

DIE ERNÄHRUNG DER EPHEMEROPTERENLARVEN ALS FUNKTIONSMORPHOLOGISCHES PROBLEM¹

ANNELIESE STRENGER

*Abteilung für Anatomie und Morphologie des 1. Zoologischen Institutes der Universität Wien,
Dr. Karl-Luegerring 1, A-1010 Wien, Austria*

Die Ephemeropterenlarven nützen praktisch jede ökologische Nische, die das Bodensubstrat des Süßwassers bietet. In weltweiter Verbreitung kommen sie sowohl in schnell fließenden wie stehenden Gewässern, an Oberflächen frei exponiert, zwischen Pflanzen oder Steinen geschützt oder im Substrat grabend vor.

So unterschiedlich aber ihr Lebensraum sein mag, so uniform ist ihre Nahrung. Es handelt sich dabei fast stets bis auf einige wenige und zum Teil nicht überprüfte Ausnahmen um einzellige Algen und Detritus. Unter Detritus werden hier organische Zerreibsel verstanden, die als Zerfallsprodukte pflanzlicher oder tierischer Organismen entstehen und sowohl im Bodensubstrat wie in der Drift vorkommen können. Das Prinzip des Nahrungserwerbes ist dabei immer das gleiche. Die Partikel werden von Borsten erfaßt und über eine Kette von Borstenfelder zur Mundöffnung geschafft. Die Weitergabe erfolgt so, daß das transportierende Borstenfeld im Direktkontakt seine Last an das nächste Feld weitergibt, das diese seinerseits wieder weitergibt. Kontaktnahme der Borstenfelder setzt voraus, daß ihre Borsten einander an Qualität entsprechen, weil nur so ein Abbürsten oder Auskämmen möglich ist. Der Materialtransport über eine solche Serie von hintereinander geschalteten Borstenfeldern ist selbstverständlich mit Verlust verbunden, doch spielt das für den Erfolg des Nahrungserwerbes keine Rolle, da es sich nicht um eine gezielte Aufnahme bestimmter Partikeln sondern ähnlich dem Filtriervorgang um ein Aufnehmen aller von den entsprechenden Borstenfeldern erreichbaren Partikeln handelt und im allgemeinen ein großes Nahrungsangebot besteht. Für die aufgenommene Nahrung ist lediglich die durch die Borsten bestimmte Partikelgröße maßgebend, es wird primär nicht nach genießbar und ungenießbar unterschieden (FRÖHLICH, 1964, STRENGER, 1953, 1975).

Die die Nahrung antransportierenden Borstenfelder sind über alle Mundgliedmaßen verteilt, wobei die Mandibeln meist eine geringe Rolle spielen, die Anhänge der Maxillen dagegen im Vordergrund stehen.

Die Mandibeln tragen an ihrer Mediankante Molar und Spitzenabschnitt, diese sind asymmetrisch und passen beim Schluß genau ineinander. Die Molarflächen sind die Endstelle, zu der die Serie der Borstenfelder die Nahrung transportiert, sie bestehen aus parallelen Querreihen von Rillen, die an den Enden in elastische Lamellen auslaufen. Ihre Aufgabe ist das Abpressen von Wasser (BROWN, 1961) — denn es wird „trocken“ gefressen — und das Zusammenpressen der Nahrung als Vorbereitung für den Schluckakt. Die immer wieder erwähnte Mahlfunktion — wie ja auch im Wort Mola zum Ausdruck kommt — ist bei der Art der Gelenkbildung ganz unmöglich. Es handelt sich um eine

¹ Mit Unterstützung der Ludwig-Boltzmann-Gesellschaft, Wien.

reine Schwenkbewegung in der Drehachse, die durch hinteres und mittleres Gelenk verläuft. Das als Sonderbildung bei Ephemeriden auftretende vordere Gelenk hält diese Drehpunkte druckfrei, indem es den Kaudruck der Molaren auffängt. Die Mandibelspitzen zeigen im Verhältnis zur Mola eine größere Variation. Im Fall eines primitiven Konstruktionstypes ist die Mandibel so lang, daß ihre Spitzen noch Materialkontakt bekommen und sie können in diesem Fall auch in den Prozeß der Nahrungsaufnahme eingeschaltet sein. Bei evolvierter Konstruktion sind die Mandibeln aber aus dem direkten Materialkontakt ausgeschaltet und die Spitzen dienen dann vor allem durch Ineinandergreifen dem präzisen Mandibelschluß. Diese geringe Variabilität der Mediankante der Mandibel steht im Gegensatz zur Ausbildung der Lateralkante, deren besondere Ausgestaltung zu Verbreiterungen des Mandibelkörpers, zu horn- und zangenartigen Auswüchsen führt. Derartige Bildungen haben aber nichts mit einer aktiven Nahrungsaufnahme zu tun, sondern stehen im Dienste anderer Funktionen wie z.B. Aufbau von Grab- und Bohrapparaten, wie an anderer Stelle ausführlich dargestellt wurde (STRENGER, 1973).

