

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

# Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Proboscidiplocia skorai*

von

Anneliese Strenger

Mit 14 Abbildungen im Text

## A. Einleitung

Die geplante Serie der funktionsanatomischen Untersuchungen an Larvenköpfen von Ephemeropteren wird durch die vorliegende Studie an *Proboscidiplocia* fortgesetzt. Als Vertreter der Familie *Euthyplociidae* gehört sie zur selben Superfamilie *Ephemeroidea* wie *Palingeniidae* und *Ephemeridae* und zeigt mit den beiden untersuchten Vertretern dieser Familien, *Palingenia* und *Ephemera* weitgehende Bauplanübereinstimmung.

Ich verdanke den Großteil des Materiales sowie Angaben über die Lebensweise meinem Kollegen Prof. Starmühlner, der 1958 selbst in Madagaskar gesammelt hat. Die restlichen Tiere verdanke ich der lebenswürdigen Vermittlung von Madame Fontaine, Paris, die zugleich auch die Bestimmung des Gesamtmateriales durchführte (Fontaine 1968).

*Proboscidiplocia* wurde stets in fließenden Gewässern unter Steinen verborgen gefunden. Während der bandartige, dorsoventral abgeflachte Körper unsichtbar blieb, wurden die langen Mandibelhörner – die hier ähnlich wie bei *Palingenia* und *Ephemera* ausgebildet sind – aus der Deckung hervorgestreckt. Die Hörner waren dabei stets gegen die Strömungsrichtung gewendet. Die Tiere saßen zwar mitunter in kleinen Mulden unterhalb der Steine, wobei jedoch offen blieb, ob sie diese vorgefunden oder selbst angefertigt hatten. Es ist jedoch kein Kopfgrabeapparat – wie bei den beiden Vergleichsformen – entwickelt; die Hörner sind zum Graben durch Form und Länge ungeeignet. Ebenso sind die langen, kräftigen, dem Boden flach aufliegenden und seitlich weit ausgreifenden Vorderextremitäten zwar sehr geeignet, um als Klammerorgane am Untergrund zu funktionieren, jedoch keineswegs als Grabinstrumente. Es scheint mir vielmehr, daß natürliche Vertiefungen als Höhlen verwendet werden. Diese Auffassung steht auch in Einklang mit Edmunds (1972), der die *Euthyplociidae* als in der Norm nicht grabende Formen bezeichnet (Abb. 1).

Es stand mir für die vorliegende Untersuchung zwar nur konserviertes Material zur Verfügung; die anatomischen Gegebenheiten zum einen, die eingangs erwähnte weitgehende Übereinstimmung mit *Palingenia* (Strenger 1970) und *Ephemera* (Strenger 1975) zum anderen erlauben jedoch durchaus eine funktionelle Deutung der Befunde. Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Ludwig-Boltzmann-Gesellschaft Wien durchgeführt. Für die Ausführung der Zeichnungen bin ich wie immer Frau Professor Mizzaro zu Dank verpflichtet.

## B. Spezieller Teil

### Die Kopfkapsel

Die in Dorsalansicht dreieckige Kopfkontur wird von den gewaltigen Mandibelhörnern um ein mehrfaches ihrer Länge überragt. Sie sind, wie später auszuführen sein wird, mit ähnlichen Bildungen bei *Palingenia* und *Ephemera* zu homologisieren und täuschen auch hier wieder eine prognathe Kopfstellung vor.

Die leicht gewölbte Kopfoberseite wird nur von zwei Nähten untergliedert: der Epicranialnaht und der Epistomalnaht. Die Epicranialnaht, die aus Coronal (CoN)- und Frontalnähten (FrN) besteht, hat keine innere Versteifungsleiste, da sie nicht der Festigung der Konstruktion, sondern als Häutungslinie dient. Sie halbiert den Vertex und begrenzt ihn zumindest im oberen Areal gegen die Frons. Im übrigen ist es mangels weiterer Nahtbildungen nicht möglich, Vertex (V) und Frons (Fr) genau gegeneinander oder gegen die Genae abzugrenzen. An den Endpunkten der Frontalnähte liegen die lateralen Ocellen (Oc). Das wesentlich kleinere mediane Stirnauge (MOc) liegt mitten im Fronsgebiet. Die großen Komplexaugen (AC) befinden sich lateral gerückt im obersten Vertexgebiet, an der breitesten Stelle der dreieckigen Kopfoberseite.

Die Epistomalnaht (EN), die als Knicklinie zwischen Frons und Clypeus ausgebildet ist, stellt im Gegensatz zum Epicranialnahtkomplex eine Zone stärker sklerotierter Kopfwand dar, die der Abstützung der vorderen Mandibelgelenke (vMd) beim Mandibelschluß dient. Der durch sie von der Frons abgegrenzte Clypeus (Cl) bildet in Dorsalansicht die untere Spitze der dreieckigen Kopfkontur. Die direkte Vorderansicht läßt jedoch erst das volle Ausmaß des Clypeus, der nicht dreieckig, sondern trapezförmig ist, erkennen. Dies erklärt sich daraus, daß der Clypeus stark, fast rechtwinkelig gegen die Frons gekrümmt ist und daher in Dorsalansicht verkürzt erscheint (Abb. 1, 2, 3, 5). Seine Krümmung zusammen mit der stärkeren Sklerotisierung seiner Außenbegrenzung machen ihn gleichfalls zu einem kräftigen medianen Versteifungselement, dessen Wirkung sich mit der der Epistomalnaht summiert. Von ihm gliedert sich das einem quergestellten Rechteck mit abgerundeten Ecken vergleichbare Labrum (Lbr) ab. Der distale Teil des Clypeus und das Labrum bilden so zusammen eine zur Dorsalseite senkrecht stehende Vorderwand, die die Mundgliedmaßen gegen die Strömung abschirmt (Abb. 2, 3).

Parallel zu dieser Vorderwand steht die, das ungefähr viereckige, große Foramen occipitale (HI) tragende, an den Prothorax anschließende, flache Hinterwand. Sie setzt sich durch scharfe Knickbildung von der gewölbten Dorsal- und Lateralwand ab, und in ihr gehen ohne Nahtgrenzen die Gebiete von Vertex, Occiput und Subgenae ineinander über. Diese Knicklinie, die als Occipitalnaht bezeichnet werden kann, ist wesentlich stärker sklerotisiert als die ihr benachbarten Wandstellen. Sie stellt so eine Rahmenkonstruktion dar, die das von Dorsalwand und relativ kurzer Lateralwand gebildete Gewölbe abschließt und in der zugleich die flache Hinterwand ausgespannt ist.

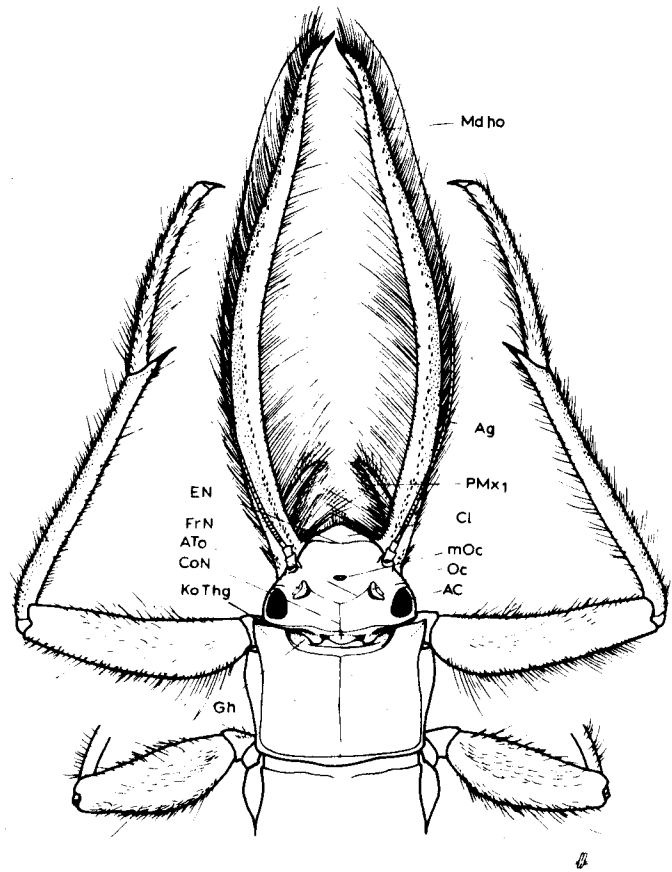
Die bereits erwähnten großen Komplexaugen, die nicht nur in der Dorsalwand liegen, sondern auch den oberen Teil der Lateralwand einnehmen, sind dieser Rahmenkonstruktion eng angeschlossen, indem der sie umgebende Sklerotikaling für eine längere Strecke mit der Knicklinie verschmilzt.

Jene Stellen der flachen Hinterwand, die durch Muskelursprung beansprucht werden, zeigen außerdem in Zusammenhang damit Versteifungslinien. So gehen ungefähr von der Mitte des Hinterhauptloches – eine Stelle, die durch stärkere Sklerotisierung markiert ist – zwei divergierende Linien aus, die einerseits am Vertex, andererseits am tiefsten Punkt der Knicklinie mit dieser verschmelzen (Abb. 4). Es wird so unmittelbar hinter den Komplexaugen ein Feld umgrenzt, in dem die Fasern des Mandibelabduktors (25) an der Hinterwand entspringen. Die obere der beiden eben erwähnten Linien ist besonders verstärkt, so daß sie auch an der Kopffinnenseite als Leiste in Erscheinung tritt. An ihr entspringen die cranialen Muskeln der ersten Maxille (6) und (9). (Abb. 8).

Ebenso wie die Occipitalnaht ist der untere freie Rand der Hinterwand sowie der Seitenwand verstärkt. Die Gelenkstellen der ersten Maxille wie der Mandibel (hMd) fallen innerhalb dieser Versteifungsleiste als Orte besonderer Sklerotisierung durch schwarze Pigmentierung auf. Aber auch die Occipitalnaht zeigt in ihrem unteren Abschnitt eine besonders sklerotisierte dellenförmige Stelle: es ist das der Kopfanteil des deutlich ausgebildeten Kopfthoraxgelenkes (Abb. 3, 4). Das Kopfthoraxgelenk (KoThg) dient hier also wie bei *Ephemera* und *Palingenia* der Absicherung des Kopfes vor seitlichen Verdrehungen und der damit verbundenen Gefahr einer Zerrung beziehungsweise Exartikulation und lenkt zugleich die Bewegung in der Dorsoventralen.

