PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

Mit besten Grüßen
A. Strenger

Sonderdruck aus
ZOOLOGICA, Heft 123
E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller)
Stuttgart 1975

(Aus der Abteilung für Anatomie u. Morphologie des I. Zoologischen Institutes der Universität Wien)

Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven Ephemera danica

von

Anneliese Strenger

Mit 12 Abbildungen im Text

A. Einleitung

Die vorliegende Funktionsanalyse des Larvenkopfes von *Ephemera danica* wird im engen Anschluß an die vorangegangene Untersuchung des Larvenkopfes von *Palingenia longicauda* durchgeführt. Die beiden Formen zeigen infolge enger verwandtschaftlicher Beziehung zwar weitgehende Bauplanübereinstimmungen, weisen aber andererseits, in Einklang mit verschiedenen Umweltsituationen, bemerkenswerte Proportionsunterschiede ihrer Bauelemente auf.

Bei der für die Diskussion notwendigen topographischen Darstellung werden die Kopfkapsel und ihre Anhänge nur soweit ausführlich behandelt werden, als sie sich von den Verhältnissen bei *Palingenia* unterscheiden. Bei völliger Übereinstimmung wird — um unnötige Längen zu vermeiden — auf die Darstellung von *Palingenia* verwiesen werden. Das zur Untersuchung gelangte Material stammt aus der Seekreide (einem Gemisch von Kalkschlamm und feinem Muschelgrus) des Lunzer Untersees in Niederösterreich. Die Untersuchung wurde durch Präparation mit binokularer Lupe durchgeführt und durch Lebendbeobachtung ergänzt. Beide Larvenformen, sowohl *Palingenia* als auch *Ephemera,* führen eine grabende, sousterraine Lebensweise.

Während aber *Palingenia* im relativ festen Ufersubstrat fließender Gewässer ihre Wohnröhre gräbt, bewohnt *Ephemera* feine Schlamme oder Sand resp. grusvermischten Schlamm am Boden stehender oder ruhig fließender Gewässer in gleichfalls selbstgegrabenen Röhren. Dieses Graben im Substrat wird bei beiden Tieren nicht allein von den mehr oder minder spezialisierten ersten Thorakalbeinen durchgeführt, sondern außerdem auch unter sehr maßgeblicher Beteiligung des Kopfes und seiner Anhänge. Der Kopf führt dabei Bewegungen in der Vertikalen aus, wobei er das Material emporhebt oder schaufelt, während gleichzeitig die ersten Thorakalbeine Material nach den Seiten und nach hinten drücken. Übereinstimmend bei beiden Formen sichert ein seitliches paariges Kopfthoraxgelenk dabei die Kopfbewegung in der Vertikalen, indem es ein seitliches Ausweichen bei starker Belastung verhindert.

Gleichfalls übereinstimmend findet sich in beiden Fällen die kräftige Kopfthoraxmuskulatur, die mit ihren antagonistischen, dorsalen und ventralen Portionen die Kopfbewegung durchführt.

Sowohl bei *Palingenia* als auch bei *Ephemera* wird der Kopf selbst durch Kantenversteifung und Fortsatzbildung der Kopfkapsel sowie durch besondere Ausgestaltung der Anhänge zu einem wirksamen Grabinstrument, zu einem Kopfgrabeapparat ausgestaltet.

Hier ergeben sich aber trotz guter Vergleichbarkeit ganz beachtliche Unterschiede in der Konstruktion der beiden Larvenköpfe. Durch Proportionsverschiebungen gewinnen an sich gleiche Bauteile eine wesentlich andere Bedeutung in der Gesamtkonstruktion.

Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Ludwig-Boltzmann-Gesellschaft, Wien, ausgeführt, wofür an dieser Stelle gedankt wird. Mein Dank gebührt ferner Frau Maria Mizzaro, wissenschaftliche Zeichnerin am I. Zoologischen Institut Wien, von deren bewährter Hand sowohl die Abbildungen von *Ephemera* wie die der Bezugsarbeit von *Palingenia* stammen.

B. Spezieller Teil

Der Kopfgrabeapparat von Ephemera danica

Der Kopf fügt sich dem in Zusammenhang mit der grabenden Lebensweise walzenförmig gestalteten Körper harmonisch ein (Abb. 1). Das Abdomen des stets im Bodensubstrat geschützt lebenden Tieres ist eher weichhäutig, während das Vorderende, von dem das Eingraben ausgeht, sklerotisiert ist. Dabei schreitet die Sklerotisierung vom letzten Thorakalsegment nach vorne fort und erreicht in den distalsten Kopfabschnitten ihr Maximum.

In Dorsalansicht scheint es sich zunächst um eine Prognathie zu handeln, doch wird ebenso wie bei *Palingenia* die distale Kopfkontur durch ein Frontalrostrum gebildet, das die darunterliegenden, vertikal stehenden Partien von Frons, Clypeus und Labrum verdeckt. In weiterer Übereinstimmung überragen Mandibelfortsätze in Verlängerung der Körperachse die distale Kopfkontur (Abb. 2).

Frontal- und Profilansicht lassen jedoch auch hier erkennen, daß Clypeus und Labrum sowie ein Teil der Frons tatsächlich vertikal stehen, ebenso wie die Mundgliedmaßen und unter diesen ganz besonders der proximale Abschnitt der Mandibeln. Es handelt sich auch hier wieder um eine echte Orthognathie, die in Dorsalansicht durch Ausbildung von Frontalrostrum und Mandibelfortsätzen nicht sofort zu erkennen ist (Abb. 4, 5).

Wie die Frontalansicht zeigt, sind Seitenwände und Dorsalwand gewölbt. Die das fast viereckige Hinterhauptsloch tragende Hinterwand ist flach und mit verstärkter Kante gegen Seiten- und Dorsalwand abgesetzt (Abb. 3). Die Hinterwand steht ebenso wie Clypeus und Labrum senkrecht zur Körperhauptachse. Die deutliche Gewölbekonstruktion der Schädelkapsel läßt es verständlich erscheinen, daß auch hier wie bei *Palingenia* praktisch nur zwei der Festigung dienende Nähte auftreten. Nämlich einmal die sehr starke, die beiden beanspruchten vorderen Mandibelgelenke abstützende Epistomalnaht (EN) und zum andern die von einer wohlausgeprägten Versteifungsleiste begleitete, das Hinterhauptsloch umgrenzende Postoccipitalnaht (PoccN).

Die Komplexaugen (AC), die bei älteren Larven bereits relativ groß sein können, sind ihrerseits von einer kräftigen, inneren Versteifungsleiste abgesichert. Das garantiert einerseits die spannungsfreie Lagerung ihrer nervösen Elemente und gibt dieser Region zugleich die nötige Wandfestigkeit, so daß der Augenkomplex für die Gesamtkonstruktion der Kopfkapsel kein weiteres Problem darstellt.

Das außerordentlich kräftige, sklerotisierte Frontalrostrum (FrR) verlängert die dorsale Kopfkontur. Seine beiden distalen Ecken sind zu besonders harten Spitzen ausgezogen. Während das Rostrum bei *Palingenia* die Kopfkontur höchstens um ein Sechstel der Kopfbreite überragt, erreicht es bei *Ephemera* eine Länge, die einem Drittel der Kopfbreite entspricht. Wie bei *Palingenia* stellt das Rostrum auch hier eine Faltenbildung des Fronsbereiches zwischen den paarigen Ocellen (Oc) und dem unpaaren Ocellus (mOc) dar, was durch die besondere Lage des dritten Ocellus klar zum Ausdruck kommt. Dieser Ocellus

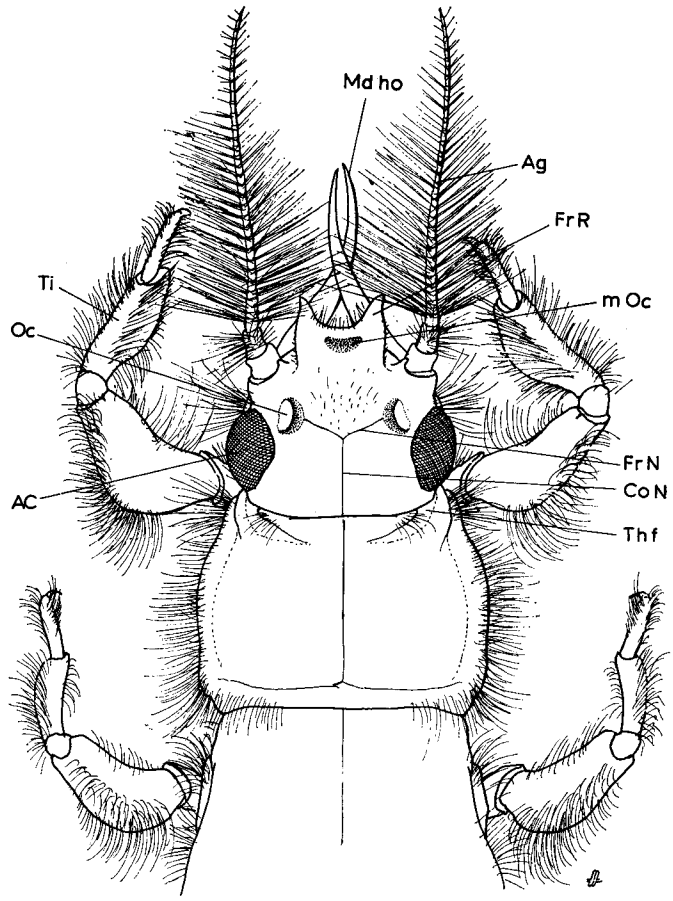


Abb. 1. Larve von *Ephemera danica*. Dorsalansicht des Kopfes und der ersten zwei Thorakalsegmente, Mandibeln maximal adduziert, die Hörner daher gekreuzt.

liegt nämlich zur Gänze in die im übrigen von Fettgewebe erfüllte Rostralfalte hinausgeschoben und weist mit seinem reizempfindlichen Abschnitt gegen die Ventralwand des Rostrums. Durch die Anordnung seines Pigmentmantels kann er Lichtreize nur von vorne resp. unten empfangen, sehr im Gegensatz zu den beiden auf der dorsalen Kopfseite in ihrer Normalposition verbliebenen paarigen Ocellen (Abb. 2, 4). Wenn auch den paarigen Ocellen eine makroskopisch sichtbare Linsenbildung fehlt, so liegen sie doch der durchsichtigen Cuticula so nahe an, daß sie auch beim fixierten Präparat deutlich zu erkennen sind. Der dritte Ocellus liegt, wie bei *Palingenia,* in größerer Entfernung von der Körperoberfläche, so daß seine helle Oberfläche zwar beim lebenden Tier gut, beim konservierten Tier — wenn dazwischenliegendes Gewebe und Haemolymphe koaguliert sind — nur schwer zu erkennen ist.