Sehr im Gegensatz zu der relativ geringen Formvariation der Mandibel in Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme steht die Ausbildung von erster und zweiter Maxille. Alle ihre Anhänge tragen Borstenfelder, deren Ausbildung mit den unterschiedlichen Milieuanprüchen stark variieren. Der Anfangsteil der Transportkette wird in der Regel von jenen Abschnitten gebildet, die den größten Aktionsradius haben, also die Palpen. Den Glossae und Paraglossae obliegt in unterschiedlicher Weise der Antransport an den Hypopharynx. Die Laden können sehr aktiv in den direkten Erwerb der Nahrung eingeschaltet sein, immer aber obliegt ihnen der Weitertransport zum Hypopharynx. Der Transport zu den Molarflächen erfolgt dann durch den Hypopharynx allein oder unter Mithilfe der Laden. Die erste Maxille nimmt hinsichtlich ihrer Beweglichkeit eine gewisse Sonderstellung ein. Während Mandibel und Labium gereizt nur mit stereotypen Bewegungen reagieren, können die ersten Maxillen ihren Bewegungsrhythmus, aber auch ihre Richtung, ändern. Dies dürfte vor allem dann eine Rolle spielen, wenn durch irgend einen Umstand einmal ein zu großer Partikel aufgenommen wurde und nun ausgestoßen werden soll.

Ähnlich den Molarflächen zeigt auch der Hypopharynx eine geringe Formvarianz, da ihm stets die gleiche Aufgabe zukommt, nämlich mit seinen Borsten die Nahrung zu übernehmen und sie durch Adduktion der Molarflächen zu übergeben.

Die Variationsmöglichkeit der Elemente, die eine solche Transportkette bilden, soll an einigen Beispielen erläutert werden. Als Ausgangspunkt für eine derartige Betrachtung scheint der im krautigen Bewuchs stagnierender Gewässer lebende *Siphonurus* durch die geringe Spezialisierung seiner Mundteile besonders geeignet (Abb. I. 1)². Der orthognathe Kopf trägt Mundgliedmaßen von deutlich orthopteroiden Habitus. Diese Ähnlichkeit bezieht sich jedoch lediglich auf ihre Proportionen, nicht aber auf die Ausbildung ihrer funktionell wesentlichen Teile. Die Mandibel ist lang, hat einen deutlichen Molarteil und einen Spitzenabschnitt, der das Substrat erreicht, auch die Maxillen sind bis auf die Tatsache, daß — wie für Ephemeropteren typisch — nur eine Lade entwickelt ist, orthopteroid. Dennoch ist es unrichtig, diese Ähnlichkeit mit beißenden Mundgliedmassen gleichzusetzen. Wenn sie sich auch zweifellos von diesem Typus ableiten, handelt es sich hier wie bei allen *Ephemeroptera* um den spezialisierten Typus des Partikelfängers. Auch bei *Siphonurus* (SCHÖNMANN, 1975) erfolgt der Nahrungserwerb wie eingangs geschildert über eine Serie von Borstenfeldern, deren Wirkung von der Mandibel unterstützt wird. Die Mandibel hat mit ihrem wohl entwickelten Spitzenteil zwar Materialkontakt, schneidet jedoch nicht Pflanzengewebe ab, sondern schabt von Blattoberflächen Aufwuchs und Belag ab. Labialpalpen, Glossae und Paraglossae sowie die Palpen der ersten Maxille sind mit Borstenfeldern ausgestattet, mit denen die Blattoberflächen zur Materialgewinnung abgebürstet werden. Auch die Spitzen der Laden der ersten Maxillen sind an der Materialbringung beteiligt. Den Borsten ihrer Medialkanten aber obliegt es das von den verschiedenen Borstenfeldern zum Hypopharynx herangeschaffte Material weiter bis zu den Molarflächen zu bringen. Keines der nahrungsgewinnenden Borstenfelder oder der sie tragenden Abschnitte ist durch eine besondere Ausbildung vor den anderen

² Für die Ausführung der Abbildungen bin ich wie immer Frau MARIA MIZZARO wissenschaftliche Zeichnerin am 1. Zool. Inst. d. Universität Wien zu herzlichem Dank verpflichtet.

