asymmetrischer, der linke Muskelstrang ist etwas stärker als der rechte, den Pharynx umgreifender und zur Frons ziehender Muskeln (3); seitlich davon setzen im Mundwinkel mit langen dünnen Sehnen die in den Mandibelkörper ziehenden Muskeln (29) an. Beide Muskelpaare bewirken bei Kontraktion das Anpressen der Hypopharynxspitze an die Molaren und gleichzeitig das passive Einschwenken der Superlinguae. Die Betonung der linken Partie des Muskelpaares (3) erklärt sich aus der schräg nach links verlaufenden Streichrichtung der Hypopharynxspitze und der Molaren (Abb. 23, 24, 31).

Zusammenspiel der Mundgliedmaßen bei der Nahrungsaufnahme

(Abb. 33-37)

Der nach vorne geneigte Kopf wird vom Strömungsdruck, der hiermit die Kopfsenk-Muskulatur wesentlich unterstützt, an die Unterlage gepreßt. Die schmale normal zur Strömungsrichtung stehende Vorderwand des Labrums erzeugt einen Strömungsstau vor dem Kopf. Die reich beborstete Vorderkante der vom Labium gebildeten Ventralklappe sowie die auf gleicher Höhe liegenden Vorderkanten der Superlinguae kommen etwas hinter der ebenfalls reich beborsteten Vorderkante des Labrums zu liegen, so daß ein strömungsfreier Spaltraum freigelassen wird, in dem die ersten Maxillen Material zur Mitte kehren können. In der Mitte ist dieser Raum durch das für die Mandibelspitzen ausgesparte Fenster etwas erweitert. Die Maxillarpalpen sowie die distalen Bereiche der großen Ladenbesen greifen bei maximaler Öffnung der Maxillen seitlich aus dieser Deckung vor. Durch die extrem dichte Beborstung dieser Elemente und durch den von ihrer Muskulatur bei Kontraktion ausgeübten Druck nach unten ist es möglich, daß sie auch bei starker Strömung ohne wesentliche Verluste Nahrung von der Unterlage abkehren können. Die fest an den Steinen haftenden Algen werden von der Strömung nicht mitgerissen; von den dichten Borstenbesen werden sie unter Druck abgelöst und in Richtung Mundöffnung gekehrt, bleiben aber nur solange in den Borsten hängen, solange diese an die Unterlage gepreßt werden. Sowohl Maxillarpalpen wie Laden sind qualitativ gleichwertig beborstet. Beide können direkt Material abbürsten und zur Mitte kehren; der häufiger angewendete Bewegungsablauf dürfte aber so vorsichgehen, daß die Palpen das in ihren Borsten haftende Material an die Ladenbesen übergeben und diese für den Weitertransport in Richtung Mundöffnung zuständig sind. Unter den fixierten Tieren konnten nämlich zahlreiche Exemplare gefunden werden, bei denen die vollständig adduzierten Palpen mit ihren Besenborsten die Borsten der Ladenbesen durchdringen. Dabei wurde außerdem beobachtet, daß die in ihrer Länge nur halb so langen Palpusbesen zwar in jedem Bereich der längeren Ladenbesen Material abstreifen können, die weiter

innen gelegenen Abschnitte aber bevorzugt werden. Eine Weitergabe von Nahrungsteilchen außerhalb des vom Labrum erzeugten Strömungsschattens erscheint auch unwahrscheinlich, da dabei die Palpen leicht angehoben werden müßten und die Strömung die in ihren Borsten haftenden Teilchen mitreissen würde, so daß zu große Verluste bei der Übergabe entstünden.

Während also beim Ablösen sowie bei der Weitergabe der Nahrung an die Laden noch geringe Verluste auftreten können, werden das einmal hinter den Labrumschirm gebrachte Material beziehungsweise die erst in dieser Zone abgekratzten Teilchen ohne weitere Verluste weitertransportiert. Dafür garantiert die optimale gegenseitige Abdichtung der daran beteiligten Elemente und der reichliche Besatz derselben mit korrespondierenden Borstenfeldern. Mit den Borsten der Ladenbesen gleichgerichtet und qualitativ sehr ähnlich sind die Randbeborstungen an den Paraglossae und Superlinguae sowie die Borstenfelder an der Dorsalseite der Paraglossae. An diesen Stellen wird Material beim nächsten Öffnen der Laden abgestreift. Die Kammborsten an der Ventralseite der Laden kämmen bei jeder Adduktion der Maxillen die an den Paraglossae haftenden Teilchen zur Mitte, die kleinen Ladenbesen kämmen gleichzeitig die Borstenfelder an der Dorsalseite der Paraglossae aus. So kommt es zur Anreicherung von Nahrung auf den Glossae und im vordersten Abschnitt des Hypopharynxkörpers sowie in der bereits nach hinten ziehenden Randbeborstung der Superlinguae. Durch Aufklappen der Glossae wird Material auf den Hypopharynx gekippt; die Bedeutung dieses Schrittes steht aber sicher in keiner Relation zu der von Strenger beschriebenen Beteiligung der Glossae am Nahrungstransport bei Palingenia und Ephemera, da sowohl die Glossae wie die sie bewegende Muskulatur zu schwach sind.

