

Mit bestem Dank  
Stäubig

Sonderdruck aus Verhandlungsbericht der Deutschen Zoologischen Gesellschaft,  
66. Jahresversammlung,  
Gustav Fischer Verlag 1973.

PRIVATE LIBRARY  
OF WILLIAM L. PETERS

## Die Mandibelgestalt der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem\*

### The form of the mandibles of ephemeridian nymphs: a problem of functional morphology

ANNELIESE STRENGER

I. Zoologisches Institut der Universität Wien

#### Abstract

The ephemeridian nymphs live on detritus only. They gain their food by a series of brushes scattered over all movable mouthpart appendages. As a result of very different habitats form and size of brushes and their carrier vary strongly. In contrary to that the molarpart of the mandible – being the last part in the foodchain and receiving the detritus by a brush only – has no contact with the habitat and shows in consequence no variation of form. On the other hand the lateral part of the mandible – in the given samples of *Palingenia*, *Ephemera*, *Euthyplocia*, *Povilla*, and a not yet determined Leptophlebiid – shows a very different appearance in connection with foodgathering methods and especially in connection with the function of the head-capsul itself. This lateral part of the mandible so gives a good illustration how a homologues part changes its form according to function.

Entgegen der weit verbreiteten Auffassung, daß Ephemeridenlarven teils phytophag, teils räuberisch leben, handelt es sich nach meiner bisherigen Erfahrung um hochspezialisierte, reine Detritusfresser. Der Nahrungserwerb erfolgt über eine ganze Kette von Borstenfeldern, deren erstes den Substratkontakt hat und deren letztes schließlich die Nahrung an die Molarflächen übergibt. Der Transport der Nahrung erfolgt so, daß das nächstfolgende vom vorhergehenden Feld durch direkten Borstenkontakt die Partikel abkämmt. Die Borstenqualität bestimmt dabei notwendig die Korngröße. Maßgeblich beteiligt sind stets die 1. und 2. Maxillen durch Ausbildung beweglicher Felder an allen Anhängen sowie der gleichfalls bewegliche Hypopharynx. Am Anfang der Kette können zusätzlich, als Reusen wirkende, Borstenfelder auftreten, die beweglich aber auch unbeweglich sein können, nämlich an den ersten Thorakalbeinpaaren, an der Kopfkapsel oder an den lateralen Mandibelkanten.

Die Mediankante der Mandibel, die stets einen Molar- und Spitzenteil aufweist, steht in der Norm am Ende des Nahrungsweges, wo ihre Mola als Quetschvorrichtung eingeschaltet ist. Der Molarteil besteht aus mehreren Querrillen, die in elastische Leisten

\* Mit Unterstützung der Ludwig-Boltzmann-Gesellschaft, Wien.

auslaufen. Die schräggestellten Flächen greifen bei Mandibelschluß genau ineinander wie Zahnräder. Die Bedeutung der Molarflächen liegt neben einem ev. Zerdrücken des herangeführten Detritus in einem Abpressen des Wassers um dessen Aufnahme nach Möglichkeit zu verhindern. Die Gleichartigkeit der Ausbildung der Rillen spiegelt die Gleichartigkeit der Nahrung wieder.

Der Spitzenteil baut sich aus zwei Zahngruppen auf. Seine Aufgabe ist es vor allem, durch einen präzisen Spitzenschluß eine Führung und Sicherung für die Bewegung der Molarleisten zu garantieren. Während nun die einzelnen, Borstenfelder tragenden Abschnitte, wie auch die Felder selbst, außerordentlich verschieden gestaltet sein können, zeigt der Molarteil und in der Norm auch der Spitzenteil der Mandibel eine große Formkonstanz in seiner Ausbildung. Es ist das aus der sehr unterschiedlichen funktionellen Beanspruchung des medianen Mandibelabschnittes einerseits und der übrigen erwählten Abschnitte andererseits zu verstehen. Die Ephemeridenlarven leben in sehr wechselvollen Biotopen vom reißenden Gebirgswasser bis zum stagnierenden Stillwasser, woraus sich sehr unterschiedliche Möglichkeiten zum Nahrungserwerb ergeben.

