Herrn. Prof. W. Peters mit besten Dank und
1. Bitte um Auskunft
J. Strenger

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

Sonderdruck aus
ZOOLOGICA
E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller)
Stuttgart 1970

(Aus dem I. Zoologischen Institut der Universität Wien)

Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven Palingenia longicauda*

von

Anneliese Strenger

Mit 21 Abbildungen im Text

A. Einleitung

Die Larven der Ephemeriden bewohnen praktisch jeden Biotop des Süßwassers. Sie finden sich in reißenden Wildbächen ebenso wie im stehenden Tümpel, wobei sie sowohl auf der Oberfläche des sich bietenden Substrates leben, als auch in dasselbe grabend eindringen können.

Diesen sehr wechselnden Lebensbedingungen angepaßt, zeigen die Larven eine große Variation ihrer Erscheinungsform. Das mag wohl die Ursache sein, weshalb die zahlreichen Bearbeiter von Ephemeridenlarven diesen praktisch jede Ernährungsform vom harmlosen Pflanzen- und Allesfresser bis zum aktiven Räuber zuschreiben. Tatsächlich dürfte es sich jedoch überall um Detritusfresser handeln, die ihre Nahrung durch ein kompliziertes, über alle Mundgliedmaßen verteiltes System von Bürsten heranschaffen. Wenn aber auch die Nahrung als solche einheitlich ist, so ist entsprechend dem wechselnden Biotop ihr Erwerb äußerst verschieden und somit Ausbildung und Verteilung der Borstenfelder sowie der Grad der Beteiligung der einzelnen Mundgliedmaßen und ihrer Abschnitte einer großen Variation unterworfen.

Durch diese Umstände werden die Ephemeridenlarvenköpfe zu höchst reizvollen Objekten funktionsanalytischer Untersuchungen. Denn nur dann sind derartige Untersuchungen wirklich aussichtsreich, wenn sie sich mit einem Material befassen können, das bei enger verwandtschaftlicher Beziehung divergierende Anpassungsrichtungen aufweist.

Der Autor hat daher die Absicht, eine Anzahl funktionsanalytischer Untersuchungen an Larvenköpfen von Ephemeriden in monographischer Darstellung durchzuführen. Zugleich wird mit der Aufstellung einer Reihe von Funktionsanalysen nahverwandter Formen die Basis für die spätere Diskussion des Gesamtbauplanes des Ephemeridenlarvenkopfes geschaffen.

* Meinem verehrten Freund und Lehrer HERMANN WEBER zum Gedächtnis

Das Untersuchungsobjekt der vorliegenden Arbeit ist der Larvenkopf von *Palingenia longicauda*. Im Verlauf der Darstellung wird an geeigneter Stelle jeweils auf die bereits durchgeführten Untersuchungen an *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* vergleichend Bezug genommen werden.

Die Larve von *Palingenia longicauda* lebt im feinkörnigen Substrat (Lehm, sandige Tone) der Ufer fließender Gewässer in selbstgegrabenen Röhren.

Das von mir untersuchte Material stammt aus der Donau und aus der Theiß. Ich verdanke es der Liebenswürdigkeit der Herren B. Russev (Varna) und A. Festetisc (Wien). Die Tiere (Larven verschiedener Altersstufen) waren teils in Formol, teils in Alkohol fixiert und wurden unter binocularer Lupe seziert. Ein Teil des Materiales wurde mir außerdem lebend übergeben, und so konnten die anatomischen Befunde durch wertvolle Lebendbeobachtungen bestätigt und ergänzt werden.

Es soll hier noch der bemerkenswerte Transport lebender Tiere erwähnt werden. An den Theißufern kommen die Larven so massenhaft vor — bekanntlich werden die Imagines, die nach kurzer Schwärmdauer auf Kilometer die Theiß und ihre Ufer bedecken, als „Theißblüte" bezeichnet —, daß sich ihre Aufsammlung zum Verkauf als Fischköder lohnt. Die Tiere werden in Blechdosen mit durchlöchertem Deckel, die mit reichlich trockenem Standortmaterial oder Sägespänen versehen sind, gehandelt. Die Dose, die ich erhielt, hatte zirka 10 cm Durchmesser und war 12 cm hoch. Nach Transport von 48 Stunden mit Wasser übergossen, ergab ihr Inhalt 60 vollständig intakte Tiere und etwa 30 tote Tiere.

Das Graben der eingangs erwähnten Wohnröhren erfolgt mit dem besonders umgestalteten ersten Beinpaar und dem Kopf (Abb. 1, 2, 5). Auf dieses Beinpaar wird später noch genauer einzugehen sein, da es auch bei der Nahrungsaufnahme eine entscheidende Rolle spielt. Auf Grund von Lebendbeobachtungen konnte ich feststellen, daß das Eingraben fast stets mit einem vom Kopf und vorwärtsgerichteten ersten Beinpaar durchgeführten Rammstoß eingeleitet wird. Das zweite Beinpaar ist zwar auch nach vorne gerichtet, spielt aber in diesem Zusammenhang keine Rolle, ebenso wie das dritte nach hinten gerichtete Paar. Die Schwimmbewegung erfolgt ausschließlich durch kräftige Bewegungen des Abdomens in der Vertikalen. Entsprechend dem relativ widerstandsfähigen Wohnsubstrat ist die Chitinisierung von Kopf und walzenförmigem Thorax — im Gegensatz zu dem eher weichhäutigen, abgeflachten Abdomen — sehr kräftig.

B. Spezieller Teil

Die Kopfkapsel

Der Kopf hat, dorsal betrachtet, ungefähr die Form eines zur Körperlängsachse quergestellten Rechteckes und ist in den Thorax leicht eingesenkt. Eine vom Thorax gebildete Falte umgreift ihn derart, daß seine volle Kontur erst durch Präparation sichtbar wird (Abb. 1, 5).

Dorsal betrachtet, scheint es sich um eine prognathe Kopfstellung zu handeln, doch ist dies eine durch schaufelartige Mandibelfortsätze und Frontalfaltenentwicklung (FrR) hervorgerufene Täuschung. Wie im weiteren noch auszuführen sein wird, ist der Larvenkopf von *Palingenia* eindeutig orthognath (Abb. 1).

Der exartikulierte Kopf hat eine relativ flache Oberseite, die kontinuierlich, ohne Knicklinie, in die gewölbten Seitenwände übergeht. Die flache Hinterwand hingegen ist mit deutlicher Kantenbildung gegen Dorsal- und Seitenwand abgesetzt und schließt mit ihnen einen nahezu rechten Winkel ein. Parallel zur Hinterwand steht die von einem Teil der Frons (Fr), dem Clypeus (Cl) und Labrum (Lbr) gebildeten Vorderwand. Sie ist allerdings nur in direkter Vorder- oder Profilansicht zu sehen (Abb. 4, 12), da sie, dorsal betrachtet, von der bereits erwähnten, zwischen den Antennenbasen vorspringenden Fronsfalte verdeckt wird. Wie bei der Gewölbekonstruktion der Seitenwände zu erwarten (Strenger 1952), ist die Kopfkapsel relativ nähtearm, weshalb ein genaues Abgrenzen von Kopfarealen nicht immer möglich ist.

Der breite Vertex (V) trägt die stark seitlich gestellten Komplexaugen (AC), die von einer inneren Versteifungsnaht begleitet und dadurch druckfrei gehalten werden. Durch die Gewölbekonstruktion der Seitenwände einerseits und die mäßige Größe der Komplexaugen andererseits, stellen diese ebenso wie

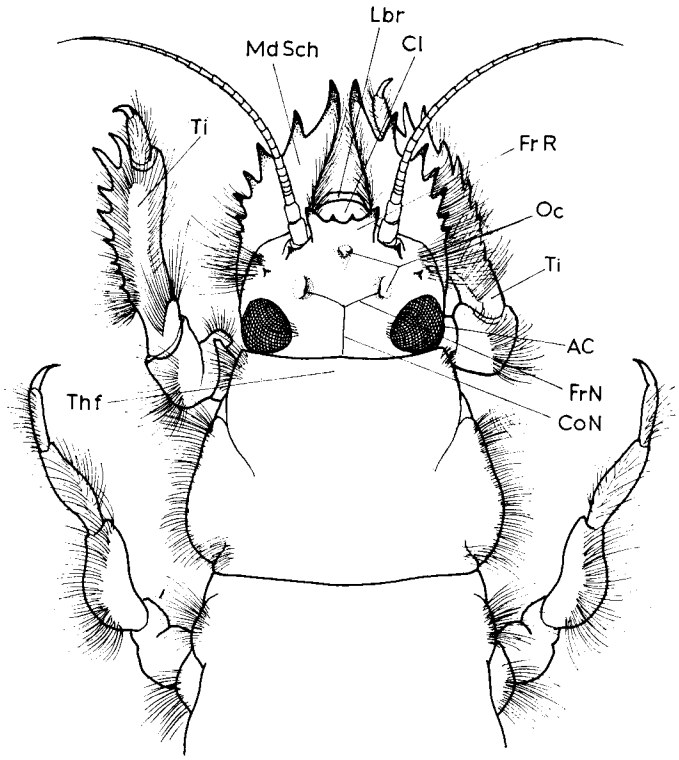

Abb. 1. Larve von *Palingenia longicauda*. Dorsalansicht des Kopfes und der beiden ersten Thorakalsegmente. Kopf tief in die Thorakalfalte eingebettet. Mandibeln maximal adduziert. Erstes rechtes Bein adduziert, linkes in Grabstellung gestreckt.

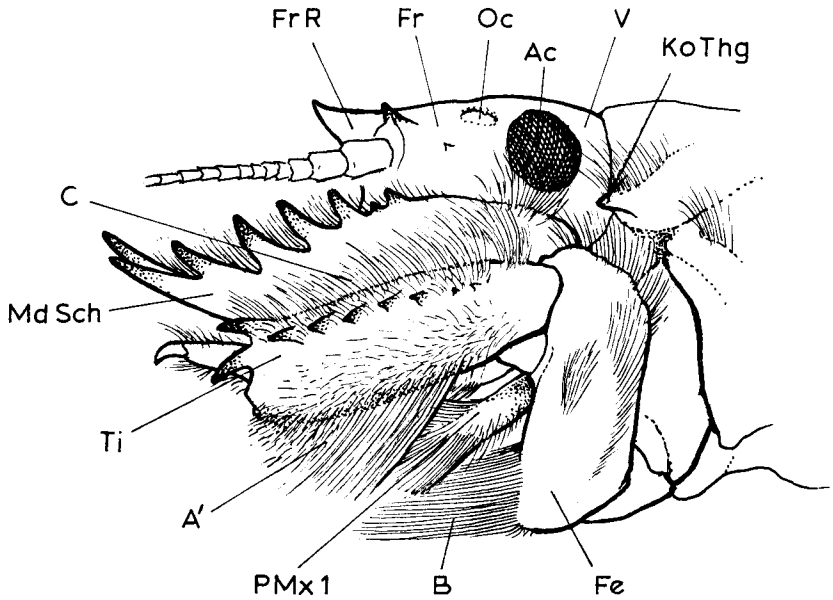

Abb. 2. Larve von *Palingenia longicauda*. Kopf und erstes Thorakalsegment in Profilansicht. Kopf weniger tief in die Thorakalfalte eingebettet als in Abb. 1. Linkes Thorakalbein adduziert. Palpus Mx1 liegt deutlich mit seinen Borstenfeldern zwischen denen des abgewinkelten Thorakalbeines.

die in einen muskelfreien Raum eingebetteten großen Ganglien kein Problem für die Festigkeit der Gesamtkonstruktion der Kopfkapsel dar.

Der Vertex wird von einer deutlichen, sich in die beiden Frontalnähte (FrN) gabelnden Coronalnaht (CoN) halbiert. Dieser ganze Komplex der Epicranialnaht tritt klar durch unterlagertes Pigment hervor. Er stellt, wie sonst auch, lediglich eine präformierte Rißstelle bei der Häutung und kein Versteifungselement dar.

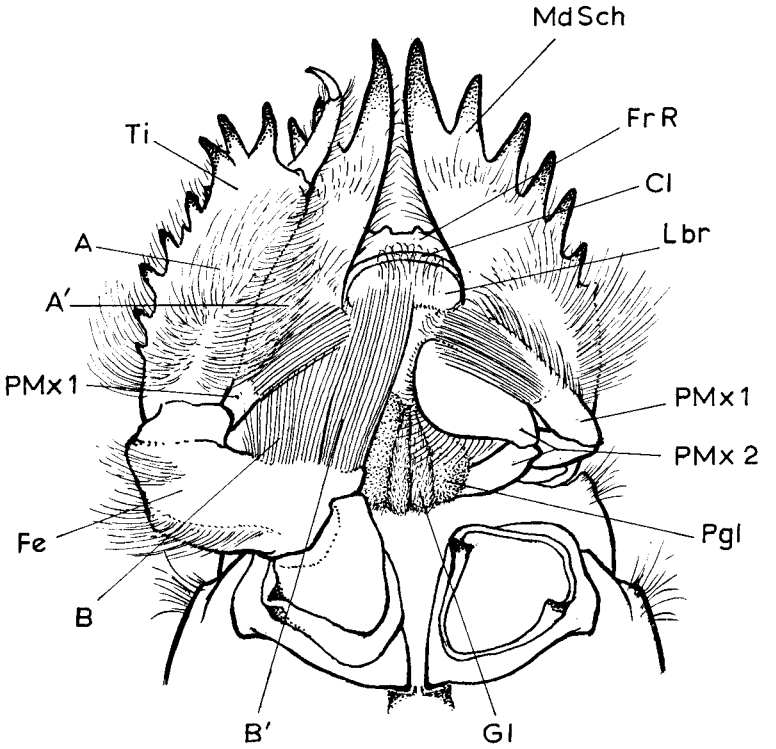

Abb. 3. Larve von *Palingenia longicauda*. Kopf und erstes Thorakalsegment in Ventralansicht. Beim rechten adduzierten Thorakalbein sind wie in Abb. 2 die Borstenfelder des Palpus Mx1 zwischen denen des Thorakalbeines zu sehen. Das linke Thorakalbein ist entfernt, und die darunterliegenden Mundgliedmaßen sind dadurch sichtbar.

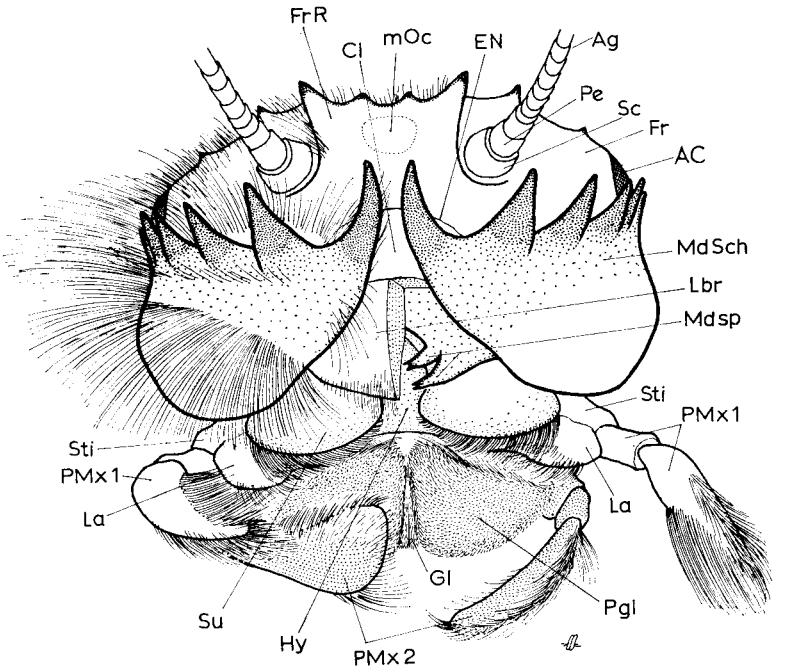

Abb. 4. Larve von *Palingenia longicauda*. Kopf in reiner Frontalansicht. Linke Labrumhälfte entfernt, um die für den orthognathen Kopf typische Vertikalstellung des proximalen Mandibelabschnittes zu zeigen. Mandibelschaufeln durch diese Ansicht stark verkürzt. Medianer Ocellus nur bei lebendem Tier durchschimmernd.