Letzte Instanz beim Transport der Nahrungsteilchen in die Reichweite der Mandibelmolaren sind schließlich die Schiebeborsten der Laden. Diese streichen zwischen Hypopharynxkörper und Superlinguae schräg nach oben und schieben die Nahrung auf den Hypopharynxkiel; die hintersten und gleichzeitig längsten Schiebeborsten erreichen dabei die Hypopharynxspitze. Die bis hierher geschobene Nahrung wird von den Molaren übernommen, ausgepreßt, portioniert und in den Pharynx gestopft. Unterstützt werden

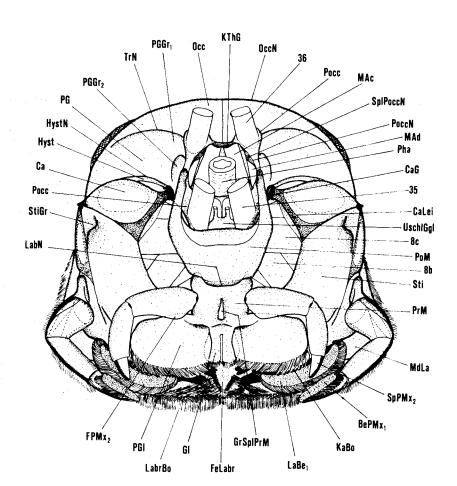


Abb. 33. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Ventralansicht des exartikulierten Kopfes. Dargestellt sind: Lagebeziehungen der Mundteile zueinander, insbesondere der korrespondierenden Borstenfelder an den einzelnen Mundteilen, ventrale Verschlußklappe der Mundhöhle, morphologische Kopfkapselrückwand, Ansatz der zweiten Maxille am Postocciput, Kopf-Thorax-Muskulatur.

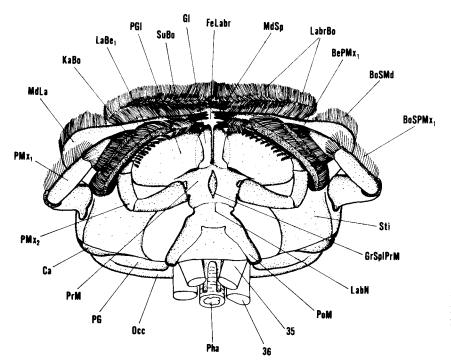
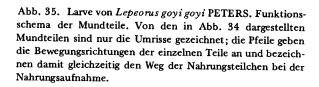
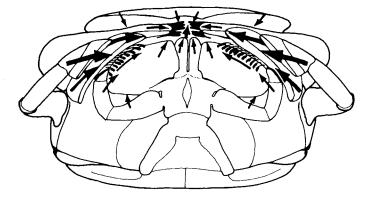


Abb. 34. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Totalansicht des Kopfes von schräg vorne und unten. Dargestellt sind: Lagebeziehungen der Mundteile und der sich an ihren distalen Enden befindenden Borstenfelder zueinander.





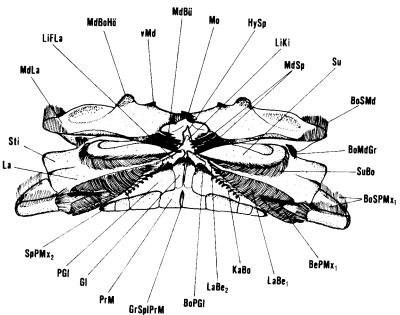
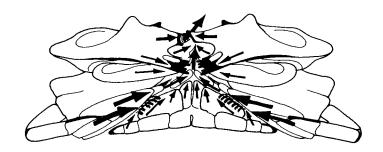


Abb. 36. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Frontalansicht der künstlich in der Dorsoventralen auseinander gespreizten Mundteile: der Clypeo-Labral-Komplex wurde entfernt, ebenso das gesamte Kopfkapselskelett. Dargestellt ist: funktionelle Beziehung der einzelnen Mundteile zueinander.

die Schiebeborsten der Laden von den Mandibelbürstchen, die das im medianen Bereich der Randbeborstung der Superlinguae haftende Material auskehren.

Die Mandibelspitzen können mit der Unterlage in Kontakt gebracht werden und Material abkratzen, das dann von den Laden, Glossae und Paraglossae aufgenommen und weitertransportiert wird. Bedingt durch ihren kleinen Aktionsradius tritt dieser Vorgang allerdings gegenüber der Funktion der übrigen Mundteile an Bedeutung weit zurück. Die kleinen Labialpalpen haben beim Transport der Nahrung keine

Abb. 37. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Funktionsschema der Mundteile. Von den in Abb. 36 dargestellten Mundteilen sind nur die Umrisse gezeichnet; die Pfeile geben ebenso wie in Abb. 35 die Bewegungsrichtungen der Mundteile sowie den Weg der Nahrungsteilchen an.