Die Auseinandersetzung mit der Umwelt wird aber nur von den außen liegenden Abschnitten, in Sonderheit der 1. und 2. Maxille, nicht aber von dem medianen, Mola und Spitze tragenden, Mandibelabschnitt durchgeführt. Die Mediankante ist in der Regel durch die anderen Mundgliedmaßen vom Substrat abgeschirmt. Während der Spitzenteil – wie später noch auszuführen sein wird – mitunter einen Funktionswandel erfahren kann, erfährt die Mola stets die gleiche Beanspruchung und bleibt daher gleich gestaltet.

Während so der der Mediane zugewandte, Mola und Spitze tragende Mandibelabschnitt die beschriebene Formkonstanz zeigt, ist die laterale Mandibelkante von großer Plastizität. Aus ihr gehen Bildungen hervor, deren Form vielfach nicht mit dem Nahrungserwerb unmittelbar, sondern mit der Kopfform als Ganzes und deren speziellen Funktion zusammenhängen. Es soll das an einigen Beispielen illustriert werden.

Als Ausgangsform für diese vergleichenden Betrachtungen wurde – ohne daß damit eine phylogenetische Aussage beabsichtigt ist – *Siphonurus* gewählt, der eine Form stagnierender Gewässer ohne extreme Biotopbedingungen ist. Der orthopteroid wirkende Kopf ist klar orthognath und die große Mandibel zeigt einen wohl entwickelten Molar- und Spitzenteil ohne besondere Differenzierung der Lateralkante (Abb. 1 A).

*Ephemera* und *Palingenia* hingegen sind durch auffallende laterale Mandibelhörner ausgezeichnet, durch die eine prognathe Kopfhaltung vorgetäuscht wird. Tatsächlich zeigt aber auch hier die mediane Mandibelkante die ganz normale, der Situation von *Siphonurus* vergleichbare, Ausbildung von Molar- und Spitzenteil, womit auch diese beiden Formen als orthognath ausgewiesen sind. Während aber die für die Nahrungsaufnahme wesentlichen medianen Mandibelabschnitte von den übrigen Mundgliedmaßen verdeckt und vom Substrat abgeschirmt werden, ragen die von den Lateralkanten gebildeten Fortsätze weit über die vordere Kopfkontur vor. Das von diesen Fortsätzen bedingte »gefährliche« Aussehen ist die Ursache für die immer wiederkehrende Ansicht, daß *Ephemera* und *Palingenia* räuberische Formen sind (Abb. 1 E, F). Es handelt sich jedoch in beiden Fällen weder um eine Waffe zum Ergreifen noch zum Spießen der Beute. Als Greifzangen sind sie insofern unverwendbar, als sowohl das Einhorn von *Ephemera* als die mehrzackige Bildung von *Palingenia* keinen Spitzenschluß zeigen. Ebenso wenig kommt das Spießen der Beute in Frage, da es dann keine Möglichkeit eines Heranholens des evtl. gespießten Objektes gäbe. Tatsächlich erfolgt der Nahrungserwerb durch Aufbürsten von Detritus mit dem Palpus der ersten Maxille. Während bei *Ephemera* der Palpus direkt mit dem Bodensubstrat Kontakt hat, nimmt er bei *Palingenia* den Detritus aus den reusenartigen Borstenfeldern des ersten Thorakalbeinpaars ab. Die Bedeutung dieser eigentümlichen Mandibelhörner liegt hier nicht in der Nahrungsaufnahme, sondern vielmehr darin, daß sie zusammen mit dem Frontalrostrum einen Kopfgrabeapparat aufbauen. Beide Formen leben im Substrat eingegraben und diese