Die Frontalnähte enden nach kurzem Verlauf an der Medianseite der großen, seitlichen Ocellen (Oc), die mit dem medianen, distal gelegenen Ocellus ungefähr die Endpunkte eines gleichseitigen Dreieckes bilden (Abb. 1). Während die seitlichen Ocellen eine deutlich gewölbte, große Linsenbildung zeigen, hat der unpaare Ocellus nur eine kleine, kaum gewölbte Linse. Bei allen drei Ocellen schimmert der Pigmentbecher (Pb) durch die Chitinwand der Kopfoberseite. Präpariert man auf, zeigt sich erst, daß tat-

sächlich kein Größenunterschied zwischen den Ocellen besteht, sondern daß sie nur verschieden zur Kopfoberseite gelagert sind. Die beiden seitlichen Ocellen werden von ihrem Pigment so abgeschirmt, daß sie ihre Lichtreize ausschließlich von der Oberseite erhalten. Der dritte Pigmentbecher ist aber hauptsächlich nach vorne offen und nur zu einem geringen Teil nach dorsal, daher die kleine Linse des dritten, medianen Ocellus. Die Hauptmasse seiner Sinneszellen empfängt ihre Reize durch die Vorderwand unter der Fronsfalte. Hier ist zwar keine Linsenbildung zu beobachten, jedoch ist das Chitin an dieser Stelle dünn, und man kann beim lebenden Tier — wenn keine koagulierte Körperflüssigkeit die Sicht trübt — direkt auf die weißliche Fläche des Ocellus sehen (Abb. 4, 5, 6, 13). Gerade dieser nach vorne gerichtete Ocellus mag beim Graben eine besondere Bedeutung haben, es kann aber natürlich auch sein, daß diese Ocellensituation im Hinblick auf das Imaginalstadium schon bei der Larve vorbereitet wird. Morphologisch bedeutet diese merkwürdige Situation des dritten Ocellus jedenfalls, daß die Frontalfalte unmittelbar in seinem Bereich entstanden ist. Dadurch wird offenbar sein Anteil in der Dorsalwand sehr verkürzt und seine Ventralorientierung veranlaßt. Der Epicranialnahtkomplex begrenzt die Frons zwar im oberen Abschnitt, in der Wölbung der Seitenwand ist jedoch keine Grenze gegen Genae (Ge) gegeben (Abb. 10). Distal des dritten Ocellus setzt die Frons die Ebene der Dorsalseite, die erwähnte Falte bildend, fort, bevor sie vertikal abfällt. Diese Falte beginnt vor der Antennenbasis als leicht vortretende Kopfkante, die an zwei Stellen zu niedrigen Höckern ausgezogen ist. Oberhalb der Antennenbasis wird sie aber deutlicher und springt schließlich als ein in zwei Höcker auslaufendes Rechteck vor (Abb. 1, 2, 4, 5). Zwischen diesen beiden größeren Höckern liegen zwei bis vier kleinere. Unterhalb des so gebildeten rechteckigen Vordaches fällt die Frons vertikal ab und steht somit in der für den orthognathen Kopf charakteristischen Weise parallel zur Hinterwand. Die ganze frei vorspringende Fronskante ist besonders versteift, wie dies auch in der dunklen Färbung deutlich zum Ausdruck kommt. Es ist einleuchtend, daß diese kräftige Rostralbildung ein wirksames Grabinstrument darstellen kann.

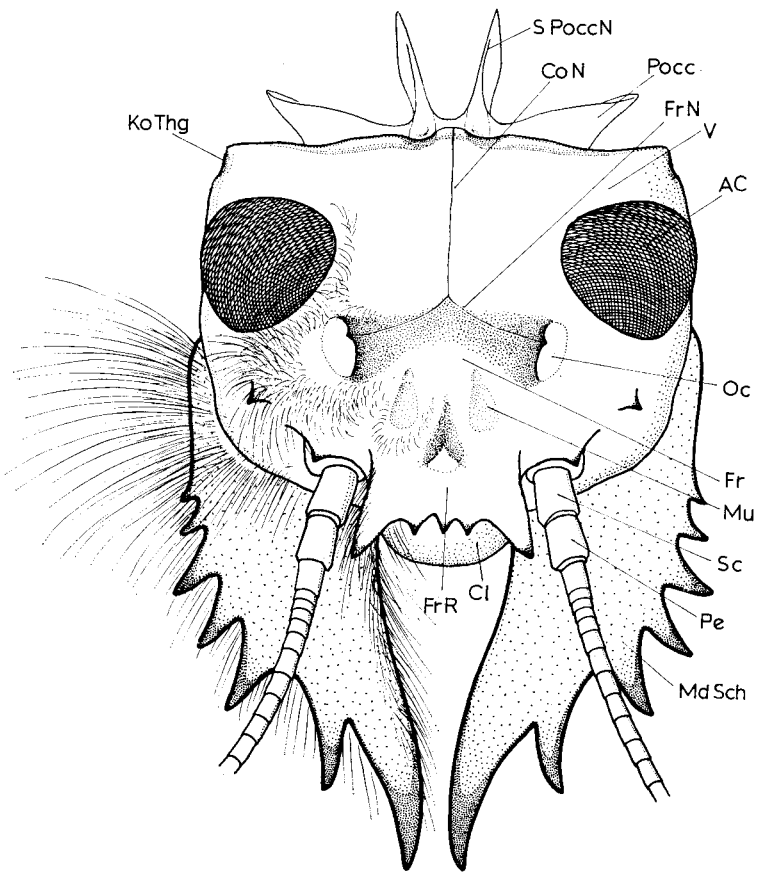

Abb. 5. Larve von *Palingenia longicauda*. Exartikulierter Kopf in Dorsalansicht. Der Vertex wird dadurch erst in vollem Ausmaß sichtbar. Beborstung rechts weggelassen.

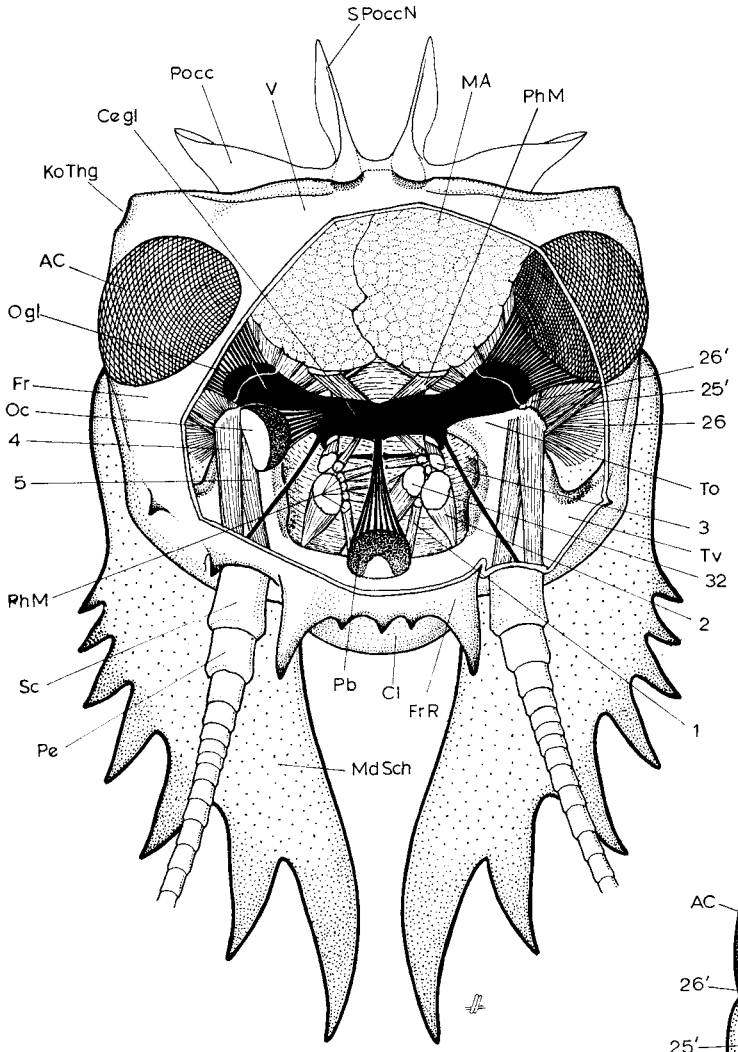

Abb. 6. Larve von *Palingenia longicauda*. Dorsalansicht des Kopfes, erster Präparationsschritt. Dorsalwand großenteils entfernt. Nervensystem, Pharynx-, Labrum- und Hypopharynxmuskeln sowie Teile des Mandibeladduktors dadurch freigelegt, ebenso der mediane Ocellus mit seiner von den beiden anderen abweichenden Stellung des Pigmentbechers.

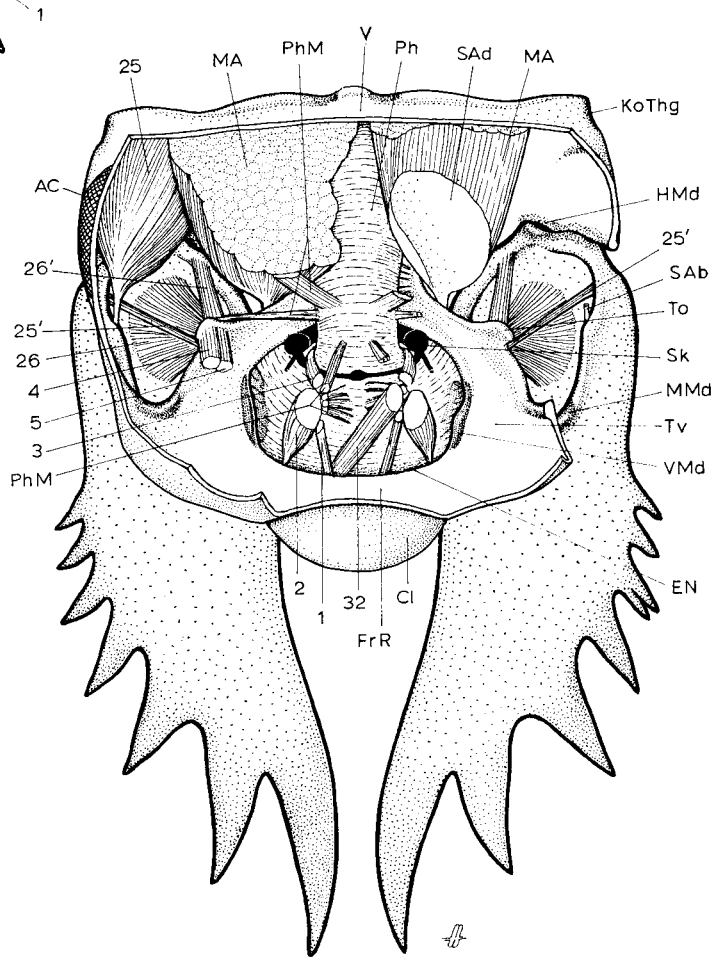

Abb. 7. Larve von *Palingenia longicauda*. Dorsalansicht des Kopfes, zweiter Präparationsschritt. Dorsalwand noch weiter eröffnet. Zentralnervensystem samt optischem Apparat, Dorsalteil des Frontalrostrum mit Antennen und deren Muskeln, die am Vertex ansetzenden Fasern des linken Mandibeladduktors sowie der linke Mandibelabduktor entfernt. Dadurch Darstellung der vorderen Tentoriumarme mit ihrer Mandibelgelenkung und ventralem Teil des Frontalrostrums sowie vor allem der cranialen Mandibelmuskel.

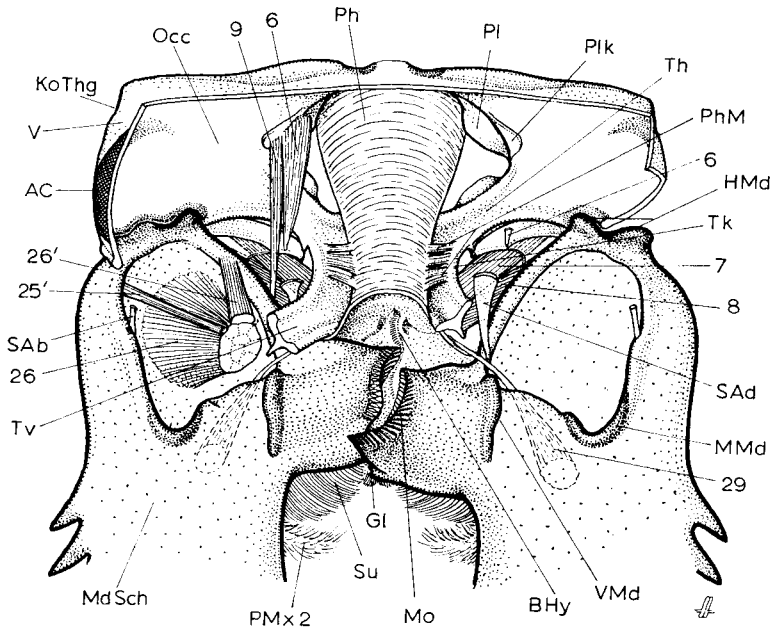

Abb. 8. Larve von *Palingenia longicauda*. Dorsalansicht des Kopfes, dritter Präparationsschritt. Die vorderen Teile der Kopfwand restlos entfernt zusammen mit vorderen und oberen Tentoriumarmen sowie den cranialen Mandibelmuskeln beider Seiten. Die auf der rechten Seite dargestellten tentorialen Mandibelmuskeln und die cranialen Muskeln der ersten Maxille auf der linken Seite entfernt. Während das Ineinandergreifen der Molarflächen des proximalen Mandibelteiles deutlich zu sehen ist, sind die Mandibelspitzen des proximalen Teiles infolge Verkürzung unsichtbar.

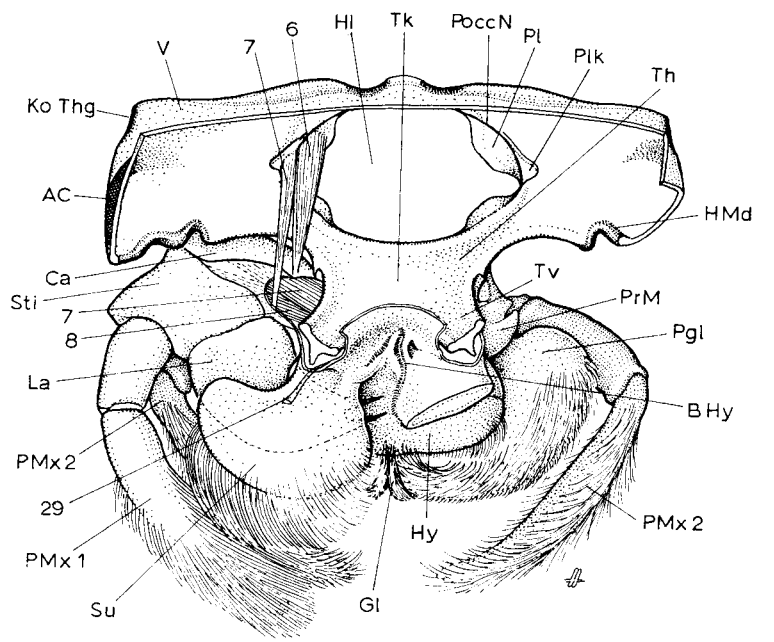

Abb. 9. Larve von *Palingenia longicauda*. Dorsalansicht des Kopfes, vierter Präparationsschritt. Beide Mandibeln mit ihrer Muskulatur, die linke erste Maxille mit ihrer Muskulatur, der Pharynx und die linke Superlingua entfernt. Dadurch wird die Lagebeziehung zwischen eingeschwenkter rechter erster Maxille zum Hypopharynx einerseits und der zweiten Maxille andererseits dargestellt.