Nicht nur das Rostrum, sondern auch die Antennenbasen zeigen andere Proportionen als bei *Palingenia.* Während die Antennen dort nämlich trotz Länge zart und schmiegsam sind und bei Hindernissen ausweichend weggebogen werden, sind sie bei *Ephemera* derb, stangenartig steif und werden ohne Rücksicht auf Hindernisse nach vorne gestreckt getragen. Das Gelenkhautfeld des kräftigen Scapus (Sc) liegt in einem rohrartig vorspringenden Teil der Kopfkapsel mit gut entwickelten Gelenksstellen. Die an den Pedicellus (Pe) anschließenden Antennenglieder (Ag) sind in der proximalen Hälfte der Antennenlänge derber und relativ steif, um sich dann allmählich zu verjüngen; auch wird die Antenne im Endabschnitt schmiegsamer. Die Muskulatur des Scapus ist kräftig. Es setzen bei *Ephemera* nicht beide Partien am oberen Tentoriumarm an, sondern eine ist auf den vorderen Arm heruntergerückt. Der obere Tentoriumarm ist außerdem fest mit der Kopfkapsel verbunden, was seine Belastbarkeit durch Muskeleinwirkung zweifellos erhöht. Auffallend ist die Beborstung der Antenne, die bei *Palingenia* bis auf eine unbedeutende Gruppe am Pedicellus und vereinzelte Borsten am Scapus fehlt. Der Scapus ist auch hier bei

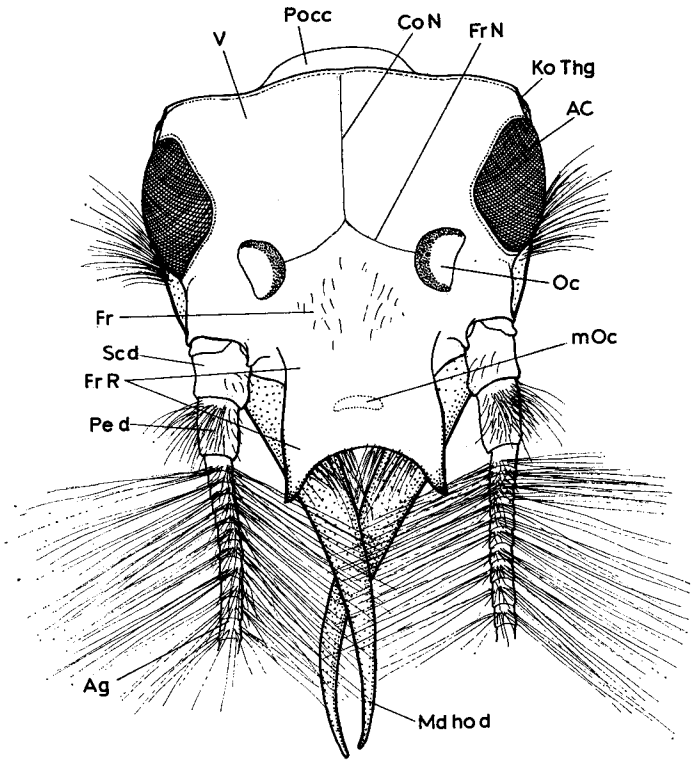


Abb. 2. Larve von *Ephemera danica*. Exartikulierter Kopf in Dorsalansicht mit gekürzten Antennen.

Ephemera nur schwach beborstet, der Pedicellus trägt ein dorsales Borstenfeld, alle übrigen Antennenglieder aber tragen — besonders deutlich im proximalen Teil der Gliederkette — an ihrer Außen- und Innenseite je eine Zeile langer, steifer, horizontal stehender Borsten. Bei Parallelstellung der Antennen berühren sich diese inneren Borsten resp. sie überkreuzen sich (Abb. 2). Sie bilden so in Fortsetzung des Frontalrostrums ein weit vorragendes Dach, das — wie man im Versuch leicht nachweisen kann — tragfähig ist und nachrieselndes Bodensubstrat gut abschirmen kann. Die Unterschiede im Bau des Rostrums und der Antennen hängen mit der sehr verschiedenen Anlage der Wohnröhren zusammen. Bei *Palingenia* handelt es sich um ein wirkliches Eingraben entgegen dem Widerstand des relativ festen Wohnsubstrates. Das Zentralstück des Kopfgrabeapparates sind dort die mit dorsad gerichteten Zähnen gekrönten Mandibelschaufeln. Das Rostrum ist mehr eine besondere Kantenversteifung der distalen Kopfkontur, die zweifellos beim Grabvorgang auch stark belastet wird. Das Ergebnis dieser Tätigkeit sind Bohrgänge, Wohnröhren von einiger Stabilität.

Ganz anders ist die Situation bei *Ephemera*. Hier handelt es sich um feinkörniges, lockeres bis kolloidales Substrat — untermischt mit gröberen Partikeln. Der Beginn des Grabvorganges läuft zunächst wie bei *Palingenia* ab. Vertikale Bewegungen des Abdomens stellen den Antrieb der Schwimmbewegung her. Die beiden vorderen Thorakalbeinpaare werden nach vorne gestreckt getragen, das dritte Thorakalbeinpaar wird nach hinten gegen die Kiemen angehoben. Das erste Thorakalbeinpaar liegt dabei eng zu beiden Seiten des Kopfes. So wird mit einer gewissen Geschwindigkeit das Substrat angefahren. Der Rammstoß wird mit den ersten Thorakalbeinen, den Mandibelhörnern, dem Rostrum und den parallel gestellten, stangenförmigen Antennen durchgeführt. Dann setzt sofort die Grabbewegung ein. Die Thorakalbeine drängen das Material nach seitlich außen und greifen wieder vor etc. Der Kopf war beim Anfahren leicht gesenkt, wird nun gehoben, wieder gesenkt und in das Material gestoßen, wieder gehoben und so fort. Beim Senken des Kopfes weichen die Antennen etwas zur Seite, um dann beim Heben wieder parallel zu stehen.

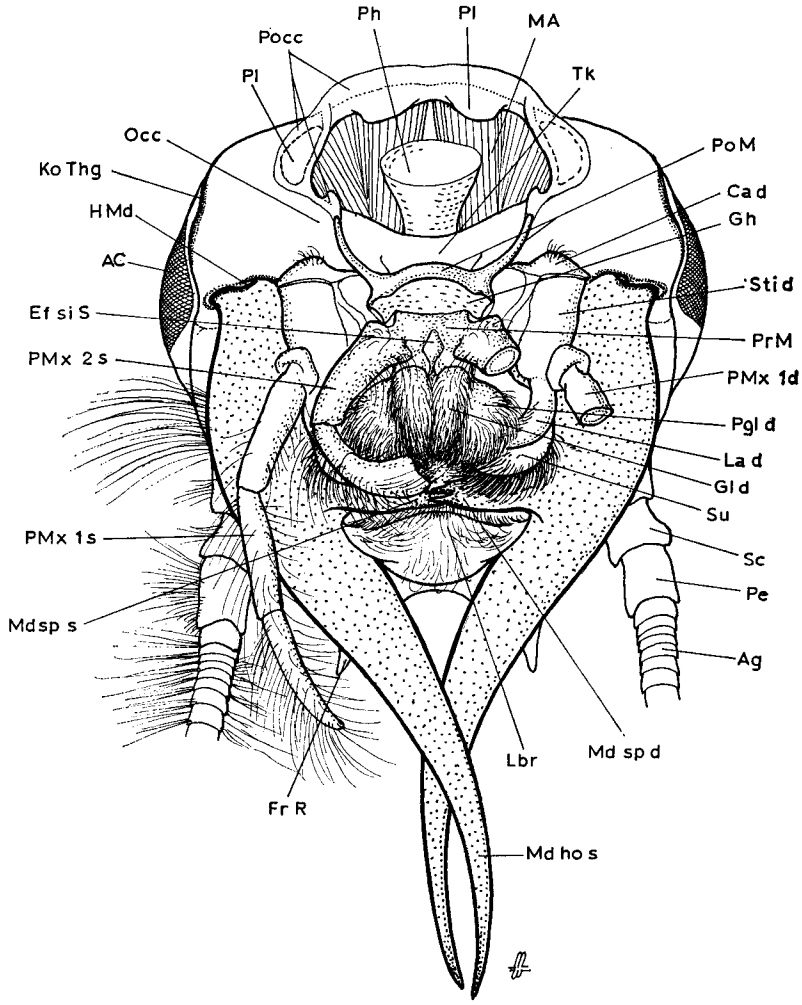


Abb. 3. Larve von *Ephemera danica*. Hinteransicht des exartikulierten Kopfes. Die Palpen der rechten Seite wurden entfernt, die Antennen gekürzt.

Die Mandibelhörner, auf die später noch genauer eingegangen wird, spielen hier vor allem beim Rammstoß eine Rolle, beim Weitergraben nur dann, wenn das Material besonderen Widerstand entgegensetzt. Im Gegensatz zu den Schaufeln von *Palingenia* sind sie aber ungeeignet zum Anheben des Materials, das zwischen ihnen durchrieselt. Diese Funktion wird hier von den Antennen mit ihrem Borstendach und dem Frontalrostrum wirksam erfüllt. Daß diese Antennen bei *Ephemera* — wie oben geschildert — richtig in das Substrat vorgestoßen werden können, versteht sich daraus, daß dieses im allgemeinen keinen Widerstand entgegensetzt und die Tiere ohne großen Kraftaufwand eindringen können; sehr zum Unterschied zur Eingrabetätigkeit von *Palingenia*. Aus diesem mühelosen Eindringen ergibt sich aber ein schwerwiegendes Problem. Durch die Grabe- oder — besser — Wühltätigkeit von *Ephemera* entstehen keine dauernden Hohlräume, sondern das Material bricht und fließt allseitig nach und droht, das Tier eng zu umschließen. Das aber wäre eine Situation, die sowohl den Atem- wie auch den Freßvorgang unmöglich machen würde. Die Kiemen erzeugen zwar eine kräftige Strömung, die von vorne nach hinten am Tier entlang streicht und schließlich, hinter der Kiemenregion aufsteigend, die Substratoberfläche erreicht, aber sie brauchen primär einen Wasserraum, aus dem sie Wasser ansaugen können. Ebenso brauchen die Mundwerkzeuge einen freien Wasserraum, um den Filtrationsvorgang durchzuführen. Es muß also zumindest am Vorderende ein solcher Raum vom nachstürzenden Material freigehalten werden. Es ist vor allem die Aufgabe der Körperbeborstung, das nachdringende Material in einer gewissen Distanz zu halten. Auch bei *Palingenia* verhindern die an der Innenkante der Mandibel-

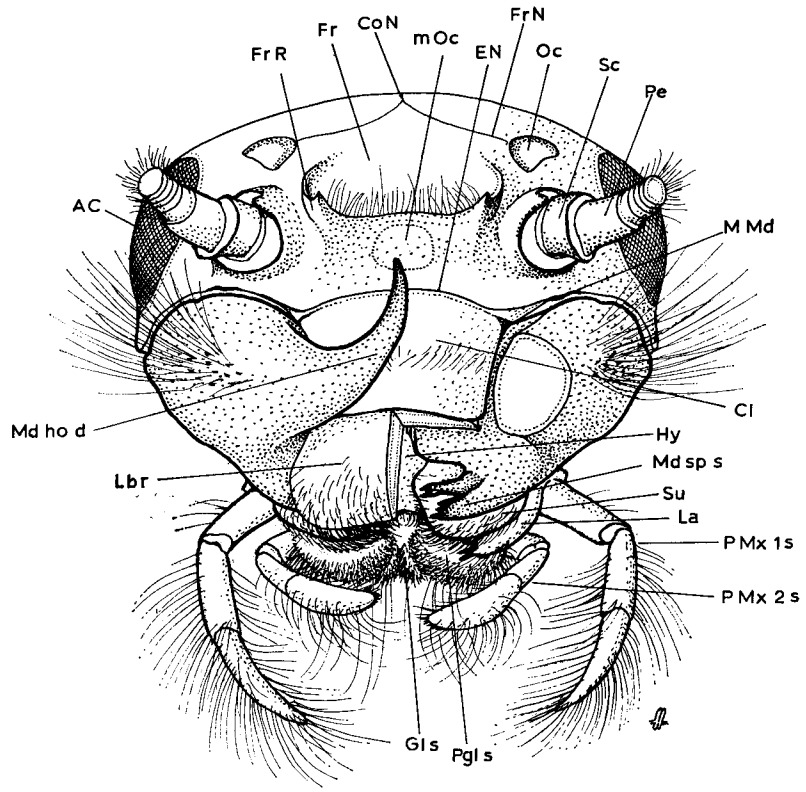


Abb. 4. Larve von *Ephemera danica*. Kopf in reiner Frontalansicht. Die linke Labrumhälfte wurde entfernt, um die für den orthognathen Kopf typische Vertikalstellung des proximalen Mandibelabschnittes zu zeigen. Die Antennen sind gekürzt.

schaufeln stehenden Borsten eine Störung der Tätigkeit der Mundgliedmaßen durch noch abstürzendes Material. Dieses Abschirmen spielt nun bei *Ephemera* eine viel größere Rolle. Die steifen Antennenstangen mit ihren Borstenreihen bilden zusammen mit dem Rostrum ein weit vorragendes, wirksames Dach. Die an der Außenseite der Antennen abstehenden Borsten berühren außerdem die Borsten der neben dem Kopf liegenden ersten Thorakalbeine, so daß auf diese Art durch Mithilfe des beborsteten ersten Beinpaares das Dach durch Seitenwände ergänzt wird. Daß „Dach" und „Seitenwände" durch Antennen und Beinbewegung immer wieder auseinanderweichen, spielt für ihre tatsächliche Wirksamkeit keine Rolle. „Dach" und „Wände" sind nicht im strengen Wortsinn zu verstehen, sondern als ein Beschreibungsmodus.