Eine derartige Gelenksbildung tritt bei *Palingenia* und *Ephemera* in Zusammenhang mit der Ausbildung eines Kopfgrabapparates auf, dessen Tätigkeit die Kopfthoraxverbindung stark beansprucht. Die nicht grabende *Proboscidiplacia* hat zwar keinen derartigen Grabapparat entwickelt, doch stellt die extreme Länge ihrer Mandibelhornbildung hohe Anforderungen an die Kopfthoraxverbindung und macht eine besondere Absicherung notwendig. Die Mandibelhörner bilden derart lange Hebelarme, daß bereits nur geringe, zu seitlichen Verdrehungen führende Kräfte gefährlich

Abb. 1 Larve von *Proboscidiplacia skorai*. Dorsalansicht des Kopfes und der ersten zwei Thorakalsegmente. Mandibeln adduziert, Vorderextremitäten künstlich der Mediane genähert.



werden können. Während nämlich eine auf-ab-Bewegung des Kopfes durch die sehr kräftigen, vom Kopf zum Thorax ziehenden Heber und Senker des Kopfes durchgeführt und gesteuert wird, gibt es keine Muskulatur, die eine seitlich angreifende Kraft auffangen könnte. Speziell dieser Gefahr wirkt das Kopfthoraxgelenk entgegen. Der Kopfanteil des Gelenkes ruht in einer von der vorderen Kante des Prothorax gebildeten Mulde, deren äußere Ränder verlängert sind und den Kopf seitlich umfassen. So erlaubt und steuert dieses Gelenk die von der Muskulatur durchgeführte Dorsoventralbewegung und blockiert zugleich durch das seitliche Umfassen die gefährliche Lateralbewegung. Die Kopfwand ist unterhalb dieses Gelenkes in einem dreieckigen Feld, das zwischen ihm und dem hinteren Mandibelgelenk liegt, stärker sklerotisiert. Diese Wandstelle wird ja besonders durch die Kraftwirkungen in den zwei eng benachbarten Gelenken beansprucht. Die verschiedenen, in der Hinterwand beschriebenen Linien zusammen mit dem Dreiecksfeld zwischen den beiden Gelenken zeigen deutlich, daß sie ihren Ursprung funktioneller Beanspruchung verdanken. Es hat wenig Wert sie als „veränderte“ Subgenalnaht etc. deuten zu wollen, da sie ebenso wie diese in ihrem Verlauf nicht konstante Landmarken im Schädelgebiet darstellen, sondern in ihrer Form von den Anforderungen abhängig sind (Strenger 1952). Die Postoccipitalnaht (PoccN) – als einzige echte Naht im Sinne einer Segmentgrenze – fungiert zugleich als Versteifungselement. Sie wird von einer deutlichen Versteifungsleiste ringsum begleitet und bildet den Rahmen für das Foramen occipitale. Sie grenzt das Postocciput (Pococ) ab, das im oberen Anschnitt ein schmaler Streifen ist, sich aber nach unten

verbreitert und als Dreieck nach außen auf die Kopfwand umschlägt. Dieser untere Teil des Postocciput setzt sich median je in Form eines Zipfels über den Kopfrand hinaus fort. An dieser Stelle entspringen die cranialen Muskel (14) und (15) der zweiten Maxille.

Auf der Fläche des umgeschlagenen Postocciput setzt der große Kopfsenker an, der von einer Leiste aus dem hinteren Ende des Prothorax entspringt. Der etwas schwächere Kopfheber setzt an paarigen Sehnenflügeln (SPocc) an, die am Scheitel des Occipitalforamen von der Versteifungsleiste der Postoccipitalnaht ausgehen. Der Kopfheber entspringt im Dorsalbereich an der hinteren Grenze des Prothorax. Das Hinterhauptsloch wird durch die kurzen, flachen hinteren Arme des Tentorium (Th) ventral abgeschlossen. Der breite Tentoriumkörper (Tk) gabelt sich in die vorderen Arme, die sich zu beiden Seiten des Clypeus mit dem Rand der Kopfkapsel breit verbinden, wodurch eine ventrale Verspannung der Kopfkonstruktion gewährleistet ist. Durch die oberen Tentoriumarme (To) erhält die Schädelkonstruktion eine besondere Verstrebung. Sie sind zunächst breit und liefern so die Ursprungsfläche für die Antennenmuskel, dann verjüngen sie sich jedoch zu einer strangförmigen Bildung, die mit einer tellerartigen Verbreiterung an der Kopfwand jeweils unterhalb des seitlichen Ocellus anschließt. Diese Verbindungsstellen der oberen Tentoriumarme (ATo) sind auch äußerlich an der Kopfkapsel erkennbar.

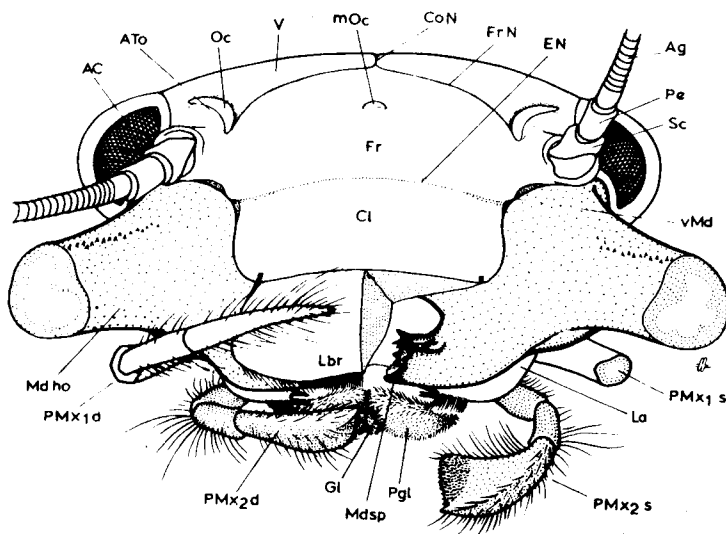


Abb. 2 Larve von *Proboscidiplotia skorai*. Kopf in reiner Frontalansicht. Linke Labrumhälfte entfernt, um die für den orthogonathen Kopf typische Vertikalstellung des proximalen Mandibelabschnittes zu zeigen. Mandibelhörner und linker Maxillarpalpus abgeschnitten. Linker Labialpalpus ausgeklappt.

Bei den nahe verwandten Formen *Palingenia longicauda* und *Ephemera danica* ziehen zwar auch verschmälerte Fortsätze der oberen Arme in praktisch gleicher Richtung zur Kopfwand, verbinden sich jedoch nicht mit ihr. Die Ausbildung dieser Verbindung scheint mir weniger als ein Merkmal engerer Verwandtschaft als eines der besonderen funktionellen Beanspruchung der jeweiligen Konstruktion zu sein. Das Tentorium trägt außerdem ventral gerichtete Sehnenplatten, die die Ursprungsfläche der Muskeln der ersten Maxille und der Mandibel vergrößern.

Die Antennen gelenken nahe dem mittleren Mandibelgelenk auf einer sockelartig erhobenen Kopfstelle, die stärker sklerotisiert ist. An Scapus (Sc) und Pedicellus (Pe) schließt sich ein etwas längeres erstes Geißelglied, auf das zunächst 4 bis 5 kurze, ringartige Glieder folgen. Im weiteren ändern die Geißelglieder (Ag) rasch ihre Proportion und sind stets länger als breit. Ca. 65 Glieder setzen die lange, fadenförmige Antenne zusammen, die in unversehrtem Zustand das Mandibelhorn um weniges überragt. In Ruhe liegen die Antennen parallel zu den Mandibelhörnern, diesen eng angeschmiegt. Daß sie in der Länge den Mandibelhörnern entsprechen und ihnen parallel gelagert sind, mag mit der sehr wichtigen Orientierung der Mandibelhörner zusammenhängen.

Die Rotation der Antenne wird im Gegensatz zu *Palingenia longicauda*, *Ephemera danica*, *Ecdyonurus* und *Rhythrogena* nicht durch zwei, sondern drei Muskel durchgeführt. Während ventral am Scapus wie bei den anderen Formen ein Muskel (5) ansetzt, lassen sich dorsal zwei deutlich getrennte Partien (4a, b) feststellen. Eine ähnliche Situation wurde bei *Siphonurus aestivalis* von Schönmann (1976) gefunden (Abb. 6).

## Das Labrum

Das Labrum (Lbr), ein quergestelltes Rechteck mit einer medianen Einbuchtung an seiner freien Kante, erinnert in der Gesamtform an das Labrum von *Ephemera*. Die im Gegensatz zur gewölbten Außenseite flache Innenwand ist gegen den Epipharynx durch eine Versteifungsleiste abgesetzt, die jedoch in der Mitte unterbrochen ist. An seitlichen Fortsätzen dieser Leiste setzen die sehr kräftigen, lateralen Labrummuskeln (2) an, die nahe den schwächeren, divergierenden, medianen Muskeln (1) an der Frons entspringen. Das deutliche Gelenksfeld, mit dem das Labrum vom Clypeus abgesetzt ist, spricht für seine gute Beweglichkeit. Seine untere freie Kante trägt eine Zeile nach innen gewendeter Borsten. An der Innenseite sind zwei laterale kräftige Borstenfelder mit median gewendeten Spitzen. Oberhalb dieser beiden Fel-

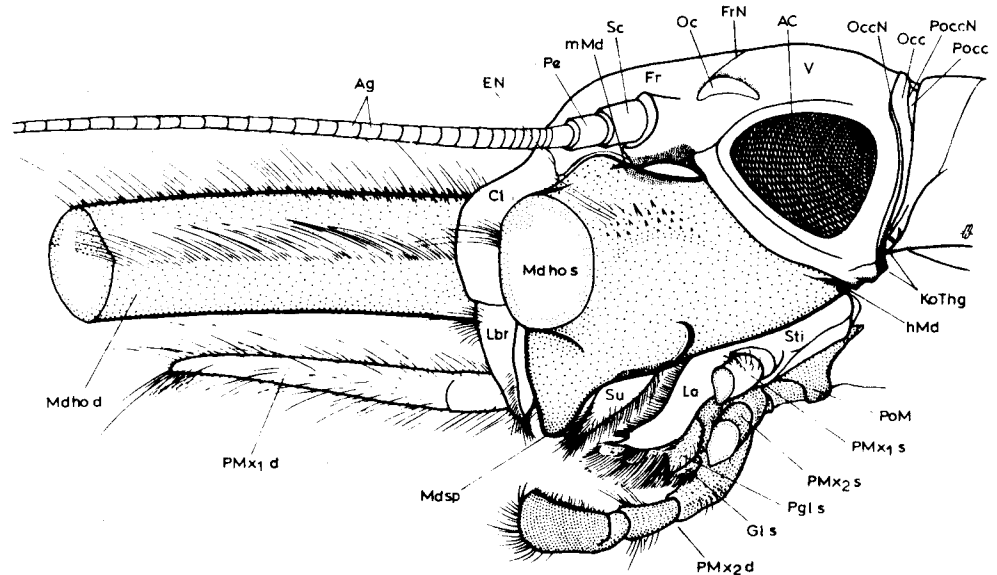


Abb. 3 Larve von *Proboscidiplocia skorai*. Kopf in Profilsicht. Linkes Mandibelhorn abgeschnitten um Clypeus und Labrum zu zeigen. Linker Palpus von erster und zweiter Maxille abgeschnitten, rechter Palpus der zweiten Maxille ausgeschwenkt.