Die untere Begrenzung der Frons wird durch eine querverlaufende, leicht nach oben geschwungene, die mittleren Mandibelgelenke verbindende Naht gebildet. Sie ist deutlich verstärkt und nach ihrer Lage eindeutig als Epistomalnaht (EN) zu erkennen. Die anschließenden Bezirke von Clypeus und Labrum sind stark gewölbt (Abb. 4, 6, 7, 10, 11).

Der untere freie Rand der Kopfkapsel, der die Epistomalnaht nach den Seiten fortsetzt, ist gleichfalls deutlich verstärkt. Mittlere und hintere Mandibelgelenke fallen als Orte besonderer Chitinverstärkung durch dunklere Pigmentierung im freien Rand der Kopfkapsel auf (Abb. 7, 8).

Während also die tatsächliche Kopfoberseite durch Kantenversteifung und Wölbung der Seitenwand gefestigt wird, bilden Epistomalnaht zusammen mit dem freien Rand der Kopfkapsel einen Rahmen, der durch das darin ausgespannte, x-förmige Tentorium noch erhöhte Festigkeit erhält und in dem die Mandibelgelenke — entsprechend gesichert — eingelassen sind (Abb. 7, 8, 9, 14, 15). Die Abgrenzung der funktionellen Hinterwand ist durch ihre Abflachung gegenüber den Seitenwänden gegeben, eine Abgrenzung von Occiput (Occ) gegen Vertex (V) oder Postgenae (PGe) fehlt hingegen. Der unterste Abschnitt der Hinterwand, der dem Areal der Postgenae entspricht, da er die Gelenkstellen der Mandibel trägt, ist nach vorne geknickt. Durch diese Knickung kommen die beiden Gelenkstellen in die durch das Tentorium angegebene Basisfläche des Kopfes zu liegen. An diesem untersten Abschnitt zeigt die Kopfkapsel an ihrer Außenseite jederseits eine kräftiger pigmentierte, eingedellte Stelle. Es ist dies der Kopfanteil eines Kopf-Thoraxgelenkes (KoThg). Die den hinteren Abschnitt des Kopfes umgreifende Thoraxfalte (Thf) bildet an dieser Stelle die entsprechenden Gelenkspartner. Durch dieses paarige, seitliche Kopf-Thoraxgelenk wird die Vertikalbewegung des Kopfes geführt und ein seitliches Ausweichen verhindert. Wie später zu zeigen sein wird, ist die Rostralbildung zusammen mit diesem besonderen Gelenk eine wesentliche Voraussetzung für die Wirksamkeit des Kopfgrabeapparates (Abb. 5, 10, 11). Das große Hinterhauptsloch wird von einer wohlausgebildeten Postoccipitalnaht (PoccN) begleitet, die ein im oberen Abschnitt vertikal abstehendes, im unteren Abschnitt nach außen umgeschlagenes Postocciput (Pocc) abgliedert (Abb. 9, 11, 13, 14). Die Postoccipitalnaht ist von einer Versteifungsleiste begleitet, der mehrere auffällige Verbreiterungen ansitzen, die als Muskelansatz und -ursprungsfläche dienen. Der obere Teil des Hinterhauptloches (Hl) wird durch eine Plattenbildung (Pl) eingeengt, die einen gegen das Kopfinnere vorragenden Plattenkamm (Plk) trägt. Am unteren Teil der Platte und an diesem Kamm entspringen die Muskeln (6, 9) der ersten Maxille. Im Scheitel der Occipitalnaht sitzt ihr ein flügelartiges, in den Thorax gewendetes Plattenpaar (SPoccN) auf (Abb. 6, 8, 11, 12). An diesen Flügeln und der erwähnten Platte im oberen Abschnitt des Hinterhauptloches inserieren die im Thorax entspringenden, mächtigen Muskeln, die den Kopf anheben. Ihre gleichfalls im Thorax entspringenden Antagonisten setzen an den umgeschlagenen Postocciputabschnitten an. Durch diese antagonistischen Muskelpaare wird das Kopf-Thoraxgelenk betätigt.

Das bereits erwähnte Tentorium besteht aus einem flachen Körper (Tk) mit kurzen, hinteren Armen und mächtigen, gleichfalls flachen, vorderen Armen (Tv). Der gesamte Komplex liegt praktisch in einer Ebene und bildet die wichtige Verstrebung der unteren, freien Kopfkapselkante. Die vorderen Arme verbinden sich in langer Strecke mit der Vorder-, zum Teil auch Seitenwand der Kopfkapsel, ihre medianen Enden sind durch die Epistomalnaht verbunden (Abb. 15). So ergibt sich eine außerordentlich feste Rahmenkonstruktion, korrespondierend zu den gewaltigen Mandibeln, für deren vorderes und mittleres Gelenk die Partner vom Tentorium gebildet werden. Von den vorderen Armen gliedern sich die relativ zarten, oberen Arme (To) ab, die ventral der seitlichen Ocellen mit der Kopfwand Kontakt zu haben scheinen. Das Mazerationspräparat zeigt aber, daß sie mit dem Chitin der Kopfkapsel nicht verschmelzen. Sie bilden die Ursprungsfläche der beiden Antennenmuskel (Abb. 6, 7, 11). Die vorderen Arme tragen auch ventradgerichtete Fortsätze, nämlich je einen kurzen, niederen Kamm, der als Muskelursprungsfläche für Muskeln von erster Maxille (7, 8) und Mandibel (26 u. 26') dient (Abb. 8, 11, 12). Die Kopfkaspel zeigt auf der Dorsalseite im Fronsbereich eine niedere Beborstung, die nur im Gebiet des ersten Höckers des frontalen Rostrums, unterhalb der Komplexaugen, in eine auffällige Gruppe größerer, haarartiger Borsten übergeht. Der Vertex hat nur je ein schmales, niedriges Borstenfeld an der Medianseite der Komplexaugen (Abb. 5).

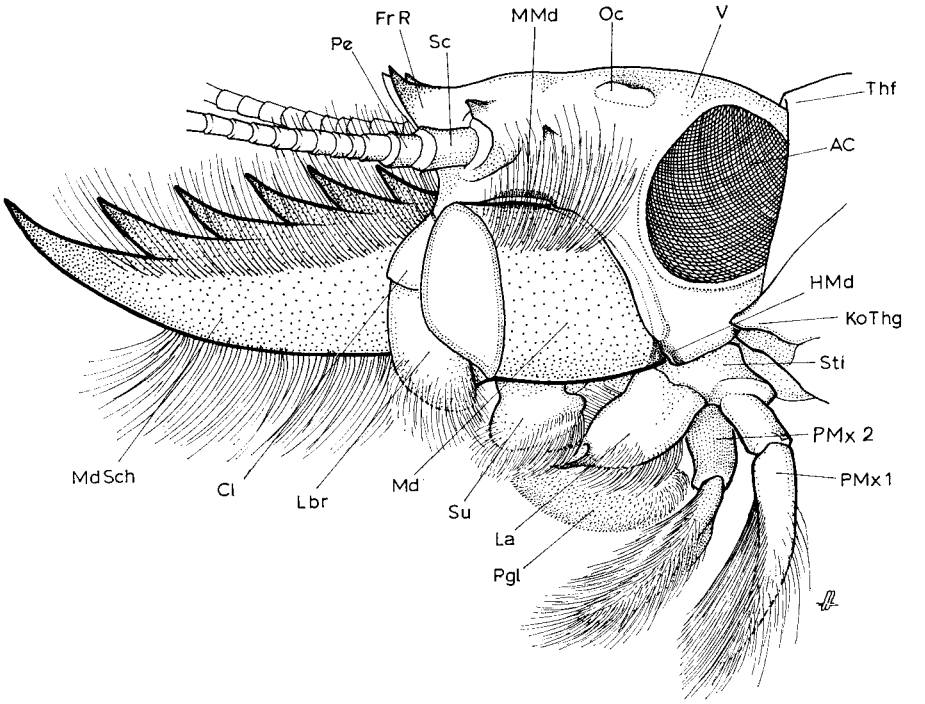

Abb. 10. Larve von *Palingenia longicauda*. Kopf in Profilansicht. Kopf deutlich in Thorakalfalte eingebettet. Linke Mandibelschaufel abgeschnitten, um Clypeus und Labrum zu zeigen. Sowohl Palpus Mx1 als auch Palpus Mx2 ausgeschwenkt.

Die langen, schlanken Antennen, die, wie bereits erwähnt, unterhalb des Frontalrostrums gelenken, bestehen aus einem deutlich unterscheidbaren Scapus sowie Pedicillus und zirka 32 sich gegen die Spitze verjüngenden Gliedern. Der Scapus sitzt in einem häutigen Gelenksfeld und ist mit Hilfe zweier, am oberen Tentoriumarm entspringender Muskeln um einen seitlich außen gelegenen Gelenksdorn drehbar. Der Pedicillus kann seinerseits durch zwei im Scapus inserierende, kurze Muskeln bewegt werden. Die Antennen sind, bis auf ein kleines Borstenfeld am Pedicillus, unbeborstet. Sie sind ungefähr doppelt so lang wie die Mandibelschaufeln, ragen also, ausgestreckt, um ein Stück über das Kopfvorderende vor. Sie sind biegsam und werden bei Hindernissen ausweichend seitlich weggebogen (Abb. 1, 2, 5, 11).

Das an den querrechteckigen, gewölbten Clypeus (Cl) angrenzende Labrum (Lbr) ist außen gleichfalls stark gewölbt, seine Innenwand, die in den Epipharynx übergeht, hingegen flach.

Das Labrum ist etwas schmäler als der Clypeus, und seine freien Konturen sind abgerundet. Seine Bewegung gegen den Clypeus wird durch zwei an der Frons entspringende Muskelpaare (1, 2) bewerkstelligt. Das Paar (1) setzt in der Mitte der Vorderwand an und divergiert gegen die Frons; das andere, kräftigere Paar (2) setzt mit längerer Sehne an den Endpunkten der Innenwand des Labrums an und entspringt, leicht konvergierend, außen, neben den erstgenannten Muskeln an der Frons (Abb. 6, 11, 12). Einseitige Kontraktion bewirkt leichte seitliche Bewegungen. Die Hauptfunktion besteht jedoch in der gleichzeitigen Kontraktion, wodurch das Labrum etwas angehoben, vor allem aber gegen die dahinterliegenden Mandibeln adduziert wird. Das Labrum bildet so einen wichtigen, vorderen Abschluß für die dahinter arbeitenden Mundteile und verhindert eventuellen Nahrungsverlust durch Bildung eines Strömungsschattens. Die Funktion einer abdichtenden Verschlußklappe wird durch eine samtartige Beborstung der Innenfläche — die Borstenspitzen sind außerdem gegen die Mediane gerichtet — und einen dichten Besatz längerer, haarartiger, gegen die Innenseite des Labrums gekrümmter Borsten unterstützt, die entlang der freien Außenkante stehen. Die Außenseite trägt lediglich im mittleren Teil des unteren Abschnittes ein Borstenfeld, das in die Randbeborstung übergeht (Abb. 4, 13). Auch der Epipharynx trägt Beborstung, und zwar in Form zweier, asymmetrisch angeordneter, bürstchenartiger Borstenfelder. Sie sind, zum Unterschied von der Labrumbeborstung, durch Muskeln beweglich und greifen aktiv in den Nahrungstransport ein. Auf der rechten Seite liegt ein schmaler Längsstreifen (Ephstr) mit kräftigen,

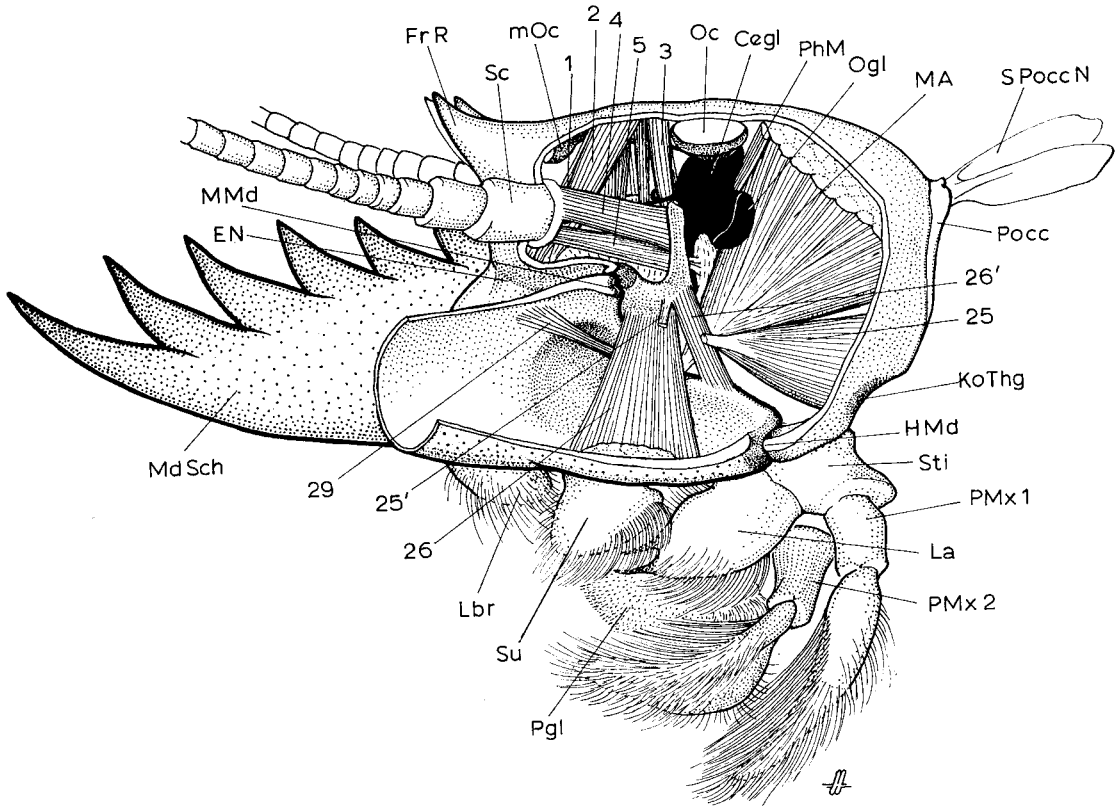

Abb. 11. Larve von *Palingenia longicauda*. Profilansicht, erster Präparationsschritt. Linke Seitenwand des Kopfes und Außenwand der linken Mandibel entfernt. Darstellung der Mandibel- und Antennenmuskulatur. Der Palpus Mx2 ist eingeklappt, der Palpus Mx1 weiterhin ausgeschwenkt.

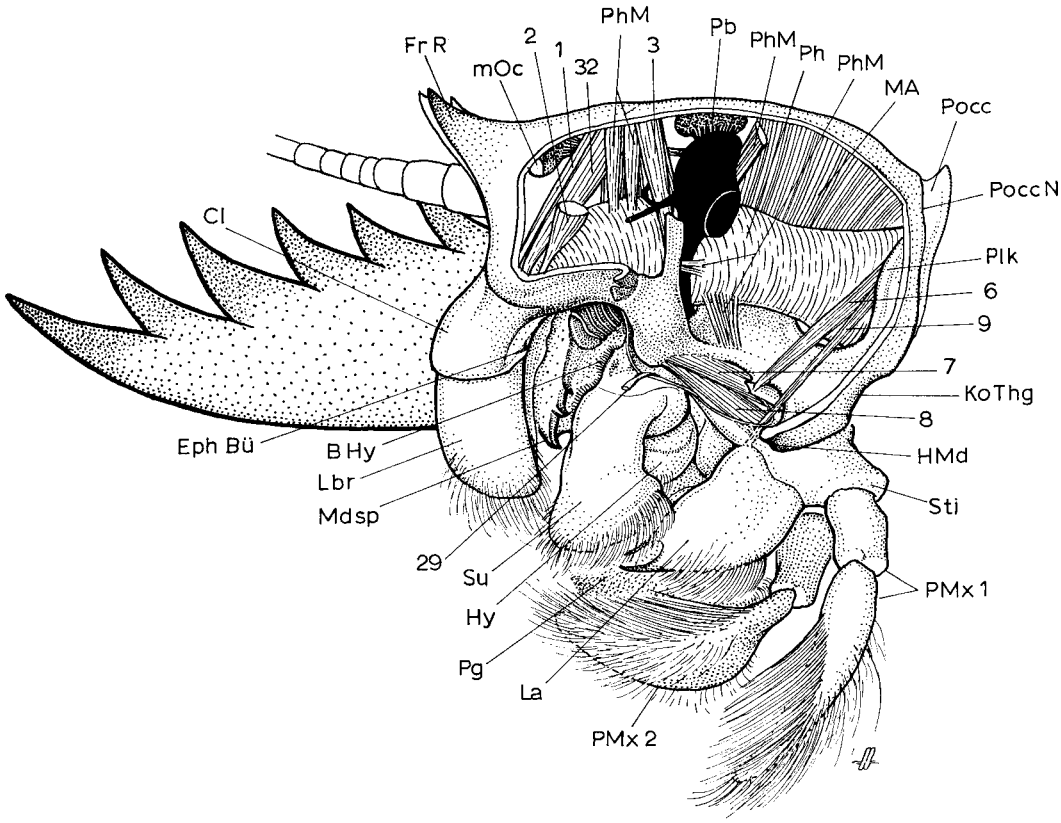

Abb. 12. Larve von *Palingenia longicauda*. Profilansicht, zweiter Präparationsschritt. Linke Mandibel und Antenne mit Muskeln vollständig entfernt. Dadurch wird der proximale Teil der rechten Mandibel in seiner orthognathen Stellung sichtbar sowie seine Lagebeziehung zu Epi- und Hypopharynx, allerdings ohne engen Kontakt. Dargestellt ist ferner die linke erste Maxille mit ihrer Muskulatur.