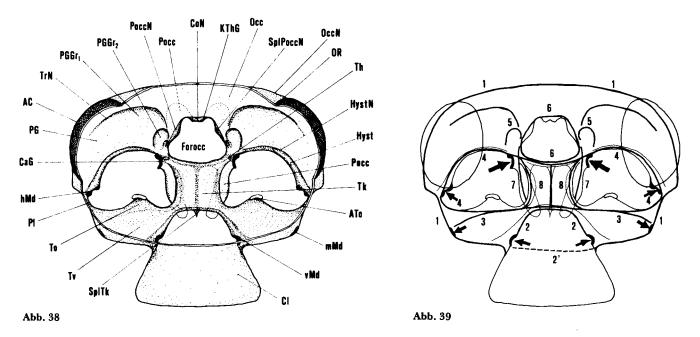


Abb. 38. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Dorsalansicht des Kopfkapselskelettes: das Kopfkapseldach wurde abgehoben, alle Mundwerkzeuge wurden entfernt. Dargestellt sind: vom Tentorium und der morphologischen Kopfkapsel-Rückwand gebildete Ventralseite des Kopfkapselskelettes, Gelenkstellen und Skelettverstärkungen an der Kopfkapsel.

Abb. 39. Larve von Lepeorus goyi goyi PETERS. Schema der Kopfmechanik: Dorsalansicht der durchscheinend gedachten Kopfkapsel, die für die Stabilität der Kopfkapsel wesentlichen Strukturen sind als besonders gekennzeichnete Linien hervorgehoben. Die Pfeile geben die Druckbelastung an den Gelenkstellen an. 1 – Knickkante zwischen Dorsal- und Ventralseite der Kopfkapsel als Verstärkungsrahmen des gesamten Kopfschildes. 2 – Abstützung der vorderen Mandibelgelenke über die aufgebogene Vorderkante des Tentoriums. 2' – Nur ein geringer Teil des Druckes kann vom Gewölbe des Kopfkapseldaches im Bereich zwischen Frons und Clypeus abgefangen werden; es ist keine Epistomalnaht ausgebildet. 3 – Abstützung der mittleren Mandibelgelenke über den Knick zwischen vorderen und oberen Tentoriumarmen und über die Vorderkante des Tentoriumkörpers. 4 – Abstützung der hinteren Mandibelgelenke einerseits über die Pleurostome und über 3, andererseits über die Hypostome, die hinteren Tentoriumarme und den aufgebogenen hinteren Rand des Tentoriumkörpers. Die Abstützung der Cardo-Kopfkapsel-Gelenke erfolgt ebenfalls über den mittleren Abschnitt von 4.5 – Gruben mit verstärkten Rändern als Ansatzstellen für Mandibel- und Maxillenmuskeln. 6 – Umrahmung des Hinterhauptsloches durch die Postoccipitalnaht. 7 – Abstützung der zwischen Post- und Praementum gelegenen Drehachse für die vom Labium gebildete Ventralklappe über die Post-occipitalnaht und die vordersten Postocciput-Flügel. 8 – Verstrebung des Tentoriums in der Körperlängsachse durch die aufgebogenen seitlichen Ränder des Tentoriumkörpers sowie durch die kielförmige Sehnenplatte an der Ventralseite des Tentoriumkörpers.

eigene Aufgabe sondern dienen zur seitlichen Erweiterung der vom Labium gebildeten Ventralklappe. Der als weicher Polster entwickelte Epipharynx wird ausschließlich zur Abdichtung des Mundraumes als Gegenpol zum Hypopharynx verwendet und weist keine spezifischen Strukturen auf, die auf eine Beteiligung am Nahrungstransport schließen lassen.

Mikroskopische Untersuchungen des Darminhaltes haben hauptsächlich Reste von Blaualgen, daneben einzelne Diatomeen und feinste Sandkörner ergeben, jedoch keinerlei tierische Reste oder Reste größerer Pflanzen. Lepeorus kann demnach als monophag bezeichnet werden.