Durch diese Borstenanordnung — im besonderen durch die Dachbildung — wird jedenfalls der vordere Teil der Wohn„röhre" geschaffen. Tatsächlich ist es keine Röhre, sondern ein einigermaßen freier Raum, der, solange das Tier sich dort befindet, durch Borsten und Wasserströmung erhalten wird. Je länger sich das Tier am selben Ort aufhält, um so besser regeln sich die Strömungsverhältnisse ein, das Tier sitzt dann tatsächlich in einem freien, seiner Körperform entsprechenden, daher zylindrischen, röhrenartigen Raum, und um die Ausmündungsstelle des Atemstromes an der Substratoberfläche vergrößert sich der Krater feinsten Auswurfmaterials. Sobald das Tier aber weitergräbt, verändern sich die Strömungs- und Abstützungsverhältnisse, und die Röhre bricht hinter ihm zusammen.

Soweit meine bisherigen Beobachtungen reichen, halte ich die Literaturangaben, die von einer U-förmigen Wohnröhre mit zwei Öffnungen sprechen, für unrichtig; zumindest bei dem Wohnsubstrat, aus dem meine Tiere stammen. Weder ist — wie oben geschildert — eine wirkliche Wohnröhre vorhanden noch liegen die Tiere gekrümmt. Die Tiere liegen im Gegenteil eher gestreckt, meist schräg mit dem Kopf nach abwärts. Es ist auch stets nur eine Öffnung, die die Verbindung mit der Oberfläche herstellt, vorhanden, nämlich die Ausmündung des Kiemenabwasserstromes. Er steigt hinter den letzten Kiemen schräg nach oben an. Allerdings sind hier noch ausführlichere experimentelle Untersuchungen anzuschließen, um meine bisherigen Beobachtungen zu untermauern.

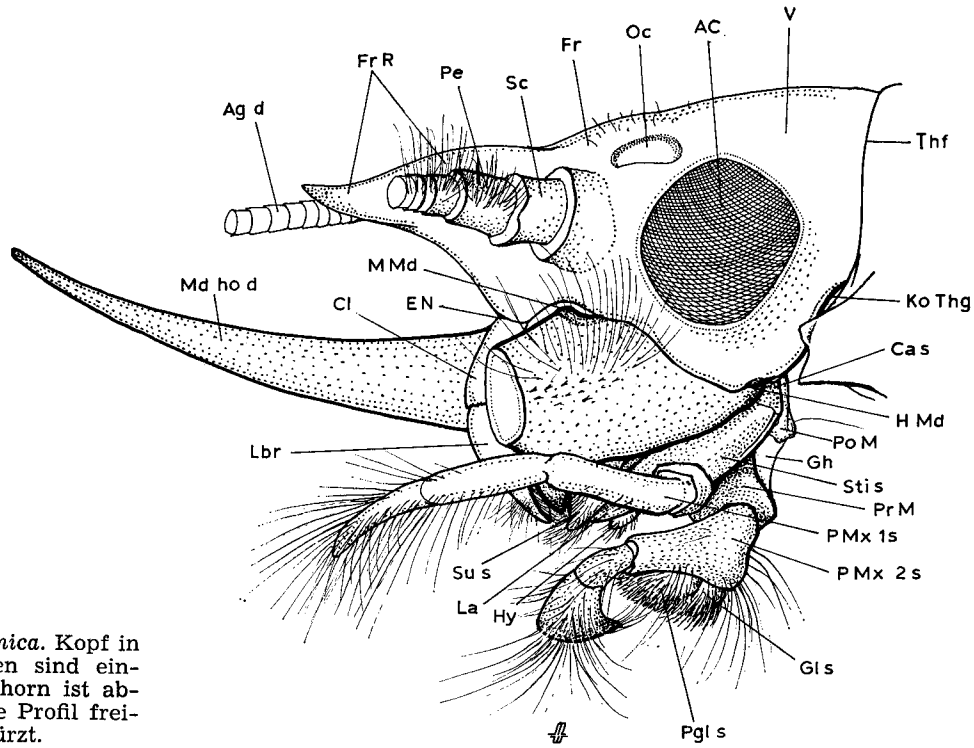


Abb. 5. Larve von *Ephemera danica*. Kopf in Profilansicht. Die beiden Palpen sind eingeschlagen. Das linke Mandibelhorn ist abgeschnitten, um das orthognathe Profil freizugeben. Die Antennen sind gekürzt.

Beim Weitergraben kann das Tier auch mit dem Vorderende die Substratoberfläche erreichen, taucht aber sofort wieder tiefer, und die entstandene Öffnung schließt sich. Wird in so einem Fall durch irgendwelche Störungen das Substrat doch verlassen, dann stets nur ganz kurz. Es erfolgt sofort wieder Anschwimmen, Rammstoß und Eingraben mit Kopfabwärtsstellung. In dieser Situation mag der unpaare Ocellus seine besondere Bedeutung haben. Einerseits, um ein Auftauchen über die Substratoberfläche zu verhindern, andererseits, wenn es einmal passiert ist, zugleich mit anderen Faktoren — Thigmotaxis, Reizung der übrigen Lichtsinnesorgane — ein möglichst rasches Erreichen der optimalen Situation zu unterstützen. Auftauchen über die Substratoberfläche stellt zweifellos für die nur im vorderen Abschnitt kräftiger sklerotisierte Larve höchste Lebensgefahr dar, da sie von Fischen gerne gefressen wird. Bei *Palingenia* kommt infolge der Strömung noch die Gefahr der Abdriftung von der Uferwand dazu. Das Grabeverhalten der Larven in Zusammenhang mit ihrer biologischen Situation scheint mir die Lage des dritten Ocellus zu rechtfertigen, dessen Größe und kräftige Nervenverbindung Funktionslosigkeit ausschließen.

Die Gegenüberstellung der beiden Grabeapparate zeigt, daß es sich bei *Palingenia* vor allem um kräftige Grabeleistungen und weniger um Abschirmungsfunktion handelt. Bei *Ephemera* hingegen ist die Abschirmungsfunktion in den Vordergrund gerückt gegenüber der mit viel geringerem Kraftaufwand durchgeführten Grabeleistung.

Dementsprechend stehen bei *Palingenia* die mächtigen Mandibelschaufeln im Zentrum des Kopfgrabeapparates. Sie werden vom Frontalrostrum unterstützt, wobei die Antennen aber völlig bedeutungslos sind. Bei *Ephemera* hingegen ist es das Rostrum, das das Zentralstück darstellt, unterstützt von den mächtigen Antennen. Die hornartigen Mandibelfortsätze spielen wohl eine Rolle beim Rammstoß und Beseitigen härterer Hindernisse, sind aber für die weitere Grabetätigkeit, die von Rostrum und Antennen bewerkstelligt wird, von untergeordneter Bedeutung und für die Abschirmung, die hier besonders wichtig ist, wirkungslos.

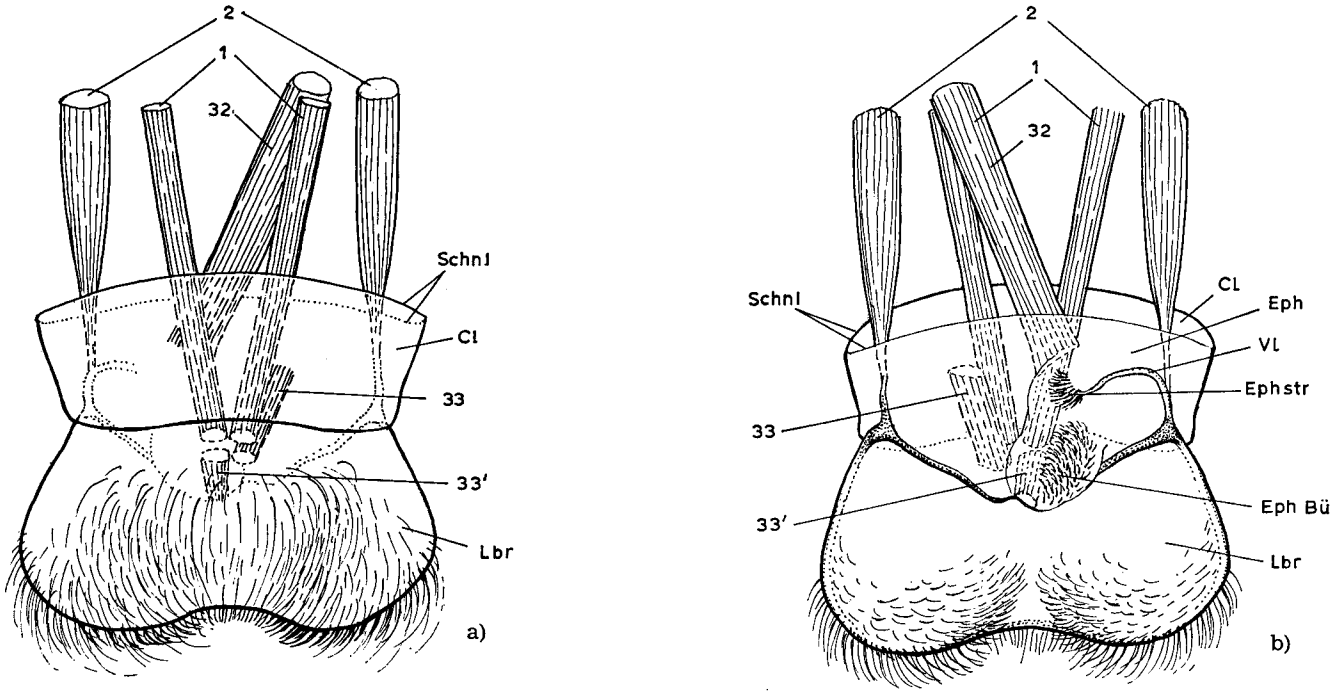


Abb. 6. Larve von *Ephemera danica*. Labrum. a) Außenseite, Clypeus durchsichtig gedacht. b) Innenseite, Labrum durchsichtig gedacht. Das Epipharynxbürstchen ist in Aktionsstellung ausgeklappt. Bei a) und b) sind proximale Clypeus- und Labrumkonturen willkürliche Schnittlinien.

Die verschiedene Leistungsfähigkeit hinsichtlich Kraftbeanspruchung zeigt sich auch deutlich bei Vergleich des Kopfthoraxgelenkes (KoTho) und der zugehörigen Muskulatur. Die Gelenkstellen sind bei *Ephemera* wesentlich schwächer entwickelt, und während der Kopf von *Palingenia* stets von einer tiefen Thorakalfalte dorsal umgeben ist und so zusätzlich noch in einem sicheren Widerlager ruht, setzt sich der Kopf von *Ephemera* mit einem deutlichen Gelenkhautfeld vom Thorax ab und wird nur bei sehr extremen, dorsalen Anheben leicht in den Thorax geschoben (Abb. 1, 5). Die Kopfthoraxmuskulatur setzt in beiden Fällen an homologen Stellen der Versteifungsleiste der Postoccipitalnaht und am Postoccput an. Während bei *Palingenia* für die Kopfheber — die ja die Hauptarbeit zu leisten haben — in den Thorax hineinstehende Sehnenflügel der Verbreiterungsleiste ansitzen, handelt es sich bei *Ephemera* nur um zwei kleinere, lappenartige Verbreiterungen der Leiste der Postoccipitalnaht. Die Anhebebewegung bei *Ephemera* erfordert eine viel geringere Kraftleistung, das Gelenk ist daher auch viel weniger belastet.