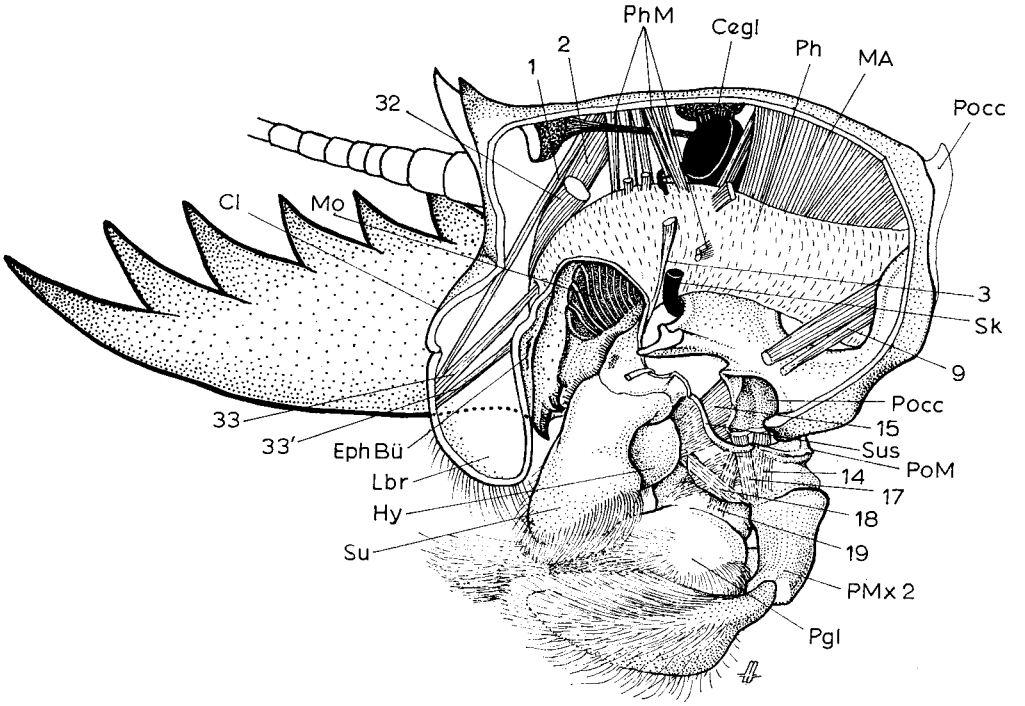

Abb. 13. Larve von *Palingenia longicauda*. Profilansicht, dritter Präparationsschritt. Durch Abtragen des linken vorderen Tentoriumarmes, der Seitenwand von Clypeus und Labrum sowie der linken ersten Maxille wurde die Labrummuskulatur sowie die zweite Maxille mit ihrer Muskulatur sichtbar. Zweite Maxille durchscheinend gedacht, um die Muskulatur zu zeigen.

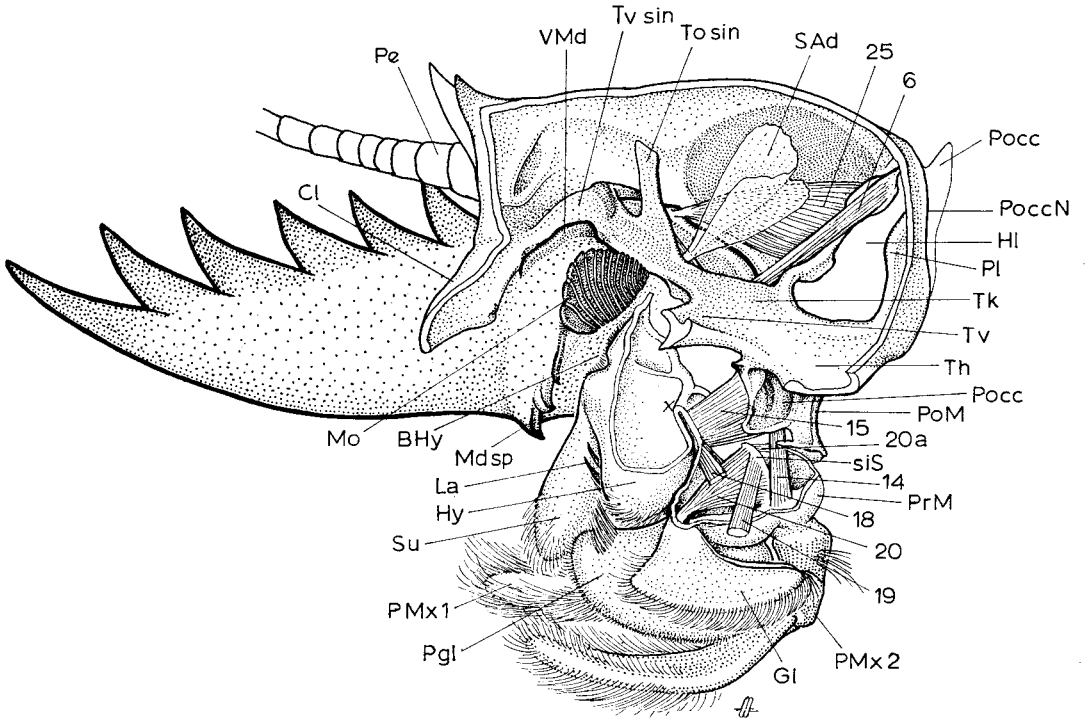

Abb. 14. Larve von *Palingenia longicauda*. Profilansicht, vierter Präparationsschritt. Labrum, Pharynx mit Muskulatur, die Muskulatur der rechten Antenne sowie Adduktormuskel der rechten Mandibel entfernt. Dadurch Darstellung fast der ganzen Innenseite der rechten Mandibel. Der Hypopharynxkörper wurde parasagittal durchschnitten und dadurch die Umschlagstelle (×) seiner Hinterwand in die Vorderwand des Labium deutlich gemacht. Siehe dazu auch Abb. 19 a und 20 b. Durch Entfernen von linker Paraglossa und linkem Palpus Mx2 wurden Glossae und sichelförmige Sehnenplatte des Praementum mit Muskelansatz für Glossae und Paraglossae sichtbar. Die rechte erste Maxille ist eingeschwenkt, ihre Spitzen schauen zwischen Superlingua und Hypopharynxkörper vor.

gegen die Mediane gekehrten Borsten. Unter ihm, an der Labrumgrenze, liegt ein dreieckiges, in das Labrum zurückklappbares Bürstchen (EphBü). Ausgeklappt berühren die Borsten des Dreieckfeldes die des Längsstreifens und schließen mit ihm einen Winkel ein. Wenn die linke Mandibel geöffnet wird, umfassen diese beiden Borstenfelder gerade den spitz auslaufenden Teil ihrer Mahlfläche, und das dreieckige Bürstchen kann sogar noch in die Rillen der Molarfläche hineinstreichen. Lebendbeobachtung zeigt, wie dieses Feld in raschem Tempo aus- und eingeklappt wird. Es wird zwar durch seine Tätigkeit keine neue Nahrung zu den Mundteilen gebracht, aber sehr aktiv das Abgleiten der bereits eingebrachten Nahrung von den Molarflächen verhindert.

Diese Bewegung der Borstenfelder des Epipharynx führen zwei Muskeln durch. Der eine (33') ist eine Abspaltung des stets vorhandenen Labrumkompressors (33). Er zieht von der Mitte der vorderen Labrumwand zur Hinterwand, unmittelbar neben dem Borstenfeld (b), und klappt es bei Kontraktion ein. Das Entfalten geschieht durch einen kräftigen Pharynxmuskel (32), der neben den Labrummuskeln (1) und (2) an der linken Seite der Frons entspringt und, über die Mediane ziehend, auf der rechten Epipharynxwand an einer Versteifungsleiste ansetzt. Da diese Leiste auch unter dem Borstenfeld (Ephstr) verläuft, wird dieses jedenfalls gleichzeitig mit der Entfaltung von (EphBü) angehoben, und vermutlich werden auch seine Borsten dabei etwas aufgerichtet (Abb. 12, 13, 16).

Die Mandibel

Die Mandibel (Md) zeigt unter den Mundgliedmaßen die auffälligste Gestaltung. Sie läßt eindeutig einen proximalen und einen distalen Teil unterscheiden. Der proximale Abschnitt, der sich in gegen die Mediane gekehrte Molarfläche und Spitze gliedert, ist von den übrigen, ihn umgebenden Mundteilen verdeckt, während der distale Abschnitt, der in seiner Form an die Schaufel des Damwildes erinnert, frei um eine halbe Kopflänge über den Clypeus vorragt. Wie im weiteren noch auszuführen sein wird, erfüllt die Mandibel, entsprechend ihrer eigenartigen Gestaltung, eine Doppelfunktion. Während nämlich der von Mundgliedmaßen umgebene, proximale Teil die normale Mandibelfunktion der Nahrungsbearbeitung ausführt, baut der solitär vorstehende, außerordentlich kräftige Abschnitt, zusammen mit dem Frontalrostrum, den Kopfgrabeapparat auf (Abb. 1, 5, 12, 17).

Der proximale Mandibelabschnitt zeigt im wesentlichen die für die Ephemeridenlarven ziemlich allgemein gültigen Verhältnisse. Die leicht konkave, ovale Molarfläche ist an einem Ende abgerundet, am anderen spitz und trägt quer zu ihrer Längserstreckung 10 deutliche und weitere 5—6 verstreichende Querrippen. Im Spitzenabschnitt sind die Querrippen besonders hoch und setzen sich als elastische Lamellen über die Spitze hinaus fort. Die Molarflächen der beiden Mandibeln sind asymmetrisch und so angeordnet, daß bei Mandibelschluß ihre Rillen ineinander passen, also eine richtige Quetschvorrichtung bilden. Diese Anordnung dient zweifellos weniger der Zerkleinerung als dem Zusammenpressen und Formen der Nahrung sowie sicherlich, wie bereits Brown bei *Cloeon* festgestellt hat, dem Auspressen des Wassers. Eine Mahlbewegung im Sinne eines Vertebratenmolaren ist auch im Hinblick auf die ganze Gelenksanordnung nicht möglich. Aber da nun einmal unglücklicherweise das Wort „Molar" eingebürgert ist, ist es wohl besser, aus historischen Gründen dabei zu bleiben, da man sonst folgerichtig die ganze aus der Vertebratenanatomie übernommene Insektennomenklatur ausmerzen müßte, was heute mit Vorteil kaum mehr möglich ist. Bei geschlossenen Mandibeln weist die Spitze der rechten Molarfläche nach hinten und kommt so mit den Hypopharynxborsten in Kontakt, während die Spitze der linken Molarfläche nach vorne weist und die Epipharynxborsten berührt (Abb. 8). Diese Kontaktnahme spielt im Weitertransport der Nahrung eine wichtige Rolle, da dadurch eine Hinlenkung auf die Molarflächen erfolgt, resp. ein Abgleiten der Nahrung von denselben verhindert wird. Unterhalb der Molarfläche endet der proximale Mandibelteil mit einer zweizinkigen Spitze, wobei jede Zinke wieder gegabelt ist. Die Mandibelspitzen greifen bei Schluß ineinander und dienen vor allem der sicheren Führung der Molarflächen. Während der eben geschilderte, proximale Abschnitt senkrecht zur Körperlängsachse steht, setzt der distale, schaufelförmige Teil die Achsenrichtung fort. Seine Innenkante ist glattrandig, die Außenkante seiner leicht konkaven Fläche wird von 6—8 nach oben gerichteten Zähnen gekrönt. Die

6 distalen Zähne sind stets deutlich, nehmen aber an Größe nach proximal ab. Stets noch kleiner, mitunter ganz undeutlich, sind die beiden proximalsten Zähne 7 und 8. Eine Asymmetrie der rechten und linken Seite ist häufig. Auch bei völlig geschlossenen Mandibeln kommt es nur zu einer Annäherung der beiden Mandibelschaufeln, nie aber zu einer Berührung. Die dunkle Pigmentierung der Zahnspitzen zeigt, daß es sich durchwegs um besonders verstärkte Chitinisierungsstellen handelt. Angesichts der Tatsache, daß immerhin der größere Teil der Mandibel der Palingenialarve eine eindeutig prognathe Stellung besitzt, könnte man vielleicht die eingangs ausgesprochene Beurteilung „orthognathe Kopfstellung" in Frage stellen. Ich bleibe jedoch aus folgendem Grunde bei meiner Auffassung: Die Primärfunktion der Mandibel ist zweifellos die eines Instrumentes zur Nahrungsbearbeitung im Zusammenspiel mit den übrigen Mundgliedmaßen. Ein solcher Mandibelabschnitt, der eindeutig und ausschließlich der Nahrungsaufnahme dient, ist nur im proximalen Teil gegeben; außerdem zeigt er völlige gestaltliche Übereinstimmung in seinen wesentlichen Teilen mit den Mandibeln anderer Ephemeridenlarven, z. B. *Ecdyonurus* und *Rhithrogena*. Dieser den anderen Mandibeln homologe Teil hat eindeutig eine orthognathe Stellung in Übereinstimmung mit der Lage der Mundöffnung sowie der Parallelstellung von Vorder- und Hinterwand der Kopfkapsel. Daher fasse ich die Mandibelschaufel, also den distalen Teil, trotz überragender Größe als eine in Zusammenhang mit besonderer Lebensweise herausdifferenzierte Zusatzbildung des relativ kleinen, aber morphologisch bedeutungsvollen, proximalen und meiner Ansicht nach primären Abschnittes auf. Die Umrahmung der Mandibelbasis, des Mündungsabschnittes des Mandibelhohlkörpers, ist eher eng und ungefähr dreieckig. In zwei Eckpunkten liegen die Anteile des mittleren (MMd) und hinteren (HMd) Mandibelgelenkes, durch die die Schwenkachse der Mandibel verläuft. Die dritte Basisecke weist gegen die Mediane; sie ist abgestumpft, und hier schließt der proximale Mandibelabschnitt an (Abb. 8, 17). Das hintere Mandibelgelenk wird von Seiten der Mandibel von zwei Höckern gebildet, die zwischen sich eine Grube einschließen. Ihre Gegenspieler liegen im Hinterhauptsrand und werden von zwei Gruben gebildet, zwischen denen ein Höcker liegt. Die ganze Anordnung steht schräg, so daß der eine Gelenkshöcker des Mandibelabschnittes nur von außen, der andere fast nur von innen zu sehen ist. Man könnte beinahe von einem Umgreifen des Hinterhauptrandes durch das Mandi-