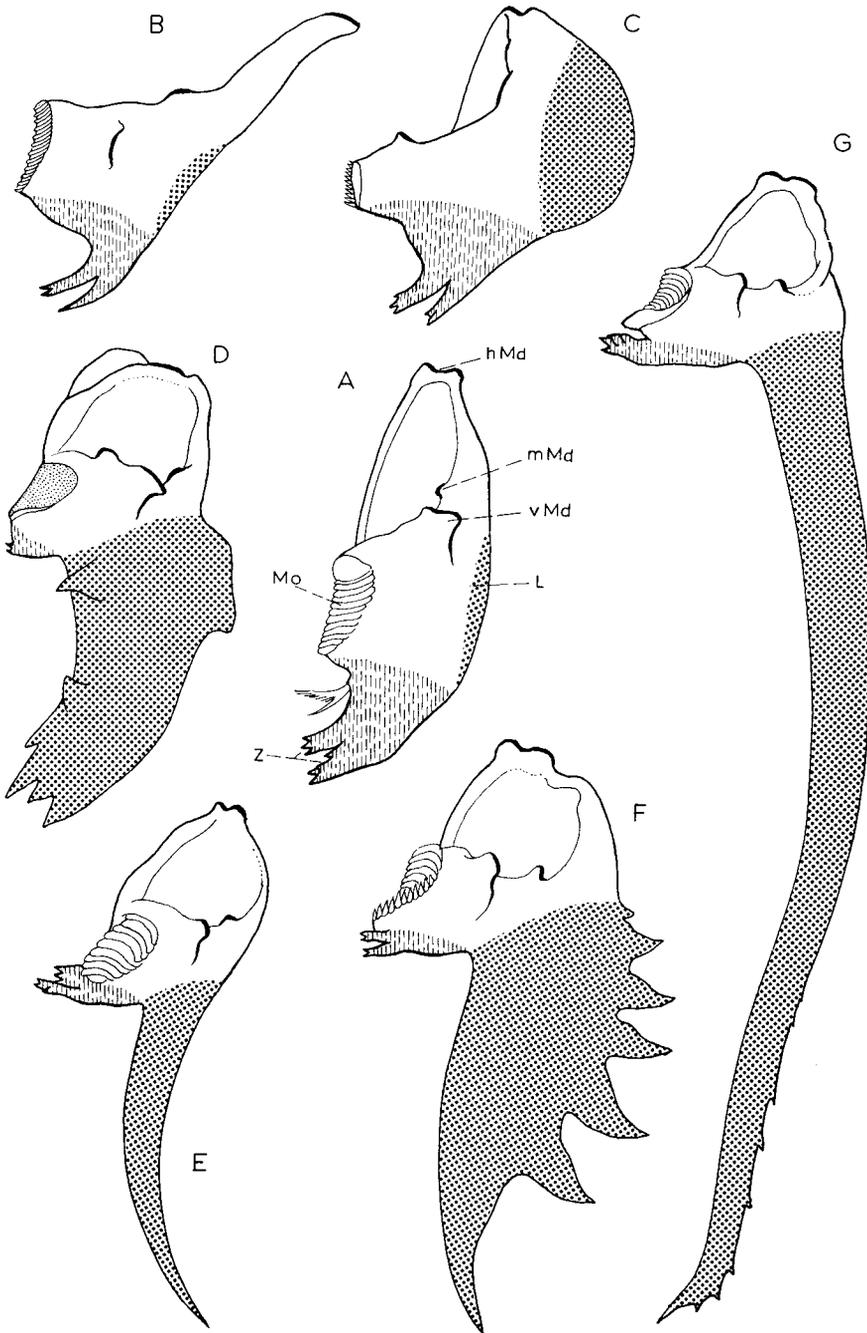


Abb. 1: Vergleich linker Mandibeln einiger Ephemeridenlarven. Die formkonstante Molarfläche ist durch ihre Querrillen kenntlich. Der wenig variierende Spitzenteil wurde durch Strichlierung, die unterschiedlich geformten Bildungen der lateralen Mandibelkante durch Punktierung gekennzeichnet. – hMd = hinteres Mandibelgelenk, L = laterale Mandibelkante, mMd = mittleres Mandibelgelenk, Mo = Molarfläche, Z = Spitzenteil. A) *Siphonurus* sp., B) *Ecdyonurus* sp., C) unbestimmte Leptophlebiide, D) *Povilla adusta*, E) *Ephemera danica*, F) *Palingenia longicauda*, G) *Euthyplocia* sp.

Grabarbeit erfolgt im Zusammenspiel von erstem Thorakalbeinpaar und Kopfgrabeapparat. Dieser ist als Ganzes deutlich derber bei der im festen Ufersubstrat grabenden *Palingenia* als bei der im weichen Seeschlamm lebenden *Ephemera* (Abb. 2 c, d).