der liegt ein polsterartiges Feld mit feiner Samtbehaarung, an das sich ein asymmetrisch links gelegenes kräftiges Borstenfeld (Eph Bü) anschließt, das im Querschnitt dreieckig ist und dessen obere Kante sich an die Kante der Molarfläche der linken Mandibel schmiegt. Dieses Borstenfeld setzt sich in einem dünnen, zeilig gestellten Borstenfeld (Eph.str) fort, das gleichfalls der Molarenkante anliegt. Oberhalb dieses Feldes setzt ein Muskel (32) an, dessen Fasern gescheitelt sind. Die schwächere Faserpartie zieht nach rechts, die stärkere nach links. Neben dem Borstenfeld Eph Bü zieht von einem mit ringförmigen Sklerit umgebenen Feld ein Muskel (33') zur Außenwand des Labrum. Dieser Muskel (33') ist eine Abspaltung des Labrumkompressors (33). Da die Lage der Borstenfelder Eph Bü und Ephstr sowie der Muskeln (32) und (33') durchaus der Situation bei *Palingenia* und *Ephemera* vergleichbar ist, das Borstenfeld Eph Bü sich außerdem mit einer Nadel bewegen läßt, besteht volle Berechtigung, dieselbe Funktion wie bei den beiden Vergleichsformen anzunehmen. Der Muskel (32) bewegt das Borstenfeld gegen die Mandibel, der Muskel (33') sowie der Labrumkompressor (33) kippen es zurück, entfernen es also etwas von der Mandibel. Durch dieses Hin- und Herkippen des Borstenfeldes wird Material auf die Molarfläche gebracht. Es geht dabei nicht um Heranbringen von neuem Material, sondern um Verhindern von Materialverlust. Bei fixierten Tieren wird die Molarfläche an ihrer Kante von den Feldern Eph Bü und Ephstr umschlossen. Das Anziehen des Labrum als Ganzes unterstützt außerdem die Kippbewegung der Bürste gegen die Molarflächenkante. Während das Labrum mit diesem Borstenfeld aktiv in den Nahrungstransport eingreift, dienen seine übrigen Borsten lediglich als passive Reusen, beziehungsweise als Abdichtungspolster. Das Labrum als Ganzes erzeugt den Strömungsschatten, in dem die Mundgliedmaßen arbeiten. (Abb. 3, 6, 9a, b)

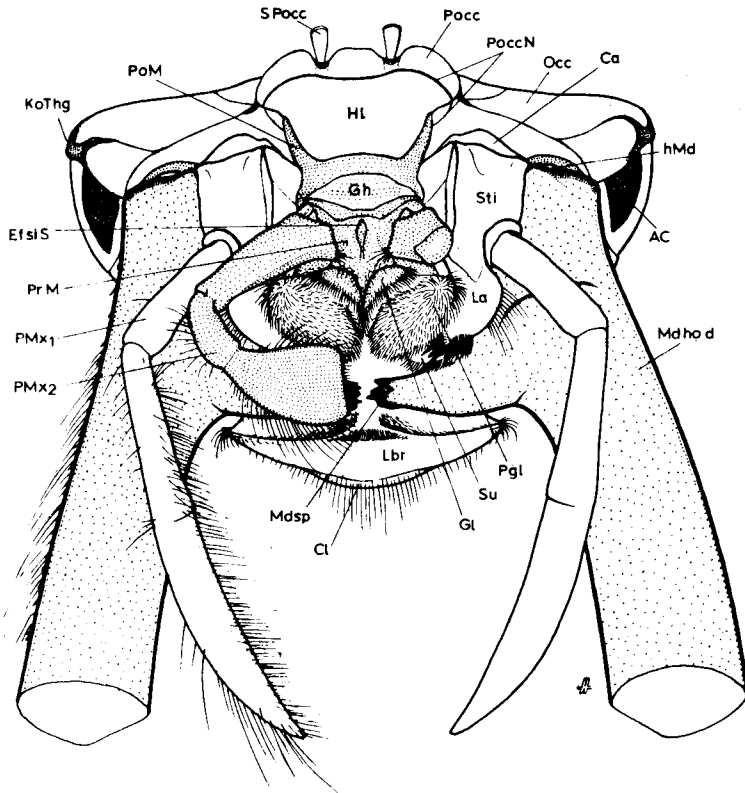


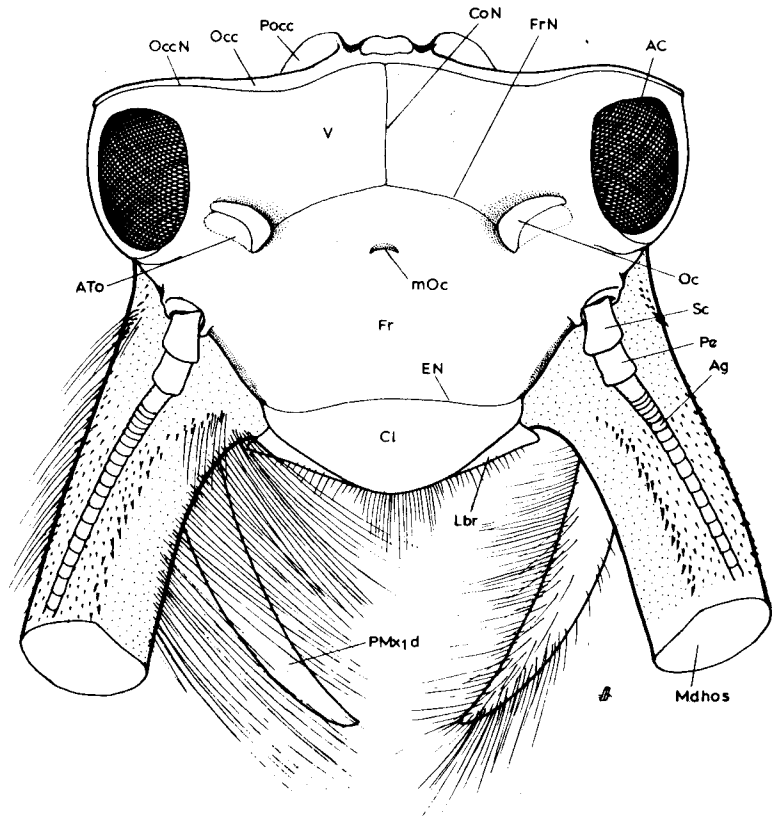
Abb. 4 Larve von *Proboscidiplocia skorai*. Kopf in Ventralansicht. Rechter Palpus der zweiten Maxille abgeschnitten, Mandibelhörner gekürzt.

### Die Mandibel

Die mächtig entwickelte Mandibel (Md) läßt, wie bei *Palingenia* und *Ephemera*, einen proximalen, von den übrigen Mundteilen bedeckten, sowie einen weit über die vordere Kopfkontur vorragenden hornartigen Abschnitt unterscheiden. Dieser distale, hornartige Abschnitt (Mdho), der eine Verlängerung der Mandibelseitenwand darstellt (Strenger 1973), erreicht bei *Proboscidiplocia* mit einer zirka vierfachen Kopflänge besondere Ausmaße. Diese Längenrelation bleibt praktisch konstant, egal ob es sich um relativ kleine Tiere mit einer Gesamtkörperlänge (vordere Labrumgrenze bis Telsonende) von 25 mm oder um größere mit 44 mm handelt. Diese Tatsache erlaubt zumindest die Annahme, daß es sich nicht um ein belangloses Attribut, sondern möglicherweise um einen in allen Entwicklungsphasen notwendigen Organabschnitt handelt; es wird später darauf zurückzukommen sein.

Während die Hörner bei jüngeren Larven ein langgezogenes O bilden, weisen ihre distalen Enden später eine Krümmung auf, so daß das Hornpaar dann eher lyraförmig gestaltet ist. Der Hornquerschnitt ist queroval, wobei die nach oben gewendete Seite stärker gekrümmt ist. Es entsteht so auf der Dorsalseite des Hornes eine leichte Kielbildung, die mit kleinen spitzen Höckern besetzt ist. Die Lateralseiten werden je von einer Borstenreihe gesäumt. Die Borsten der Außenseite bestehen aus dünnen längeren und dazwischen gestreuten kürzeren steifen Borsten, deren Spitzen alle schräg nach vorne gerichtet sind. Ab dem mittleren Hornbereich treten zwischen diesen Borsten außerdem noch Höckerbildungen auf, ähnlich gestaltet wie die der Kielbildung. Die Höckerreihe des Kieles vereinigt sich schließlich im distalen Hornbereich mit dem lateralen Borstensaum. Der Endabschnitt des Hornes bildet eine kräftige gegen die Mediane gewendete Spitze. Die Enden beider Hörner kommen zwar bei extremem Mandibelschluß zur Berührung; da sie jedoch leicht asymmetrisch sind – bei dem vorliegenden Material war das linke Horn stets etwas länger als das rechte –, kommt es nicht zu einem pinzettenartigen Schluß der Spitzen. Die rechte Spitze trifft auf den Endabschnitt des linken Hornes, jedoch unterhalb dessen Spitze. Die Borsten der Horninnenseite sind lang, weich und schräg nach vorne gegen die Mediane gewendet. Sie kommen mit den Borsten der Gegenseite zur Berührung beziehungsweise im Proximalabschnitt auch zur Überkreuzung und bilden so zwischen den Mandibelhörnern ein Borstendach, das besonders im basisnahen

Abb. 5 Larve von *Proboscidiplotia skorai*. Kopf in Dorsalansicht. Mandibelhörner gekürzt. Beborstung des rechten Maxillarpalpus und der linken Mandibel weggelassen.



Abschnitt der Hörner leicht nach dorsal aufgewölbt ist. Durch die Schrägstellung der Borsten bleibt unmittelbar vor dem Labrum in diesem Dach ein Lücke offen, die von einem entsprechenden Borstenfeld des Labrum geschlossen wird (Abb. 1, 5).