Das Labrum

Das Labrum (Lbr) hat ungefähr die Form eines quergestellten Rechteckes, dessen distale Ecken abgerundet sind und dessen distale Kontur median eingekerbt ist (Abb. 4, 6 a). Ebenso wie bei *Palingenia* ist der Übergang der stark gewölbten Außenseite in die flache Innenseite durch eine besonders versteifte Seitenkante betont (Abb. 10). In Zusammenhang mit der guten Beweglichkeit des Labrums ist die stärker chitinisierte Außenseite durch ein deutliches Gelenkhautfeld vom Clypeus (Cl) abgesetzt, das aber nur bei Streckbewegung sichtbar ist. Die weichhäutige Innenseite des Labrums ist gegen die gleichartige Wand des Epipharynx (Eph) durch eine starke Versteifungsleiste (Vl) abgegrenzt. Diese Leiste wird rechts asymmetrisch durch die Einschaltung einer beweglichen Falte unterbrochen, die ein Borstenfeld (EphBü) trägt. Die Bewegung der Falte besteht in einem Umklappen in eine grubige Vertiefung der Labrumwand resp. in einem Aufstellen. Dementsprechend liegt das Borstenfeld entweder

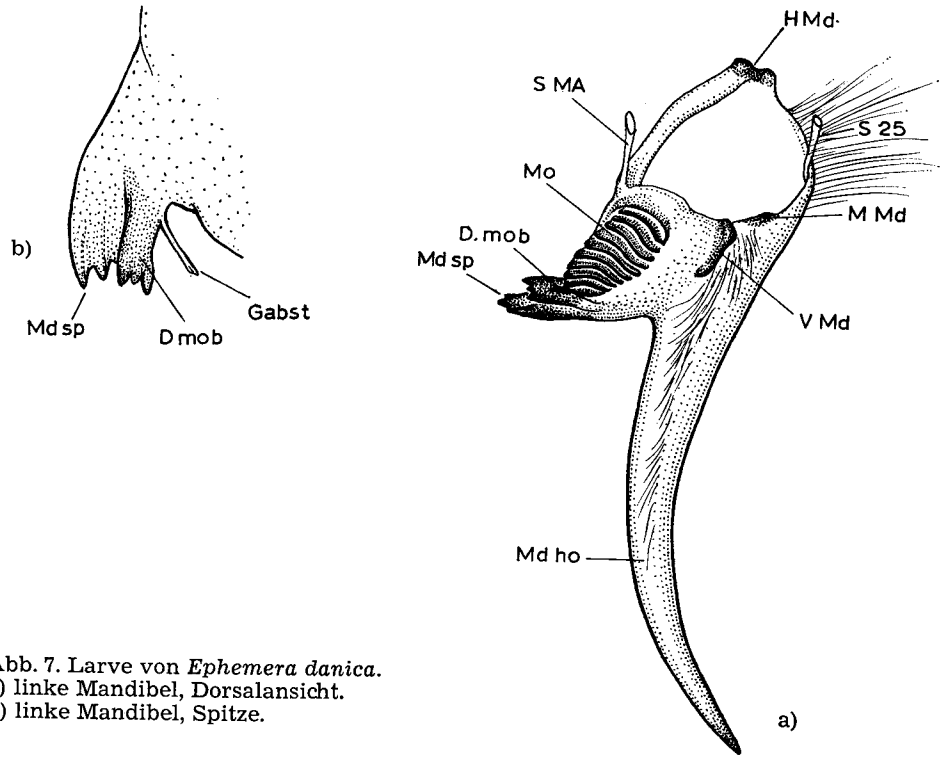


Abb. 7. Larve von *Ephemera danica*.
a) linke Mandibel, Dorsalansicht.
b) linke Mandibel, Spitze.

eingeebnet in der Labrumwand oder steht mit seinen starken, gegen die Mediane gekrümmten Borsten deutlich vor. Ebenso wie bei *Palingenia* umschließt dabei das Borstenfeld bei der Vorwärtsbewegung zusammen mit einer darüber gelegenen, nicht beweglichen Borstenzeile (Ephstr) die Spitze der linken Mandibel und kann so aktiv das von den Mundgliedmaßen herangebrachte Material auf die Mandibel kehren resp. das Abgleiten verhindern (Abb. 6a, b). Das bewegliche Borstenfeld ist relativ größer als bei *Palingenia,* was in Zusammenhang damit stehen dürfte, daß die Gesamtbeborstung des Labrums schwächer ist, insbesondere fehlt die dichte, samtartige Beborstung der Innenfläche. Die Hebe-, Schwenk- und Adduktionsbewegungen des Gesamtlabrums werden auch hier wieder durch die Muskelpaare 1 und 2 durchgeführt. Das Ausklappen des Borstenfeldes, das — wie Lebendbeobachtung zeigt — in sehr rascher Folge erfolgt, geschieht durch den asymmetrischen, nach links ziehenden Muskel 32. Das Einklappen erfolgt, wie hier deutlicher als bei *Palingenia* festgestellt werden konnte, in erster Linie passiv durch die Elastizität des Chitins. Am konservierten Tier liegt die Chitinfalte immer nach außen umgeklappt, das Borstenfeld also in der Grube, die Einklappbewegung läßt sich deutlich mit einer zarten Nadel kontrollieren. Unterstützt, beschleunigt wird die Bewegung im Leben durch die Labrumkompressoren 33' und 33, deren Kraftwirkung der von 32 entgegengesetzt ist.

Trotz großer Übereinstimmung des Grundbauplanes der Mundgliedmaßen ergeben sich doch auffällige Unterschiede gegenüber *Palingenia.* Die Beborstung ist weniger dicht und im Gesamthabitus wirken die Mundgliedmaßen zarter, gestreckter. Um eine derartige Aussage machen zu können, wurden stets Tiere gleicher Länge — gemessen von der Mitte des Rostrums bis zur distalen Grenze des letzten Abdominalsegmentes — verglichen. Die Köpfe gleich großer Larven mit einer Länge von 22 mm sind gleich lang, bei *Palingenia* jedoch breiter als bei *Ephemera.*

Die Mandibel

Die Mandibel (Md) läßt in Übereinstimmung mit *Palingenia,* wie bereits erwähnt, einen proximalen, von den übrigen Mundteilen ganz bedeckten und einen distalen, frei vorragenden Abschnitt unterscheiden (Abb. 4, 5, 7a, 10).

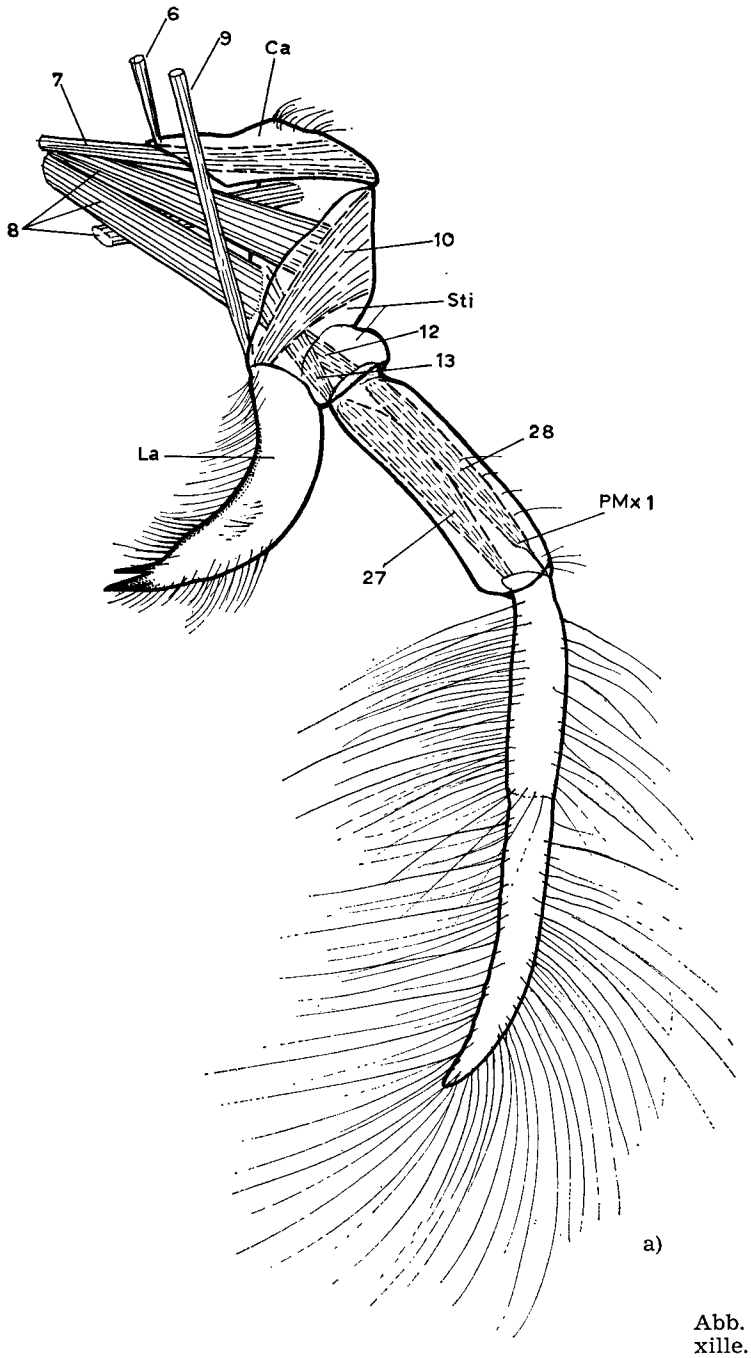
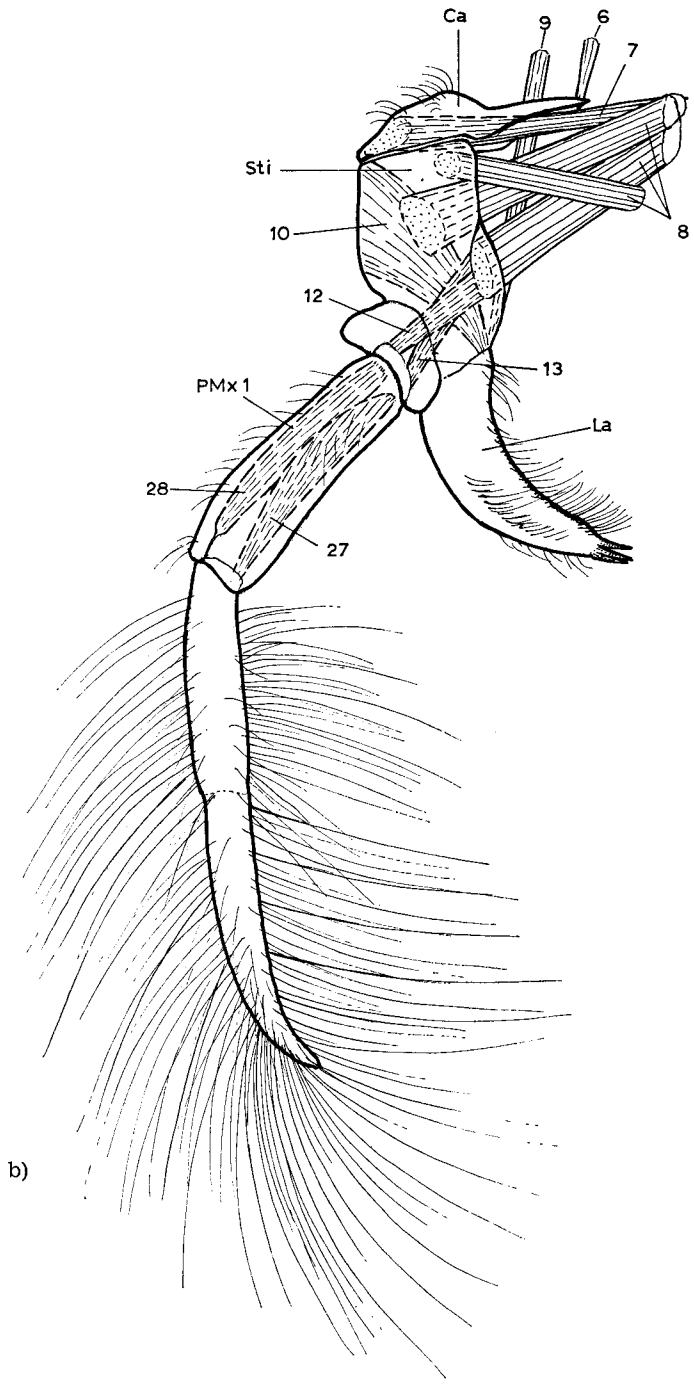


Abb. 8. Larve von *Ephemera danica*. Linke erste Maxille.
a) Oralansicht
b) Aboralansicht

Schon bei der funktionsmorphologischen Untersuchung der Palingenialarve wurde festgestellt, daß nur der proximale Anteil der Mandibel von *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* homologisierbar ist, der distale jedoch als Neubildung aufzufassen ist. In diesem Zusammenhang scheint die Feststellung besonders interessant, daß frischgeschlüpfte Larvulae von *Ephemera* nur den proximalen, orthognathen Mandibelanteil besitzen. Es fehlt ihnen ebenso ein distaler Mandibelanteil wie ein Frontalrostrum. Erste Versuche von Eingrabebewegungen werden mit der vorderen Kopfkante und den bereits großen Antennen durchgeführt.