Gleichfalls scheinbar prognathe Mandibeln trägt *Euthyplocia*. Hier handelt es sich um eine in tropischen Gewässern lebende Form. Während die durch die übrigen Mundgliedmaßen vom Bodensubstrat abgeschirmte, mediane Mandibelkante einen normalen Spitzen- und Molarteil in deutlich orthognather Stellung zeigt, gehen von den Lateralkanten gewaltige lyraartige Hornbildungen aus, die frei über die vordere Kopfkante ragen. Diese Hornbildungen zeigen, wie bei *Ephemera* und *Palingenia*, keinen Spitzenschluß und sind gleichfalls keine Waffenbildungen. Ihre Seitenkanten, besonders die medianen, sind mit einer dichten Zeile langer Borsten besetzt. Das Hinterhauptsgelenk läßt deutlich erkennen, daß der Kopf angehoben werden kann, und die Tiere werden stets unter Steinen geschützt, mit gegen die Strömung gehaltenen Hörnern, gefunden. In diesem Fall dienen die beborsteten Mandibelfortsätze als Reuse, ähnlich der Beborstung der Thorakalbeine bei *Palingenia*. Die Palpen der ersten Maxille nehmen von ihnen den Detritus ab (Abb. 1 G, 2 e).

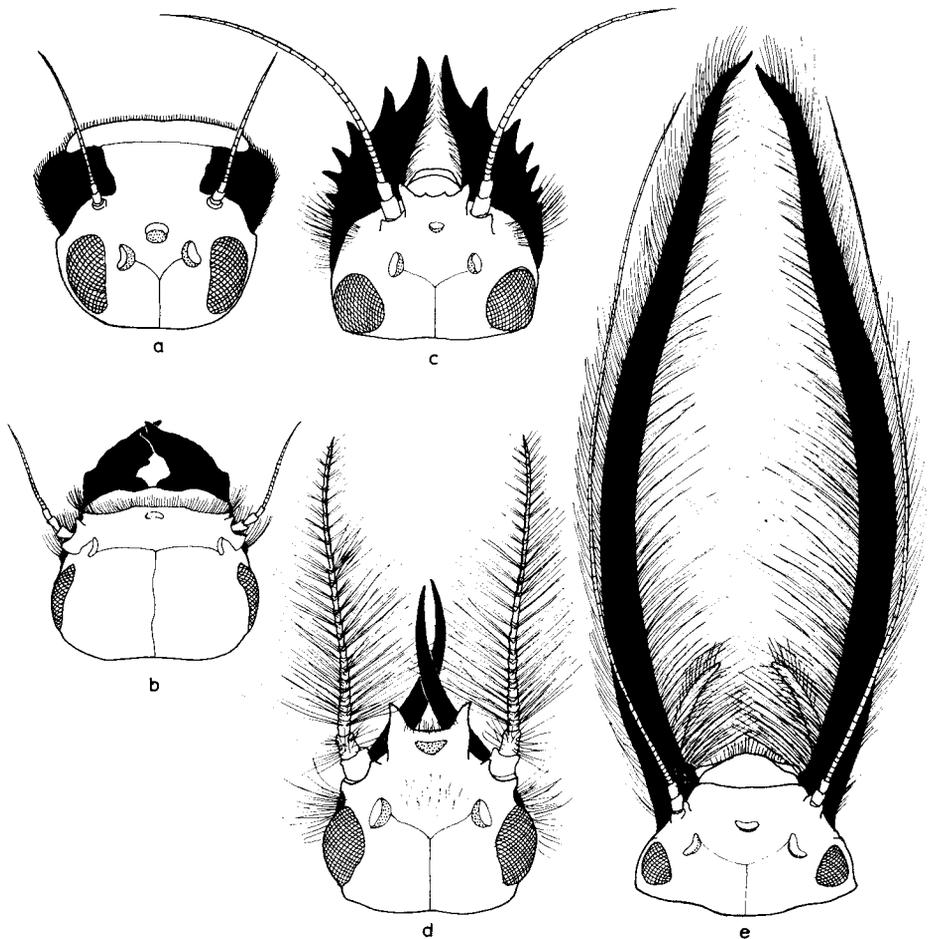


Abb. 2: Dorsalansichten von Ephemeridenlarvenköpfen mit besonderer Ausbildung der lateralen Mandibelkante (schwarz gekennzeichnet). – a) unbestimmte Leptophlebiide, b) *Povilla adusta*, c) *Palingenia longicauda*, d) *Ephemera danica*, e) *Euthyplocia* sp.