Die Funktion der gefährlich aussehenden Hornbildung ist hier ebenso wie bei *Palingenia* und *Ephemera* nicht in einem Instrument zum Beutefang zu suchen. Es ist auch hier kein für eine Fangaktion notwendiger echter Spitzenschluß entwickelt, die Kraftwirkung an der Spitze ist am geringsten, die Gefahr einer Kopfexartikulation bei einer Aktion im Spitzenbereich infolge der Hornlänge am größten. Die Bedeutung der Hörner liegt vielmehr in der Bildung eines Borstendaches unmittelbar vor den Mundgliedmaßen; auf seine Bedeutung soll später eingegangen werden.

Während die distale Hornbildung, wie eingangs erwähnt, eine Prognathie vortäuscht, weist der gleichfalls mächtig entwickelte proximale Mandibelabschnitt mit seiner Differenzierung in Molar- (Mo) und Spitzenteil (Mdsp) die Mandibel eindeutig als orthognath aus (Abb. 3). Die bei den Hörnern bereits auftretende Asymmetrie ist bei den gerillten Molarflächen besonders ausgeprägt. Die linke Molarfläche trägt 18 Querrippen und ist etwas schmaler als die rechte, 17 Rippen tragende Molare. Die erste Rippe, jeweils am breiteren Ende der Molarfläche, besteht aus einem kompakten stark sklerotisierten Wulst. Die anschließenden, gleichfalls kompakten Rippen zerlegen sich gegen den Rand der Molarfläche in eine Lamellenserie, die über den Rand der Fläche frei vorsteht (Abb. 11a, b). Ab der 9. Rippe zerfallen die Rippen in ganzer Länge in eine Serie parallel geteilter Lamellen, die ihrerseits wieder aufgespalten sind (Abb. 11c). Auch diese Lamellen stehen an der Seitenkante der Molarfläche über diese hinaus. Auf der linken Mandibel ist die Auflösung der Lamellenenden in einen Haarsaum besonders deutlich, so daß die Molarfläche von einer Bürste gesäumt ist. Die beiden Molarflächen sind gekrümmt und passen bei Mandibelschluß so zusammen, daß die Rippen ineinander greifen (Abb. 7). Die Anordnung ist dabei derart, daß die harten Rippen der einen Fläche jeweils Kontakt mit den elastischen der anderen Fläche haben. Aus dieser Anordnung geht eindeutig hervor, daß es sich bei der Arbeit der Mandibeln nicht um ein Zerkleinern von Nahrung handeln kann, sondern um ein Auspressen (Brown 1961) und Vorformen für den Schluckakt. Die erwähnte Bürstenbildung der Molarflächenkante kann sowohl mit den Borsten des Hypopharynx wie mit denen des Epipharynx in Kontakt treten und spielt für die Materialübernahme auf die Molarflächen eine wichtige

Rolle. Auch die Spitzen des proximalen Mandibelabschnittes sind asymmetrisch. Die linke Mandibel trägt distal eine aus 4 Zähnen bestehende schaufelförmige Spitze, an die sich proximal eine aus drei Zähnen bestehende Spitze sowie ein gabeltes Stäbchen (Gabst) anschließen. Dreizählige Spitze sowohl wie Gabelstäbchen sind passiv einwärts beweglich. Der rechten Mandibel fehlt ein solches gabelförmiges Stäbchen; die distale Spitze besteht aus nur drei Zähnen, die proximale gleichfalls einwärts bewegliche Spitze aus zwei Zähnen (Abb. 10a, b). Bei Mandibelschluß wird die rechte Spitze von der linken von außen umfaßt, wobei die Spitzenelemente ineinander greifen. Die Mandibelspitzen als ganzes sind kurz und so stark gegen die Mediane gekrümmt, daß Kontakt mit dem Bodensubstrat schwer vorstellbar ist. Ihre Aufgabe liegt vielmehr darin, durch ihr Ineinandergreifen den präzisen Mandibelschluß zu garantieren. Es ist das nicht nur in Hinblick auf das Ineinanderverschließen von Rillen und Rippen der beiden Molarflächen, sondern auch im Hinblick auf die langen Mandibelhörner von Bedeutung.

Die ungefähr dreieckige Mandibelbasis trägt an den zwei nach außen gewendeten Eckpunkten das hintere (hMd) und mittlere Mandibelfelenk (mMd); durch diese beiden Gelenke verläuft die Schwenkachse der Mandibel. An der vor-

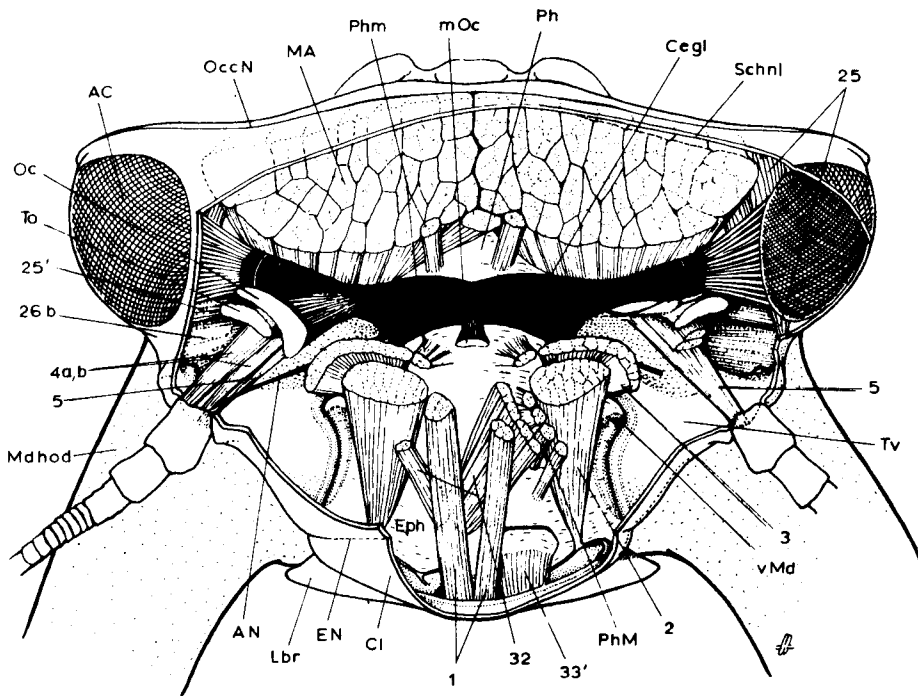
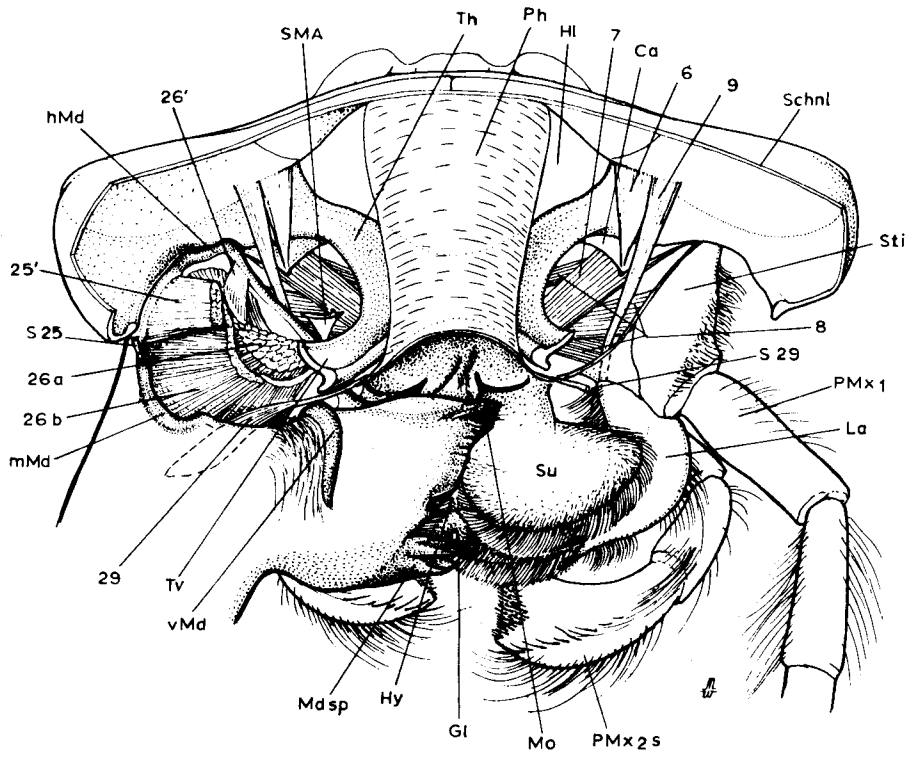
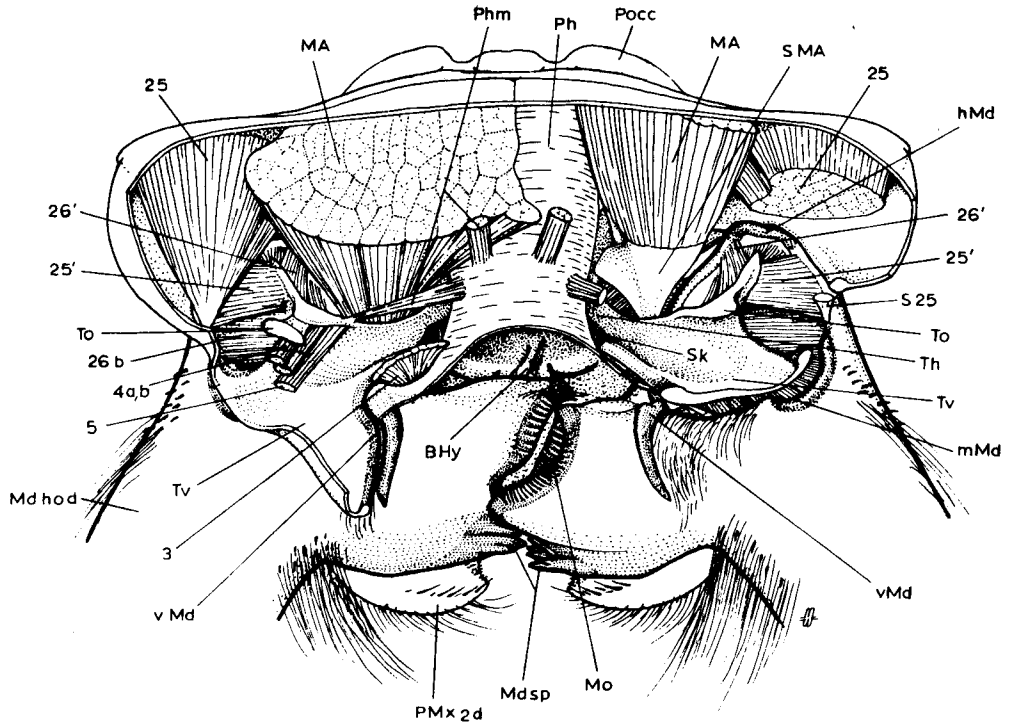


Abb. 6 Larve von *Proboscidiplocia skorai*. Dorsalansicht des Kopfes, erster Präparationsschritt. Dorsalwand größtenteils entfernt. Zentralnervensystem, Pharynx-, Labrum-, Hypopharynx-, Antennen- und zum Teil Mandibelmuskeln freigelegt.