Punktweise Zusammenfassung der Ergebnisse

- 1. Lepeorus-Larven sind an die Lebensweise in rasch fließenden Gewässern angepaßt und haben ihre Mundwerkzeuge zu einem gut funktionierenden Apparat zum Abbürsten von Aufwuchsalgen modifiziert. Daß dieser auch unter den extremsten Bedingungen funktioniert, zeigt der Vergleich mit der zur untersuchten Art Lepeorus goyi goyi Peters nahe verwandten Art Lepeorus thierryi thierryi Peters, die ausschließlich in Wasserfällen vorkommt. Die Mundteile beider Arten sind bis auf einige Proportionsunterschiede übereinstimmend gebaut.
- 2. Der Kopf ist im Zuge der Umgestaltung des gesamten Körpers dorsoventral abgeflacht, die Mundwerkzeuge werden prognath gehalten. Zur Bildung der Dorsalseite des Kopfschildes werden nicht nur die morphologische Dorsalseite der Kopfkapsel, sondern auch die Mandibeln und das Labrum herangezogen. Die Ventralseite des Schildes wird von den ersten Maxillen, dem als einheitliche Ventralklappe ausgebildeten Labium und der nach vorne umgeschlagenen morphologischen Rückwand der Kopfkapsel gebildet.
- 3. Der Kopfschild wird von der Wasserströmung und durch starke Kopfsenkmuskeln um ein paariges Kopf-Thorax-Gelenk an die Unterlage gepreßt. Hinter dem reichlich beborsteten Labrum ensteht dadurch eine strömungsfreie Zone, in der der Nahrungstransport in Richtung Mundöffnung nahezu ohne Verluste möglich ist.
- 4. Bedingt durch die geringe Größe der Nahrungsteilchen und die monophage Lebensweise werden an die Mandibelmolaren nur geringe Ansprüche gestellt; die Bedeutung der Mandibelspitzen als Instrument zum Abschaben von Nahrung ist ebenfalls gering. Dementsprechend sind die medianen Abschnitte der Mandibel klein, ihre Muskulatur und ihre Gelenke sind in ihren Proportionen, bezogen auf die Gesamtmorphologie des Kopfes, schwächer entwickelt als bei anderen Ephemeriden-Larven. Der verhältnismäßig geringe Druck, der bei Mandibelbewegungen in den vorderen Mandibelgelenken wirksam wird, stellt demnach keine hohe mechanische Belastung der Kopfkapsel dar; die Ausbildung einer Epistomalnaht als Druckabstützung kann daher unterbleiben.
- 5. Während die medianen Abschnitte der Mandibel funktionell in den Nahrungstransport miteinbezogen werden, sind ihre lateralen Abschnitte an der Ausbildung des Kopfschildes beteiligt. Es handelt sich bei dieser Ausbildung um eine funktionsbedingte Differenzierung des Lateralabschnittes der Mandibel im Sinne Strengers (1973). Außerdem ist die Mandibel an die sie umgebenden Teile strukturell angeglichen, wodurch ihre zusätzliche abdichtende Aufgabe verdeutlicht wird.
- 6. Der Epipharynx zeigt, wahrscheinlich in Übereinstimmung mit den kleinen Molaren, keine spezifischen Strukturen für eine direkte Beteiligung am Nahrungstransport, sondern dient nur als abdichtender weichhäutiger Polster. Der mächtig entwickelte Hypopharynx dient ebenso zur Abdichtung
 des Mundraumes während des Nahrungstransportes, ist aber gleichzeitig Endpunkt des Transportweges der Nahrungsteilchen vor ihrer Übernahme durch die Molaren.
- 7. Die erste Maxille ist der wichtigste Mundteil und ist sogar größer als die Mandibel. Maxillarpalpus und Lade sind die den Nahrungstransport einleitenden Elemente. Sie ragen bei maximaler Öffnung der Maxille seitlich aus dem Strömungsschatten des Kopfschildes hervor. Durch ihre dichte Beborstung sowie durch ihre starke Muskulatur, die sie an die Unterlage drückt und zur Mitte zieht, können sie auch bei starker Wasserströmung Nahrung abbürsten und ohne wesentliche Verluste hinter das Labrum kehren, von wo die Nahrungsteilchen über korrespondierende Borstenfelder weitergegeben werden.
- 8. Die auffälligen Kammborsten an der Ventralseite der Lade haben kaum Bedeutung zum Abschaben von Nahrung sondern dienen zum Auskämmen der Borsten an der Vorderkante der Paraglossae und Glossae.
- 9. Die Cardo-Kopfkapsel-Gelenke werden am meisten druckbelastet und sind daher auch am besten

gegeneinander abgestützt. Alle anderen bei Bewegung der Mundwerkzeuge entstehenden Drucklinien sind in der Kopfkonstruktion als Skelettverstärkungen erkennbar (STRENGER 1952).

10. Sowohl Mandibeln wie Maxillen werden von ihren Adduktoren nicht nur zur Mitte gezogen sondern gleichzeitig an die Unterlage gepreßt.

C. Diskussion

An zwei verschiedenen Ephemeridenlarven wird durch genaue Untersuchung der den Kopf aufbauenden Elemente eine Funktionsanalyse der Mundwerkzeuge durchgeführt und im ersten Fall durch Lebendbeobachtungen ergänzt. Sowohl Siphlonurus aestivalis Eaton wie auch Lepeorus goyi goyi Peters lassen sich in das in vorangegangenen Analysen entwickelte Grundschema der Nahrungsaufnahme der Ephemeridenlarven eingliedern.

Dabei stimmt Siphlonurus in einigen Aspekten mit den von Brown beschriebenen Baetiden überein, durch den Besitz morphologisch wie funktionell annähernd gleichwertiger Mundwerkzeuge erscheint er allerdings noch ursprünglicher. Wesentlich hervorzuheben ist die Tatsache, daß die bei oberflächlicher Betrachtung kauend-beißend erscheinenden Mundwerkzeuge ebenfalls als nur zur Aufnahme von Detritus und ähnlichem Material geeignete Werkzeuge erkannt werden. Innerhalb der Arthropoden ist jedoch der Typus der beißenden Mundgliedmaßen der primäre; die Crustacea sowie die Myriapoda haben eindeutig beißende Mandibeln. Es ist durchaus vorstellbar, daß die von diesem Bauplan ableitbaren Insekten diesen Typus zunächst in ihren primitiven Formen beibehalten haben und ihn erst in ihren evoluierten Formen abwandeln. Ebenso wäre es aber denkbar, daß schon sehr frühzeitig, nämlich zu Beginn der Entstehung der Insekten, der Typus der Detritusfresser, wie er von den Ephemeriden repräsentiert wird, direkt vom beißenden Arthropoden-Typus abgeleitet wurde. Diese Annahme setzt allerdings eine frühe Abspaltung der Ephemeriden von den übrigen pterygoten Insekten voraus.