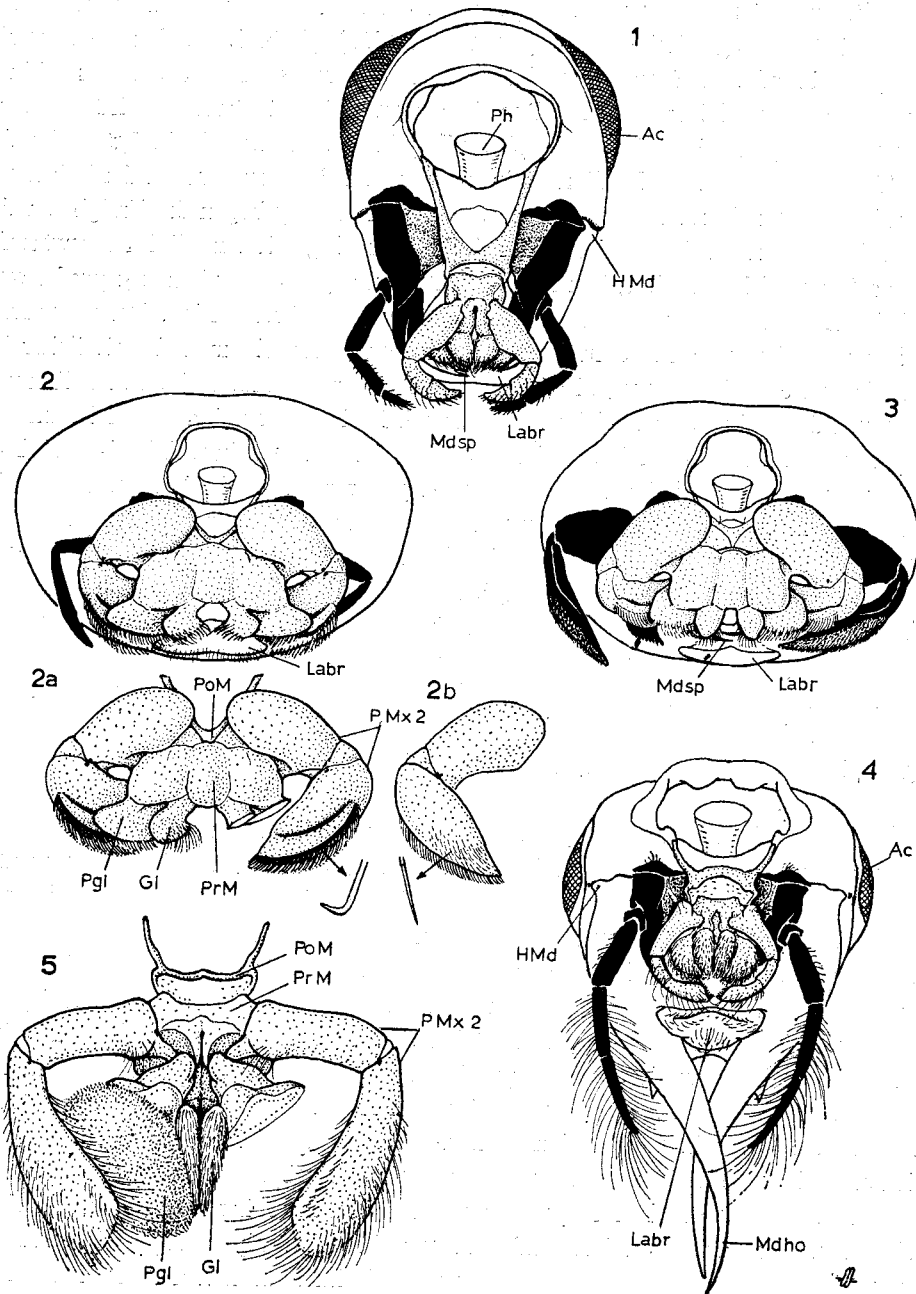


Abb. 1. Hinteransichten der Köpfe von: 1. *Siphonurus aestivalis* EATON, 2. *Ecdyonurus*, 3. *Rhithrogena*, 4. *Ephemera danica*; die ersten Maxillen der linken Seite sind jeweils herausgerückt, rechts in natürlicher Ruhelage. Zweite Maxillen punktiert, erste Maxillen schwarz. 2a. Zweite Maxille von *Ecdyonurus* Hinteransicht (Aboralseite), rechte Paraglossae abgeschnitten um das Palpusendglied mit Sichelborstenfeld freizugeben. 2b. Rechter Palpus der zweiten Maxille von *Ecdyonurus*, Oralseite, um sein Feld von Rechenborsten zu zeigen. 5. Zweite Maxille von *Palingenia longicauda*, Hinteransicht (Aboralseite), rechte Paraglossa abgeschnitten um die keilförmigen Glossae unverdeckt zu zeigen.
 Abkürzungen: AC — Komplexauge, HMd — hinteres Mandibelgelenk, Gl — Glossae, Lbr — Labrum, Mdho — Mandibelhorn, Mdsp — Mandibelspitze, Pgl — Paraglossae, Pmx2 — Palpus der zweiten Maxille, Ph — Pharynx, PoM — Postmentum, PrM — Preamentum, Vmd — vorderes Mandibelgelenk

ausgezeichnet. Diese geringe Spezialisierung läßt *Siphonurus* innerhalb des Ephemeropterentypus als primitiv erscheinen.

Ein völlig anderes Bild der Mundgliedmaßen ergibt sich bei dem in schnell fließendem Wasser auf der Unterseite von Steinen sitzenden *Ecdyonurus*, bei dem die Mandibeln, von jedem Kontakt mit dem Bodensubstrat ausgeschaltet sind (STRENGER, 1953) (Abb. I. 2). Der flach schilfdörmige, prognath getragene Kopf von *Ecdyonurus* bietet einen Strömungsschatten, der das Abkratzen und Aufnehmen von Algenmaterial ermöglicht. Das dazu notwendige Instrument wird von den mächtig entwickelten, zweigliedrigen Palpen der zweiten Maxille gebildet. Das Endglied trägt an der Ventralseite ein großes Feld scharfer gegen die Mediane gekrümmter Sichelborsten das an der Palpusaußenkante von weichen haarartigen Borsten gesäumt wird. In Ruherstellung liegen die Endglieder der Labialpalpen nicht frei, sondern an der Oralseite der 2. Maxille eingeschoben. Beim Auswärtsführen des Palpus wird das