Abb. 7 Larve von *Proboscidiplocia skorai*. Dorsalansicht des Kopfes, zweiter Präparationsschritt. Dorsalwand noch weiter eröffnet. Zentralnervensystem samt optischem Apparat, beide Antennen, Clypeus, Labrum samt dessen Muskulatur und Epipharynx entfernt. Links wurde der vordere Tentoriumarm verkürzt, der mit der Kopfwand kontaktnehmende Teil des oberen Tentoriumarmes abgetragen, ebenso wie die vordere Fasergruppe des Mandibeladduktors und der Hypopharynxmuskel. Der craniale Mandibeladduktor wurde im Ansatzbereich entfernt.

Abb. 8 Larve von *Proboscidiplocia skorai*. Dorsalansicht des Kopfes. Dritter Präparationsschritt. Die vorderen Tentoriumarme weitgehend abgetragen. Durch restlose Entfernung der Muskelfasern des rechten cranialen Mandibelad- und -abduktors wurden die aus dem Mandibelkörper entspringenden Muskeln freigelegt. Durch Entfernen der linken Mandibel wurde die erste Maxille mit Muskulatur sowie die linke Seite des Hypopharynx sichtbar gemacht.





deren Ecke der Mandibelbasis, die sich gegen die Mediane wendet, liegt, auf den Mandibelkörper hinausgerückt, das vordere Mandibelgelenk (vMd). Seine mächtige Ausbildung hängt mit der starken Belastung durch die Hornbildung zusammen. Alle drei Gelenke sind durch dunkle Pigmentierung als stark sklerotisierte Stellen gekennzeichnet (Abb. 10a). Die Gelenkausbildung stimmt prinzipiell mit der bei *Ephemera* und *Palingenia* überein. Die Exkursionsweite der Mandibeln ist daher auch hier gering, die Spitzen bleiben bei Öffnung vom Labrum verdeckt.

Auch die Muskulatur zeigt keine besonderen Abweichungen von den Vergleichsformen. Die Fasern des großen cranialen Abduktors (MA) entspringen am Vertex in dessen oberem Abschnitt, den Raum zwischen den beiden Komplexaugen benützend. Die fächerförmige, gestielte Sehne (SMA) steht parallel zur Vorderwand und trägt einen nach hinten gerichteten Sehnenkamm. Die Wirkung dieses Muskels wird auch bei *Proboscidiplocia* von einem mächtigen, die Mandibelbasis erfüllenden, tentorialen Adduktor (26) unterstützt. Er entspringt von der bereits erwähnten ventralen Sehnenplatte des Tentoriums mit zwei konvergierenden Faserpartien, die an der Innenwand des Mandibelhohlkörpers inserieren. Eine weitere kleine Fasergruppe (26'), die auch dem Adduktor tentoricus angehört, setzt am Rand der Mandibelbasis zwischen dem Ursprung der Adduktorsehne und dem hinteren Gelenk an, um gleichfalls am Tentorium zu entspringen. Der hier sehr kräftige craniale Mandibelabduktor (25) entspringt von einem bereits eingangs erwähnten, durch Versteifungsnähte abgesicherten Feld der Hinterwand. Seine Sehne (S25) ist schmal, ihr Ursprung, nahe dem mittleren Mandibelgelenk, durch eine besonders sklerotisierte Stelle abgesichert. Die Wirkung von (25) wird auch hier durch eine tentoriale Muskelpartie, den Abduktor tentoricus (25') unterstützt. Dieser Muskel ist schmal, setzt an der Außenseite der Mandibelbasis an und entspringt wie die tentorialen Adduktoren an der Ventralseite des Tentorium. Ferner entspringt mit langer Sehne ein eher kleiner Muskel (29) im Mandibelkörper und zieht zur Gelenkhaut zwischen Mandibel und Hypopharynx. Seine Aufgabe liegt in einer Koordination der Bewegung von Hypopharynx und Mandibel, nicht in der Beeinflussung der Mandibelbewegung selbst (Abb. 8).

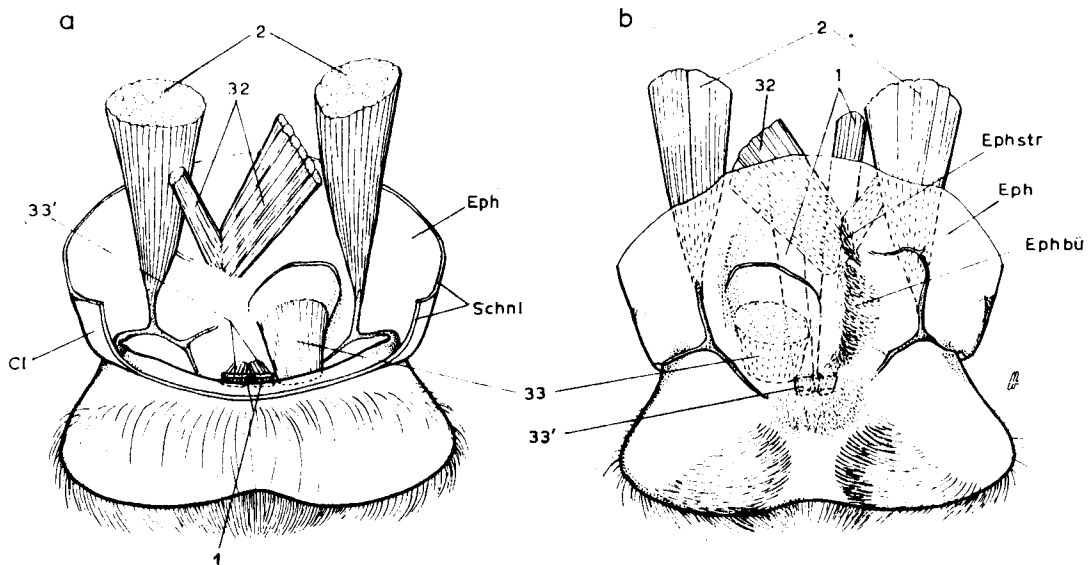


Abb. 9 Larve von *Proboscidiplocia skorai*. Labrum. a) Außenseite. Durch Aufschneiden des Clypeus wurde die Aboralseite des Epipharynx freigelegt. Muskelpaar (1) ist abgeschnitten, um Muskelpaar (33') zu zeigen. b) Innenseite. Der Epipharynx ist durch eine willkürliche Schnittlinie begrenzt.

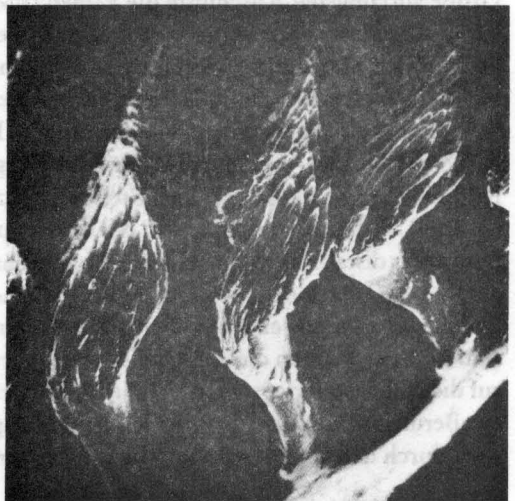
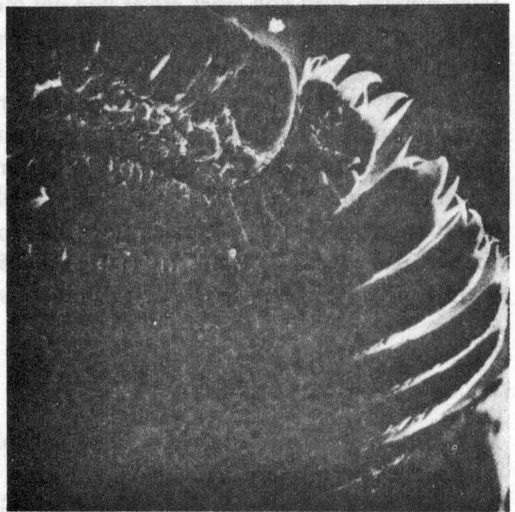
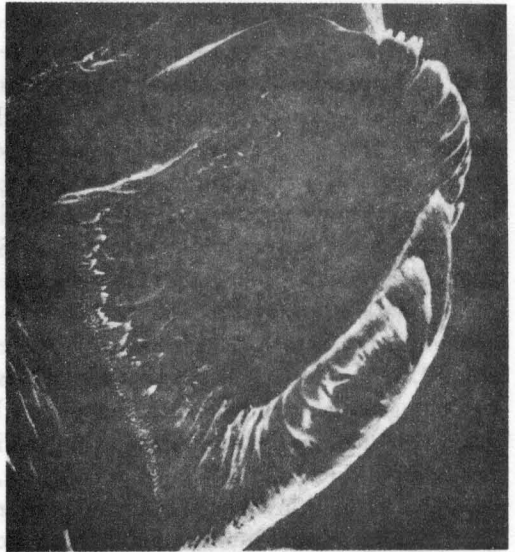
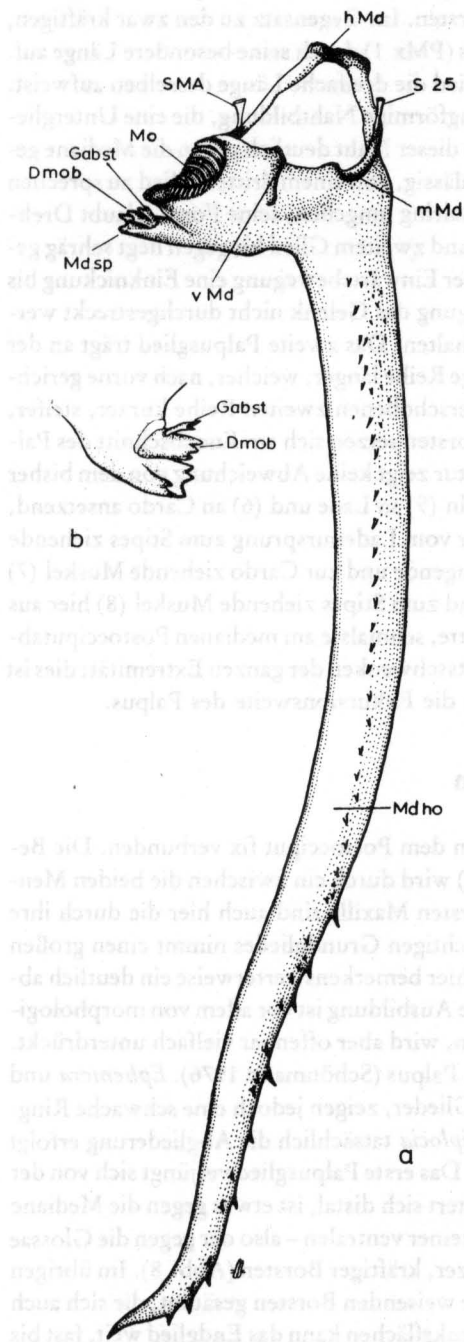
### Die erste Maxille