Mandibelfortsatz und Frontalrostrum treten erst im Laufe der weiteren Häutungen in Erscheinung. Es scheint mir berechtigt, daraus zu schließen, daß ungefaltete Frons und fortsatzlose Mandibel zum basalen Grundbauplan des Ephemeridenlarvenkopfes gehören. Sie erscheinen in der Entwicklung daher zunächst vor der Herausdifferenzierung der Spezialgestaltung der einzelnen, besonderen Bautypen.

Die Quetsch- und Molarfläche (Mo) des proximalen Teiles zeigt 9 deutliche und 4—5 undeutliche Rillen. Obwohl die Molarfläche selbst kleiner ist als die des Vergleichstieres, entsprechen die Rillen einander größenmäßig durchaus. Das ist insofern bemerkenswert, als gleiche Art der Rillenbildung auf

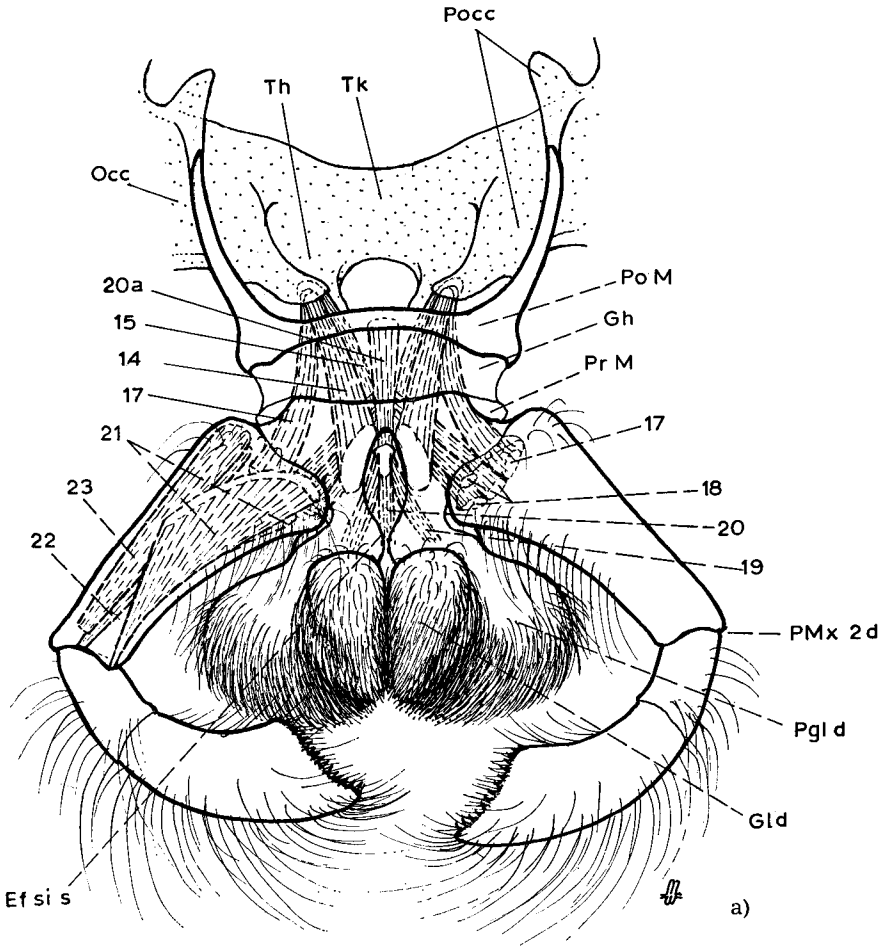
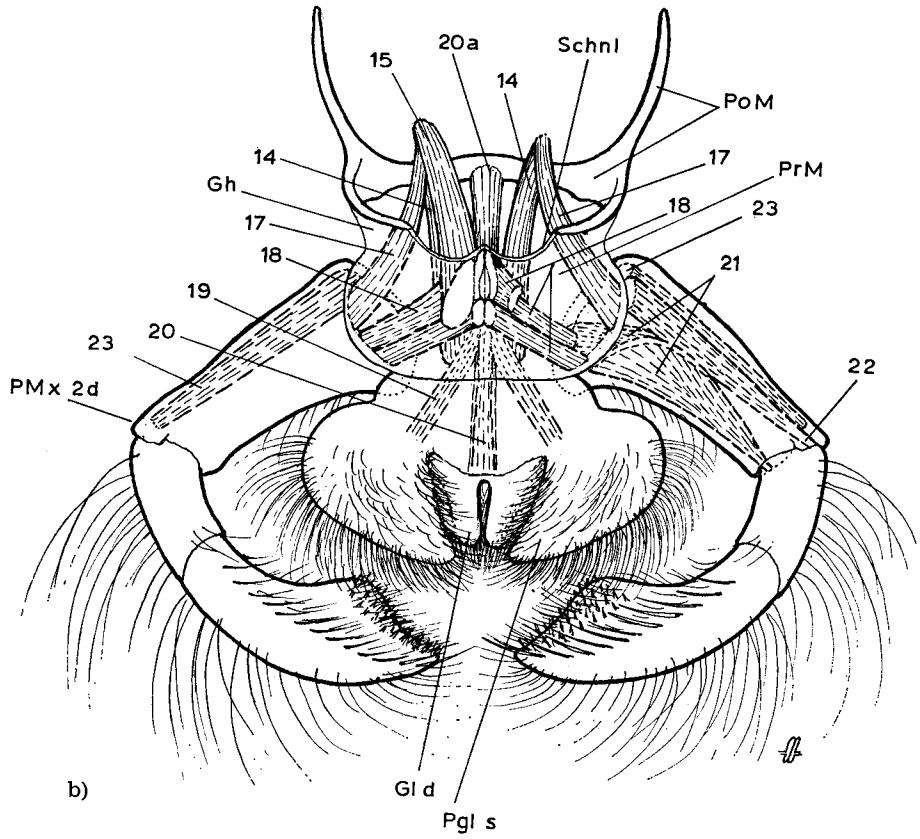


Abb. 9. Larve von *Ephemera danica*. Zweite Maxille. a) Oralansicht, b) Aboralansicht mit einem Stück des Tentoriumkörpers und des Postoccipiut, um die Muskelursprünge 14, 15 und 17 zu zeigen.

gleiche Art der zu verarbeitenden Nahrung schließen läßt. Der Spitzenteil des proximalen Mandibelabschnittes (Mdsp) ist etwas größer als bei *Palingenia,* es kommt ihm aber auch hier vor allem die Aufgabe zu, die durch die Gelenke gegebene Bewegung der Mandibel beim präzisen Schluß der beiden Flächen zu unterstützen. Er endet mit einer dreizinkigen starren Spitze (Mdsp) und trägt proximal davon eine zweite, passiv bewegliche Spitze (Dmob). Diese endet bei der rechten Mandibel mit 2, bei der linken mit 3 Zinken. Außerdem trägt die linke Mandibel unmittelbar proximal der zweiten Spitze ein elastisches, zartes, gegabeltes Stäbchen (Gabst). Während die passive Beweglichkeit der proximalen Spitze auch bei *Palingenia* feststellbar ist, fehlt dort das Gabelstäbchen (Abb. 7 b).

Die Mandibelbasis ist groß, fast dreieckig. Von den drei Gelenkspunkten weist der vordere (VMd) völlige Übereinstimmung mit *Palingenia* auf. Die hintere Gelenkstelle (HMd) besteht aus einer Walze, die in einer entsprechenden Grube im Hinterhauptsrand eingelassen ist. Der mittlere Gelenksabschnitt (MMd) zeigt Gruben- und Höckerbildung, die in entsprechende Gelenkspartner des vorderen Tentoriumarmes passen. Auch hier gestattet die Gelenkssituation nur einen geringen Öffnungswinkel des proximalen Mandibelabschnittes. Das ist besonders bei diesem Typus von Detritusfresser charakteristisch, bei dem die Mandibel erst am Ende der Passage der Borstenfelder durch alle an der Nahrungszufuhr beteiligten übrigen Mundteile erreicht wird.

Während der proximale Abschnitt und damit auch die Art der aufgenommenen Nahrung weitgehende Übereinstimmung mit *Palingenia* zeigt, weicht der distale Abschnitt in seiner Form so erheblich ab, daß hier auch ein Funktionsunterschied zu erwarten ist. Der distale Mandibelabschnitt (Mdho) ist hornartig drehrund, krümmt sich zuerst gegen die Mediane, wendet sich dann wieder nach außen und weist schließlich mit spitzem Ende nach oben.



Mit einer entsprechenden Mandibel von *Palingenia* verglichen, sind die distalen Abschnitte — gemessen vom hinteren Mandibelgelenk bis zur Spitze — zwar gleich lang, erreichen aber nur $^1/_3$ der Breite der Palingeniaschaufel.

Die bei *Ephemera* gleichfalls vorhandene Asymmetrie des Fortsatzpaares ist dadurch besonders auffällig, daß der linke Fortsatz stets etwas länger und derber ist als der rechte (Abb. 1, 2, 3). Bei Mandibelschluß stehen die Enden gekreuzt mit nach oben außen gekrümmten Spitzen. Es kommt in keiner Phase der Schließbewegung zu einer Spitzenberührung, geschweige denn zu einem Spitzenschluß. Das stoßzahnartige, gefährliche Aussehen dieses Mandibelabschnittes verleitet offenbar zu der sich in der Literatur hartnäckig haltenden Anschauung von der räuberischen oder „auch" räuberischen Lebensweise der Ephemeralarve. Die eben geschilderte Bau- und Bewegungsweise zeigt jedoch klar, daß dieser Abschnitt mangels eines Spitzenschlusses weder zum Greifen noch infolge der beim Schluß gekreuzten Spitzen zum Spießen einer Beute brauchbar ist. Und würde selbst das gelingen, fehlt es doch an einem Instrument, dieses Beuteobjekt von den, fernab von allen Mundteilen liegenden, Spitzen heranzubekommen und schließlich an der Möglichkeit, es als Nahrungsmittel aufzunehmen. Hier wird nun immer wieder der Einwand gemacht, daß Ephemeralarven, in einer Glasschale nur kurze Zeit gehalten, sich gegenseitig töten, die Hörner also doch zumindest als Waffe benutzen. Es läßt sich leicht zeigen, daß es sich dabei nur um Unfälle durch unbiologische Haltung handelt. Setzt man ungefähr 30 Larven von beliebiger Größe in eine Glasschale von ca. 14 cm Durchmesser und 5 cm Höhe ohne Bodenmaterial und ohne Lichtabschirmung, so werden die lichtscheuen, thigmotaktischen Tiere ununterbrochen bis zur Erschöpfung schwimmen und immer wieder versuchen, unter die Körper der anderen Tiere zu kommen, da dies

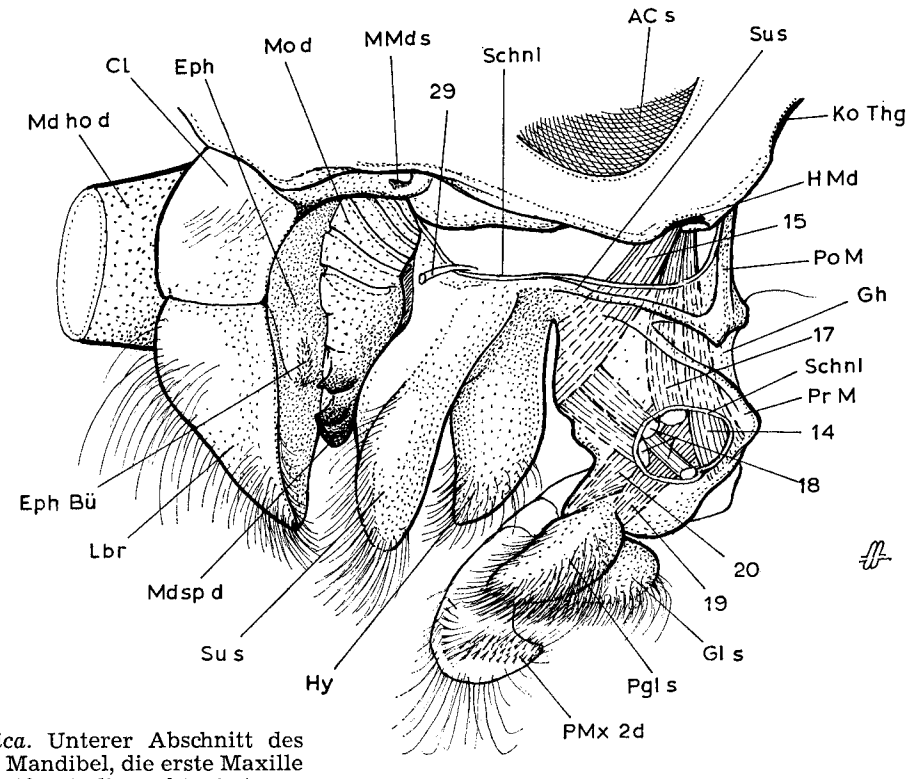


Abb. 10. Larve von *Ephemera danica*. Unterer Abschnitt des Kopfes, Profilansicht. Links wurde die Mandibel, die erste Maxille und der Palpus der zweiten Maxille entfernt, die rechte Antenne ist verkürzt. Die Wand der zweiten Maxille ist durchsichtig gedacht, ihre Muskulatur dadurch sichtbar.