Borstenfeld entfaltet, beim Einwärtsführen gegen das Substrat gepreßt, wobei dieses angekratzt wird und die Borsten zugleich wieder zusammengeschoben werden. Das zusammengefaltete Borstenfeld liegt in Ruhe zwischen dem eigenen Haarsaum und einem Feld ähnlicher haarartiger Borsten an der Oralseite der Paraglossae. Diese Borsten drängen das Material der Sichelborsten hinüber auf den Haarsaum der Palpen. Der Weitertransport wird wieder von den ersten Maxillen durchgeführt, die einerseits an ihrer Medialkante lange glatte Borsten, an ihrer Distal- und Lateralkante kammartige Borsten tragen. Bei der Einwärtsbewegung kämmt die Laden das Material aus dem weichen Borstensaum des Palpus, bei der Auswärtsbewegung übertragen sie dieses Material auf ein Feld rechenartig gestellter Borsten auf den dorsalen (oralen) Seiten der distalen Palpusglieder (Abb. I. 2a, 2b). Bei der neuerlichen Einwärtsbewegung, bei der sie wieder Material auskämmen, schieben sie mit ihren medianen Borsten das Material der Rechenborsten auf den Hypopharynx. Neben dem Materialtransport von den Sichelborsten zum Haarsaum spielen die Paraglossae wie das Labium als Ganzes vor allem als hinterer Abschluß des Mundvorraumes eine wesentliche Rolle, die Glossae selbst sind bedeutungslos. Ebenso bedeutungslos ist der Palpus der ersten Maxille für den Vorgang der Nahrungsgewinnung. Der Vergleich mit der nahverwandten aber in wesentlich schneller fließendem Wasser lebenden *Rhithrogena* zeigt zwar grundsätzlich denselben Mechanismus des Nahrungserwerbes aber entsprechend der erhöhten Schwierigkeit der Nahrungsgewinnung modifiziert. Auch hier ist der Palpus als Instrument zum Abkratzen des Algenbewuchses differenziert, er wird aber wesentlich unterstützt durch den Palpus der ersten Maxille, dessen Endglied in ähnlicher Weise ausgebildet ist, dessen Borstenfeld aber das des Palpus der zweiten Maxille an Größe übertrifft. Die Materialabnahme vom Palpus der zweiten Maxille erfolgt wie bei *Ecdyonurus* durch die Lade der ersten