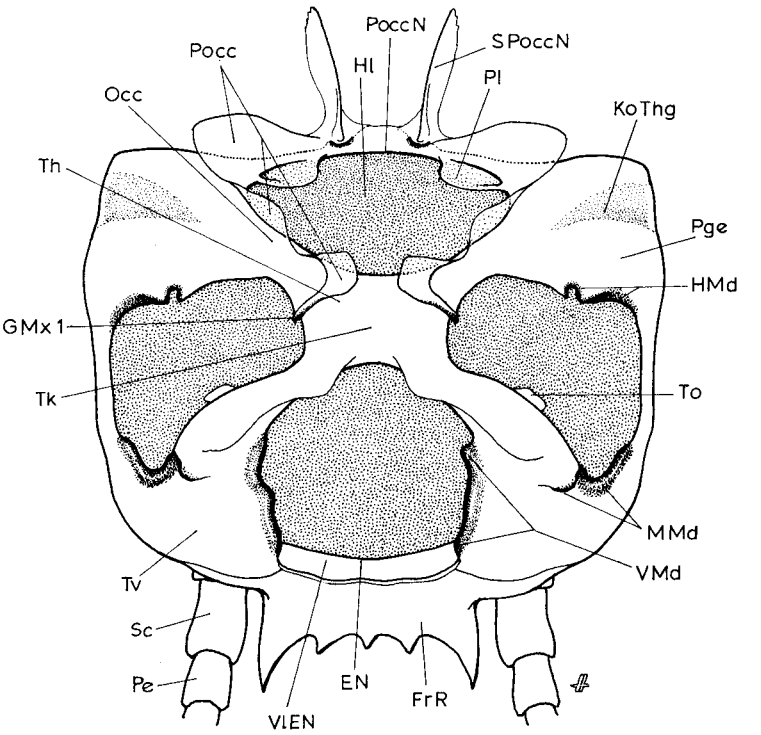

Abb. 15. Larve von *Palingenia longicauda*. Schädelskelett von der Ventralseite. Alle Mundgliedmaßen entfernt, um Mandibelgelenkungen, Maxillengelenke und Tentorium darzustellen. Clypeus in der Epistomalnaht abgetrennt.

belgelenk sprechen. Beim Öffnen liegt die Belastung am äußeren, beim Schließen am inneren Gelenkskopf. Gruben und Höcker der Gelenkspartner sind so gut ineinandergepaßt, daß die Führung sehr straff ist und das Gelenk praktisch nur einen Freiheitsgrad besitzt (Abb. 8, 9, 10). Das mittlere Gelenk sitzt in seinem Mandibelanteil in der vorderen, äußeren Ecke der Mandibelbasis. Der Rand der Basis zeigt an dieser Stelle eine haarnadelförmig gebogene Wulstbildung. Der mediangewendete Schenkel dieses Wulstes trägt eine deutliche, gegen die Mandibelbasis weisende Gelenksfläche. Den Gegenpart bildet der darüberliegende, vordere Tentoriumarm. Auch er zeigt eine haarnadelförmig gekrümmte Wulstbildung über der entsprechenden Stelle der Mandibel. Der Tentoriumwulst hat eine nach außen geneigte Gelenksfläche, wodurch die beiden Gelenkspartner zur Berührung kommen. Die Mandibelgelenksfläche gleitet an der Tentoriumgelenksfläche auf und ab. Ein Exartikulieren bei starker Beanspruchung wird durch die starke sehnige Verbindung der beiden Wulstbildungen verhindert (Abb. 6, 8, 10). Eine besondere Absicherung stellt aber zweifellos das vordere Mandibelgelenk dar, das außerordentlich kräftig entwickelt ist. Sein Mandibelanteil ist von der Basis weit abgerückt und liegt am Mandibelkörper. Es besteht aus einer kräftigen Wulstbildung verstärkten Chitins, die der Molarfläche parallel verläuft und an die sich nach außen eine tiefe Kerbe anschließt. Die Strecke zwischen Wulst und Molarfläche ist, im Gegensatz zur übrigen Mandibelwand, deutlich verstärkt und weist somit auf eine besondere Beanspruchung dieser Zone hin. In die Kerbe greift als Gegenpart die mediane Kante des vorderen Tentoriumarmes ein. Bei Schwenkbewegungen der Mandibel gleitet der Wulst an der medianen Tentoriumkante auf und nieder. Beanspruchungen durch Beißdruck bei Mandibelschluß werden vor allem durch diese vordere Gelenkbildung aufgefangen und das viel schwächere mittlere Gelenk davon völlig entlastet; es stellt lediglich den Drehpunkt der Schwenkachse dar (Abb. 7, 8, 17). Das Maximum der reichlichen Mandibelbeborstung, die aus langen, dicht gestellten, nach außen gekrümmten Borsten besteht, liegt in einem Feld zwischen hinterem und mittlerem Mandibelgelenk. Von ihm läuft eine dichte Zeile kräftiger Borsten bis zum vorderen Mandibelgelenk und von hier aus weiter, und zwar an der Innenseite der Mandibelschaufeln, bis zur Spitze. Bei Mandibelschluß, bei dem sich die inneren Kanten der Mandibelschaufeln einander nähern, kommen die Borsten in der Mediane zur Berührung resp. zur Überkreuzung. Eine zweite Reihe schütterer, langer Borsten läuft auf der Außenseite der Mandibelschaufel fast bis zur Spitze. Eine dritte Reihe zieht vom großen Borstenfeld in einem Bogen über die Ventralseite und endet am Beginn des proximalen Spitzenabschnittes mit einer Verbreiterung. Die Bedeutung der fast ausschließlich seitlich abstehenden Borsten des Vorderendes mag wohl ganz allgemein darin liegen, beim Graben abstürzendes Material aufzufangen und ein völliges Verschütten des vordersten Körperabschnittes zu verhindern; im Zusammenhang mit der Atemtätigkeit wird nämlich ein von vorne nach hinten streichender Wasserstrom aufrecht erhalten. Das große Borstenfeld spielt aber außerdem, wie erst später genauer auszuführen sein wird, bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle (Abb. 1, 3, 5, 10). Zu erwähnen wäre noch eine Reihe feiner, kurzer Borsten auf der Kante, welche Spitze und Molarteil des proximalen Abschnittes der rechten Mandibel verbindet.

Die die Mandibel bewegende resp. fixierende Muskulatur ist sehr kräftig. Der dorsale Adduktor (Ma) hat eine ovale Sehnenplatte, die mit langem Schaft nahe dem mittleren Gelenk an der der Mediane zugekehrten Kante der Mandibel entspringt. Die Sehnenfläche steht im wesentlichen der Hinterwand parallel, ihre Ränder sind etwas nach vorne eingerollt. Auf der der Hinterwand zugekehrten Seite trägt die Hauptsehne einen niedrigen, senkrecht abstehenden Kamm. Die Muskelfasern der Vorderseite entspringen am Vertex in einem Feld, das von Coronarnaht und Augenkontur begrenzt wird. Die Muskelpartien der rechten und linken Mandibel sind leicht ineinander verzahnt (Abb. 6, 7, 11, 12). Die Fasern der Sehnenhinterseite, inklusive jener, die am Kamm ansetzen, entspringen von Occiput und Verbreiterungsleiste (Pl) der Postoccipitalnaht. Der ventrale Adduktor, Adductor tentoricus (26), besteht einerseits aus einer mächtigen Faserpartie, die in der Ventralfläche des Mandibelhohlkörpers inseriert, und andererseits aus einer schmächtigen Partie (26'), die an der Mandibelbasis zwischen vorderem und hinterem Gelenk ansetzt und von der Ventralfläche des vorderen Tentoriumarmes entspringt (Abb. 8, 11). Der bedeutend schwächere Abduktor (25) besteht im wesentlichen aus einer größeren dorsalen Partie, die an einer langstieligen, lanzettförmigen Sehne ansetzt. Die Sehne entspringt zwischen mittlerem und hinte-

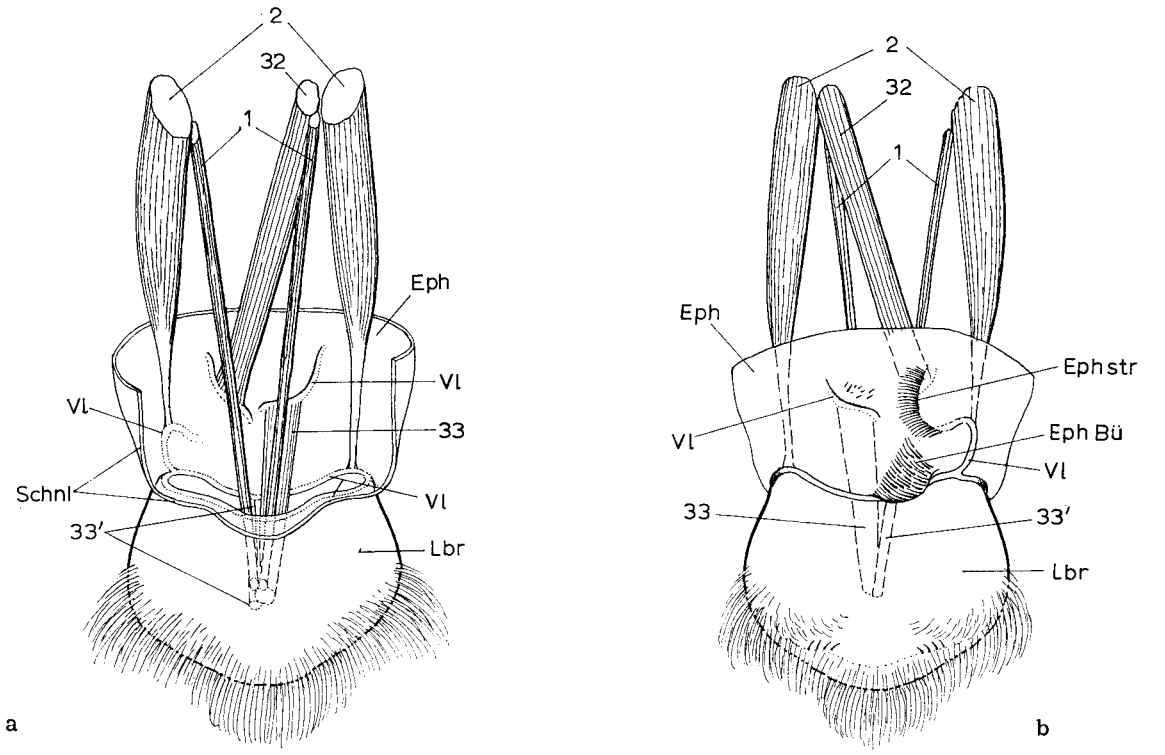

Abb. 16. Larve von *Palingenia longicauda*. Labrum.

a) Außenseite. Durch Abschneiden des Clypeus wurde die aborale Seite des Epipharynx freigelegt. Die volle verstärkte Kontur der Labrumgrenze ist daher sichtbar.

b) Innenseite. Der Epipharynx ist durch eine willkürliche Schnittlinie begrenzt. Es ist Kontraktion des Muskels 32 angenommen und daher das Epipharynxbürstchen in Aktionsstellung ausgeklappt.

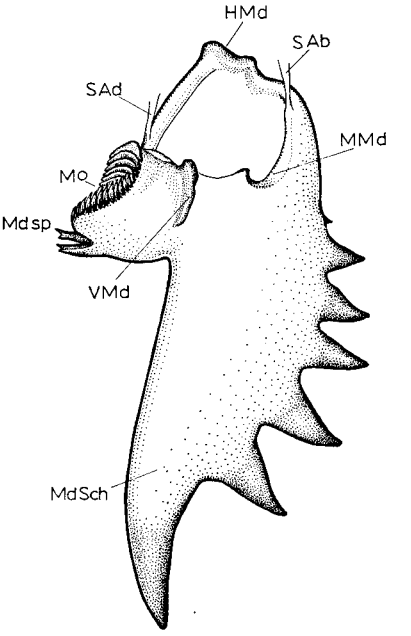

Abb. 17. Larve von *Palingenia longicauda*. Linke Mandibel.

rem Mandibelgelenk an der Mandibelbasis, die beidseitig an ihr ansetzenden Fasern ziehen zum Postoccput. Die Wirkung dieses Muskels wird durch ein schwaches Muskelbündel (25') unterstützt, das an

der Ventralfläche des vorderen Tentoriumarmes entspringt und an der Außenseite der Mandibelbasis, nahe dem hinteren Gelenk, inseriert. Ferner entspringt im Mandibelkörper selbst ein kleiner, kräftiger Muskel (29), der sich rasch verjüngt und mit einer Sehne an der Gelenkshaut zwischen Mandibel und Hypopharynx anheftet. Er hat nichts mit der Bewegung der Mandibel selbst zu tun, sondern sorgt für Bewegungskoordination von Mandibel und Hypopharynx (Abb. 8, 11).

Die besonders starke Entwicklung des Schließmuskels ist nicht allein aus der Erzeugung des notwendigen Beißdrucks bei der Nahrungsaufnahme zu verstehen, sondern sie steht in Zusammenhang mit dem proximalen Schaufelteil der Mandibel, der, wie bereits erwähnt, der wesentliche Teil des Kopfgrabeapparates ist. Der Kopf unterstützt die Grabbewegung der Vorderextremität dadurch, daß er durch Anhebebewegung das Material aufwirft. Zur Einleitung des ganzen Vorganges wird das Bodenmaterial mit heftigen Schwimmbewegungen im Schuß angefahren. Das nach vorne gerichtete erste Extremitätenpaar liegt dabei dem Kopf zu beiden Seiten an, die Zahnreihen seiner Tibia stehen jenen der Mandibelschaufeln parallel.

Bei der Grabbewegung arbeiten die Mandibeln nicht als bewegliche Kopfabschnitte, sondern der Kopf wird als Ganzes im Kopfthoraxgelenk mit Hilfe der mächtigen Kopf-Thoraxmuskulatur in der Vertikalen bewegt. Die Mandibelschaufeln müssen dabei ebenso unbewegliche Kopffortsätze sein wie das von ihnen eingeschlossene Frontalrostrum. Daraus erklärt sich die mächtige Schließmuskulatur, die vor allem durch das Fixieren der Mandibeln während des Grabens besonders stark beansprucht wird.

Die Mandibel führt diese Doppelfunktion — einerseits ein Freßinstrument mit dem proximalen Teil, andererseits ein Grabinstrument mit dem distalen Teil zu bilden — in zwei völlig getrennten Arbeitsgängen durch. Während der Nahrungsaufnahme macht der ständig wechselnde Kontraktionszustand der Adduktorenmuskeln eine Belastung der distalen Abschnitte unmöglich. Sind die distalen Abschnitte aber durch permanente Kontraktion der Adduktoren zu starren Kopffortsätzen und somit zum Grabinstrument geworden, ist die Nahrungsaufnahme blockiert. Im Zusammenhang mit der Fortführung der Grabbewegung — wenn das Tier bereits festen Boden unter den Füßen hat und seine Wohnröhre weitergräbt — wirkt sich auch die Tatsache vorteilhaft aus, daß Mandibelgelenk, Kopfthoraxgelenk und Basalgelenk des ersten und zweiten Thorakelbeinpaares in einer Ebene liegen; denn dadurch kann ein Abstemmen der Beine vom Untergrund zu einer Kraftübertragung bis zur Mandibelspitze führen, ohne daß dabei ein Wirkungsverlust eintritt (Abb. 2, 10).