Dem von Siphlonurus vertretenen unspezialisierten Typus eines Detritusfressers wird eine Form gegenübergestellt, die durch Anpassung an die Lebensweise in rasch fließenden Gewässern ihren Gesamthabitus und damit auch ihre Mundgliedmaßen entsprechend modifiziert hat. Verglichen mit anderen strömungsadaptierten Formen erzielt Lepeorus den gleichen Erfolg bei der Nahrungsaufnahme, jedoch unter Anwendung anderer Mittel. Dadurch wird wiederum die hohe Flexibilität innerhalb des Ephemeridenlarven-Bauplanes verdeutlicht. Unter weitgehender Beibehaltung eines einheitlichen Grundbauplanes mit einem festgelegten Satz an Bestandteilen wird durch Modifikation der entsprechend benötigten Teile eine optimale Anpassung erreicht; Grundnahrung und Prinzip des Nahrungserwerbes bleiben jedoch immer gleich (Strenger 1979).

Literatur

- BRETSCHKO, G. (1966): Der Grüne See bei Tragöß, Steiermark, Ein Beitrag zur Karstlimnologie. Int. Rev. ges. Hydrobiol., 51, 5: 699–726.
- BROWN, D.S. (1961): The morphology and functioning of the mouthparts of Chloeon dipterum L. and Baetis rhodani Pic. (Insecta, Ephemeroptera). Proc. Zoo. Soc. London, 136, Part 2: 147–176.
- DRENKLFORT, H. (1910): Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von Siphlonurus lacustris Eaton. Zool. Jb. Anat., 29: 527–617.
- FROEHLICH, G. (1964): The feeding apparatus of the nymph of Arthroplea congener Bengtsson (Ephemeroptera). Opuscula Entomologica, 29: 188-208.
- SCHONMANN, H. (1976): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven: Funktionsmorphologische Studien an Larven von Siphlonurus aestivalis Eaton und Lepeorus goyi goyi Peters. Diss. Abt. f. Anatomie und Morph., I. Zoolog. Inst., Wien.
- (1979): Die Nahrungsaufnahme der Larven von Siphlonurus aestivalis Eaton. Proc. Second Int. Conference on Ephemeroptera, Krakau, 1975: 293-298.
- STRENGER, A. (1952): Die funktionelle und morphologische Bedeutung der Nähte am Insektenkopf. Zool. Jb., Abt. Anat. Ont., 72, 3/4: 469-521.

- (1953): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, I. Teil, Ecdyonurus und Rhithrogena. Österr. Zool. Z., IV, 1/2: 191-228.
- (1970): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, Palingenia longicauda. Zoologica, 117: 1-26.
- (1973): Die Mandibelgestalt der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem. Verh. D.Z.G., 66. Jahresvers., 1973: 75–79.
- (1975): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, Ephemera danica. Zoologica, 123: 1-22.
- (1977): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, Proboscidiplocia skorai. Zoologica, 127: 3-18.
- (1979): Die Ernährung der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem. Proc. Second Int. Conference on Ephemeroptera, Krakau, 1975: 299–306.

Verzeichnis der in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen

1. Siphlonurus aestivalis Eaton (Abb. 1-19)

AC	Komplexaugen	La	Lade der ersten Maxille
Agl	Antennengeißel	LabN	Labialnaht
AR	Antennaler Ring	Labr.	Labrum
ATo	Ansatzstelle der oberen Tentoriumarme an den	LaSp	Spitzen der Lade
AIU	Genae	Li	Lingua
BüPMx ₁	Endbürstchen des Maxillarpalpus	LiK	nach innen weisende Borstenkämme entlang
BüPMx ₂	Endbürstehen des Labialpalpus	Line	der Kante zwischen Vorder- und Seitenwand
Ca	Cardo		der Lingua
CaF	die Cardo in zwei Abschnitte teilende Falte	Md	Mandibel
CaG	Cardo-Kopfkapsel-Gelenk	MdBü	Mandibelbürstchen
Cl	Clypeus	MdHö	Höcker am unteren Ende des rechten Man-
CoN	Coronalnaht	Mulio	dibelmolaren
EN	Epistomalnaht	MdRBo	Borstenbüschel am sklerotisierten Rücken
EpBo ₁	spitzes Borstenbüschel am oberen Ende des	Marebo	der rechten Mandibel etwas außerhalb der
ppol	Epipharynxwulstes		Molarspitze
$EpBo_2$	den Epipharynx querende Borstenreihe	MdSp	Mandibelspitzen
EpB0 ₂ EpBü	bewegliches Epipharynxbürstchen	Masp Mo	Mandibelmolaren
EpBu EpWu	Längswulst des distalen Epipharynxabschnittes	MoBü	weiche Bürste am distalen Ende des linken
Forocc	Hinterhauptsloch	MOBu	Molaren
FPMx ₂	Falte an der Innenseite des proximalen Gliedes	Mas-	
I I WIA2	des Labialpalpus	MoSp Occ	weiche längliche Spitze des rechten Molaren
Fr	Frons		Occiput
FrN	Frontalnaht	OccN	Occipitalnaht Lateral-Ocellus
FrQuN	Fronsquernaht	Ocl	
FrRü	Längsrücken im unter der Fronsquernaht	Ocm	Median-Ocellus
TIKU	gelegenen Teil der Frons	OR D-	Ocularer Ring
G	Gena	Pe PG	Pedicellus Postgono
Gglcer	Cerebralganglion	PG'	Postgena lateraler von der übrigen Postgena durch einen
Gglopt	Optisches Ganglion	10	Knick nach vorne abgesetzter dreieckiger
Gl	Glossa		Abschnitt der Postgena
GrBo	Greifborsten der Lade	PGI	Paraglossa
	I die durch Einfalten einer Sehnenplatte an der	Pha	Pharynx
Gropii in	Ventralseite des Praementums sichtbare Grube	P1	Pleurostom
hMd	hinteres Mandibelgelenk	PMx ₁	Maxillarpalpus
hMf	häutiges Mundfeld	PMx ₂	Labialpalpus
HyK	Borstenkämme an den Kanten der den Hypo-	Pocc	Postocciput
****	pharynx in seinem hintersten Abschnitt stüt-	PoccN	Postoccipitalnaht
	zenden Skelettplatten	PoM	Postmentum
HyPl	den Hypopharynx stützende dreieckige	PrM	Praementum
11,11	Skelettplatten	Pro	Prostheka
HySp	Hypopharynxspitze	S29	lange dünne Sehne des im Mandibelkörper
Hyst	Hypostom	343	entspringenden und zum Hypopharynx zie-
HystN	Hypostomalnaht		henden Muskels
,	/ _F		AND