Maxille. Die Materialabnahme vom Palpus der ersten Maxille wird durch Kammbildungen an den Mandibelspitzen durchgeführt, von denen Labrum und Epipharynx die Weiterbeförderung zu den Molarflächen durchführen (Abb. I. 3; II. 3, 3a). Eine ganz andere Beanspruchung der einzelnen Abschnitte zeigt sich bei der im lockeren Bodensubstrat grabenden *Ephemerella danica*. Der sehr lange Palpus der ersten Maxille ist der einzige Abschnitt, der Kontakt zum Boden besitzt. Mit seinen weichen langen Borsten des Endabschnittes kehrt er das lockere Bodenmaterial oralwärts, belädt sich aber weder damit, noch hat er Kontakt mit den anderen Borstenfeldern. Der Palpus der zweiten Maxille führt rastlose Einwärtsbewegungen durch, wobei er einerseits mit seinem Borstenfeld die vom Maxillarpalpus aufgewirbelten Partikel fängt und andererseits über Glossae und Paraglossae streicht. Beim neuerlichen Ausschwingen kämmt er jedesmal das eingebrachte Material auf den Borstenfeldern der Glossae und Paraglossae aus. Für den Weitertransport spielen nun hier im Gegensatz zu den *Heptageniidae Ecdyonurus* und *Rhithrogena* die Glossae die Hauptrolle. Sie sind an ihrer Basis zu einem unpaaren Stück verschmolzen und bilden einen keilförmigen Polster, der während des Freßvorganges ähnlich den Labialpalpen in rastloser Bewegung ist. Er kippt pausenlos und mit großer Geschwindigkeit oralwärts, drängt sich dabei zwischen die Paraglossae nach vorne und bringt so mit seinen Borsten das Material der Paraglossae zum Hypopharynx. Die Laden der ersten Maxillen führen wieder den Weitertransport am Hypopharynx durch (Abb. I. 4; II. 4). Ähnlich dem Paar *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* zeigt auch hier die der *Ephemerella* verwandte *Palingenia* grundsätzliche Übereinstimmung im Mechanismus des Nahrungserwerbes und des Baues der Mundgliedmaßen, weicht aber doch in Einzelheiten ab, entsprechend wieder den besonderen Anforderungen ihres Lebensraumes. *Palingenia longicauda* (STRENGER, 1970) gräbt in einem wesentlich