Im Gegensatz zur gewaltigen Ausbildung der Mandibel tritt die erste Maxille (Mx 1) ebenso wie das Labium in der Größenausbildung stark zurück (Abb. 4). Die Cardo (Ca) artikuliert in der üblichen Weise am Hinterhauptsrand und grenzt mit einem gut beweglichen Gelenk an den ungefähr rechteckigen Stipes (Sti). Dieser trägt distal die gleichlange Lade

(La), deren sich verjüngendes Ende gegen die Mediane gekrümmt ist. Auf der Dorsalseite ist die Lade durch Einschaltung eines schmalen Gelenkhautstreifens deutlich abgegrenzt, während sie ventral kontinuierlich in den Stipes übergeht. Die gegen die Mediane gerichtete Ladenspitze endet mit drei Zähnen, denen etwas weiter proximal ein einzelner Zahn folgt. Die ganze konkav gekrümmte Mediankante der Lade trägt eine Reihe kräftiger, in Sockeln implantiertes, gegen die Mediane weisender Borsten. Auf der Ventralfläche unmittelbar benachbart zu den drei Endzähnen sitzt eine auffällige Bürste aus gleichlangen, kräftigen, gegen die Mitte gekrümmten Borsten, die gleichfalls in Sockeln implantiert sind. Auf der Außenseite der Lade finden sich nur einige vereinzelte lange weiche Borsten. Im Gegensatz zu den zwar kräftigen, aber relativ kurzen bisher beschriebenen Maxillenabschnitten fällt der Palpus (PMx 1) durch seine besondere Länge auf. Das Grundglied entspricht in der Länge dem Stipes, während das zweite Glied die dreifache Länge desselben aufweist. Nach dem ersten Drittel seiner Länge zeigt dieses zweite Palpusglied eine ringförmige Nahtbildung, die eine Untergliederung markiert, was noch besonders dadurch auffällig ist, daß der Palpus ab dieser Naht deutlich gegen die Mediane gekrümmt ist. Da jedoch keine Muskulatur ausgebildet ist, halte ich es für unzulässig, von einem dritten Glied zu sprechen (Abb. 12a, b). Das Gelenk des Grundgliedes ist von einem starken Sklerotikalring umgeben; seine Form erlaubt Drehbewegungen praktisch nach allen Richtungen. Das Gelenk zwischen erstem und zweitem Glied hingegen liegt schräg gegen die Mediane und erlaubt eine Beugung nur in einer Ebene. Während bei der Einwärtsbewegung eine Einknickung bis zur Bildung eines spitzen Winkels möglich ist, kann bei der Auswärtsbewegung das Gelenk nicht durchgestreckt werden; eine leichte Einwärtsrichtung des zweiten Palpusgliedes bleibt stets erhalten. Das zweite Palpusglied trägt an der ganzen Länge seiner Mittelkante eine Doppelreihe von Borsten: eine auffällige Reihe langer, weicher, nach vorne gerichteter Borsten wird von einer etwas von der medianen Kante nach ventral verschobenen zweiten Reihe kurzer, steifer, mehr gegen die Mediane weisender Borsten begleitet. Die langen weichen Borsten setzen sich am Endabschnitt des Palpus in Form eines lockeren Feldes auch auf die Dorsalseite fort. Die Muskulatur zeigt keine Abweichung von dem bisher bei Ephemeropterenlarven gefundenen Muster. Die beiden cranialen Muskeln (9) an Lade und (6) an Cardo ansetzend, entspringen an der bereits erwähnten Versteifungsnah der Hinterwand. Der vom Ladenursprung zum Stipes ziehende Muskel (10) ist deutlich entwickelt. Der an der Tentoriumunterseite entspringende und zur Cardo ziehende Muskel (7) besteht aus einer Partie, während der unmittelbar daneben entspringende und zum Stipes ziehende Muskel (8) hier aus drei Partien besteht. Zwei Partien von (8) entspringen am Tentorium, die dritte, schmalste am medianen Postocciputabschnitt (Abb. 8, 12a, b). Die Muskeln (7) und (8) bewirken das Vor-Rückwärtsschwenken der ganzen Extremität; dies ist nicht für die Tätigkeit der Lade wesentlich, sondern erhöht auch zugleich die Exkursionsweite des Palpus.

### Die zweite Maxille, Labium

Das schmale streifenförmige Postmentum (PoM) ist mit paarigen Fortsätzen dem Postocciput fix verbunden. Die Beweglichkeit des großen, die Laden und Palpen tragenden Praementum (PrM) wird durch ein zwischen die beiden Mentumabschnitte geschaltetes Gelenkhautfeld (Gh) ermöglicht. Wie bei der ersten Maxille sind auch hier die durch ihre Größe auffälligsten Abschnitte die Palpen (PMx 2). Die Gelenkung des mächtigen Grundgliedes nimmt einen großen Teil der Seitenwand des Praementum ein. Auf ein kurzes zweites Glied folgt hier bemerkenswerterweise ein deutlich abgesetztes, mit Muskulatur versehenes – also echtes – drittes Palpusglied. Diese Ausbildung ist vor allem von morphologischem Interesse. Die Dreigliedrigkeit scheint zum Grundbauplan zu gehören, wird aber offenbar vielfach unterdrückt. *Siphonurus* als allgemein anerkannt primitive Form hat einen dreigliedrigen Palpus (Schönmann 1976). *Ephemera* und *Palingenua* haben – bei sehr ähnlicher Gesamtgestalt des Palpus – nur zwei Glieder, zeigen jedoch eine schwache Ringnahtbildung, die genau mit jener Stelle korrespondiert, an der bei *Proboscidiplacia* tatsächlich die Abgliederung erfolgt (Abb. 4). Offenbar verhält es sich mit dem Palpus der ersten Maxille ähnlich. Das erste Palpusglied verjüngt sich von der Basis nach distal, das zweite Glied bleibt gleichmäßig breit, das dritte verbreitert sich distal, ist etwas gegen die Mediane gekrümmt und endet mit einer quer zur Längsachse verlaufenden Kante. An seiner ventralen – also der gegen die Glossae und Paraglossae gewendeten – Seite trägt das Endglied eine dichte Bürste kurzer, kräftiger Borsten (Abb. 8). Im übrigen sind die Seitenkanten des Endgliedes von langen weichen, gegen die Mediane weisenden Borsten gesäumt, die sich auch auf die Außenseite des mittleren Gliedes fortsetzen. Infolge der Lage der Gelenksflächen kann das Endglied weit, fast bis zur Berührung mit dem Grundglied eingeschlagen, aber nicht völlig gestreckt werden. Die Bewegung des Grundgliedes wird durch den am Postocciput entspringenden Muskel (17) sowie durch den an der Praementumvorderwand mit zwei



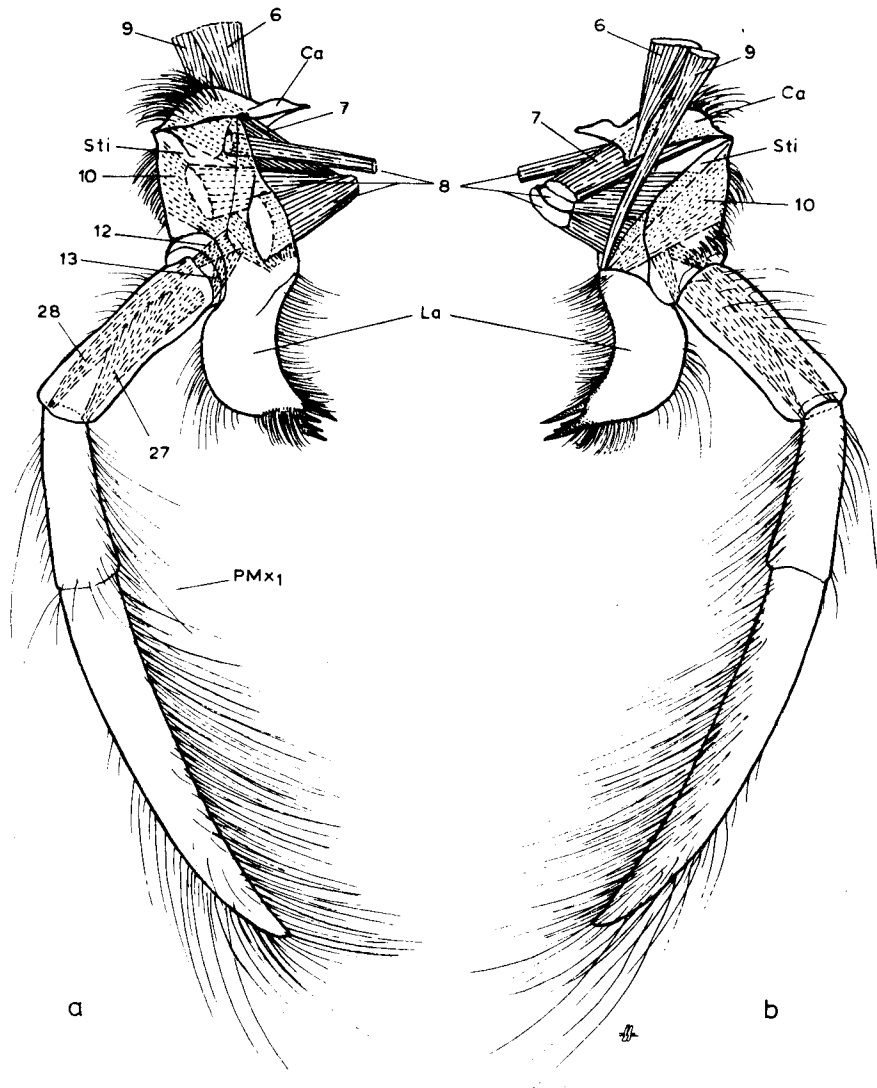


Abb. 12 Larve von *Proboscidiplotia skorai*. Linke erste Maxille. a) Aboralseite, b) Oralseite. Palpus zweigliedrig mit deutlicher Nahtbildung im distalen Glied.

