Struktur der Mundwerkzeuge und Nahrungsaufnahme bei den Larven von Oligoneuriella rhenana Imhoff (Ephemeroptera : Oligoneuriidae)

Autor(en): **Elpers, Christian / Tomka, Ivan**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **65 (1992)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-402479

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
65, 119 – 139, 1992

Struktur der Mundwerkzeuge und Nahrungsaufnahme bei den Larven von *Oligoneuriella rhenana* IMHOFF (Ephemeroptera: Oligoneuriidae)

CHRISTIAN ELPERS & IVAN TOMKA

Entomologische Abteilung, Zoologisches Institut der Universität, Pérolles, CH-1700 Fribourg

Structure of mouthparts and feeding mechanism of larvae of Oligoneuriella rhenana IMHOFF (Ephemeroptera: Oligoneuriidae).- Structure of mouthparts (by scanning electron microscopy) and feeding mechanism (by videomacroscopy) have been investigated in larvae of *Oligoneuriella rhenana*. Results indicate that larvae belong to the functional feeding group of passive filterers. Larvae filter food by means of long setae on prothoracic femur and tibia. They face the current, the exposed setae forming a V-like filtering tool. Food is removed from the setae by labial- and maxillary palpi movements. These movements are stereotypic movements in a rythm of 4-10 sec.

Keywords: mouthparts, feeding mechanism, morphology, behaviour

EINLEITUNG

Die Larven der Ephemeropteren lassen sich in verschiedene Ernährungstypen einteilen. MERRITT *et al.* (1984) unterscheiden Zerkleinerer (shredders), Detritusfresser (collector-gatherers), Filtrierer (collector-filterers), Weidegänger (scrapers) und Räuber (predators). Grundlage dieser Einteilung in Ernährungstypen bilden Untersuchungen über die Nahrungsaufnahmetechnik und die aufgenommene Nahrung der Larven (z. B. STRENGER, 1953, 1970, 1975, 1979; BROWN, 1961; WISELY, 1962; FROEHLICH, 1964; SOLDAN, 1979; WALLACE & O'HOP, 1979; MCSHAFFREY & MCCAFFERTY, 1986, 1988, 1990; SOLUK & CRAIG, 1988, 1990).

Einige Arten wurden in diesem Zusammenhang bislang wenig untersucht, so dass ihre Stellung im Ernährungstypensystem unsicher ist. Um diese Lücken zu füllen, wurde mit der Untersuchung der Nahrungsaufnahme von Larven von *Oligoneuriella rhenana* IMHOFF, 1852 (Ephemeroptera: Oligoneuriidae) begonnen. Diese Larven weisen zudem eine strukturelle Besonderheit auf: Ihre Paraglossae sind zu einer Platte verschmolzen, die die Mundwerkzeuge von ventral verdecken. Die genaue Funktion dieser Labialplatte und der Setae der Prothoraxbeine wurde bisher nicht ausreichend untersucht.

MATERIAL UND METHODEN

Hälterung der Larven

Die Larven von *Oligoneuriella rhenana* wurden von Mai - August 1991 in der Sense (Kanton Fribourg, Schweiz) zwischen Schwarzsee und Flamatt gesammelt (cf. HEFTI & TOMKA, 1991). Benthosproben für die spätere Analyse der Darminhalte wurden in 70% Ethanol konserviert, parallel dazu Algendriftproben in Lugolscher Lösung fixiert. Lebende Larven wurden in Thermosflaschen zum Labor transportiert. Die dort zur Verfügung stehende Fliesswasserrinne hat eine Länge von 600

cm, Breite und Höhe betragen je 30 cm. Das Wasser wurde in einem geschlossenen Kreislauf mit Frischwasserzufuhr auf konstant 17,0° ± 1° C gehalten. Der Wasserstand in der Rinne betrug etwa 7 cm. Ein Teil des Rinnenbodens bestand aus Glas, um Beobachtungen der Larven von ventral zu ermöglichen. Im Bereich des Glasbodens war der Boden mit Steinen verschiedener Grösse aus dem Herkunftsgebiet der Larven bedeckt. Um die Larven in der Rinne an Ort und Stelle zu halten, wurden sie in bodenlose Behälter mit in Fliessrichtung durch Gaze verschlossene Öffnungen gesetzt. Die Beleuchtung erfolgte mittels über der Rinne aufgehängter, regelbarer Leuchtstoffröhren. Die tägliche Beleuchtungsdauer betrug 12 h mit jeweils einer halben Stunde stufenloser Dämmerungsphase und 11 h Dunkelheit.