Eine weitere Form, mit durch Mandibelfortsätzen vorgetäuschter Prognathie, ist *Povilla*. Die lateralen Mandibelfortsätze bilden hier gewaltige mehrzackige Zangen, die einen echten Spitzenschluß aufweisen. *Povilla* ist eine Form, die in tropischen Gewässern vorkommt. Sie lebt in submersen Holz, in das sie mit Hilfe des von den lateralen Mandibellkanten gebildeten Beißapparates Gänge gräbt. Ihr tatsächlich der Nahrungsaufnahme dienender, medianer Mandibelabschnitt besteht aus einer normal gestalteten, großen Mola und einem winzigen, funktionslosen Spitzenabschnitt. Der Spitzenabschnitt, dessen hauptsächliche Funktion ja die Garantie des präzisen Schlusses der Leisten der Molarflächen ist, ist seiner Aufgabe durch die großen, echt schließenden, lateralen Zangenbildungen enthoben. Seine Rudimente zeigen noch die orthognathe Stellung selbst dieser extremen Mandibelbildung an. Die Nahrung besteht auch in diesem Fall wieder – wie bei der Ausgestaltung der Mola nicht anders zu erwarten – aus Detritus. Die Tiere füllen die von ihnen erzeugten Bohrgänge so weitgehend aus, daß Borsten der Mandibelaußenkante und des ersten Beinpaares praktisch Wandberührung haben und so wieder als Reuse wirken können. Maxillar- und Labialpalpen bringen den Detritus von diesen Borstenfeldern ein (Abb. 1 D, 2 b).

Eine ganz andere Ausbildung des lateralen Mandibelabschnittes zeigt eine noch unbestimmte *Leptophlebiide* aus Ceylon. Ähnlich wie bei *Ecdyonurus* handelt es sich um eine stark abgeplattete Form, die in rasch fließenden Gewässern ihre Nahrung durch Abbürsten der Unterlage gewinnt. Wie bei *Ecdyonurus* bildet der prognath getragene, flach schildförmige Kopf einen Strömungsschatten, in dessen Schutz das Abkratzen der Unterlage vor sich gehen kann. Bei *Ecdyonurus* wird dieser Schild allein vom stark verbreiterten Kopf gebildet. Seine sehr flache, normal in Molar- und Spitzenteil gegliederte Mandibel ist dabei von der Oberseite nicht sichtbar. Die erwähnte *Leptophlebiide* kratzt gleichfalls die Unterlage mit dem Palpus der zweiten Maxille ab, der breite Schutzschild wird in diesem Fall aber nicht allein vom Kopf gebildet, sondern dieser wird erst zur entsprechenden Größe durch die weit seitlich vorstehenden Lateralkanten der Mandibeln ergänzt. Ähnlich wie bei *Ecdyonurus* ist Molar- und Spitzenteil normal entwickelt und von den übrigen Mundgliedmaßen vom Substrat abgeschirmt (Abb. 1 C, 2 a).

Zusammenfassend kann man also sagen, daß die Mandibel eine enge Form-Funktions-Beziehung aufweist. Der Medianteil bleibt, besonders in seinem Molarabschnitt, konstant bei gleichbleibender Beanspruchung. Der Lateraltail der Mandibel, dessen Gestaltung von verschiedenen Faktoren abhängt, variiert mit den stets wechselnden Beanspruchungen. Es entsteht somit eine verschiedene Ausbildung eines homologen Bauteiles, dessen wechselnde Form der jeweiligen Funktion entspricht.

### Schrifttum

- BROWN, D. S.: 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 (1961). – FROELICH, G.: The feeding apparatus of the nymph of *Arthroplea congener* BENTSSON (*Ephemeroptera*). Opuscula Entomologica 29, 188–208 (1964). – HARTLAND-ROWE, R.: Feeding Mechanism of an Ephemeropteran Nymph. Nature, Vol. 172, 1109–1110 (1953). – STRENGER, A.: Die funktionelle und morphologische Bedeutung der Nähte am Insektenkopf. Zool. Jb., Abt. Anat. Ont. Tiere, 72, H. 3/4, 469–521 (1952). – STRENGER, A.: Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, I. Teil, *Ecdyonurus* und *Rhithrogena*. Österr. Zool. Zschr. IV, H. 1/2, 191–228 (1953). – STRENGER, A.: Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven. *Palingenia longicauda*. Zoologica H. 117, 1–26 (1970).

Prof. Dr. ANNELIESE STRENGER, I. Zoologisches Institut der Universität, A-1010 Wien I,  
Dr.-Karl-Lueger-Ring 1