◀◀ Abb. 10 Larve von *Proboscidiplotia skorai*. Linke Mandibel a) Total, Dorsalansicht jedoch gegenüber der Lage in Abb. 7 gedreht, um Molar und Spitzenteil zu zeigen. b) Spitzendetail.

◀ Abb. 11 Larve von *Proboscidiplotia skorai*. Scanningbilder einer Mandibelfläche.

a) Totalansicht. Durch die Krümmung ist das schmalere Ende der Molarfläche, das vor allem die in Lamellen zerteilten Rippen trägt, optisch stark verkürzt. Das Auslaufen dieser Rippen in eine Bürste ist rechts deutlich zu erkennen. Links liegt die erste und breiteste der kompakten Rippen. Die nachfolgenden, gleichfalls kompakten Rippen ragen mit elastischen lamellosen Endabschnitten rechts über die Molarfläche hinaus.

b) Detail der freien elastischen Enden der kompakten Rippen läßt erkennen, daß auch diese an einer Kante eine Auflösung in kurze Querlamellen zeigen.

c) Detail elastischer Rippen, das ihre terminale Auflösung in zersplissene Lamellen zeigt.

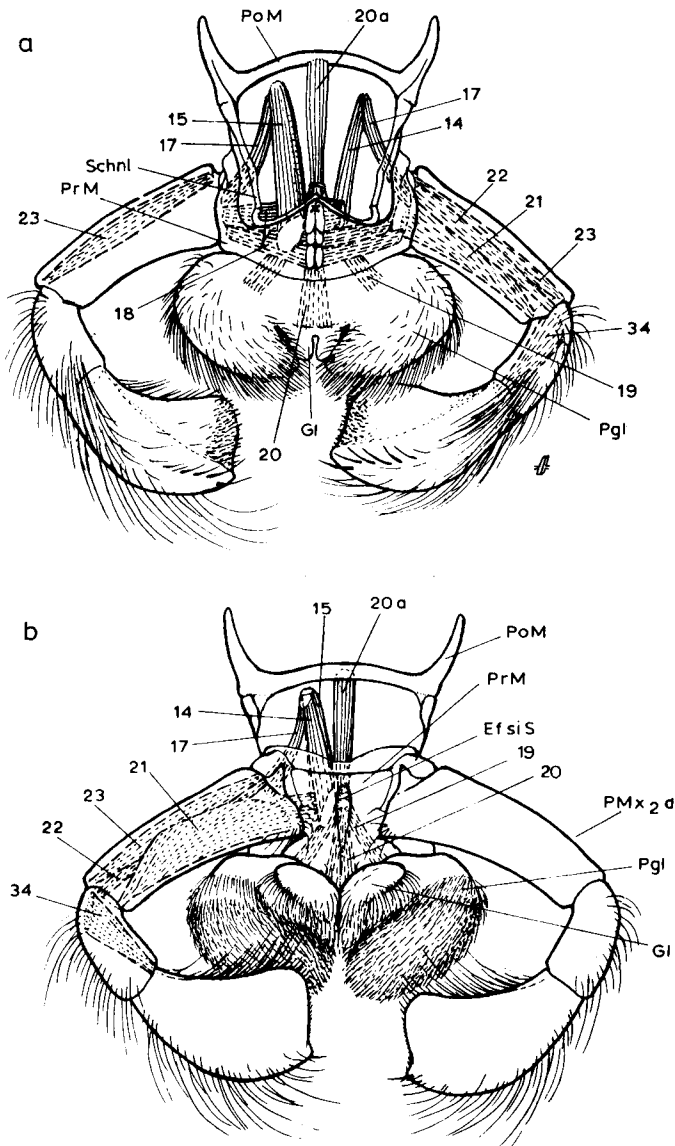


Abb. 13 Larve von *Proboscidiplodia skorai*. Zweite Maxille. a) Oralseite, b) Aboralseite (Gelenkhautfeld größtenteils entfernt); a) zeigt bei X die Stelle, an der die orale Maxillenwand in die aborale Hypopharynxwand umschlägt. Siehe hierzu auch Abb. 14.

Portionen entspringenden Muskel (18) durchgeführt. Im Grundglied entspringen ein Strecker (22) und ein kräftigerer Beuger (21) für das zweite Glied. Außerdem findet sich auch hier wieder ein Muskel (23), der an der Außenseite das Grundglied durchzieht, in ihm entspringend und inserierend. Seine Aufgabe kann auch hier nur in einer Druckbeeinflussung der Haemolymphe zu suchen sein (Abb. 13a, b).

Die polsterförmigen Paraglossae (Pgl) sitzen dem Praementum mit breiter Basis auf und zeigen nur eine geringe Beweglichkeit, die durch den Muskel (19) bewerkstelligt wird, der auf einer medianen Sehnenplatte der Praementumhinterwand (aborale Wandseite) entspringt. Die Paraglossae tragen aboral eine dichte, kurze, gegen die Mediane weisende Beborstung. Zwischen den beiden Paraglossae, eng an sie angeschmiegt, liegen die paarigen Glossae (Gl). Sie sind keilförmig und stehen an ihrer schmalsten, orad gerichteten Stelle mit dem Praementum in Verbindung. Im Gegensatz zu den Paraglossae handelt es sich hier um eine deutliche Gelenkbildung, die ein Einkippen der Glossae nach orad ermöglicht. Die Glossae tragen auf ihrer Aboralseite eine kräftige, nach außen gerichtete Randbeborstung. Nach dem Einkippen – ein Vorgang, der sich am Präparat leicht mit einer Nadel nachvollziehen läßt – drängen sich die Glossae mit ihrem breiteren Abschnitt zwischen den Paraglossae durch und ihre Randborsten überstreichen dabei die Borstenfelder der Pa-

raglossae. Die Einkippbewegung wird durch den Muskel (20) durchgeführt, der median an der bereits erwähnten Sehnenplatte des Praementum entspringt, flankiert von den Muskeln (19) der Paraglossae. Die Bauübereinstimmungen mit *Palingenia* und *Ephmera* sind derart, daß die Annahme durchaus berechtigt ist, daß auch hier die gleiche Funktion vorliegt. Der Antagonist zum Muskel, der die Einkippbewegung durchführt, ist auch hier die Elastizität des Chitins der Gelenksstelle. Auch hier zieht ein Muskel (20a) von der medianen Sehne der Praementumhinterwand zum Postmentum und erhöht so die Spannung der Sehne. Ebenso wie die Muskulatur der Ladenabschnitte entsprechen auch die Muskeln (14) und (15), die das Praementum bewegen, denen der Vergleichsformen. Sie entspringen am Postocciput und ziehen paarweise zur Oral-, beziehungsweise Aboralwand des Praementum.

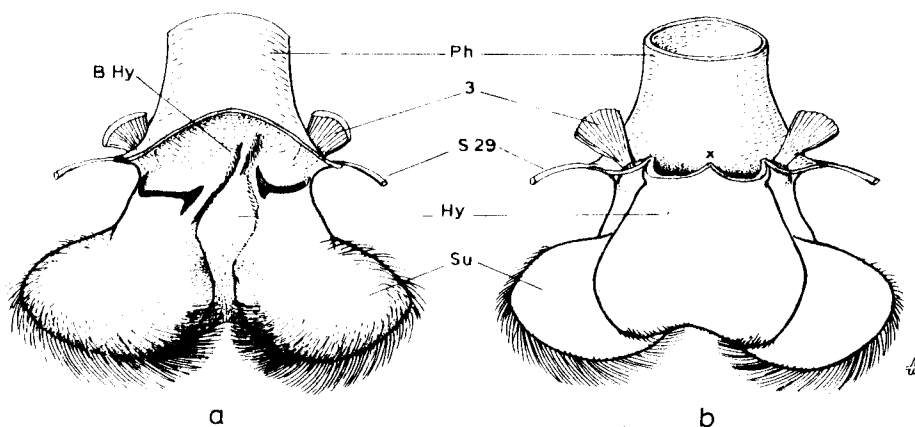


Abb. 14 Larve von *Proboscidiplotia skorai*. Hypopharynx mit einem Stück des Pharynxrohres. a) Oralseite, b) Aboralseite. X bezeichnet die Umschlagseite der aboralen Hypopharynxwand in die orale Wand der zweiten Maxille. Siehe hierzu auch Abb. 13.

### Der Hypopharynx

Die großen flachen flügelartigen Superlinguae (Su) verdecken den Hypopharynxkörper (Hy) in Vorderansicht (Oralseite) fast völlig. Sie tragen an ihrer medianen und ventralen Kante kräftige, gegen die Mediane gerichtete Borsten, die in ihrer Qualität den medianen Borsten der Maxillenlade entsprechen. Die laterale Kante und zum Teil auch die Oralfläche zeigen kurze Borsten in lockerer Anordnung. Die Hinterseite (Aboralseite) sowohl der Superlinguae wie des Hypopharynxkörpers sind borstenfrei. Der fast rechteckige, leicht polsterförmige Hypopharynxkörper ist an seiner freien, distalen Kante leicht eingebuchtet und trägt auf seiner Oralseite eine kurze samtartige Beborstung, aus der sich links ein asymmetrisches, kräftiges, längsgerichtetes Bürstchen (BHy) erhebt; dieses kann mit der Molarfläche der linken Mandibel in Kontakt treten. Die Laden der ersten Maxille gleiten bei Einwärtsbewegung in den Spaltraum zwischen Hypopharynxkörper und Superlinguae hinein, wobei ihre Borsten gegen die Mitte des Hypopharynxkörpers streichen. An dieser Stelle fand sich bei den fixierten Tieren stets eine lockere Ansammlung eingebrachten Nahrungsmateriales. Die Muskulatur besteht in Übereinstimmung mit den beiden Vergleichsformen aus einem von der Kopfvorderwand entspringenden Muskelpaar (3) sowie dem bereits erwähnten, aus dem Mandibelkörper entspringenden Muskel (29). Die Koppelung des Hypopharynx an die zweite Maxille ist so eng, daß die wesentlichen Bewegungen durch deren Muskulatur verursacht, zugleich mit ihr erfolgen; die Muskeln (3) und (29) haben nur zusätzlich Steuerfunktion (Abb. 8, 14a, b).

### Zusammenspiel der Mundgliedmaßen bei der Nahrungsaufnahme

Der Vorgang der Nahrungsaufnahme wird durch ein Anheben der gegen die Strömung gerichteten Mandibelhörner eingeleitet. Für die Durchführung dieser Bewegung spielt das große Gelenkhautfeld zwischen Kopf und Tergit des ersten Thoraxsegments eine wichtige Rolle, da es eine derartige Bewegung überhaupt erst möglich macht. Das Kopfthoraxge-

lenk sichert die von der kräftigen Kopfthoraxmuskulatur durchgeführte Hebe- und Senkbewegung seitlich ab. Das notwendige Beibehalten dieser Stellung durch einige Zeit, ebenso wie das darauffolgende Absenken des Kopfes – beides Aktionen entgegen der Wirkung der Strömung – beansprucht besonders die den Kopf senkenden Muskel. Im Einklang damit steht die Tatsache, daß die Senker massiger als die Heber ausgebildet sind.