Die Larven wurden täglich mit 10 l zugesetztem Algenwasser als Nahrungsquelle aus einem Versuchsteich versorgt. Die Algenmenge war ausreichend und blieb durch den geschlossenen Kreislauf über einen längeren Zeitraum verfügbar.

Von Zeit zu Zeit wurden vom Glasboden die Aufwuchsalgen mechanisch entfernt, um einwandfreie Videobilder zu gewährleisten.

Untersuchung der Mundwerkzeugstrukturen

Die Struktur der Mundwerkzeuge wurde mit einem Wild-Binokular mit Zeichentubus sowie einem Hitachi S-700-Raster-Elektronenmikroskop (REM) untersucht. Für das REM wurden die Mundwerkzeuge zunächst unter dem Binokular präpariert, dann über eine Alkohol-Aceton-Reihe entwässert (Tomka & Hasler, 1978), ein Teil der Proben wurde anschliessend 45s mit Ultraschall gesäubert. Danach wurden die Proben im Kritisch-Punkt-Trockner getrocknet, auf REM-Präparateteller aufgeklebt und in einer Argon-Atmosphäre mit Platin bespöttert. Die Beschleunigungsspannung im REM betrug 25kV, die untersuchten Mundwerkzeuge wurden fotografisch auf 6x7 cm s/w - Film festgehalten.

Beobachtung der Mundwerkzeugbewegungen

Da eine Beobachtungsmethode allein keine ausreichenden Informationen für die Analyse der Details der Nahrungsaufnahme und das Verhalten der Larven während des Fressens liefert, wurden verschiedene optische Abbildungssysteme verwendet. Dabei wurde eine Kombination von Optik-Videokamera-Videorekorder und Beleuchtung eingesetzt.

1. Die Mundwerkzeugbewegungen wurden von ventral, dorsal und lateral mit Hilfe eines speziellen Binokulars beobachtet. Um die Bewegungsabläufe analysieren zu können, wurden sie mit einer hochauflösenden SONY s/w AVD-C7-Videokamera mit high speed shuter und einem PANASONIC NV-180-Videorekorder aufgezeichnet und später mit Hilfe von Einzelbildschaltung, Zeitlupe und normaler Abspielgeschwindigkeit ausgewertet. Für diese Beobachtungsart wurde eine Kammer aus Plexiglas konstruiert (Abb. 1). Der Glasboden wurde mit Stofffäden beklebt, um den Larven Gelegenheit zum Festhalten in der Strömung zu geben. Die Kammer wird mit einer Gummidichtung und vier Rändelschrauben verschlossen. Die Höhe der Kammer konnte durch einen eingesetzten Plexiglasblock variiert werden. Das Wasser wurde mit einer EHEIM-Aquarienpumpe aus dem Vorratsgefäss der Fliesswasserrinne durch die Kammer gepumpt und dann zurück in das Vorratsgefäss geleitet. Über zwei Ventile in den Zu- und Ableitungsschläuchen lässt sich der Wasserdurchfluss regulieren, der so eingestellt wurde, dass die Larven anfingen zu filtrieren (300-350 ml/min). Die Beleuchtung während der Videoauf-