Die erste Maxille

Das Zentralstück der ersten Maxille, der Stipes (Sti), ist relativ klein, er ist der kürzeste Abschnitt der Maxille überhaupt und von nahezu quadratischem Umriß. Die Cardo (Ca), die dem Stipes breit, mit gut beweglicher Gelenksnaht ansitzt, verjüngt sich gegen ihr freies Ende (Abb. 18). Hier bildet sie einerseits den leicht verstärkten Gelenkskopf für das Cardo-Kopfgelenk und andererseits einen frei in die Kopfkapsel vorspringenden Abschnitt, an dem der craniale Cardomuskel (6) ansetzt. Der von der Cardo gebildete Gelenkskopf liegt in einer flachen Pfanne im freien Rand des Postocciput. Es ist ein schwaches, durch Kraftwirkungen wenig in Anspruch genommenes Gelenk, hauptsächlich eine Aufhängungsvorrichtung der Maxille. Der Stipes trägt die große, seitlich kompresse Lade (La), die ihn in voller Breite fortsetzt und etwas an Länge übertrifft. Sie verjüngt sich im distalen Abschnitt mit einer starken Einwärtskrümmung ihrer Außenkontur und läuft in zwei gegen die Mediane gekehrte Spitzen aus. Die mediane Ladenkante ist von einer Reihe kräftiger, gegen die Mittellinie gewendeter Borsten besetzt. Ein dichtes Feld kräftiger Borsten, das bei den Spitzen beginnt, folgt der Krümmung der Außenkante, wobei diese Borsten, von innen nach außen fortschreitend, an Höhe gewinnen und so der Lade, trotz tatsächlicher Krümmung ihrer Kontur, ein rechteckiges Aussehen verleihen. Alle diese Borsten weisen zur Mediane, ebenso wie die eines zweiten schwächeren Feldes, das an der Außenseite der Lade in deren Fläche beginnt und schließlich in der Spitze mit dem anderen Feld konvergiert. Die Lade wird dadurch zu einem wirksamen Kehr- oder Kamminstrument. Besonders kräftig ausgebildet ist der zweigliedrige Palpus (PMx1), dessen Endglied in halber Länge eine deutliche, quer verlaufende Naht aufweist (Abb. 18).

Die Gelenksstelle des Palpus beansprucht fast die ganze Länge des Stipes, wobei das mächtige Gelenksfeld besonders auf der Außenseite des Stipes liegt, das heißt also, daß Bewegungen nach außen besondere Bedeutung zukommt. Das proximale Palpusglied ist so lang wie der Stipes, das distale etwas mehr als doppelt so lang. Das große Endglied trägt eine auffallende Beborstung, die aus zwei lateral angeordneten, langen, gegen die Spitze konvergierenden Feldern besteht. Alle Borsten dieses Doppelfeldes weisen gegen die Mediane, stehen also parallel zu jenen der Lade. In entgegengesetzte Richtung weist ein lockerer, schütterer Borstensaum an der äußeren Kontur des distalen Palpusgliedes. Die beiden in Stipes (8) und Cardo (7) ansetzenden Muskeln entspringen auf den vorderen Tentoriumarmen unmittelbar neben ihrer Abgliederungsstelle vom Tentoriumkörper. Sie können sowohl den Knickungswinkel des Stipes-Cardo-Gelenkes verändern als auch die Maxille als ganzes gegen die Mediane adduzieren. Sie sind die Hauptbeweger und Fixierer der ersten Maxille, während der am distalen Cardoende ansetzende Muskel (6) leichte Schwenkbewegungen um das Cardo-Kopfgelenk ausführt. Die Einwärtsbewegung der Lade selbst — im Sinne einer Knickbewegung gegen den Stipes — wird durch den Stipes-Ladenmuskel (10) durchgeführt. Der schmale, lange Muskel (9), der von der Kopfkapsel zum proximalen Ladenende zieht, bewegt nicht nur die Lade, sondern auch die ganze Maxille in Zusammenarbeit mit (7) und (8). Die beiden Muskeln (6) und (9) entspringen nebeneinander am unteren Rand der Sehnenplatte der Postoccipitalnaht unterhalb der Fasern des Mandibeladduktors. Die Muskeln der Palpusglieder (12, 13), besonders die Beuger des distalen Gliedes (12a, 13a), sind, entsprechend der Größe des Palpus, sehr kräftig (Abb. 8, 9, 12, 13, 18). Verglichen mit der Ausbildung der übrigen Mundgliedmaßen sind Gesamtgröße, Entwicklung der Muskulatur und Beborstung des Palpus Mx1 auffallend und lassen erkennen, daß ihm eine besondere Aufgabe im Zusammenspiel zukommen muß. Tatsächlich handelt es sich bei ihm um d e n Abschnitt der Mundgliedmaßen, der im Falle der Palingenialarve den zum Nahrungserwerb führenden Bewegungsablauf der Mundgliedmaßen einleitet.

Die zweite Maxille, Labium

Die zweite Maxille oder das Labium besteht wie bei *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* aus zwei Abschnitten, nämlich einem schmalen Postmentum (PoM), das lediglich der Verbindung mit dem Postocciput dient, und dem mächtigen Praementum (PrM), das an seinem distalen Abschnitt die paarigen Palpen (Pmx2), Glossae (Gl) und Paraglossae (Pgl) trägt (Abb. 19). In Zusammenhang mit der Gelenkung der Anhänge ist der distale Abschnitt der Hinterwand (aborale Wand) des Praementum besonders stark sklerotisiert. In der Mittellinie trägt dieser sklerotisierte Wandteil eine durch Einfaltung gebildete, gegen das Innere des Labium vorragende Sehnenplatte. Sie ist sichelförmig gekrümmt, ragt in ihrem oberen Abschnitt frei in das Lumen vor und stellt eine wichtige Muskelansatzstelle dar.

Die Verbindung zwischen Postmentum und Praementum ist nicht als Gelenkstelle, sondern eher als flexible Nahtstelle zu bezeichnen, die Knickbewegungen der beiden Abschnitte gegeneinander gestattet. Diese Bewegungen werden durch zwei im Praementum ansetzende, zum Postocciput ziehende Muskeln durchgeführt. Das eine Paar (14) entspringt an der Hinterwand zu beiden Seiten des Distalabschnittes der sichelförmigen Sehne, das andere Paar (15) in der Mittellinie der proximalen Praementumvorderwand (orale Wand) an einer gleichfalls verstärkten Wandpartie (Abb. 13, 14). Im Gegensatz zur Situation von *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* ist hier klar die Selbständigkeit der oralen Praementumwand gegenüber der aboralen (hinteren) Hypopharynxwand zu erkennen. Die Praementumvorderwand schlägt in die Hypopharynxhinterwand um (Abb. 14), die beiden Wände liegen einander zwar dicht an, sind aber durch einen deutlichen Spaltraum einwandfrei getrennt.

Den Anhängen des Praementum kommt — entsprechend ihrer Bedeutung für den Nahrungstransport — ein verschiedener Grad von selbständiger Beweglichkeit zu. Die geringste Beweglichkeit unter den Anhängen des Praementum zeigen die polsterförmig aufgeblähten, sich oral etwas verjüngenden Paraglossae, die mit dem Praementum durch ein ringförmiges Gelenkhautfeld ohne wirkliche Gelenksbildung verbunden sind. Sie werden durch je einen Muskel (19), der seitlich am oralen Ende der sichelförmigen Sehne ansetzt, angehoben. Als Antagonist fungiert der Druck der Körperflüssigkeit. Auf ihrer

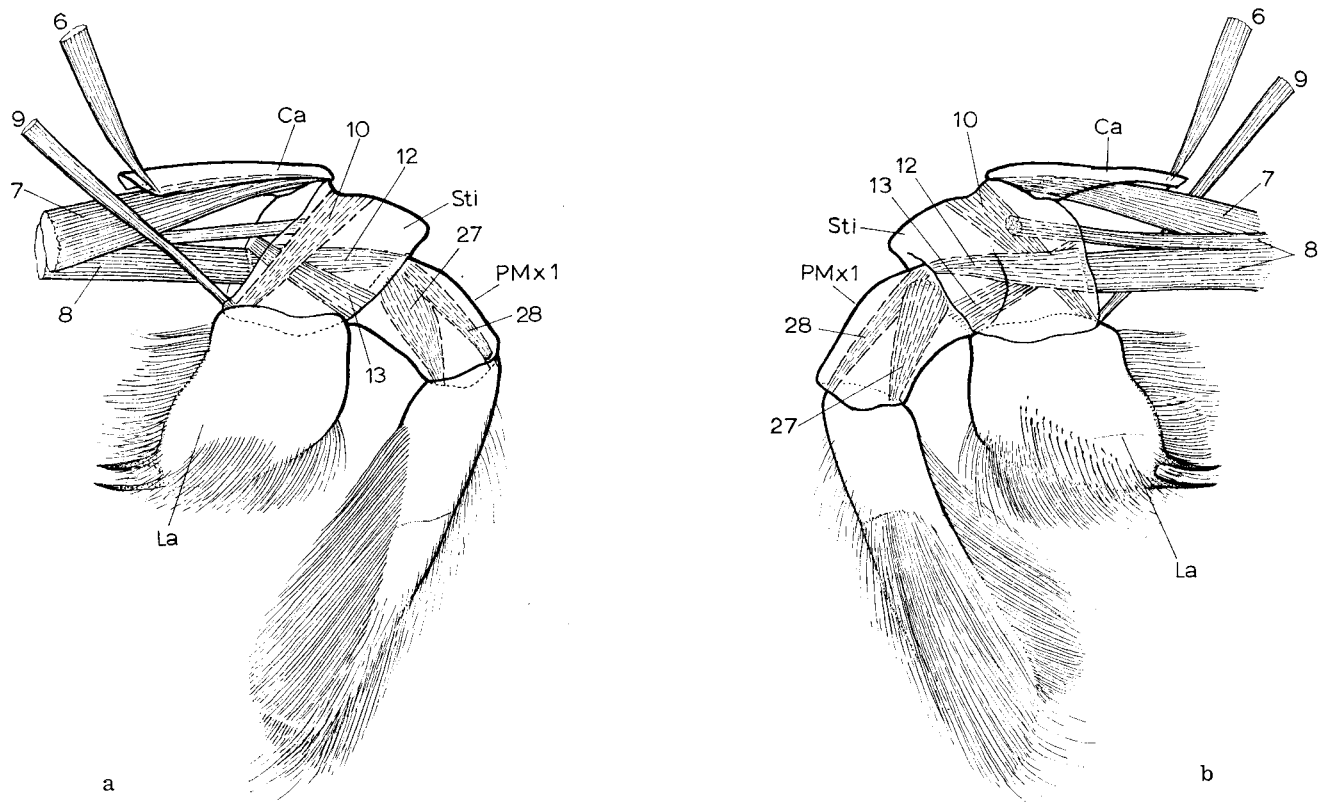

Abb. 18. Larve von *Palingenia longicauda*. Linke erste Maxille. a) Aborale Seite, b) orale Seite.

freien Oberfläche sind sie von einem kurzen Borstensamt, der an der Außenseite in ein Feld größerer, oral gerichteter Borsten übergeht, bedeckt. Ihr sich verjüngender, gleichfalls oral gerichteter Abschnitt trägt ein auffallendes Feld kräftiger, gegen die Mundöffnung gerichteter Borsten. Dieses Borstenfeld der Paraglossae kommt bei ihrer Adduktion mit einem ähnlich gestalteten Borstenfeld der Lingua des Hypopharynx in Berührung (Abb. 14).

Im Gegensatz zu ihrer geringen Bedeutung bei *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* sind die Glossae bei *Palingenia* das funktionelle Zentralstück des Labium. Basal verschmolzen bilden sie in ihrem distalen Abschnitt einen keilförmigen Körper, der, median geteilt, deutlich seine Herkunft aus paarigen Elementen erkennen läßt. Dieser Glossakeil ist in engem Kontakt zwischen die paarigen Paraglossae eingepaßt, wobei sein spitzer Abschnitt oral weist. Zwischen unpaarigem Glossaeabschnitt und Praementum ist ein sehr straff gebautes, auf engstem Raum konzentriertes Gelenk ausgebildet. Es liegt am distalen Ende der erwähnten sichelförmigen Sehne und wird von zwei sehnigen Bändern flankiert. Die Adduktionsbewegung der Glossa wird, infolge der Basisverschmelzung, von einem einheitlichen Muskel (20) durchgeführt. Er entspringt schmal gegenüber dem Praementum-Glossagelenk und strahlt fächerförmig auf die sichelförmige Sehnenplatte aus. Seine Kontraktionen bewirken rasend schnelles Einkippen der Glossae gegen den Hypopharynx, also in Richtung Mundöffnung. Der Glossaeadduktor erfährt eine Unterstützung seiner Wirkung durch ein kleines unpaares Muskelelement (20 a), das von der freien Spitze der sichelförmigen Sehne zum distalen Teil des Postmentum zieht. Seine Funktion besteht jedenfalls in einem Fixieren des freien, durch die Faserkontraktion von (20) stark beanspruchten Enden der sichelförmigen Sehne, womit er zweifellos die Wirkung des Glossenadduktors (20) verstärkt.

Der Antagonist des Adduktors ist in diesem Fall nicht wie gewöhnlich nur der Druck der Haemolymphe, sondern zusätzlich der elastische Bandapparat des Gelenkes. Er wird bei Muskelkontraktion gedehnt und geht bei Muskelerschlaffung — ähnlich dem Schloßbandmechanismus einer Muschel — in

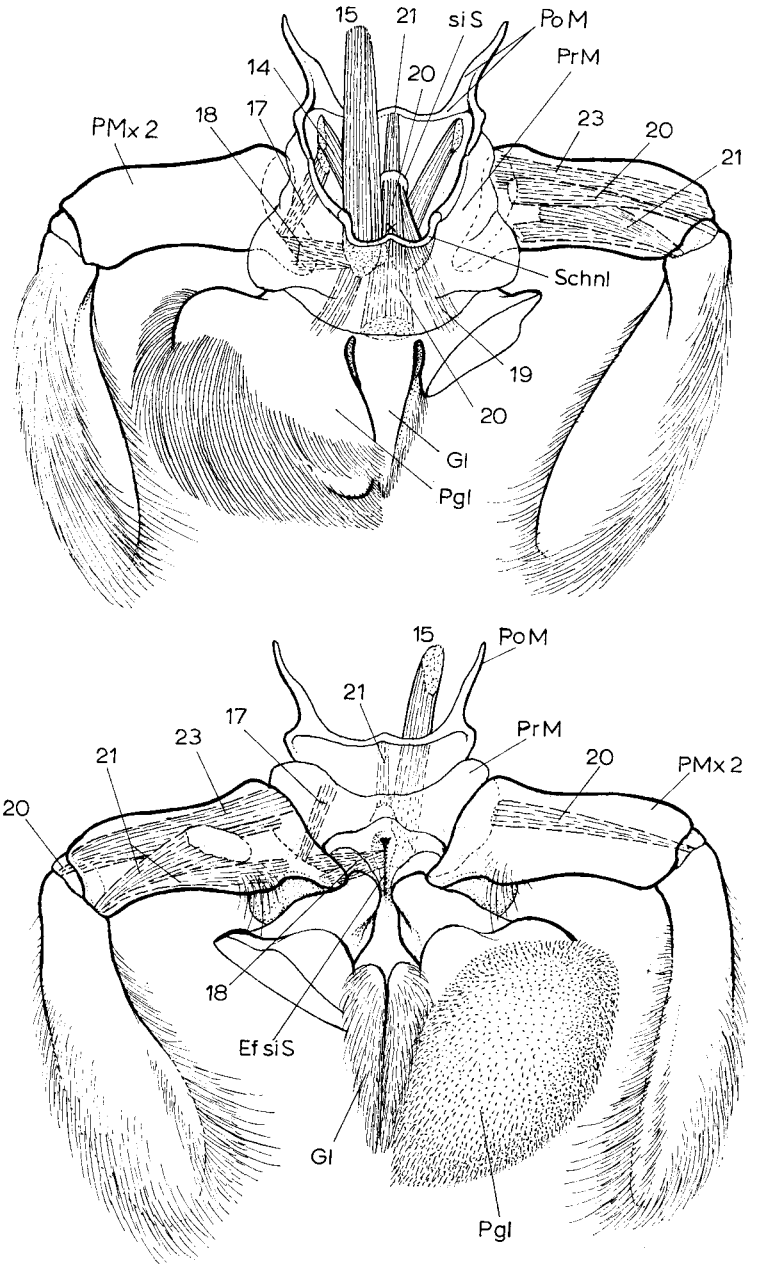

Abb. 19. Larve von *Palingenia longicauda*. Zweite Maxille.
a) Orale Seite, b) aborale Seite. Um die Glossae unverdeckt zu zeigen, wurde jeweils die linke Paraglossa abgeschnitten; a) zeigt bei X die Stelle, an der die orale Maxillenwand in die aborale Hypopharynxwand umschlägt.
Siehe hierzu auch Abb. 20 b und 14.

seine Ausgangslage zurück. Die Wirkungsweise des Gelenkes läßt sich gut am Skelettpräparat nach Entfernen der Muskulatur erkennen. Lebendbeobachtung zeigt das durch seine Schnelligkeit sehr auffallende Einkippen der Glossae, das künstlich durch deren Berührung ausgelöst werden kann. Die Beborstung der Glossae besteht aus kräftigen kürzeren Borsten, die ihre freie Außenseite bedecken und gegen die Seite der Paraglossae an Länge zunehmen. Beim Einkippen drängen sich die Glossae mit ihrer Keilform zwischen die Paraglossae orad vor. Ihre seitlichen Borsten streifen bei dieser Bewegung über die Borsten der Paraglossae, wobei sie dieselben auskämmen. Ihre Spitze aber — und das ist das Wesentliche — schiebt sich dabei weit auf den Körper des Hypopharynx, die Lingua, hinauf (Abb. 9). Damit werden die Glossae zum wichtigen Anfangsteil der in der Mediane zur Mundöffnung verlaufenden Nahrungsstraße.