Die Mandibeln sind bei dieser Hebebewegung geschlossen, die Borsten der Mediankante der Hörner kommen zur Berührung beziehungsweise Überkreuzung. Durch Anheben wird das zwischen den Hörnern gebildete Borstendach nun von unten her durchströmt, eventuell driftendes Material wird von den Borsten herausgefiltert und bleibt an ihnen hängen.

Die gestreckten Palpen der ersten Maxillen können den proximalen, leicht gewölbten Teil des Borstendaches bestreichen und so aus ihm Material abnehmen. Bei ihrer Einwärtsbewegung kommen sie in den Aktionsbereich der Palpen der zweiten Maxillen. Diese wieder streichen bei Einwärtsbewegung mit ihrer materialbeladenen Bürste über die Paraglossae und Glossae. Die Glossae führen – wie eingangs geschildert – Einkippbewegungen durch, wobei sie sich oral zwischen die Paraglossae schieben und diese mit ihren Randborsten abkehren. Die Glossae transportieren sowohl das direkt auf ihnen wie auch auf den Paraglossae abgeladene Material medianwärts zum Hypopharynxkörper. Bei dieser Bewegung müssen sie die Randborsten der Superlinguae passieren und werden beim Rückkippen von ihnen ausgekämmt.

Zugleich mit den Palpen der ersten Maxillen werden notwendig deren Laden mitbewegt. Sie streichen einwärts zwischen Superlinguae und Hypopharynxkörper und bringen nun das Material der Superlinguaeborsten auf den Hypopharynxkörper zu dessen asymmetrischen Bürstchen, dem die letzte Lenkung auf die linke Mandibelmolare obliegt.

Bei *Ephemera* und *Palingenia* erfolgen Aktionen des Kopfgrabeapparates stets mit geschlossenen Mandibeln, weil nur dann durch die Wirkung der Adduktoren Mandibelhörner und Kopf eine funktionelle Einheit bilden können. Es ist anzunehmen, daß aus demselben Grund auch bei *Proboscidiplacia* das Filtrieren mit gegen den Wasserwiderstand erhobenen Hörnern mit geschlossenen Mandibeln erfolgt; dafür spricht nicht zuletzt die mächtige Adduktorenmuskulatur, die durch die Nahrungsbearbeitung allein nicht motiviert ist. Es ist mehr als wahrscheinlich, daß bei der von Zeit zu Zeit notwendigen Kaubewegung der Kopf abgesenkt wird. Durch die Kaubewegung, das heißt Öffnungsbewegung der Mandibeln wird ja nicht nur das Borstendach geöffnet, es fällt auch zugleich die fixierende Wirkung der Schließmuskulatur praktisch weg, wodurch bei erhobenem Kopf die einzelne Mandibel nunmehr der Strömungswirkung in gefährlicher Weise ausgesetzt wäre.

## Zusammenfassung der Ergebnisse und Vergleich mit *Palingenia* und *Ephemera*

*Proboscidiplacia* zeigt weitgehende Bauplanübereinstimmung mit den beiden Vergleichsformen. Dies gilt besonders für die proximalen Abschnitte der Mandibeln sowie für den Bau von erster und zweiter Maxille. Eine Abweichung im Bau, die mehr von morphologischem Interesse als funktioneller Bedeutung ist, zeigt hier lediglich der Palpus der zweiten Maxille. Während nämlich bei den beiden Vergleichsformen am letzten Glied eine Ringnaht auftritt, ist bei *Proboscidiplacia* ein echtes, muskelbedientes Gelenk ausgebildet. Wie *Ephemera* und *Palingenia* erweist sich auch *Proboscidiplacia* als hochspezialisierter Detritusfresser, der seine Nahrung über eine Kette von Borstenfeldern einbringt, die über alle Mundgliedmaßen verteilt sind. Wie bei diesen beiden Formen kann man auch hier die Nahrungsaufnahme in zwei Phasen gliedern: eine primäre Phase des Nahrungserwerbes, bei der es auf eine Auseinandersetzung mit der Umwelt ankommt und eine Phase des Nahrungstransportes, die umweltunabhängig ist. Der Nahrungstransport, das heißt das Weiterreichen von einem Borstenfeld zum anderen bis zur Molarfläche stimmt daher bei *Ephemera*, *Palingenia* und *Proboscidiplacia* entsprechend dem gleichartigen Bau der damit befaßten Mundteile weitgehend überein. In der Phase des Nahrungserwerbes hingegen differieren die beiden Vergleichsformen entsprechend ihrem unterschiedlichen Milieu, und dasselbe gilt für *Proboscidiplacia*. Obwohl auch hier lange, eine Prognathie vortäuschende Mandibelhörner ausgebildet sind, kommt ihnen eine ganz andere Funktion zu. Sie sind hier nicht als Teile eines Kopfgrabeapparates ausgebildet – auch fehlt jede Frontalrostumbildung. Die Hörner dienen hier vielmehr – gegen die Strömung erhoben – mit ihrer Beborstung als Reuse. Von ihnen nehmen die Palpen der ersten Maxille, die keinen Kontakt mit dem Bodensubstrat haben, die Nahrung ab, um sie dann dem weiteren Transportweg zu übergeben. Diese zentrale Bedeutung für den Nahrungserwerb macht es auch verständlich, daß die Größenrelation Kopf/Mandibelhörner 1:4 auch bei jungen Larven gewahrt bleibt.



## 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.
- Edmunds G. F. (1972): Biogeography and evolution of *Ephemeroptera*. – Annual Rev. Entomol. 17: 21–42.
- Fontaine J. (1938): Contribution à l'étude des Ephemeropteres Malgaches: La Superfamille des *Ephmeroidea*. – Bull. mensuel de la Soc. Linnéenne de Lyon, 37e année, N 6: 288–242.
- Schönmann H. (1976): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven: Funktionsmorphologische Studien an Larven von *Siphonurus eastivalis* Eaton und *Lepeorus goyi goyi* Peter. – Diss. Abt. f. Anatomie und Morph., I. Zool. Inst., Wien.
- 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 117: 1–26.
- (1973): Die Mandibelgestalt der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem. – Verh. D. Z. G., 66. Jahresvers., 1973: 75–79.
- (1975): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven: *Ephemera danica*. – Zoologica 123: 1–23.

## Verzeichnis der Abkürzungen

AC	Komplexauge	Occ	Occiput
Ag	Antennenglieder	OccN	Occipitalnaht
AN	Antennennerv	Pe	Pedicellus
ATo	Ansatzstelle des oberen Tentoriumarmes an der Frons	Pge	Postgenae
BHy	Asymmetrisches Bürstchen am Hypopharynx	Pgl	Paraglossa
Ca	Cardo	Ph	Pharynx
Cegl	Cerebralganglion	PhM	Pharynxmuskel
Cl	Clypeus	PMx1	Palpus der ersten Maxille
CoN	Coronalnaht	PMx2	Palpus der zweiten Maxille
d	rechtsseitig	Pocc	Postocciput
Dmob	passiv beweglicher Zahnabschnitt der Mandibelspitze	PoccN	Postoccipitalnaht
EfsiS	Einfaltungsstelle der sichelförmigen Sehne	PoM	Postmentum
EN	Epistomalnaht	PrM	Praementum
Eph	Epipharynx	s	linksseitig
EphBü	Epipharynxbürste	S25	Sehne des cranialen Mandibelabduktors
Fr	Frons	S29	Sehne des Muskels 29
FrN	Frontalnaht	Sc	Scapus
Gabst	Gabelstäbchen	Schnl	Schnittlinie
Gh	Gelenkshaut	Sk	Schlundkommissur
Gl	Glossa	SMA	Sehne des cranialen Mandibelabduktors
Hl	Hinterhauptsloch	SPocc	in den Thorax ragende Sehnenflügel der Postoccipitalnaht
hMd	hinteres Mandibelgelenk	Sti	Stipes
Hy	Hypopharynxkörper = Lingua	Su	Superlingua
KoThg	Kopf – Thoraxgelenk	Th	hinterer Tentoriumarm
La	Lade	Tk	Tentoriumkörper
Labr	Labrum	To	oberer Tentoriumarm
MA	cranialer Adduktor der Mandibel	Tv	vorderer Tentoriumarm
Mdho	Mandibelhorn = distaler Mandibelabschnitt	V	Vertex
Mdsp	Spitze des proximalen Mandibelabschnittes	vMd	vorderes Mandibelgelenk
mMd	mittleres Mandibelgelenk	1	vorderer, medianer Labrummuskel
Mo	Molarfläche des proximalen Mandibelabschnittes	2	hinterer, lateraler Labrummuskel
mOc	medianer Ocellus	3	an der Frons ansetzender Hypopharynxmuskel
Oc	Ocellus		

4a, 4b, 5	Muskel der Antenne	22	Strecker des distalen Palpusgliedes der zweiten Maxille
6	cranialer Muskel des Cardo	23	Muskel im proximalen Palpusglied der zweiten Maxille
7	Cardoadduktor	25	cranialer Abduktor der Mandibel
8	Stipesadduktor	25'	tentorialer Mandibelabduktor
9	cranialer Muskel der Lade	26a, b, 26'	tentoriale Adduktoren der Mandibel
10	Stipesmuskel der Lade	27, 28	Beuger und Strecker des distalen Palpusgliedes der ersten Maxille
12, 13	Muskel des Palpus der ersten Maxille	29	aus dem Mandibelkörper zum Hypopharynx ziehender Muskel
14	cranialer Muskel der zweiten Maxille, von der Hinterwand des Praementum entspringend	32	asymmetrischer, an der Frons entspringender Muskel des Epipharynx
15	cranialer Muskel der zweiten Maxille, von der Vorderwand des Praementum entspringend	33	in zwei Partien gespaltener, von der Vorder- zur Hinterwand des Labrum ziehender Muskel
17, 18	Muskel des Palpus der zweiten Maxille	33'	zur Hinterwand des Labrum ziehender Muskel
19	Muskel der Paraglossae	34	Beugemuskel des 3. Palpusgliedes der zweiten Maxille
20	Muskel der Glossae		
20a	Muskel vom proximalen Ende der sichelförmigen Sehne im Praementum zum Postmentum ziehend		
21	Beuger des distalen Palpusgliedes der zweiten Maxille		