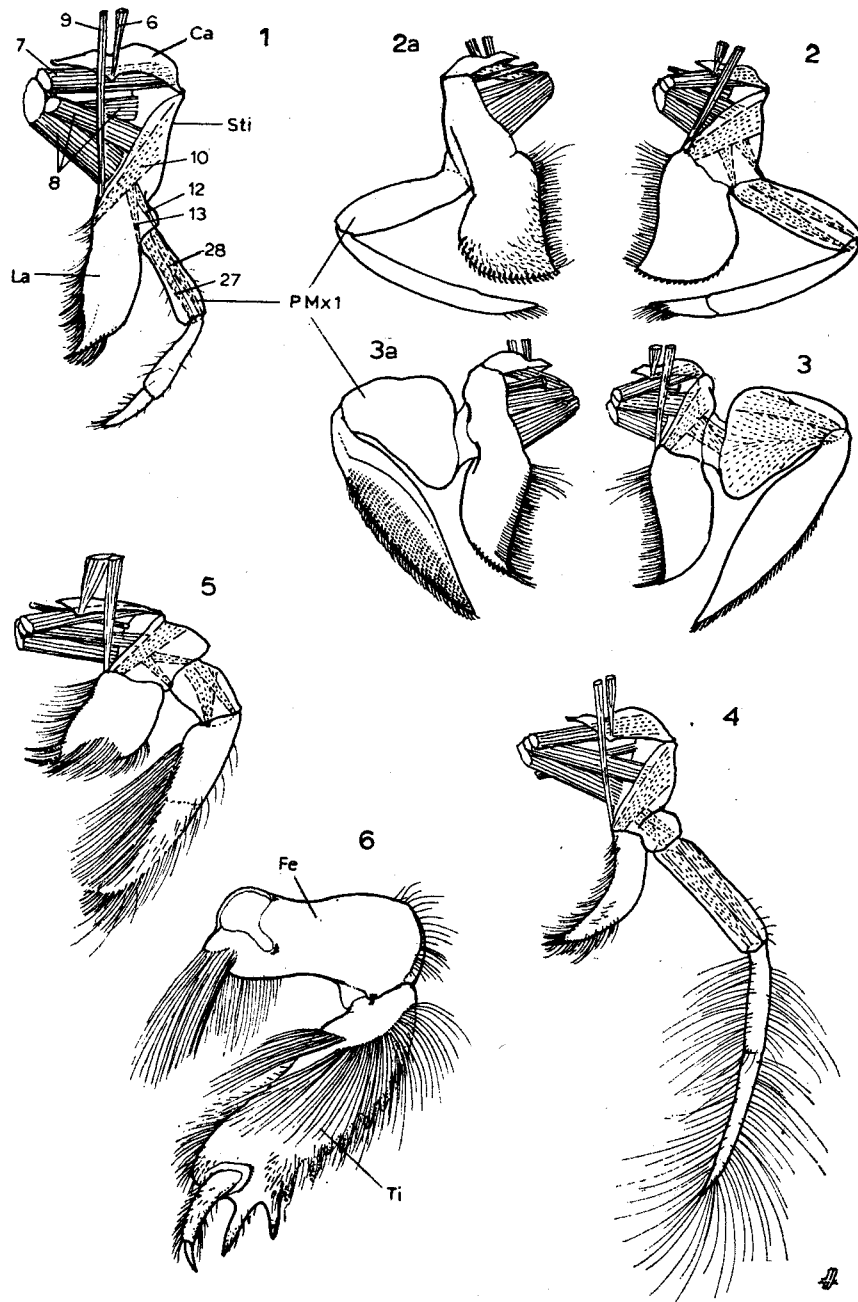


Abb. II. Oralansichten der linken ersten Maxille von: 1. *Siphonurus aestivalis* EATON, 2. *Ecdyonurus*, 3. *Rhithrogena*, 4. *Ephemera danica*, 5. *Palingenia longicauda*. Aboralansichten der linken Maxille von: 2a. *Ecdyonurus*, 3a. *Rhithrogena*, 5. Linkes Thorakalbein, Dorsalansicht, von *Palingenia longicauda*.

Abkürzungen: Ca — Cardo, Fe — Femur, La — Lade, Pmx1 — Palpus der ersten Maxille, Ti — Tibia, Sti — Stipes. 6 — cranialer Muskel des Cardo, 7 — tentoriale Muskel des Cardo, 8 — tentoriale Muskel des Stipes, 9 — cranialer Muskel der Lade, 10 — Stipesmuskel der Lade, 12, 13 — Muskeln des ersten Palpusgliedes, 27, 28 — Muskeln des zweiten Palpusgliedes

festeren Substrat als *Ephemera danica* und lebt in selbstgegrabenen Wohnröhren an Flußufern. Zwar ist es wieder der Palpus der ersten Maxille, der den Anfang der Transportkette macht und doch hat auch dieser keinen Kontakt mehr mit dem Bodensubstrat (Abb. I. 5; Abb. II. 5, 6). Tibia und Femur tragen je ein Borstenbüschel, in dem sich beim Graben und durch Drift Material verfängt. Dieses wird an Borstenfelder des Femur weitergegeben aus denen wieder das Endglied des Palpus der ersten Maxille mit einem gescheitelten Borstenfeld das Material abnimmt. Die stärkere Arbeitsbelastung drückt sich auch im Gesamtbau der ersten Maxille verglichen mit der von *Ephemera* aus. Sie ist breiter und gedrungener. Der Stipes ist relativ kurz, die große Lade setzt ihn in ganzer Breite fort. Die Gelenkung des außerordentlich kräftigen Palpus nimmt fast die ganze Stipeslänge in Anspruch. Der Maxillarpalpus gibt das Material seiner Borstenfelder einerseits an die Superlinguae ab, andererseits wird er vom einwärts schlagenden Palpus der zweiten Maxille ausgekämmt. Dieses Material wird dann genau wie bei *Ephemera* auf die Paraglossae und von da durch die rastlos einkippenden Glossae zum Hypopharynx befördert. Die Lade der ersten Maxille schiebt sowohl das Material der Superlingua als auch das bereits auf den Hypopharynxkörper von den Glossae gebrachte Material weiter.

Der Vergleich der angeführten Beispiele zeigt, daß die zunächst bei nur oberflächlicher Betrachtung so unterschiedlich scheinende Gestaltung der Mundgliedmaßen bei genauerer Untersuchung ganz im Gegenteil sehr uniform sind.