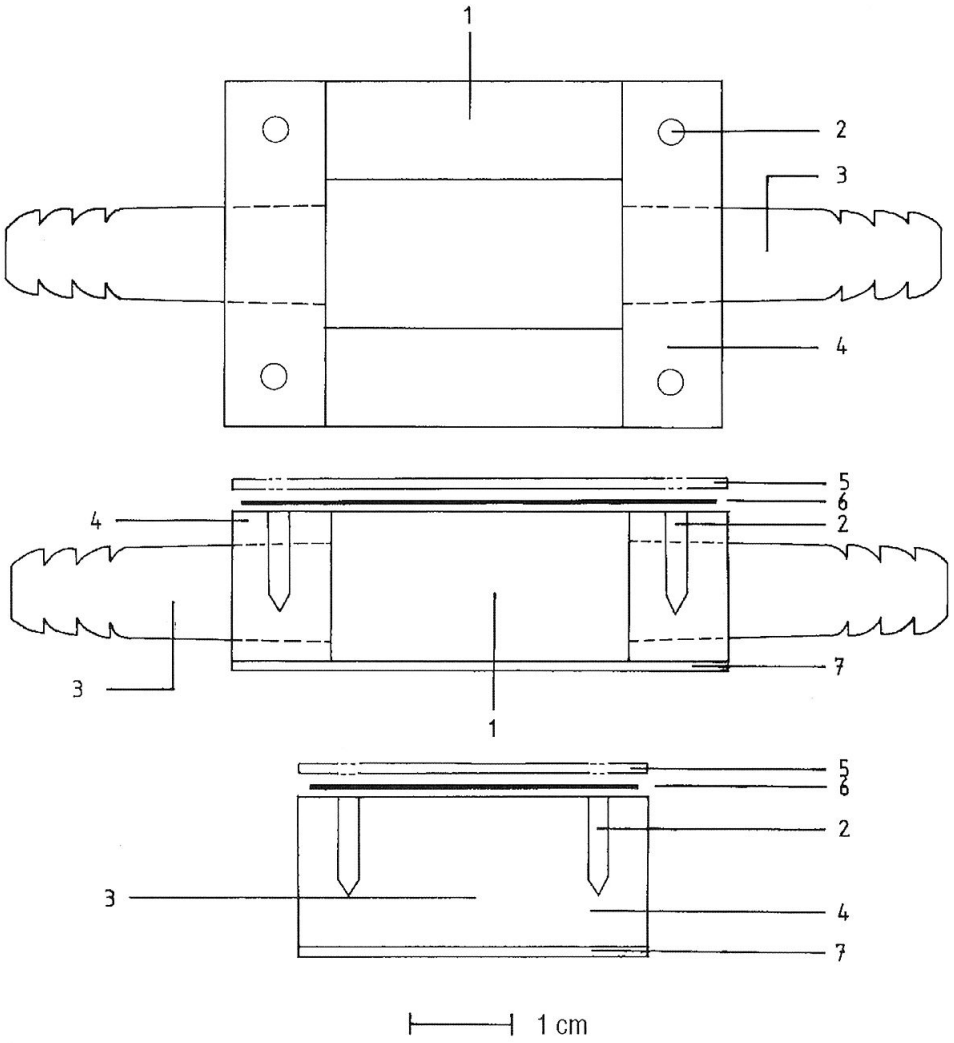


Abb.1: Beobachtungskammer. Seitenwand aus Plexiglas (1), Gewinde für Rändelschrauben zum Verschliessen der Kammer (2), Zu- und Abfluss (3), Stirnwand (4), Deckel (5), Gummidichtung (6), Glasscheibe, auf die Plexiglaswände aufgeklebt (7).

nahmen erfolgte mit einer 150 Watt Schott-Kaltlichtlampe und drei Lichtleitern, in einigen Fällen wurden auch rote LED's als Lichtquelle benutzt.

2. Die unter Punkt eins untersuchten Bewegungen wurden durch Beobachtungen der Mundwerkzeugbewegungen und des Verhaltens der Larven während der Nahrungsaufnahme durch den Glasboden der Fliesswasserrinne ergänzt. Die Mundwerkzeugbewegungen konnten hier zwar nicht so detailliert untersucht werden wie bei Punkt eins, dafür waren die Larven nicht in ihrer Bewegungsfreiheit eingeschränkt. Die Kamera wurde für diese Bewegungsbeobachtungen mit einem 50 mm YASHICA-Objektiv und Zwischenringen von 5-75 mm versehen, die Beleuchtung entsprach der unter Punkt eins aufgeführten.

3. Um das Verhalten der Larven während der Nahrungsgewinnung zu untersuchen, wurde ein Endoskop (ELOS GmbH, Quickborn) mit dem Objektiv und der Kamera kombiniert. Durch die um 90° abgewinkelte Blickrichtung des Endoskops

konnten die Larven in der Rinne gut beobachtet werden. Die Beobachtungsfläche wurde wie bei Punkt eins ausgeleuchtet. Da durch das Endoskop ein gewisser Lichtverlust eintritt, wurden die Larven zusätzlich über einen in das Endoskop integrierten Lichtleiter beleuchtet.