SAd	Sehnenschaft und Sehnenplatte des cranialen	16	unpaarer median verlaufender Abduktor des
_	Mandibeladduktors		Praementums
Sc	Scapus	17	Abduktor des proximalen Gliedes des Labial-
SchBo	Schiebeborsten der Lade		palpus
SplPoccN	das Hinterhauptsloch seitlich einengende Sehnenplatte der Postoccipitalnaht	. 17'	am Postocciput entspringender Abduktor des proximalen Gliedes des Labialpalpus
SplPrM	von der Ventralwand des Praementums ein-	18	Adduktor des proximalen Gliedes des Labial-
	gefaltete Sehnenplatte	19	palpus Adduktor der Paraglossa
SplTe	Sehnenplatte an der Ventralseite des Ten-	20	Adduktor der Glossa
C. ·	toriums	21	Beuger des zweiten Gliedes des Labialpalpus
Sti	Stipes	22	Strecker des zweiten Gliedes des Labialpalpus
StiGr	stärker sklerotisierte Gruben an der Rück-	23	nur im proximalen Glied des Labialpalpus ver-
CT	wand des Stipes	23	laufender Muskel
STor	trichterförmige Sehnen am oberen Ende der	25a	an der Gena entspringender Mandibelabduktor
e	Tormae	25b	an der Trennaht zwischen Postgena und Occi-
Su Sus	Superlingua	200	put entspringender Mandibelabduktor
Th	Suspensorien hinterer Tentoriumarm	25′	am Tentorium entspringender Mandibelabduk-
ThGr		40	tor
ThGr Tk	hintere Tentoriumgrube	26a	an der Außenwand des Mandibelkörpers
	Tentoriumkörper	20a	ansetzender tentorialer Mandibeladduktor
То	oberer Tentoriumarm Torma	26b	an der Innenwand des Mandibelkörpers
Tor	= - 	200	ansetzender tentorialer Mandibeladduktor
TrN	Trennaht zwischen Postgena und Occiput	26c	vom Tentorium zum Innenrand der Mandibel-
Tv	vorderer Tentoriumarm	200	basis ziehender Mandibeladduktor
V	Unterschlundganglion	27	Adduktor des zweiten Gliedes des Maxillar
	Vertex	21	
vMd	vorderes Mandibelgelenk	28	palpus Abduktor des zweiten Gliedes des Maxillar-
X	Umschlagstelle zwischen Hypopharynx-Rückwand und Vorderwand des Praementums	20	
	wand und vorderwand des Fraementums	29	palpus aus dem Mandibelkörper zum Hypopharynx
		29	ziehender Muskel
		33	Labrumkompressor
Muskulatur:		34	Adduktor des dritten Gliedes des Labial-
		34	palpus
1	Labrumabduktor	a	an der Epipharynxbürste ansetzende asymme-
2	Labrumadduktor	a	trische Pharynxmuskeln
4	am oberen Rand des Scapus ansetzender	b, c, d	an der Vorderseite des Pharynx ansetzende
	Antennenmuskel	b, c, u	Muskeln
5	am unteren Rand des Scapus ansetzender	e	seitlich am Pharynx ansetzende Muskeln
_	Antennenmuskel	f	an den Mundwinkeln ansetzende Muskeln
5a	am hinteren Tentoriumarm entspringender	-	am Vertex entspringende Pharynxmuskeln
	Antennenmuskel	g h	am Tentoriumkörper entspringende Pharynx
6	Cardoabduktor		muskeln
7	Cardoadduktor	MAa	an der Vertexhälfte der gleichen Seite ent-
8a	vom Tentoriumkörper zum proximalen Ab-		springende Fasern des cranialen Mandibelad-
O L	schnitt des Stipes ziehender Stipesadduktor		duktors
8b	vom Tentoriumkörper zur unteren Stipes-	MAb	an der Vertexhälfte der gegenüberliegenden
0 _	grube ziehender Stipesadduktor		Seite entspringende Fasern des cranialen
8c	vom untersten Postocciput-Flügel zur oberen kleineren Stipesgrube ziehender Stipesad-		Mandibeladduktors
	duktor	MAc	am dorsalen Abschnitt des Postocciput ent-
9	cranialer Ladenadduktor		springende Fasern des cranialen Mandibel-
			adduktors
10	an der Außenseite des Stipes entspringender Ladenadduktor	MAd	an den das Hinterhauptsloch seitlich ein-
12			engenden Sehnenplatten der Postoccipitalnaht
14	Abduktor des proximalen Gliedes des Maxillar-		entspringende Fasern des cranialen Mandibel-
13	palpus Adduktor des provimalen Cliedes des Maviller		adduktors
13	Adduktor des proximalen Gliedes des Maxillar- palpus		
	parpus		