Es ist stets der vollständige Satz der Mundgliedmaßen mit allen seinen typischen Elementen vorhanden und die verschiedene Ausgestaltung ergibt sich lediglich aus Proportionsverschiebungen der Einzelemente. Es bleiben dabei nicht nur die chitinösen Abschnitte sondern verständlicher Weise auch die korrespondierende Muskulatur außerordentlich konstant. Eine Zusammenstellung einiger erster Maxillen mit ihrer Muskulatur möge das Gesagte illustrieren (Abb. II).

Es gibt offenbar bei den *Ephemeroptera* keine so radikale Umgestaltung der Mundgliedmaßen wie etwa bei den *Lepidoptera*, wo das Spektrum von der funktionierenden Beißmandibel mit „normalen“ Maxillen bis zur völligen Reduktion von Mandibeln und Labium mit Ausbildung eines maxillaren Saugrüssels reicht. Ähnlich radikal ist die Umgestaltung innerhalb der *Diptera*, wo es einerseits Saugrüssel mit Labialpolstern völlig reduzierten Mandibeln und 1. Maxillen gibt und andererseits einen Stechborstenapparat, an dem alle Mundgliedmaßen beteiligt sind. Bei *Lepidoptera* wie *Diptera* steht aber die Mundgliedmaßenumbildung in direktem Zusammenhang mit einer unterschiedlichen Nahrung. Bei *Ephemeroptera* steht genau so die Konstanz in der Ausbildung der Mundgliedmaßen in direktem Zusammenhang mit der Gleichartigkeit der aufgenommenen Nahrung.

Gerade das Festhalten an dieser Art der Nahrung — einzellige Algen und Zerfallsprodukte pflanzlicher und tierischer Organismen — ist ein Ausdruck für die Urtümlichkeit der *Ephemeroptera* und ist zugleich eine Erklärung für ihre weltweite Verbreitung. Zerfallende organische Substanz und wohl auch einzellige Algen mußte es geben seit es primitivstes Leben im Süßwasser überhaupt gab und muß es auch heute in jedem Gewässer geben, in denen Lebewesen vorkommen. Es ist das primärste und zugleich sicherste Nahrungsangebot, das ein Gewässer bringen kann. Organismen, die sich darauf spezialisieren können, steht jede Entfaltungsmöglichkeit, eingeschlossen die Massenvermehrung, offen.

Wenn auch dieses Nahrungsangebot im Wasser stets vorhanden ist, so ist der Lebensraum Wasser als solcher nicht konstant, sondern in seinen Lebensbedingungen außerordentlich unterschiedlich. Die Anpassung an diese unterschiedlichen Biotopbedingungen, unter denen die Nahrung erworben werden muß — nicht an die Nahrung selbst — bedingen die unterschiedlichen Anpassungstypen. Es sind daher auch nicht so tiefgreifende Umbildungen notwendig wie bei anderen Insektenordnungen, sondern Proportionsänderungen des im Prinzip gleichbleibenden Sets von Mundgliedmaßen genügen, um den Umständen gerecht zu werden. Da diese Anpassungserscheinungen früh in der Entfaltungsgeschichte der *Ephemeroptera* erfolgten, liefert ihre Analyse wertvolle Hinweise zur Feststellung näherer oder weiterer Verwandtschaftsbeziehungen. Allerdings bedarf es noch einer großen Zahl funktions-anatomischer Untersuchungen der Mundgliedmaßen, um einigermaßen sicher zwischen Konvergenzen und Homologien unterscheiden zu können.

SUMMARY

The feeding of Ephemeroptera larvae as a morphofunctional problem

The primary food of ephemeropteroid nymphs are unicellular algae and detritus. The material is captured by a series of bristles that are spread over all appendages of the maxillae. The blades of the first maxillae may also join in the work of the other appendages, but in any case they have to propel the material already brought into or along the hypopharynx. The final guidance to the molars, which always have channels, is done by the hypopharynx itself. In primitively constructed types the mandibles reach the ground and in this case support the other mouthparts in gathering material by scraping. However, even though this primitive type recalls the orthopteroid mouthparts it is only a similarity of proportions, they are never really biting mouth parts. According to the demands of different habitats the mouthparts have different shapes. Examination shows that these differences are in fact rather unimportant and concern only the proportions; always the same set of mouthparts remains. Such fundamental differences in construction as are shown in the *Diptera* or *Lepidoptera* never appear. But within these orders the sort of food differs while in the *Ephemeroptera* the food remains uniform. It was not necessary for them to adapt to different sorts of food but only to different ways of capturing the same food, so that the same instruments with slight or greater changes in proportion were sufficient. The food of ephemeropteran nymphs proves them to be of ancient origin and explains their worldwide distribution; unicellular algae and detritus must always have been available and must still be the primary food to be found in every fresh water that contains life. A knowledge of the anatomy of the mouthparts of ephemeropteran nymphs would be a great help for taxonomy but much more morphological work is still required.