Die zweigliedrigen Palpen sind wesentlich schlanker und muskelschwächer als bei *Ecdyonurus* und *Rhithrogena,* in Zusammenhang damit, daß es hier weniger um Kraftleistung als um rasche Bewegungen geht, wie man am lebenden Tier auch gut beobachten kann. Das zylindrische proximale Glied wird von zwei Muskeln, einem Ad- und einem Abduktor, bedient. Der Adduktor (18) entspringt mit zwei getrennten Partien am Palpus und setzt in der Medianlinie der Vorderwand des Praementum unmittelbar unter dem Ansatz des Praementummuskels (15) an. Es ist das dieselbe Stelle wie bei *Ecdyonurus* und *Rhithrogena,* nur daß dort, entsprechend der Mächtigkeit des Palpusadduktors, von der Praementumwand eine vorspringende Sehnenplatte entwickelt wird.

Der kleinere Abduktor (17) setzt neben dem Praementummuskel (14) am Postocciput an (Abb. 13, 18). Das außerordentlich kräftige, distale Glied ist flach, konkav und wird in Ruhe schalenartig über die Paraglossae gelegt (Abb. 3, 4, 12). Seine in dieser Position orale Kante ist gerade, seine aborale geschwungen. Proximales Glied und Außenfläche des distalen Gliedes sind borstenlos. Die Außenkontur des distalen Gliedes aber ist von längeren Borsten gesäumt, die an der oralen Kante sehr kräftig sind und ein richtiges Borstenfeld bilden, das sich auf die Innenfläche fortsetzt. Die Bewegung des distalen Gliedes wird durch zwei vom proximalen Glied ausgehende Muskeln durchgeführt, wobei der Adduktor (21) größer als der Abduktor (22) ist. Es findet sich außerdem noch ein dritter Muskel im proximalen Glied, der jedoch keine Beziehung zum distalen Glied zeigt. Dieser Muskel (23) zieht parallel zur Längserstreckung des Gliedes, in welchem er entspringt und ansetzt. Eine homologe Muskelausbildung bei *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* konnte dort befriedigend als Entfalter des für den Nahrungserwerb wesentlichen Borstenfeldes gedeutet werden. Eine derartige Deutung fällt hier weg. Es handelt sich jedoch um einen durchaus kräftig entwickelten Muskel, der selbstverständlich nicht funktionslos sein kann. Seine Aufgabe könnte neben einer Beeinflussung des Flüssigkeitsdruckes, der für die Festigkeit des ganzen, vielfach dünnwandigen Hypopharynx-Labiumkomplex eine ziemlich große Rolle spielt, z. B. als Antagonist für den Heber der Paraglossae, auch einer Verfestigung der Krümmung des durch Muskelwirkung beanspruchten relativ dünnhäutigen, proximalen Palpusgliedes liegen. Der Palpus Mx2 bürstet mit sehr raschen Bewegungen über die Borsten des eingeschlagenen Palpus Mx1 und dann weiter über die Glossae und Paraglossae. Seine Bewegung läuft dabei entgegen der Einklappbewegung der Glossae (Abb. 3, 9, 14, 19).

Der Hypopharynx

Der Hypopharynx bildet mit dem Labium zwar eine funktionelle Einheit, ist aber trotzdem von ihm anatomisch wohl zu unterscheiden. Wie bereits erwähnt, besteht im Gegensatz zu *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* keine Verschmelzung der Hypopharynxhinterwand mit der Vorderwand des Praementum, wodurch auch die Zuordnung der Muskelursprünge eindeutig ist. Der Hypopharynx besteht aus dem zentralen Körper, der Lingua (Hy) und den beiden seitlichen, flügelartigen, den Zentralabschnitt an Größe übertreffenden Superlinguae (Sl) (Abb. 9, 14, 20). Alle drei Abschnitte sind blasig aufgetrieben und von feinen, samtartigen Borsten bedeckt, die nur an einigen Stellen größere Länge erreichen. So tragen die Superlinguae an ihren Außenseiten je ein Feld nach vorne weisender, längerer Borsten. Die Lingua trägt nur in ihrem distalsten Abschnitt ein mit größeren, kräftigeren Borsten besetztes Feld, das reusenartig vorgerichtet, mit den ähnlich gestalteten Borsten der Paraglossae in Kontakt kommt. Ferner trägt die Lingua im obersten Abschnitt ihrer Vorderseite zwei asymmetrische Reihen kurzer Borsten (Abb. 19a). Die linke Reihe ist viel stärker entwickelt und bildet eine kräftige kleine Bürste (BHy), die mit der Molarfläche der rechten Mandibel in Kontakt gebracht werden kann. Dieses Heranbringen des Bürstchens an die Mandibelfläche spielt beim Nahrungstransport eine wesentliche Rolle und wird von zwei Muskelpaaren, die am oberen Ende des Hypopharynx ansetzen, durchgeführt. Das eine Paar (29) entspringt, wie bereits erwähnt, im Mandibelkörper, das andere (3) an der Frons, jeweils neben den Labrummuskeln (1, 2) (Abb. 7, 8, 11, 12, 13).

Abgesehen von dieser Aufgabe der Nahrungslenkung ist das Abdichten eine wichtige Funktion des Hypopharynx. Es geschieht dies einerseits passiv durch die samtige Beborstung, andererseits aktiv durch ein Anpressen des Hypopharynx an die Mandibeln, was indirekt durch die Bewegung des Labiumkom-

plexes geschieht. Ein Hinweis auf die enge Verbindung von Hypopharynx und Labium sind paarige Chitinstäbe, die Suspensorien, die den Hypopharynxkörper mit dem untersten Abschnitt des Postmentum verbinden (Abb. 9, 11, 12, 13, 20).

Zusammenspiel der Mundgliedmaßen zum Zwecke der Nahrungsaufnahme

Der Nahrungstransport zur Mundöffnung bzw. zu den unmittelbar davor liegenden Molarflächen erfolgt über eine große Anzahl von Borstenfeldern, die über alle Mundgliedmaßen verteilt sind. Das Prinzip der Weitergabe ist dabei immer dasselbe: Ein mit Material beladenes Borstenfeld streicht mit seinen schräg gestellten Borsten über ein anderes Feld mit ungefähr gleicher Borstenrichtung und -qualität. Die gleichsinnige Borstenrichtung erlaubt das unbehinderte Hinstreichen über die ganze Fläche. Beim Zurückstreichen des ersten Feldes wird es von seinem Kontaktpartner ausgekämmt. Wichtig ist dabei die Intensität des Kontaktes, nicht die Lage der beiden Felder. Sie können ebensogut über- wie nebeneinander liegen. Von der Intensität des Kontaktes und der Häufigkeit des Hinstreichens wird es abhängen, wieviel Material übertragen wird. Natürlich geschieht diese Übertragung nie mit Vollständigkeit. Verluste spielen aber insofern keine große Rolle, als es sich um Anreichern des im umgebenden Medium reichlich vorhandenen Materials mit immer gleichartig wiederkehrenden Bewegungsabläufen handelt. Die Auswahl der Partikel erfolgt nach der Größe, entsprechend den verwendeten Borstenkämmen. Dabei werden sowohl unverdauliche Quarzkörnchen als auch verwertbare organische Substanz aufgenommen. Auch Fröhlich, der eine sehr klare Untersuchung bei *Arthroplea* durchgeführt hat, kommt zu dem Ergebnis, daß als Nahrung wahllos aufgenommen wird, was eine bestimmte Korngröße nicht überschreitet. Auch er findet bei Darmuntersuchungen organisches Material mit Sandkörnchen gemischt.

Den Anfang in der ganzen Bewegungsabfolge der Mundgliedmaßen macht der Palpus der ersten Maxille, indem er mit relativ langsamen Bewegungen sein zweigeteiltes Borstenfeld von den Seiten gegen die Mitte zu führt. Bei extremer Einwärtsbewegung berührt er einerseits das seitliche Borstenfeld der Superlinguae, andererseits die Borsten der geraden Kante des Palpus Mx2. In dieser Stellung findet man ihn auch vielfach bei fixiertem Material. Am lebenden Tier kann man beobachten, daß er einerseits die Borsten der Superlinguae überstreicht und andererseits vom lebhaft einklappenden Palpus der

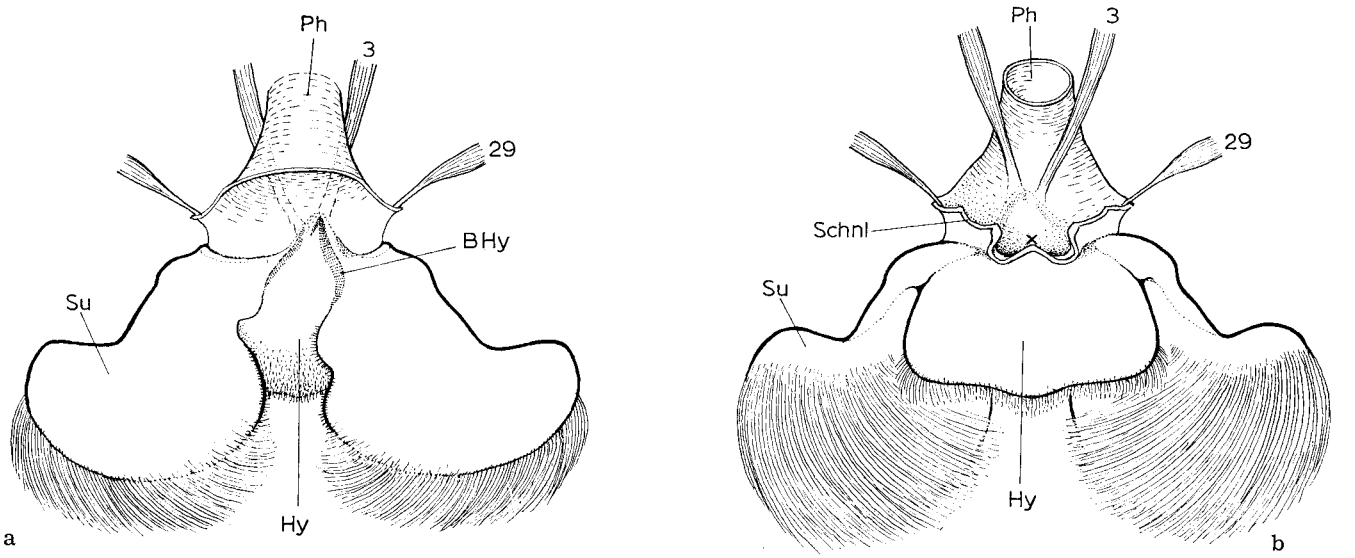

Abb. 20. Larve von *Palingenia longicauda*. Hypopharynx mit einem Stück des Pharynxrohres.

a) Oralseite, b) Aboralseite. X bezeichnet die Umschlagstelle der aboralen Hypopharynxwand in die orale Labiumwand. Siehe hierzu auch Abb. 19 a und 14.

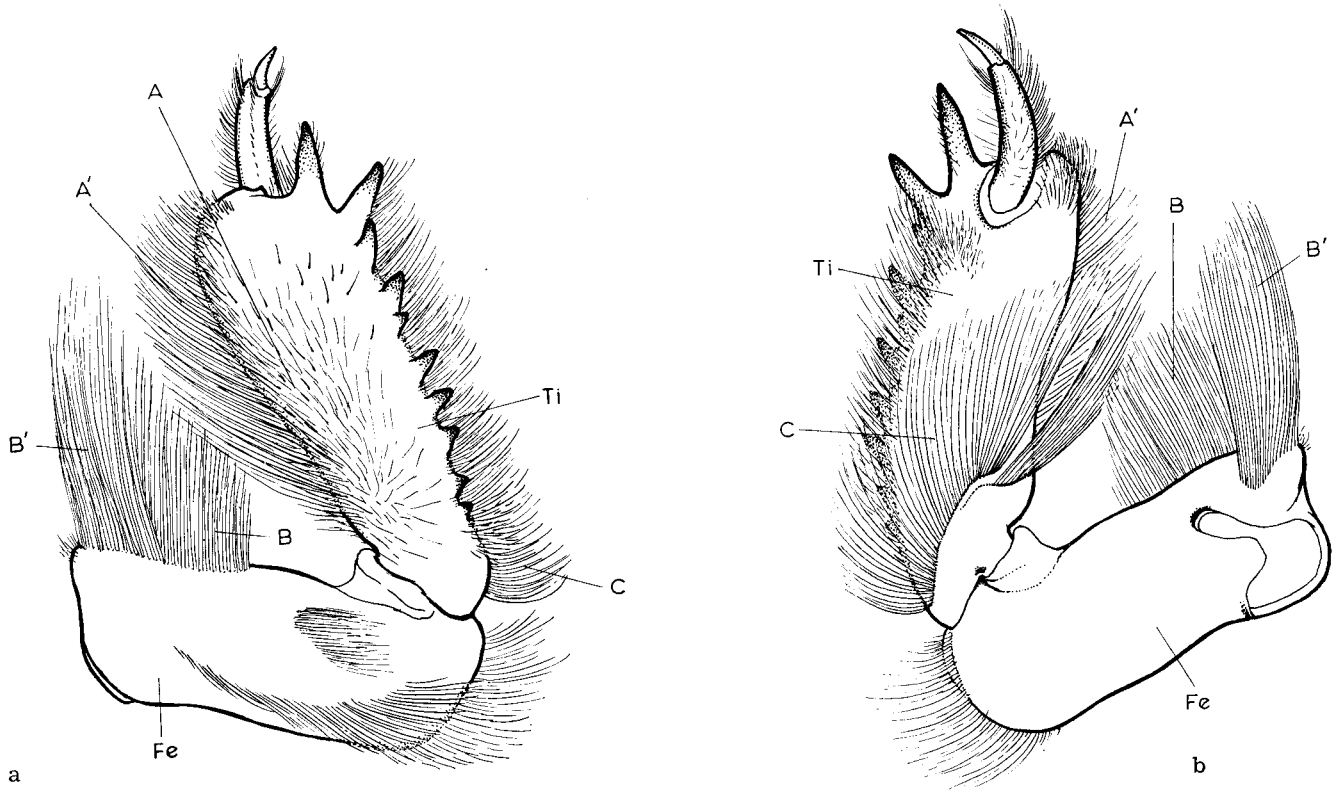

Abb. 21. Larve von *Palingenia longicauda*. Tibia und Femur des linken Thorakalbeines, a) lateral, b) medial.

zweiten Maxille ausgekämmt wird. Rückstreichend überträgt der PMx2 das Material auf Glossae und Paraglossae. Die Glossae kippen, gereizt durch das sie belastende Material, mit großer Geschwindigkeit ein, und schaffen es so weiter mundwärts. Da sie sich beim Einkippen mit ihrem breiten Abschnitt zwischen die Paraglossae drängen, kehren sie dieselben ab und schieben auch dieses Material in Richtung Mund gegen den Hypopharynxkörper. Beim Zurückschwingen kommen die Glossae in engen Kontakt mit den distalen, langen Borsten der Paraglossae, die das an ihnen etwa noch verbliebene Material abnehmen und es ihrerseits durch leichte Einwärtsbewegung an die Reuse des Hypopharynx abgeben. Durch alle diese beschriebenen Bewegungen ist das von lateral eingebrachte Material bis in die Mediane geschafft.