14

15

paariger Abduktor des Praementums

Adduktor des Praementums

2. Lepeorus goyi goyi Peters (Abb. 20-39)

AC	Komplexaugen	LiK	Borstenkämme an den Seitenflächen der
Agl	Antennengeißel		Lingua
AR	Antennaler Ring	LiKi	Lingua-Kiel (höchster Punkt der Lingua)
ATo	Ansatzstelle der oberen Tentoriumarme an	Md	Mandibel
_	den Genae	MdBoHö	kurz bedornter Höcker an der Dorsalwand der
Ва	Basalsklerite zur Abstützung des Hypopharynx		Mandibel
BePMx ₁	Borstenbesen am distalen Glied des Maxillar-	MdBü	an der Basis der Prostheka entspringendes
	palpus		Bürstchen
BoMdGr	Borstenbüschel am lateralen Ende der als	MdGr	als "Leitschiene" für die Superlingua an der
	"Leitschiene" für die Superlingua an der Ven-		Ventralseite der Mandibel eingelassene flache
	tralseite des Mandibelkörpers eingelassenen		Grube
	flachen Grube	MdHö	Skeletthöcker am vorderen Ende des rechten
BoPGl	an der Dorsalseite der Paraglossa nahe der		Molaren
	Vorderkante gelegenes Borstenfeld	MdLa	muskelfreier lateraler Abschnitt des Mandibel-
BoSMd	nach oben gerichteter Borstensaum entlang		körpers, der an der Ausbildung des Kopf-
	der Kante des Mandibelkörpers		schildes beteiligt ist
BoSPMx	nach oben gerichteter Borstensaum an den	MdmeK	zu einer mondförmigen Platte zusammenge-
	beiden ersten Gliedern des Maxillarpalpus		preßte mediane Kante zwischen Spitzenteil und
Ca	Cardo		Molarteil der Mandibel
CaG	Cardo-Kopfkapsel-Gelenk	MdRBo	nahe der Molarspitze am sklerotisierten Rücken
CaLei	Skelettleiste zur Verstärkung der Cardo-		der rechten Mandibel gelegene Borstenreihe
	Ventralwand	MdSp	Mandibelspitzen
CI	Clypeus	mMd	mittleres Mandibelgelenk
CoN	Coronalnaht	Mo	Mandibelmolaren
EpBoK	Borstenkämme am Vorderende des Epi-	MoBü	von den beiden teilweise miteinander ver-
	pharynx-Polsters		schmolzenen distalen Lamellen des linken
EpPo	Epipharynx-Polster		Molaren gebildetes elastisches Bürstchen
FeLabr	medianes Fenster in der ventralen Labrumbe-	MoSp	weiche aus Papillen zusammengesetzte Spitze
	borstung	_	des rechten Molaren
Forocc	Hinterhauptsloch	Осс	Occiput
$FPMx_2$	Falte an der Vorderseite des proximalen	OccN	Occipitalnaht
	Gliedes des Labialpalpus	Ocl	Lateralocellus
Fr	Frons	Ocm	Medianocellus
FrN	Frontalnaht	OR	Ocularer Ring
G	Gena	Pe	Pedicellus
Gglcer	Cerebralganglion	PG	Postgena
Gglopt	Optisches Ganglion	$PGGr_1$	als Muskelansatzstelle dienende große Grube
G1	Glossa		in der Postgena
GrSplPrM	I die durch Einfalten einer Sehnenplatte an der	$PGGr_2$	kleine Grube in der Postgena
	Ventralseite des Praementums sichtbare Grube	PGl	Paraglossa
hMd	hinteres Mandibelgelenk	Pha	Pharynx
hMf	häutiges Mundfeld	P1	Pleurostom
HySp	Hypopharynxspitze	PMx_1	Maxillarpalpus
Hyst	Hypostom	PMx_2	Labialpalpus
HystN	Hypostomalnaht	Pocc	Postocciput
KaBo	Kammborsten an der Ventralseite der Lade	PoccN	Postoccipitalnaht
KThG	Kopf-Thorax-Gelenk	PoM	Postmentum
La	Lade der ersten Maxille	PrM	Praementum
LaBe ₁	großer Borstenbesen an der Vorderkante der	Pro	Prostheka
	Lade	S9	an der Lade entspringende Sehne, an der die
$LaBe_2$	kleiner Borstenbesen an der Spitze der Lade		Muskeln 9 und 10 ansetzen
LabN	Labialnaht	S29	zum Mundwinkel ziehende lange dünne Sehne
Labr	Labrum		des im Mandibelkörper entspringenden Mus-
LabrBo	nach vorne und unten gerichteter Borsten-		kels 29
	schirm des Labrums	SAd	Sehnenschaft und Sehnenplatte des cranialen
Li	Lingua	_	Mandibeladduktors
LiFLa	Frontallappen der Lingua	Sc	Scapus