DISCUSSION

U. JACOB: Ihre Aussagen bezüglich der Ernährungsweise von Ephemeropteren sind sehr generell gehalten, d.h. alle Ephemeropteren sind Algen- und Detritusfresser. Wie passt beispielweise die Gattung *Baetopus* in Ihr Konzept, für deren carnivore Lebensweise Beobachtungen vorliegen und deren Mandibeln auch ganz charakteristisch abgewandelt sind?

A. STRENGER: Nach meiner Auffassung über die Ernährungsweise der Ephemeropterenlarven handelt es sich bei *Baetopus* um eine phylogenetisch jüngere Form. Ich bin nämlich der Meinung, dass das primäre Nahrungsangebot eines Gewässers aus einzelligen Algen und Zerfallsprodukten von Organismen, „Detritus“, bestand. Es konnten daher zuerst nur jene Organismen existieren, die mit dieser Nahrung auskommen konnten. Viele Formen haben diese Ernährungsweise trotz anderer Angebote bis auf den heutigen Tag beibehalten. Von grösseren Organismen lebende Formen, Räuber also, konnten sich erst dann entwickeln wenn ihre Beute eine Existenzmöglichkeit — nämlich als Verwerter der Primärnahrung — gefunden hatte.

U. JACOB: Ich glaube nicht, dass *Baetopus* eine phylogenetisch besonders junge Form ist. Die Baetiden stellen insgesamt eine alte Familie dar und nach der Verbreitung zu urteilen, gehörten *Baetopus*-Arten bereits zur Tertiärfauna. Andererseits ernähren sich nachweislich noch heute in Art-aufspaltung befindliche Formen (z.B. *Ecdyonurus* s. str.) noch heute von Algen und Detritus. Überhaupt möchte ich den in dieser Form geäusserten Zusammenhang ablehnen, dass sich die phylogenetisch alten Formen von Algen und Detritus, die phylogenetisch jungen dagegen carnivor ernähren und als Gegenbeispiel die phylogenetisch alten Odonaten (als Schwesterngruppe der Ephemeroptera) anführen, bei denen die carnivore Ernährungsweise doch sehr verbreitet ist.

U. HUMPESCH: Ich möchte vorschlagen die Odonaten aus dieser Diskussion auszuklammern, da ja allgemein bekannt sein dürfte, dass die Odonatenlarven — und um Larven geht es ja hier — erst seit dem Tertiär bekannt sind. Es wird dies dahin gedeutet, dass sie primär terrestrisch waren.

J. P. NILSSEN: From a bioenergetical point of view, the rate of the ingested food i.e. assimilation efficiency is of importance. Did you investigated this in some of your studies?

A. STRENGER: I am sorry no, because I am dealing with problems of functional morphology only and not with physiology.

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.
- BURKS B. D. (1953). The mayflies, or Ephemeroptera, of Illinois. *Bull. Ill. Hist. Surv.*, 26, 1-216.
- DESPAX R. (1949). Ordre des Ephéméroptères. *Tratté d. Zool.*, Grassé P. P., Tom IX., Paris.
- EDMUNDS G. F. (1973). Some critical problems of family relationships in the Ephemeroptera. *Proceedings of the first international conference on Ephemeroptera*. Peters, W. L. a. J. Leiden Brill.
- FROELICH G. (1964). The feeding apparatus of the nymph of *Arthroplea congener* BENGTSSON (Ephemeroptera). *Opuscula Entomologica*, 29, 188-208.
- ILLIES J. (1968). Ephemeroptera (Eintagsfliegen) Handbuch d. Zoologie, W. Kükenenthal, IV. Bd., 2Hft., 2. Teil.
- SCHOENEMUND E. (1930). Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. *Die Tierwelt Deutschlands*, v. Dahl, F. Teil 19, Jena.
- SCHÖNMANN H. (1979). Die Nahrungsaufnahme der Larven von *Siphonurus aestivalis* EATON. *Proc. of the second international conference on Ephemeroptera*.
- 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 *Rhithronena*. *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.
- , (1975). Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, *Ephemera danica*. *Zoologica*, H., 123, 1-22.