ERGEBNISSE

Bei der Larve von *Oligoneuriella rhenana* handelt es sich um eine Ephemeroptere mit dorso-ventral abgeflachtem Körper und prognather Kopfstellung (Abb. 2). Die Larve ist langgestreckt, wobei sie die grösste Breite im Prothoraxbereich aufweist. Das erste Beinpaar ist zwar mit dem zweiten und dritten Beinpaar ver-

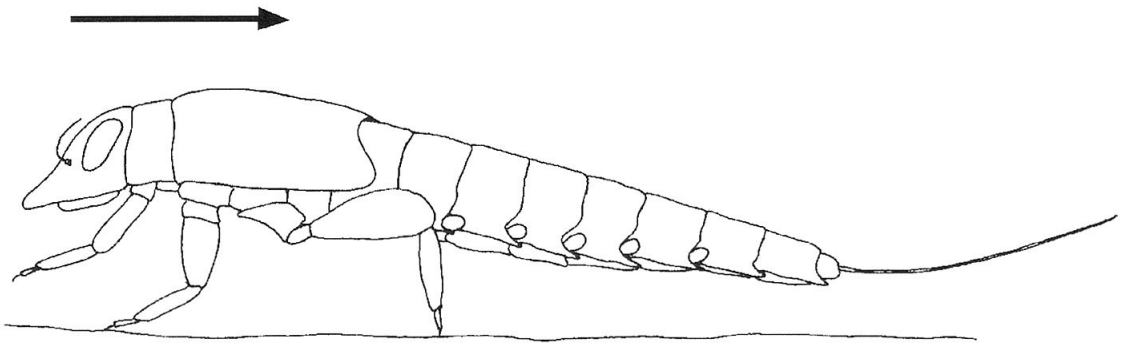
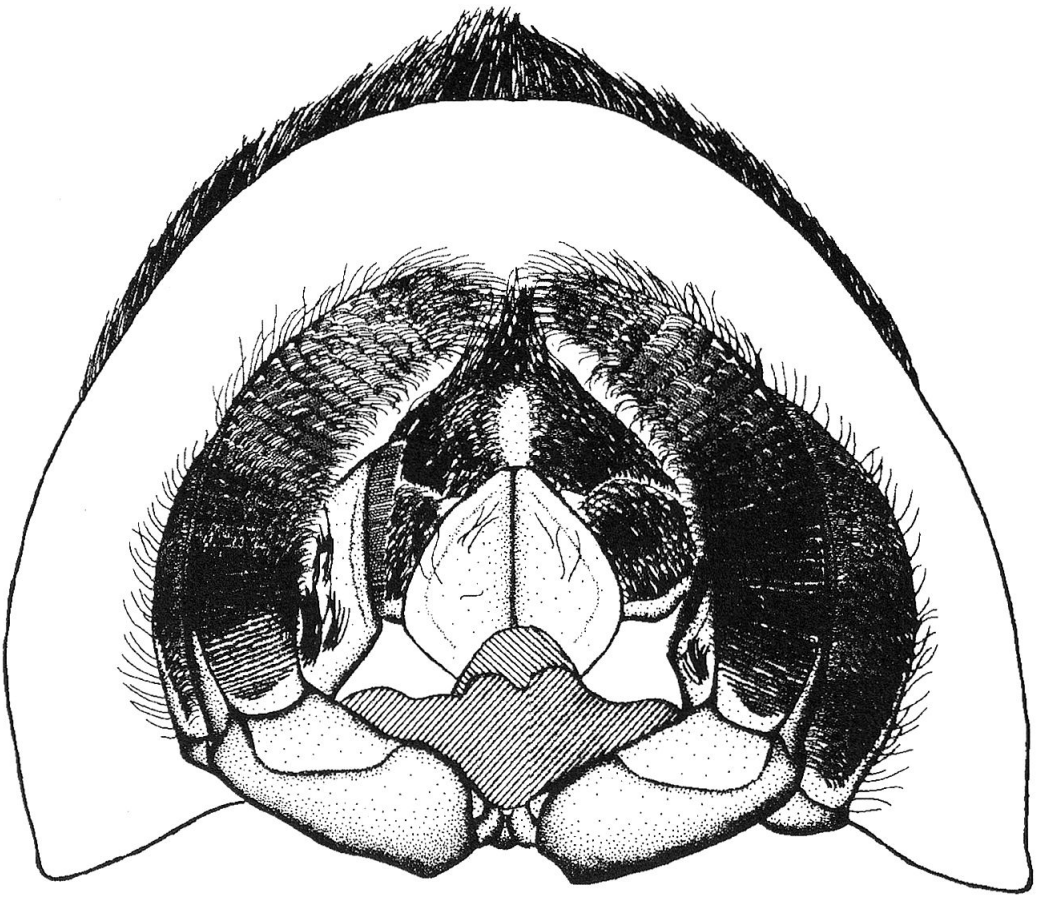