Wenn oben ausgeführt wurde, daß bei einer Methode der Nahrungsgewinnung und -aufnahme, wie sie hier vorliegt, der Erfolg vor allem von der Häufigkeit und Intensität des Kontaktes der einbringenden Borstenfelder abhängt, so ist es klar, daß man in den Glossae das Zentrum des eben geschilderten Bewegungsablaufes zu sehen hat. Die Einkippbewegung kann am lebenden und intakten Tier schon durch leise Berührung ausgelöst werden und erfolgt dann derartig schnell, daß eine Bewegungsanalyse kaum mehr möglich ist. Das bedeutet, daß die Verlustrate von dem, was einmal auf die Glossae gebracht ist, relativ gering ist, da auch die geringste Partikelmenge sofort erfaßt und transportiert wird. Dabei erfolgt der Transport nicht nur in die Mediane, sondern zugleich weg von den frei liegenden Borstenfeldern des Pmx1, Pmx2 und dem distalen Areal der Paraglossae und hinein in den durch das Labrum vor Ausschwemmung weitgehend geschützten Raum, um dort weitergegeben zu werden. Den Laden der ersten Maxille obliegt nunmehr der weitere Transport. Mit ihren Borsten entnehmen sie den eingekippten Glossae Material und schieben es weit vor am Hypopharynxkörper bis unmittelbar vor die Molarflächen. Zugleich aber schieben sie bei ihren Einwärtsbewegungen Material von den Seiten der Superlinguae weiter mundwärts (Abb. 9, 14). Eine wichtige Rolle kommt dem asymmetrischen Hypopharynx-

bürstchen bei der Lenkung auf die Molarflächen zu und ebenso den Epipharynxbürstchen, die ein Abgleiten in der Gegenrichtung vermeiden. Ein weiteres Mittel, um Nahrungsverluste zu verringern, ist, wie erwähnt, die polsterartige Ausbildung von Lingua und Superlinguae mit ihrer abdichtenden Samtbeborstung.

Die Rolle des ersten Thorakelbeinpaares bei der Nahrungsaufnahme

Wenn die eben gegebene Darstellung auch eine befriedigende Erklärung für die Zusammenarbeit der Mundteile gibt, so ist die Nahrungsaufnahme damit noch nicht geklärt. Sowohl Lebendbeobachtung wie die Betrachtung des fixierten Materiales zeigen, daß die Kopfhaltung und die Stellung des ersten Thorakelbeinpaares eine derartige ist, daß die Mundgliedmaßen selbst mit dem Bodensubstrat überhaupt nicht in Berührung kommen können. Angezogen liegt das erste Beinpaar schalenartig zu beiden Seiten der Mundteile, diese umschließend. Aber auch bei gestrecktem erstem Beinpaar ist der Kopf so weit vom Substrat entfernt, daß selbst der Palpus Mx1 es nicht erreichen kann (Abb. 2, 3). Der Anfang der Zubringung des Materials wird durch das erste Thorakelbeinpaar bewerkstelligt, von dessen Borsten der Palpus Mx1 das Material abnimmt, um es dann in der oben geschilderten Weise weiterzureichen.

Die Tibia (Ti) des ersten Beinpaares ist abgeflacht und trägt an der nach außen gewendeten Kante 8—11 Zähne, die ebenso wie bei der Mandibelschaufel nach proximal an Größe abnehmen. Auf der nach außen gewendeten Fläche trägt die Tibia ein großes Feld zahlreicher gekrümmter, grober Borsten (A), das gegen die untere Kante in ein Feld längerer, weicherer Borsten (A') übergeht. Auf ihrer Innenseite hingegen trägt sie eine Reihe von langen, leicht gekrümmten Borsten (C). Das nächstfolgende Extremitätenglied, das Femur (Fe), trägt auf seiner Außenkante ein Feld weicher, langer Borsten (B) und unmittelbar vor seiner proximalen Gelenksstelle ein weiteres gleichartiges Feld (B'), das, wie ein Körbchen diesen Extremitätenabschnitt umgreifend, bis auf die Innenseite reicht.

Die Bewegungen des ersten Beinpaares sind stets nur Grabbewegungen. Bei Adduktion wird es eingewinkelt so an den Kopf angelegt, daß die Zahnreihe der Tibia parallel unter der Zahnreihe der Mandibelschaufel liegt. Das ist die Stellung, bei der beim Beginn des Grabvorganges das Material angefahren wird. Die Vorderextremität wird beim Graben mit einer Streckbewegung nach vorne außen geschoben und wieder angezogen. Dabei werden alle Borsten notwendig mit Material beladen. Beim Adduzieren werden Tibia und Femur gegeneinander geknickt, und dabei kehrt das Borstenfeld C über das eingangs erwähnte große Borstenfeld des Mandibelkörpers. Zugleich wird das Feld A' — und vermutlich auch C — von B und B' ausgekämmt. Der Palpus Mx1 kommt bei der Knickbewegung in engen Kontakt mit den Feldern B und B' und kämmt seinerseits deren Material aus. Mit Material beladen gibt er dieses an die übrigen Mundgliedmaßen in der bereits geschilderten Weise weiter. Man kann sowohl am lebenden Tier beobachten als auch am fixierten Material feststellen, daß der Palpus Mx1 im Winkel der geknickten Extremität eingeschlossen liegt und mit seinem gescheitelten Borstenfeld genau mit B und B' Kontakt hat (Abb. 1, 2, 3, 21a, b). Es ist selbstverständlich möglich — darüber habe ich keine Beobachtungen —, daß es außerdem auch ohne Grabbewegungen, sondern nur durch Strömung in der Röhre zu Materialanreicherungen in den beschriebenen Borstenfeldern des ersten Beinpaares kommt. Ich halte diese Möglichkeit ernährungstechnisch aber für weniger bedeutungsvoll, da die Tiere ohnedies viel graben werden, um die Wohnröhren im Stande zu halten.

So ergibt sich bei *Palingenia* der interessante Fall, daß zusätzlich zu den Mundgliedmaßen noch eine Thorakelextremität zur Nahrungsgewinnung verwendet wird.

Zusammenfassung der Ergebnisse

An Larven von *Palingenia longicauda* wurde durch Präparation unter dem Binokular und Lebendbeobachtung der Bau des Kopfes und die Funktion seiner Skelett- und Muskelelemente untersucht. Als Beitrag zu einer Funktionsmorphologie der Ephemeridenlarven sind folgende Befunde hervorzuheben:

1. Die Bildung eines Frontalrostrums und eines distalen Mandibelfortsatzes lassen den tatsächlich orthognathen Kopf progath erscheinen.

2. Das Frontalrostrum ist eine Frontalfalte im Bereich des dritten Ocellus, die in der Verlängerung der Körperlängsachse vorspringt. In Dorsalansicht verdeckt sie so die restliche, senkrecht dazu stehende Frons sowie den Clypeo-Labrumkomplex.

3. Die Mandibel läßt einen proximalen, aus Molarfläche und Spitze bestehenden, und den bereits erwähnten distalen Abschnitt, der an der Außenseite aufwärts gekrümmte Zähne trägt, unterscheiden. Entsprechend dieser Ausbildung zweier deutlich formverschiedener Abschnitte erfüllt die Mandibel auch zweierlei Funktionen. Nur der proximale Abschnitt wird von den übrigen Mundteilen umgeben, dient der Nahrungsaufnahme und ist allein dem Molar und Spitzenteil bei *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* homologisierbar. Der distale Abschnitt hingegen hat mit der Nahrungsaufnahme nichts zu tun, denn er steht weder mit den übrigen Mundteilen in Kontakt, noch kommen die beiden Partner bei Mandibelschluß zur Berührung. Morphologisch gesehen ist er eine im Zusammenhang mit der Grabfunktion der Mandibel entwickelte Neubildung des Mandibelkörpers.

4. Der distale Mandibelabschnitt bildet zusammen mit dem Frontalrostrum einen Kopfgrabeapparat, der die Tätigkeit des ersten Thorakelbeinpaares wirksam unterstützt und außerdem das nachstürzende Material vom Vorderende des Tieres abschirmt.

5. Die Betätigung des Kopfgrabeapparates erfolgt durch eine mächtige, als Heber und Senker entwickelte Kopfthoraxmuskulatur. Der Kopf ist mit seinem hinteren Abschnitt in eine Thorakelfalte eingesenkt, und ein wohlentwickeltes, paariges Gelenk steuert die Bewegung.

6. Wenn die distalen Abschnitte der Mandibeln als Grabinstrumente in Aktion treten, werden sie durch die Kontraktion der Adduktorenmuskeln zu unbeweglichen Kopffortsätzen fixiert. Daraus folgt, daß Grabe- und Freßbewegung der Mandibeln einander ausschließen.

7. Wie *Ecdyonurus* und *Rhithrogenia* ist *Palingenia* ein reiner Detritusfresser, der seine Nahrung über eine Serie von Borstenfeldern, die auf alle Mundgliedmaßen verteilt sind, erwirbt und durch Abbürsten zur Mundöffnung schafft.

8. Durch die besondere Kopfhaltung und Lage des ersten Thorakalbeinpaares werden aber die Mundgliedmaßen bei *Palingenia* von der Unterlage abgeschirmt. In Zusammenhang damit treten nun auch die Thorakalbeinpaare in den Dienst der Nahrungsaufnahme und stellen die ersten Heranbringer des Materials dar. Aus ihren Borstenfeldern bürstet der Palpus der ersten Maxille mit seinem auffallenden, großen, gescheitelten Borstenfeld das Material ab und gibt es im Direktkontakt an die ihm adäquaten Borstenfelder des Palpus der zweiten Maxille und der Superlinguae weiter.

Durch die rasch einkippenden Glossae wird das Material des Pmx2 und der Paraglossae in die Mediane und zugleich in den Strömungsschatten des Labrum geschafft. Nun wird es im weiteren durch die Lade der ersten Maxillen, die zugleich auch das Material der Superlinguae erfassen, zum Hypopharynxkörper und schließlich zu den Molarflächen geschafft, wobei die Bürstchen des Epi- und Hypopharynx eine letzte Materiallenkung durchführen.

Verzeichnis der Abkürzungen

A u. A'	Borstenfelder auf der Außenseite der Tibia
AC	Komplexauge
Ag	Antennenglieder
B u. B'	Borstenfelder am Femur
BHy	Asymmetrisches Bürstchen am Hypopharynx
C	Borstenfeld auf der Innenseite der Tibia
Ca	Cardo
Cegl	Cerebralganglion
Cl	Clypeus
CoN	Coronalnaht
EfsiS	Einfaltungsstelle der sichelförmigen Sehne
EN	Epistomalnaht
Eph	Epipharynx
Ephstr	streifenförmiges Borstenfeld am Epipharynx
Fr	Frons
Fe	Femur
FrR	Frontalrostrum
FrN	Frontalnaht
GMx1	Gelenksstelle der ersten Maxille
Gl	Glossa
h	häutiges Feld
Hl	Hinterhauptsloch
HMd	hinteres Mandibelgelenk
Hy	Hypopharynxkörper = Lingua
KoThg	Kopf-Thoraxgelenk
La	Lade
Labr	Labrum
mOc	medianer Ocellus
MA	dorsaler Mandibeladduktor
Mdsp	Spitze des proximalen Mandibelabschnittes
MMd	mittleres Mandibelgelenk
Mo	Molarfläche des proximalen Mandibelabschnittes
MdSch	Schaufel des distalen Mandibelabschnittes
Mu	an der Frons äußerlich sichtbare Muskelansatzstelle von 1, 2, 3 u. 32
Oc	Ocellus
Occ	Occiput
Ogl	Optisches Ganglion
Pb	Pigmentbecher
Pe	Pedicellus
Pge	Postgenae
Pgl	Paraglossa
Ph	Pharynx
PhM	Pharynxmuskel
Pl	das Hinterhauptsloch einengende Sehnenplatte der Postoccipitalnaht
Plk	in das Schädelinnere vorragende Kammbildung auf Pl
PMx1	Palpus der ersten Maxille
PMx2	Palpus der zweiten Maxille
Pocc	Postocciput
PoccN	Postoccipitalnaht
PoM	Postmentum
PrM	Praementum
S 29	Sehne des Muskels 29
SAd	Sehne des cranialen Mandibeladduktors
SAb	Sehne des cranialen Mandibelabduktors
Sc	Scapus
Schnl	Schnittlinie
siS	sichelförmige Sehne des Praementum
Sk	Schlundkommissur
Sp	Sehnenplatte
SPocc	in den Thorax ragende Sehnenflügel der Postoccipitalnaht
Sti	Stipes
Su	Superlingua
Sus	Suspensorien
Th	hinterer Tentoriumarm
Thf	Thorakalfalte
Ti	Tibia
Tk	Tentoriumkörper
To	oberer Tentoriumarm
To sin	linker oberer Tentoriumarm
Tv	vorderer Tentoriumarm
Tv sin	linker vorderer Tentoriumarm
V	Vertex
Vl	Versteifungsleiste
VlEN	Versteifungsleiste der Epistomalnaht
1	vorderer, medianer Labrummuskel
2	hinterer, lateraler Labrummuskel
3	an der Frons ansetzender Hypopharynxmuskel
4, 5	Muskel der Antenne
6	cranialer Muskel des Cardo
7	Cardoadduktor
8	Stipesadduktor
9	cranialer Muskel der Lade
10	Stipesmuskel der Lade
12, 13	Muskel des Palpus der ersten Maxille
14	cranialer Muskel der zweiten Maxille, von der Hinterwand des Praementum entspringend
15	cranialer Muskel der zweiten Maxille, von der Vorderwand des Praementum entspringend
17, 18	Muskeln des Palpus der zweiten Maxille
19	Muskel der Paraglossae
20	Muskel der Glossae
20 a	Muskel vom proximalen Ende der sichelförmigen Sehne im Praementum zum Postmentum ziehend
21	Beuger des distalen Palpusgliedes der zweiten Maxille
22	Strecker des distalen Palpusgliedes der zweiten Maxille
23	Muskel im proximalen Palpusglied der zweiten Maxille
25	cranialer Abduktor des Mandibel
25'	tentorialer Mandibelabduktor
26	Adduktor tentoricus der Mandibel
26'	in zwei Partien
27	Beuger und Strecker des distalen Palpusgliedes
28	der ersten Maxille
29	aus dem Mandibelkörper zum Hypopharynx ziehender Muskel
32	asymmetrischer, an der Frons entspringender Muskel des Epipharynx
33	in zwei Partien gespaltener, von der Vorder-
33'	zur Hinterwand des Labrum ziehender Muskel

Literatur

BROWN, D. S. (1961): The morphology and functioning of the mouthparts of *Chloeon Dipterum* L. and *Baetis Rhodani* Pictet *(Insecta, Ephemeroptera).* — Proc. Zool. Soc. London **136,** Part 2, 147—176.

FROEHLICH, G. (1964): The feeding apparatus of the nymph of *Arthroplea congener* BENGTSSON *(Ephemeroptera).* — Opuscula Entomologica **29,** 188—208.

NOARS, R. (1961): Recherches sur l'anatomie céphalique des larves d'Ephemères: le problème de l'hypopharynx. — C.R. Séances Acad. Sci., 1—4.

STRENGER, A. (1952): Die funktionelle und morphologische Bedeutung der Nähte am Insektenkopf. — Zool. Jb., Abt. Anat. Ont. Tiere, **72,** H. 3/4, 469—521.

— (1953): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, I. Teil, *Ecdyonurus* und *Rhithrogena.* — Österr. Zool. Zschr. **IV,** H. 1/2, 191—228.