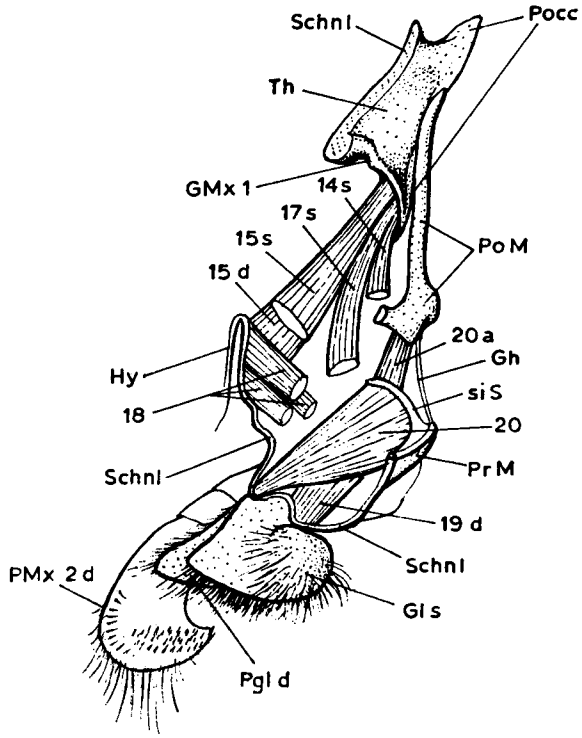


Abb. 11. Larve von *Ephemera danica*. Profilansicht der zweiten Maxille mit einem Stück des Postocciput. Links wurde die Seitenwand des Praementum, der Palpus, sowie die Paraglossa entfernt, daher die zugehörigen Muskeln abgeschnitten, um den Bewegungsmechanismus der Glossae zu zeigen.

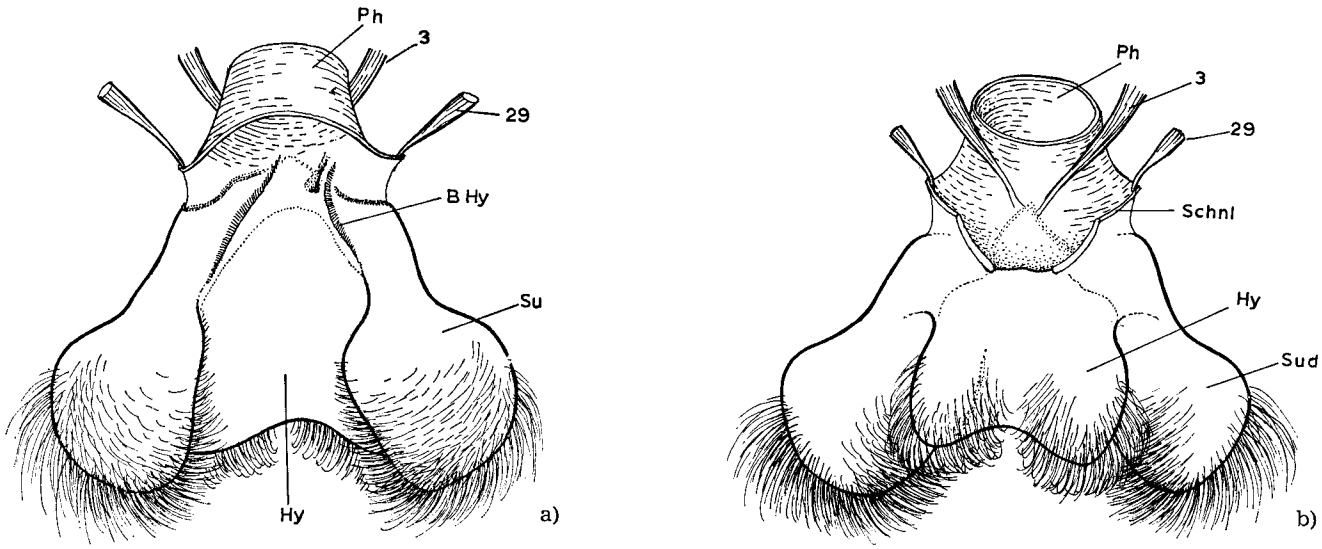


Abb. 12. Larve von *Ephemera danica*. Hypopharynx. a) Oralseite, b) Aboralseite.

die einzige erreichbare Situation ist, die dem angestrebten Eingraben nahekommt. Dabei wird immer wieder „Schuß" geschwommen und mit Rammstoß versucht, in das nicht vorhandene Bodensubstrat einzudringen. Selbstverständlich kommt es dabei in kurzer Zeit zu zahlreichen Unfällen, da die weichhäutigen Abdominalsegmente von den spitzen Hörnern getroffen und aufgeschlitzt werden. Gibt man in dieselbe Schale nur 2 cm hoch Bodensubstrat, was zum notdürftigen Eingraben und somit zur Beruhigung genügt, und besetzt sie mit nur 10 Tieren, so sind sie auch noch nach 2 Wochen wohlauf. Die Hörner sind ganz eindeutig keine Waffen, sondern Grabinstrumente, die aber im Gegensatz zu *Palingenia* nicht zum dauernden Graben, sondern beim Rammstoß und zum Aufgraben von widerstandsfähigerem Material Verwendung finden. Das abschirmende Vordach wird nicht wie bei *Palingenia* von den distalen Mandibelabschnitten, sondern — wie bereits ausgeführt — von den steifen, stark beborsteten Antennen aufgebaut. Die Beborstung der Mandibel ist, verglichen mit *Palingenia,* relativ schwach. Das Maximum liegt auch hier zwischen hinterem und mittlerem Gelenk und besteht aus einer lockeren Gruppe weicher, längerer Borsten. Außen- und Innenseite des distalen Fortsatzes zeigen zwar eine Zeile lockerer, weicher Borsten, doch kommt es nicht zu einem Überkreuzen in der Mediane. Die Grube des mittleren Gelenkes weist einen samtigen Besatz kurzer Borsten auf, die offenbar einem dichteren Schluß der beiden Gelenkspartner dienen.

Die die Mandibel versorgende Muskulatur entspricht in der Ausbildung ihrer Portionen völlig der Situation bei *Palingenia.* Der große, craniale Adduktor (MA), der mit seinem Partner von der Gegenseite in der Mediane verzahnt ist, wird durch den Adductor tentoricus (26, 26') unterstützt, dessen Fasern sowohl aus dem Mandibelkörper als auch von der Mandibelbasis entspringen. Der kleine Abduktor (25) wird gleichfalls durch eine von der Mandibelbasis kommende Partie (25') unterstützt. Der zarte Muskel (29), der im Mandibelkörper entspringt und sich mit langer Sehne auf den Hypopharynxkörper fortsetzt, ist ebenso wie bei *Palingenia* vorhanden. Diese Übereinstimmung kann nicht überraschen, da ja dieselben Anforderungen an die Muskelgruppen gestellt werden. Die eingangs erwähnte größere Kopfbreite von *Palingenia* ergibt eine größere Muskelansatzfläche und somit auch eine etwas massigere, also kräftigere Muskulatur, was wieder im Einklang mit der größeren Kraftleistung dieser im härteren Substrat bohrenden Tiere steht.

Die erste Maxille

Die erste Maxille (MXx1) ist schlank und langgestreckt. Während sie bei *Palingenia* die Hinterseite der Mandibel weitgehend bedeckt, bleibt bei *Ephemera*die Mandibel größtenteils frei sichtbar. Der rechteckige Stipes (Sti) gelenkt mit kurzem Cardo (Ca) in der üblichen Weise mit dem Hinterhauptsrand

(Abb. 3). Die Lade (La) ist nur um weniges kürzer als der Stipes und beansprucht mit ihrer Gelenkung seine ganze Breite. Sie ist leicht gegen die Mediane gekrümmt, und ihr sich verjüngendes Ende läuft in 4 enggestellte Zinken aus (Abb. 8 a, b). Wenige steife Borsten stehen in unmittelbarer Nachbarschaft dieser Zinken, und von dieser Gruppe läuft eine Zeile weicherer Borsten entlang der Innenkante der Lade. Unmittelbar neben der Lade setzt der Palpus (PMx1) an, dessen Gelenkfeld die halbe Länge des Stipes einnimmt. Er ist zweigliedrig, und sein distales längeres Glied zeigt wie bei *Palingenia* eine querverlaufende Naht, die eine weitere Untergliederung vortäuscht. Das distale Glied trägt lange, haarartige, locker angeordnete Borsten, die gegen das Palpusende zu dichter werden. Vereinzelte Borsten setzen sich noch auf das proximale Glied fort. Die Borsten des distalen Gliedes überragen dessen Ende und vergrößern so noch die ohnedies beträchtliche Länge des Palpus. Sein proximales Glied ist etwas länger als der Stipes, sein distales Glied aber übertrifft Stipes samt Lade an Länge. Das bedeutet gegenüber *Palingenia* eine starke Proportionsverschiebung. Stipes, Lade und Palpus von *Ephemera* sind zwar nur halb so breit wie bei *Palingenia,* der Palpus aber trotzdem länger. Wie bei dieser auffallenden Proportionsdifferenz zu erwarten, sind die Leistungen der beiden Palpi auch recht verschieden. Der kurze, derbe Palpus von *Palingenia* bürstet mit seinen starken, dicht stehenden Borsten im strömenden Flußwasser die Borsten eines ihm in Qualität entsprechenden Feldes ab und gibt den angereicherten Detritus im Direktkontakt an Borstenfelder von zweiter Maxille und Superlinguae weiter. Der lange, schlanke Palpus von *Ephemera* aber arbeitet in praktisch stehendem Wasser. Während die übrigen Mundgliedmaßenabschnitte — wie bei *Palingenia* — stets in einer ziemlichen Distanz vom Boden stehen und nie mit diesem in Kontakt kommen, erreicht der Palpus mit seinem distalen Borstenfeld den Boden, wirbelt das Substrat auf und kehrt es zugleich gegen die zweiten Maxillen, ohne aber mit deren Borstenfeldern in Kontakt zu treten.

Durch den von vorne nach hinten streichenden Atemwasserstrom wird seine Tätigkeit insofern nicht gestört, als er ja in dieselbe Richtung kehrt.

Die an sich sehr konstante Gliederung und Gruppierung der Muskulatur der ersten Maxille zeigt keinen erwähnenswerten Unterschied gegenüber der Muskelsituation bei *Palingenia.*

Die zweite Maxille, Labium

Auch die zweite Maxille (Mx2) ist langgestreckt und schmal und verdeckt daher die erste Maxille nur im Ladenabschnitt (Abb. 3).