Abb. 2: Larve von *Oligoneuriella rhenana*, lateral, in Filtrierstellung (Pfeil = Strömungsrichtung)

gleichbar, besitzt aber an der nach vorne weisenden Kante von Femur und Tibia je zwei Reihen langer Setae. Die Setae selber weisen in V-Form abstehende Mikrotrichen auf (Abb. 5). Beim Filtrieren werden die Setae so in der Strömung aufgestellt, dass sich eine V-förmige Reuse bildet. Setae und Mikrotrichen bilden gemeinsam den Filterapparat. Die Kopfkapsel bildet dabei einen Schild, der die Mundwerkzeuge von dorsal vollständig vor der Strömung abschirmt. Am vorderen Rand des Kopfschildes befindet sich ein dichter Haarbesatz, das Kopfborstenfeld (Abb. 7). Abb. 6 und 7 zeigen den Kopf von *O. rhenana* in Ventralansicht, für Abb. 7 wurde ein Teil der Labialplatte entfernt. Abb. 3 zeigt die Kopfkapsel von ventral. Die Labialplatte wurde entfernt, um die darunter liegenden Mundwerkzeugteile (Labialpalpus, Maxillen, Labrum, Hypopharynx) sichtbar zu machen und ihre Lage zueinander zu veranschaulichen.

Struktur der Mundwerkzeuge

Labium - Das Labium von *O. rhenana* weist eine Besonderheit auf: Die Paraglossae sind verbreitert und median miteinander verwachsen, so dass sie eine Platte bilden, unter der die übrigen Mundwerkzeuge verborgen sind. Von ventral erkennt man caudal die basalen Glieder der Labialpalpen (Abb. 6, 7). Die distalen Glieder der Palpen sind seitlich dicht an der dorsalen Seite der Labialplatte angelegt und werden so von der Labialplatte ventral verdeckt. Auf der Dorsalseite der Labialplatte, den basalen Gliedern der Labialpalpen und auf der dorsalen Seite des Kopfschildes finden sich stern- und haarförmige Setae in der Form wie auf Abb. 8 dar-



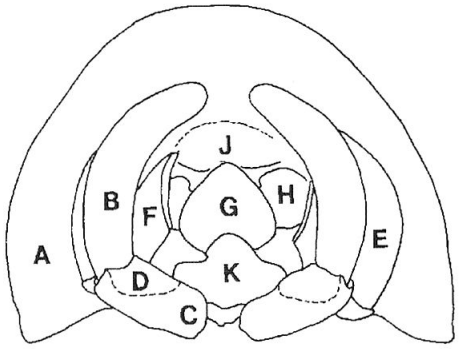


Abb. 3: Kopf von *Oligoneuriella rhenana*, ventral, Labialplatte entfernt. A: Kopfkapsel, B: distales Labialpalpusglied, C: basales Labialpalpusglied, D: Abflachung auf dem basalen Palpusglied als Aussparung für die Labialplatte, E: Maxillarpalpus, F: Galea-Lacinia der Maxille, G: Lingua des Hypopharynx, H: Superlingua des Hypopharynx, J: Labrum, K: Ansatzstelle der Labialplatte.

gestellt. Weiter fallen tellerförmige Strukturen auf. Am zahlreichsten sind diese Setae bzw. Strukturen auf der Labialplatte und den basalen Labialpalpengliedern vorhanden.