CID	C. Link of control don't ada	10	an der Seitenwend des Stines entenvingender
SchBo Si	Schiebeborsten der Lade	10	an der Seitenwand des Stipes entspringender Ladenadduktor
SplMd	sichelförmige seitliche Anhänge der Lingua zwischen dem Sehnenschaft des cranialen	13	Adduktor des proximalen Gliedes des Maxil-
эршиа	Mandibeladduktors und dem ventralen Mün-	13	larpalpus
	dungsrand der Mandibel ausgespannte Sehnen-	14	paariger Abduktor des Praementums
		15	Adduktor des Praementums
SplPoceN	platte das Hinterhauptsloch seitlich einengende	16	unpaarer median verlaufender Abduktor des
Spirocciv	Sehnenplatte der Postoccipitalnaht	10	Praementums
SnID-M	von der Ventralwand des Praementums einge-	17, 18	am proximalen Glied des Labialpalpus an-
SplPrM	stülpte Sehnenplatte	2., 20	setzende im Praementum entspringende
SplTk	in der Längsrichtung verlaufende Sehnenplatte		Muskeln
opiik	an der Ventralseite des Tentoriumkörpers	19	Adduktor der Paraglossa
SpPMx ₂	stark sklerotisiertes distales Glied des Labial-	20	Adduktor der Glossa
opi ming	palpus ('Palpusspitze'')	21	Beuger des zweiten Gliedes des Labialpalpus
Sti	Stipes	22	Strecker des zweiten Gliedes des Labialpalpus
StiGr	stark sklerotisierte Grube an der Ventralseite	23	nur im proximalen Glied des Labialpalpus ver-
ono.	des Stipes		laufender Muskel
StiN	Kante zwischen Seitenwand und Ventralwand	25	cranialer Mandibelabduktor
	des Stipes	25′	tentorialer Mandibelabduktor
Su	Superlingua	26a	an der Dorsalwand des Mandibelkörpers an-
SuBo	dichtes Borstenfeld an der Vorderkante der		setzender tentorialer Mandibeladduktor
	Superlingua	26b	an der Ventralwand des Mandibelkörpers an-
Sus	Suspensorien		setzender tentorialer Mandibeladduktor
Th	hinterer Tentoriumarm	26c	an der Sehnenplatte zwischen Mündungsrand
Tk	Tentoriumkörper		des Mandibelkörpers und Sehnenschaft des
To	oberer Tentoriumarm		cranialen Mandibeladduktors ansetzender ten-
Tor	Torma		torialer Mandibeladduktor
TrN	Trennaht zwischen Postgena und Occiput -	27	Adduktor des zweiten Gliedes des Maxillar-
	gleichzeitig die hintere und mediane Begren-		palpus
	zung der großen Grube in der Postgena	28	Abduktor des zweiten Gliedes des Maxillar-
Tv	vorderer Tentoriumarm		palpus
UschlGgl	Unterschlundganglion	29	aus dem Mandibelkörper zum Hypopharynx
V	Vertex	*	ziehender Muskel
vMd	vorderes Mandibelgelenk	33	Labrumkompressor
X	Umschlagstelle zwischen der Ventralwand des	35	Kopfsenker
	Hypopharynx und der Dorsalwand des Prae-	36	Kopfheber
	mentums		
Muskulst		a	an der Frons entspringende zum Epipharynx-
Muskulat	ur.		polster ziehende Pharynxmuskeln
1	Labrumabduktor	b, c, d	an der Frons entspringende und dorsal am
2	Labrumadduktor		Pharynx ansetzende Muskeln
3	an der Frons entspringender Hypopharynx-	e	an der Frons entspringende und seitlich am
J	muskel		Pharynx ansetzende Muskeln
4, 5	Antennenmuskeln	g	am Vertex entspringende Pharynxmuskeln
6	Cardoabduktor	h	am Tentoriumkörper entspringende Pharynx-
6a	kleinere mediane Portion des Cardoabduktors	M A -	muskeln
7	Cardoadduktor	MAa	an der Vertexhälfte der gleichen Seite ent-
8a	vom Tentoriumkörper zur Kante zwischen		springende Portionen des cranialen Mandibel- adduktors
	Seiten- und Ventralwand des Stipes ziehender	MAb	an der Vertexhälfte der gegenüberliegenden
	Stipesadduktor	WITED	Seite entspringende Portionen des cranialen
8b	vom Tentoriumkörper zum vorderen Abschnitt		Mandibeladduktors
	der Stipes-Ventralwand ziehender Stipes-	MAc	an den dorsalen Sehnenplatten der Postoccipi-
	adduktor		talnaht entspringende Portionen des cranialen
8c	vom vordersten Postocciput-Flügel zur stark		Mandibeladduktors
	sklerotisierten Grube in der Stipes-Ventral-	MAd	an den seitlichen Sehnenplatten der Postocci-
	wand ziehender Stipesadduktor		pitalnaht entspringende Portionen des crania-
9	cranialer Ladenadduktor		len Mandibeladduktors