Das schmale, der Verbindung mit dem Postocciput dienende Postmentum (PoM) ist dem Praementum (PrM) durch ein breites Gelenkhautfeld verbunden, wodurch eine gute Beweglichkeit der beiden Abschnitte gegeneinander gewährleistet ist. Die Hinterwand des Praementums trägt ein eingefaltetes, verstärktes, rhombisches Areal (EfsiS), das wie bei *Palingenia* nach proximal und distal in eine Versteifungsleiste ausläuft. Der proximale Teil dieser Leiste geht schließlich in einen sichelförmigen (siS), frei in das Praementum vorragenden Abschnitt über (Abb. 3, 11). Die sehr deutlich am lebenden Tier zu beobachtenden Einziehbewegungen des Praementums werden durch die Muskelpaare (14) und (15) durchgeführt, die am unteren paarigen Abschnitt des Postocciput (Pocc) dicht nebeneinander entspringen (Abb. 9a, b, 10, 11). Das Muskelpaar (14) setzt zu beiden Seiten der medianen Versteifungsleiste an der Hinterwand des Praementums an, während das Paar (15), sich etwas fächerförmig verbreiternd, in der Mittellinie der Vorderwand ansetzt. Die Palpen (PMx2) bestehen aus zwei Gliedern, wobei das distale Glied, ähnlich wie dies beim Palpus der ersten Maxille der Fall ist, eine nicht immer deutlich zu findende Quernaht aufweist, die einen dritten Abschnitt abzugliedern scheint.

Das Grundglied des Palpus ist basal breit und verjüngt sich gegen sein distales Ende. Das zweite Glied ist sichelförmig gegen die Mediane gekrümmt und verbreitert sich gegen sein quer abgeschrägtes Ende. Während dem Grundglied eine Beborstung fehlt, trägt das zweite Glied auf seiner nach außen gewendeten Seite längere, weiche, schütter stehende Borsten. Auf der Innenseite seines verbreiterten, abgeflachten Endabschnittes steht jedoch ein dreieckiges Feld kräftiger, kurzer, einwärts gekrümmter Borsten.

Das distale Glied wird gegen das proximale durch das antagonistische Muskelpaar (21), (22) bewegt, wobei der Adduktor (21) der wesentlich stärkere ist. Ebenso wie bei *Palingenia* findet sich noch ein weiterer Muskel (23), dessen parallele Fasern, an kurzen Versteifungsleisten ansetzend, durch die ganze Länge des proximalen Gliedes ziehen. Das Grundglied selbst und somit der ganze Palpus wird durch einen Muskel (17), der gemeinsam mit den Praementummuskeln (14) und (15) am Postocciput (Pocc) entspringt, abduziert und durch den wesentlich kräftigeren, an der Vorderwand entspringenden Muskel (18) adduziert.

Der Palpusadduktor (18), der drei Partien unterscheiden läßt, setzt breit an der Palpusbasis an und strahlt fächerförmig zur Mittellinie der Praementumvorderwand aus, wo er hier jeweils vom Praementummuskel (15) flankiert wird (Abb. 9a, b, 10, 11).

Die paarigen Glossae (Gl) sind wie bei *Palingenia* in ihrem basalen Teil zu einem unpaaren Abschnitt verschmolzen. Sie bilden zusammen einen keilförmigen Körper, dessen Spitze orad weist. In Ruhe liegen sie zurückgekippt, so daß sie außen auf den Paraglossae liegen und nur ihre Spitzen zwischen den Basen der Paraglossen von innen zu sehen sind. Ihre Einkippbewegung geschieht mit Hilfe eines einheitlichen Muskels (20). Er setzt mit schmaler Sehne an der Basis der Glossae an und strahlt breit fächerförmig zur sichelförmigen Sehne (siS) aus. Der Ursprungsstelle von (20) gegenüber liegt die fast punktförmige Gelenksstelle am distalen Ende der medianen Versteifungsleiste des Praementums. Das Gelenk schnappt auf Grund der Elastizität des gespannten Chitins bei Nachlassen der Muskelwirkung in die Ruhelage zurück (Abb. 11). Wie bei *Palingenia* zieht auch hier der Muskel (20a) von der sichelförmigen Sehne ins Postmentum. Er unterstützt die Wirkung von (20). Beim Einkippen werden die Glossae bis zur Berührung mit dem Hypopharynxkörper vorgeführt.

Die Paraglossae (Pgl) sind auf der Innenseite — also der dem Hypopharynx zugewendeten Seite — flach, im basalen Abschnitt sind sie breit, verjüngen sich aber dann in ihrem distalen Teil, der sich so weit gegen die Mediane krümmt, daß die Glossae bis auf ihren Spitzenabschnitt verdeckt werden (Abb. 9a).

Außen sind sie leicht gewölbt, jedoch keineswegs so polsterartig aufgetrieben wie bei *Palingenia*. Sie werden median teilweise vom breiten Teil der Glossae bedeckt (Abb. 9b).

Ihre Bewegung wird wie bei *Palingenia* durch nur einen Muskel (19) bewerkstelligt. Er entspringt an der Praementumrückseite seitlich der medianen Versteifungsnaht. Sein Antagonist ist zweifellos der Druck der Haemolymphe. Glossae wie Paraglossae sind basal praktisch unbeborstet, tragen jedoch auf ihrer Außenseite, die den Palpusbürsten zugewendet ist, Felder langer, kräftiger Borsten, deren Spitzen orad weisen.

Beim Einkippen der Glossae drängt sich der breitere Keilabschnitt zwischen die Paraglossae, und die Glossaborsten kehren zwangsläufig das vom PMx2 angereicherte Material zum Hypopharynx nach vorne, von dessen Borsten beim Rückstreichen das Material der Glossae abgenommen wird.

Der Hypopharynx

Die Vorderwand der zweiten Maxille schlägt in die Hinterwand des Hypopharynx um, ist aber wie bei *Palingenia* von ihr durch einen deutlichen Spaltraum getrennt. Ein starkes, vom Postmentum zum Hypopharynxkörper ziehendes Suspensorium (Sus) stellt eine weitere Verbindung zwischen den beiden Elementen her (Abb. 10, 11).

Der Bau des Hypopharynx stimmt prinzipiell vollständig mit der Situation bei *Palingenia* überein; es ergeben sich lediglich Proportionsunterschiede. In Einklang mit den relativ gestreckten Mundgliedmaßen erreicht er seine größte Dimension in der Richtung der Längs- und nicht der Querachse des Kopfes. Er unterscheidet sich vom Hypopharynx von *Palingenia* durch eine starke Abflachung speziell der Linguae und, wieder im Einklang mit den Mundgliedmaßen, durch eine viel weniger dichte Beborstung.

Der leicht polsterartig aufgeblähte Körper, die Lingua (Hy), ist ein längsgestelltes Rechteck, dessen distale Kontur eine deutliche Einkerbung zeigt. Die flachen, leicht asymmetrischen Superlinguae (Su) sind, mit *Palingenia* verglichen, schmal (Abb. 10, 12a, b).

Ein Saum dichter, gegen die Mediane gerichteter, kräftiger Borsten begleitet sowohl den distalen wie den medialen Rand der Superlinguae. Der Hypopharynxkörper trägt auf seiner Hinterwand — also der dem Labium zugewendeten Seite — zu beiden Seiten der Randkerbe je eine Gruppe langer, kräftiger, gekrümmter Borsten, deren Spitzen über die distale Kante nach vorne greifen. Die Vorderwand ist im Gegensatz dazu bis auf ein linksseitiges, langgestrecktes Borstenbüschel (BHy) nackt. Die Muskulatur zeigt völlige Übereinstimmung mit *Palingenia.*

Zusammenspiel der Mundgliedmaßen beim Freßakt

Eingeleitet wird der Freßakt, der stets erst nach Einstellen der Grabbewegung einsetzt, durch die intensiven Kehrbewegungen der Palpen der ersten Maxillen. Sie führen während der ganzen Dauer des Freßvorganges abwechselnd Streck- und Knickbewegungen durch. Dabei wirbeln sie mit ihrem distalen Borstenfeld Bodensubstrat auf und kehren es gegen die Mundteile, im besonderen gegen die zweite Maxille, wobei sie aber mit ihr nicht in Kontakt kommen. Das kann man sowohl am lebenden Tier beobachten als auch aus der anatomischen Situation erschließen. Die Borsten der Palpen der zweiten Maxillen, die das nächste Glied in der nahrungsaufnehmenden Kette darstellen, entsprechen in ihrer Qualität nämlich nicht denen der Palpen der ersten Maxillen, sondern denen der Glossae und Paraglossae. Die Palpen der zweiten Maxillen werden in rasend schneller Bewegung ausgeschlagen und eingewinkelt, in eingewinkeltem Zustand adduziert, und streichen dabei über die Borstenfelder der Paraglossae und zum Teil auch der Glossae. Ihre Aufgabe ist es, aus dem reichlich flottierenden Material mit ihren bürstenartigen Borstenfeldern Nahrungspartikel aufzufangen und im Direktkontakt an die Borstenfelder von Glossae und Paraglossae zu übertragen. Der Weitertransport erfolgt dann wie bei *Palingenia.* Durch Einkippen bürsten die Glossae das Material aus den Paraglossae und schieben es weiter auf den Hypopharynx. Auch diese Einkippbewegungen erfolgen sehr schnell, doch treten immer wieder Pausen ein. Offenbar wird immer erst eingekippt, wenn eine bestimmte Reizsituation durch Materialbelastung eingetreten ist. Die Palpusbewegung hingegen läuft pausenlos, solange der Freßvorgang stattfindet.

Der Weitertransport vom Hypopharynx erfolgt dann durch die Laden der Maxillen, die bis zur Molarfläche bei geöffneter Mandibel reichen. Durch Anheben des ganzen Labium-Hypopharynxkomplexes wird eine Annäherung an die Quetschflächen begünstigt. Die letzte Lenkung auf die Molarflächen führen wie bei *Palingenia* die asymmetrischen Bürstchen des Hypopharynx resp. Epipharynx durch. Deutliche Hebe- und Lateralbewegungen des Labrums stehen auch damit in unmittelbarem Zusammenhang. Selbst bei extremer Öffnung erscheinen die Spitzen des proximalen Mandibelteiles nie außerhalb des Labrums. Ein so geringer Öffnungswinkel wäre, würde es noch eines Beweises bedürfen, ein weiteres Argument gegen eine carnivore Lebensweise. Es handelt sich hier auch wieder um dasselbe Ernährungsprinzip, wie es bei *Ecdyonurus, Rhithrogena* und *Palingenia* bereits beschrieben wurde. Durch eine über alle Mundgliedmaßen verteilte Serie von Borstenfeldern werden Nahrungspartikel, deren Größe durch die Borstenanordnung und Qualität bestimmt wird, erfaßt und zur Mundöffnung befördert. Es ist daher auch *Ephemera* ein reiner Detritusfresser. Ergänzende Darmuntersuchungen von Frischfängen haben hiefür weitere Bestätigung erbracht. Es wurden ausschließlich Kieselalgen, feine Sandkörner und nicht bestimmbare organische Zerreibsel festgestellt. Stets fehlten größere Nahrungsbrocken und Chitinreste.

Bemerkenswert ist, daß bei *Ephemera* offenbar nicht alle Glieder in der Arbeitskette des Nahrungserwerbs die gleiche Wertigkeit besitzen, wie das bei den eingangs erwähnten drei Formen der Fall ist, bei denen kein Glied der Kette entbehrlich ist. Es wurden zu diesem Nachweis Fütterungsversuche mit reinem Karminpulver und Amputationen durchgeführt. Extremitätenamputationen werden an sich gut vertragen, die Tiere zeigen sehr bald normales Verhalten. Entfernt man die Palpen der ersten Maxille,

enthält der Darm zwar weniger als beim unversehrten Kontrolltier, aber immerhin noch halbe Füllung. Diese Entbehrlichkeit hängt vermutlich damit zusammen, daß die Palpen der ersten Maxille zwar herbeikehren, aber keinen Direktkontakt mit den Borsten des Palpus Mx2 haben, der auf jeden Fall das Material erst aus dem Wasser auffischen muß. Offenbar flottiert im günstigen Fall immer noch genug Material, das dann durch den Atemwasserstrom in Reichweite der Palpen Mx2 driftet und für eine notdürftige Darmfüllung ausreicht.