Während die Ventralseite der Labialplatte flach ausgebildet ist, wölbt sie sich auf der Dorsalseite (Abb. 10, 11). Abb. 4 zeigt einen Querschnitt durch die Labialplatte, um die Lage der Glossae und der Labialpalpen zur Platte zu veranschaulichen. Auf ihrer Dorsalseite verlaufen ca. 15 Borstenreihen von posterior nach anterior (Abb. 12). Jede Borstenreihe ist aus zwei verschiedenen Typen von Setae zusammengesetzt. Die dickeren, mehr oder weniger geraden Setae weisen kurze Mikrotrichen auf und die dünneren, nach aussen gebogenen Setae sind mit längeren Mikrotrichen besetzt. Der Rand der Labialplatte ist mit längeren Haaren verse-

hen. Die Glossae (Abb. 13) befinden sich in einer Höhlung, die durch die verschmolzenen Paraglossae auf der Dorsalseite des Labiums gebildet wird (Abb. 4, 10, 11). Die Dorsalseiten der Glossae sind ebenfalls mit langen Haaren besetzt, während sich an der ventralen Seite eine Art "Vorhang" befindet (Abb. 13, 14). Glossae wie auch Paraglossae sind beweglich. Während die Glossae separat bewegt werden können, ist bei den zu einer Platte verschmolzenen Paraglossae nur eine laterale Bewegung in ihrem Praementumgelenk möglich.

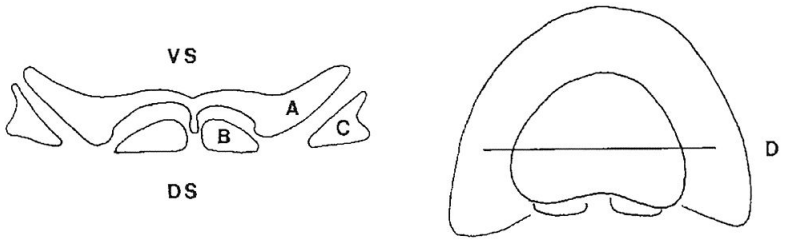


Abb. 4: Querschnitt durch das Labium von *Oligoneuriella rhenana*. A: Labialplatte = Paraglossae, B: Glossa, C: Labialpalpus, D: Schnittebene, VS: Ventral-Seite, DS: Dorsal-Seite.

Der Labialpalpus ist kräftig ausgebildet und besteht aus zwei Gliedern (Abb. 3, 9). Das basale Palpusglied weisst eine Abflachung auf (Abb. 3, D), in die genau die dorsale Wölbung des caudalen Labialplattenteils passt. Das distale Glied ist etwa doppelt so lang wie das basale und passt sich in seiner Form der gebogenen Form der Labialplatte an (Abb. 3, 9). Es weist in seinem Querschnitt eine dreieckige Form auf. Paraglossae und distales Palpusglied liegen im Querschnitt wie zwei Dreiecke aufeinander, die zusammengelegt ein Rechteck ergeben (Abb. 4). Die Dorsalseite des distalen Palpusgliedes ist auf seiner ganzen Fläche dicht mit langen, gefiederten Setae besetzt (Abb. 15), die Ventralseite hingegen mit Reihen kurzer, fester Borsten (Abb. 16). Diese Reihen verlaufen mehr oder weniger senkrecht zur Längsachse des Palpus und damit transversal zu den Borstenreihen auf der Dorsalseite des Labiums (Abb. 12). Der Palpus ist hauptsächlich im Praementumgelenk gut beweglich. Das Gelenk zwischen den Palpengliedern hat für die Ausklappbewegungen der Palpen keine grosse Bedeutung, denn die laterale Bewegung der Palpen erfolgt durch caudal gerichtete Bewegungen des basalen Palpusgliedes. Die Gelenkausbildung zwischen den Palpengliedern dient der dorso-ventralen Beweglichkeit des distalen Palpusgliedes (Abb. 3). Dadurch kann das Palpusglied gegen die Dorsalseite der Labialplatte gedrückt werden. Zudem ist diese Beweglichkeit wichtig im Zusammenhang mit der Auskämmbewegung des ersten Beinpaares.

Hypopharynx - Der Hypopharynx besteht aus der mittleren Lingua und den paarigen, sich links und rechts von der Lingua befindenden Superlinguae. Die Lingua ist apikal spitz zulaufend mit herzförmiger Gestalt. Das Flächenverhältnis Lingua zu Superlingua beträgt etwa 1-1,5:1. Die Ventralseite der Lingua ist unbehaart und zeigt einen medianen Spalt, der auf der Dorsalseite nicht zu erkennen ist (Abb. 17). Die Dorsalseite ist mit dicht stehenden, kurzen Setae pelzartig besetzt (Abb. 18). Die Ventralseiten der Superlinguae sind dicht mit langen Setae besetzt. Die medianen Ränder der Dorsalseite der Superlinguae weisen ebenfalls dichte Bor-

stenfelder auf, die zusammen mit dem Borstenfeld der Lingua in Richtung des Epipharynx in einem Endbürstchen zusammenlaufen.

Maxille - Die Maxille trägt ein Büschel Maxillarkiemen, das seiner Ausdehnung nach die Hauptsauerstoffversorgung der Larve darstellt. Der Stipes hat eine langgestreckt rechteckige Form. Längs der medianen Kante, auf der dorsalen Seite der Galea-Lacinia verläuft eine leicht gebogene Reihe von Setae (Abb. 19, 20). Die sich in der caudalen Hälfte befindenden Setae sind gefiedert, die restlichen ungefiedert (Abb. 19, 21). Auf der ventralen Seite der Galea-Lacinia fehlt diese Setaereihe, im basalen, dem Palpus zugewandten Teil, befindet sich ein Büschel langer, ungefiederter Setae. Zusätzlich sind vereinzelte lange Setae über die Ventralseite der Galea-Lacinia verteilt (Abb. 20). Direkt an ihrer medianen Kante steht eine von oben nach unten verlaufende Reihe von starren Borsten. Diese Borsten sind im unteren Teil der Galea-Lacinia kurz, im oberen Teil länger, so dass sich ein gerader Abschluss der Borsten ergibt. Alle Borsten weisen in die mediane Richtung und eignen sich damit sehr gut zum Auskämmen der Borstenfelder der anderen Mundwerkzeugteile (Abb. 21).

Der Maxillarpalpus ist zweigliedrig, sein basales Glied sehr klein. Das distale Glied ist ungefähr 7 mal so lang und median gekrümmt. Die Krümmung entspricht der Krümmung des Labialpalpus. Das Gelenk zwischen den beiden Palpengliedern hat eine grössere Bewegungsfreiheit als das entsprechende Gelenk des Labialpalpus. Die ventrale Seite des Palpus, der behaarten Seite des Labialpalpus aufliegend, ist komplett mit langen, dichten Setae besetzt (Abb. 20). Hierbei handelt es sich um zwei verschiedene, aber nicht getrennt stehende Setae-Typen: die häufig vorkommenden, in ihrer Gesamtheit S-förmig gebogenen, gefiederten Setae und die leicht gekrümmten, abgeflachten, an ihren Kanten gezähnten Setae. Die Setae sind mediad gerichtet (Abb. 22). Auf der dorsalen Seite des Palpus finden sich vereinzelt lange Setae (Abb. 19).

Die Galea-Lacinia selber ist nur wenig in ihrem Stipes-Gelenk beweglich. Die mediad gerichtete Bewegung der Galea-Lacinia erfolgt durch die Bewegung der ganzen Maxille.

Maxillar- und Labialpalpus spielen eine zentrale Rolle bei der Erfassung der Nahrung.

Mandibel - Im Gegensatz zu den stark entwickelten Maxillen und der speziellen Form des Labiums zeigen die Mandibeln keine besondere Ausbildung und sind klein, verglichen mit den Palpen (Abb. 23). Bedingt durch ihre Lage im prognathen Kopf der Larve sind sie nicht direkt an der Nahrungsbeschaffung beteiligt. Von der Form sind linke und rechte Mandibel ähnlich gestaltet mit je zwei Incisivi und einer Prostheka, wobei die Prostheka die Incisivi in ihrer Grösse übertrifft. Die Aufgabe der Mandibeln besteht aus dem Abpressen von Wasser und dem Verdichten der Nahrung durch Zusammendrücken der Molarflächen. Abb. 25 zeigt die Lage der Molarflächen der beiden Mandibeln in zusammengepresstem Zustand zueinander. Die Molarflächen werden aus Lamellen gebildet, die bei Aufsicht eine rillenförmige, perforierte Struktur aufweisen (Abb. 24, 26).