Wurde hingegen die Lade der Maxille entfernt, so war das Ergebnis ein reines Hungertier. Sie ist ganz offenbar unersetzlich, da durch ihren Ausfall die Kette der weiterbefördernden Borstenfelder unterbrochen wird. Eine ausgleichende Ersatzleistung durch einen anderen Mundgliedmaßenabschnitt ist insofern nicht möglich, als alle Bewegungen streng stereotyp sind. Lediglich die Lade selbst weist als einziger Abschnitt eine gewisse Plastizität im Bewegungsablauf auf. Bei fixierten Tieren liegt sie fast stets zwischen zweiter Maxille und Hypopharynx; das ist die Endstellung ihrer häufigsten Bewegung, bei der sie zwischen Superlinguae und Paraglossae über den Hypopharynxkörper gegen die Molarflächen streicht. Sie schiebt dabei das Material der einkippenden Glossae über den Hypopharynxkörper gegen die Molarflächen vor und streift eventuell noch an ihr haftendes Material beim Zurückschwingen an den Superlinguae ab, um es beim nächsten Vorschwingen wieder mitzunehmen und diesmal doch bis auf den Hypopharynxkörper und weiter zu bringen. Dabei stößt sie verschieden tief in Richtung der Molarflächen vor. Außerdem aber streicht sie manchmal auch über den äußeren Rand der Superlinguae. Mitunter kann man beobachten, daß die meist aneinander vorbeigleitenden Spitzen der Laden gegeneinanderstoßen und zwischen ihren Zinken Material quetschen. Meiner Meinung nach könnte es sich um Zusammenballen von Partikeln handeln, bevor sie weitergeschoben werden. Es könnte sich allerdings auch um ein Zerkleinern handeln; was aber schwer zu entscheiden ist.

Wenn man durch Berühren der einzelnen Abschnitte der Mundgliedmaßen oder durch Einbringen eines zu großen Materialbrockens das Abspiel der Borsten zu stören versucht, so reagieren Mandibeln, Paraglossae und Palpen der ersten Maxille überhaupt nicht, die Glossae nur mit erhöhter Geschwindigkeit ihrer stereotypen Bewegung; der Palpus der zweiten Maxille kann mit einer plötzlichen Richtungsänderung reagieren, aber auch das nur stereotyp. Einzig die Laden der ersten Maxille reagieren prompt mit Auswärtsbewegungen, so lange, bis der Reiz aufhört. Die Intensität der Bewegungen ist dabei entsprechend der Stärke des Reizes variabel. Ein eingebrachter Fremdkörper wird dabei regelmäßig ausgestoßen. Stärkere Exkursionsbewegungen der Laden werden nicht nur von ihrem eigenen Muskel durchgeführt, sondern auch durch Bewegung der Gesamtextremität, also von Stipes und Cardo, unter Betätigung von deren Muskulatur. Bei Stipesexkursionen wird notwendig auch der Palpus mitgeführt, ohne daß die Stereotypie seiner Bewegungen geändert würde. Es scheint, daß die erste Maxille, im besonderen mit ihrem Ladenabschnitt, trotz aller notwendigen Bewegungsstereotypie eine gewisse Plastizität in ihrer Verwendbarkeit besitzt und die Rolle des Regulators in diesem komplizierten Fließbandsystem inne hat. Morphologisch gesehen ist es ja auch die erste Maxille, die von allen Mundextremitäten noch am meisten den ursprünglichen Charakter bewahrt und die geringste Spezialisation erfahren hat.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Vergleich mit *Palingenia*

1. Die Kopfstellung ist hier ebenso wie bei *Palingenia* trotz scheinbarer Prognathie orthognath, wie dies aus der Lage des proximalen Mandibelabschnittes, der I. und II. Maxille sowie der Parallelstellung von Hinterwand mit dem Clypeo-Labrumkomplex und dem unteren Fronsabschnitt hervorgeht. Die Prognathie wird durch eine große Faltenbildung der Frons, ein Frontalrostrum, sowie durch distale, hornartige, sich in der Richtung der Körperlängsachse erstreckende Mandibelabschnitte vorgetäuscht.

2. Eine weitere wichtige Stütze für die Auffassung, daß es sich um eine primäre Orthognathie handelt, ist die Tatsache, daß frisch geschlüpfte Larvulae von *Ephemera* weder ein Frontalrostrum noch einen distalen Mandibelfortsatz besitzen. Die Frons ist glatt, und die Mandibel besteht lediglich aus dem

orthognathen proximalen Teil. Beide Spezialbildungen entwickeln sich erst bei späteren Häutungsstadien heraus.

3. Der Nahrungsaufnahme dient lediglich der proximale Abschnitt, der im wesentlichen aus einer gerillten Quetschfläche besteht. Der distale, bei *Ephemera* hornartig entwickelte Abschnitt steht ebenso wie bei *Palingenia,* wo er in der Form an die Schaufeln des Damwildes erinnert, im Dienste des Kopfgrabeapparates und wird nie als Waffe verwendet.

4. Der Kopfgrabeapparat besteht in Übereinstimmung mit *Palingenia* aus Frontalrostrum und Mandibelhörnern. Während bei *Palingenia* die Mandibelhörner das Zentralstück darstellen, sind sie hier von geringerer Bedeutung. Das Zentralstück ist das Frontalrostrum. Es wird durch ein weiteres Bauelement ergänzt, das bei *Palingenia* wohl vorhanden ist, aber nicht in diesem Zusammenhang Verwendung findet, die hier sehr mächtigen Antennen.

5. Bei den Larvulae, die bereits mit Eingrabebewegungen beginnen, sind vom Kopfgrabeapparat lediglich die Antennen entwickelt. Sie graben mit Wühlbewegungen der Antennen und dem vorderen Kopfrand, der noch einer Rostralbildung entbehrt.

6. Die erste Maxille zeigt große Bauübereinstimmung mit *Palingenia.* Sie ist aber im ganzen schlanker, zarter und weniger stark beborstet. Bemerkenswert ist der verlängerte, schlanke Palpus und daß dessen lockere, weiche Beborstung keine Entsprechung bei den übrigen Abschnitten der Mundteile hat.

7. Durch Experimente mit lebenden Tieren konnte gezeigt werden, daß die erste Maxille in ihrem Ladenabschnitt für die Nahrungsaufnahme unentbehrlich ist. Ferner, daß sie im Gegensatz zu den anderen sich stets stereotyp bewegenden Mundteilen auf besondere Reize gerichtet reagieren kann. Hier liegt zumindest eine gewisse Plastizität der Bewegungsreaktion vor.

8. Epipharynx, Hypopharynx und Labium entsprechen in ihren Bauteilen völlig denen von *Palingenia*; die Beborstung ist allgemein schwächer, und die bei *Palingenia* auftretenden Borstenfelder auf Linguae und PMx2, die in ihrer Qualität dem gescheitelten Borstenfeld des PMx1 entsprechen, treten nicht als gesonderte Gruppen hervor. Der Gesamthabitus der zweiten Maxille ist wie bei der ersten Maxille, verglichen mit *Palingenia,* schlanker und gestreckter.

9. Bei der Nahrungsaufnahme kann man eine Phase des Erwerbes und eine des Weitertransportes zur Mundöffnung unterscheiden. Während in der zweiten Phase praktisch völlige Übereinstimmung bei beiden Formen herrscht, differieren sie in der ersten Phase beim Nahrungserwerb. *Palingenia,* die im eher stark strömenden Wasser lebende Form, deren Beborstung ganz allgemein wesentlich dichter ist als bei *Ephemera,* erreicht mit ihren Mundteilen das Bodensubstrat überhaupt nicht. Die erste Nahrungsanreicherung erfolgt auf Borstenfeldern des ersten, als Grabbein fungierenden Thorakalbeinpaares. Von hier bürsten die starken, gescheitelten Borstenfelder der PMx1 das Material ab und übertragen es im Direktkontakt auf ihnen in Qualität entsprechende Borstenfelder von Superlinguae und PMx2. Bei der Stillwasserform *Ephemera* hingegen erreichen die PMx1 das Bodensubstrat, wirbeln es mit ihren langen, weichen Borsten, die keine Entsprechung in Qualität bei anderen Mundgliedmaßen haben, auf und kehren es gegen die zweite Maxille, ohne einen Direktkontakt mit deren Borstenfeldern. Das so verdichtete Material wird von den PMx2 aufgefangen und an die Borstenfelder der zweiten Maxille weitergegeben. Der hier beginnende Weitertransport zur Mundöffnung ist, wie bereits erwähnt, bei beiden Formen praktisch gleich.

10. Aus der beschriebenen Art des Nahrungserwerbes und Transportes erhellt eindeutig, daß es sich weder bei *Palingenia* noch bei *Ephemera* um einen anderen Ernährungstyp handeln kann als den eines hochspezialisierten, den Gegebenheiten des Biotopes wohl angepaßten Detritusfressers. Die Korngröße des aufgenommenen Materiales ist durch die Borstenqualität, durch die die ausschließliche Beförderung erfolgt, gegeben.

Verzeichnis der Abkürzungen

AC	Komplexauge
Ag	Antennenglieder
BHy	asymmetrisches Bürstchen am Hypopharynx
Ca	Cardo
Cl	Clypeus
CoN	Coronalnaht
d	rechtsseitig
Dmob	passiv beweglicher Spitzenabschnitt der Mandibel
EfsiS	Einfaltungsstelle der sichelförmigen Sehne
EN	Epistomalnaht
Eph	Epipharynx
EphBü	Epipharynxbürste
Ephstr	streifenförmiges Borstenfeld am Epipharynx
Fr	Frons
FrN	Frontalnaht
FrR	Frontalrostrum
Gabst	Gabelstäbchen
Gh	Gelenkshaut
Gl	Glossa
GMx1	Gelenk der I. Maxille
HMd	hinteres Mandibelgelenk
Hy	Hypopharynxkörper = Lingua
KoThg	Kopf-Thoraxgelenk
La	Lade
Lbr	Labrum
MA	cranialer Mandibeladduktor
Mdho	Mandibelhorn = distaler Mandibelabschnitt
Mdsp	Mandibelspitze des proximalen Mandibelabschnittes
MMd	mittleres Mandibelgelenk
Mo	Molarfläche des proximalen Mandibelabschnittes
mOc	medianer Ocellus
Oc	Ocellus
Occ	Occiput
Pe	Pedicellus
Pgl	Paraglossa
Ph	Pharynx
Pl	das Hinterhauptsloch einengende Sehnenplatte der Postoccipitalnaht
PMx1	Palpus der ersten Maxille
PMx2	Palpus der zweiten Maxille
Pocc	Postocciput
PoccN	Postoccipitalnaht
PoM	Postmentum
PrM	Praementum
s	linksseitig
S 29	Sehne des Muskels 29
SMA	Sehne des cranialen Mandibeladduktors
S 25	Sehne des cranialen Mandibelabduktors
Sc	Scapus
Schnl	Schnittlinie
siS	sichelförmige Sehne des Praementum
Sti	Stipes
Su	Superlingua
Sus	Suspensorium
Th	hinterer Tentoriumarm
Thf	Thorakalfalte
Ti	Tibia
Tk	Tentoriumkörper
V	Vertex
Vl	Versteifungsleiste
VMd	vorderes Mandibelgelenk
1	vorderer medianer Labrummuskel
2	hinterer lateraler Labrummuskel
3	an der Frons entspringender Hypopharynxmuskel
6	cranialer Muskel des Cardo
7	Cardoadduktor
8	Stipesadduktor
9	cranialer Muskel der Lade
10	Stipesmuskel der Lade
12, 13	Muskeln 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 Paraglossa
20	Muskel der Glossa
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 der Mandibel
25'	tentorialer Abduktor der Mandibel
26, 26'	Adductor tentoricus der Mandibel in zwei Partien
27, 28	Beuger und Strecker des distalen Palpusgliedes der zweiten Maxille
29	aus dem Mandibelkörper zum Hypopharynx ziehender Muskel
32	asymmetrischer, an der Frons entspringender Muskel des Epipharynx
33, 33'	in zwei Partien gespaltener, von der Vorderwand zur Hinterwand des Labrums 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**, 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, H. 117: 1—26.

— (1973): Die Mandibelgestalt der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem. — Verh. D. Z. G., 66. Jahresvers., 1973: 75—79.

Erratum in der Bezugsarbeit „Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarve *Palingenia longicauda*" in ZOOLOGICA, Heft 117:
Seite 7, Abb. 9: Der craniale Muskel der Maxillenlade soll mit 9, nicht mit 7 bezeichnet sein.
Seite 19, Abb. 19: Der vom Praementum (PrM) ins Postmentum (PoM) ziehende Muskel soll mit 20a, nicht mit 21 bezeichnet sein; auf derselben Abbildung soll der Strecker des distalen Palpusgliedes mit 22, nicht mit 20 bezeichnet sein.