Labrum - Das Labrum bildet die frontale Abdichtung des Mundraumes, so wie der Kopfschild von dorsal und die Labialplatte von ventral den Mundraum abdichten. Eine starke Behaarung mindert zusätzlich die am Mundraum frontal auftreffende Strömung. Auf der caudalen Seite befinden sich drei Borstenfelder: Je eines

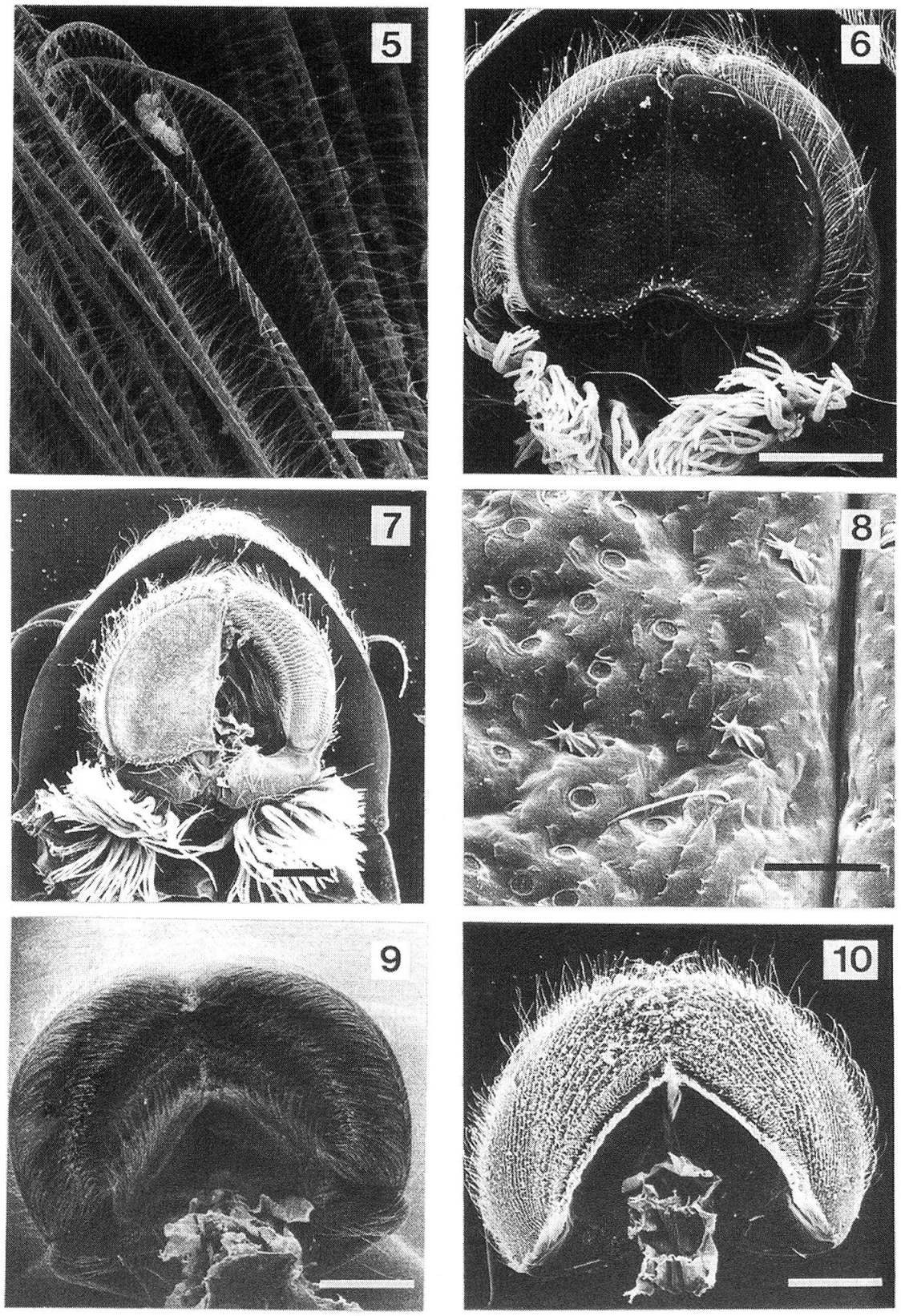


Abb. 5-10: *Oligoneuriella rhenana*. 5: Filtriersetae der Prothoraxbeine, 6: Kopf von ventral, 7: Kopf von ventral, Hälfte der Labialplatte entfernt, 8: Setae der Ventralseite der Labialplatte in der Nähe des medianen Spaltes, 9: Labium von ventral (Glossae und Labialpalpen gut zu erkennen), 10: Labialplatte von dorsal, Glossae und Palpen entfernt (Massstab Abb. 5, 8: 25µm, Abb. 6, 7, 9, 10: 500µm).

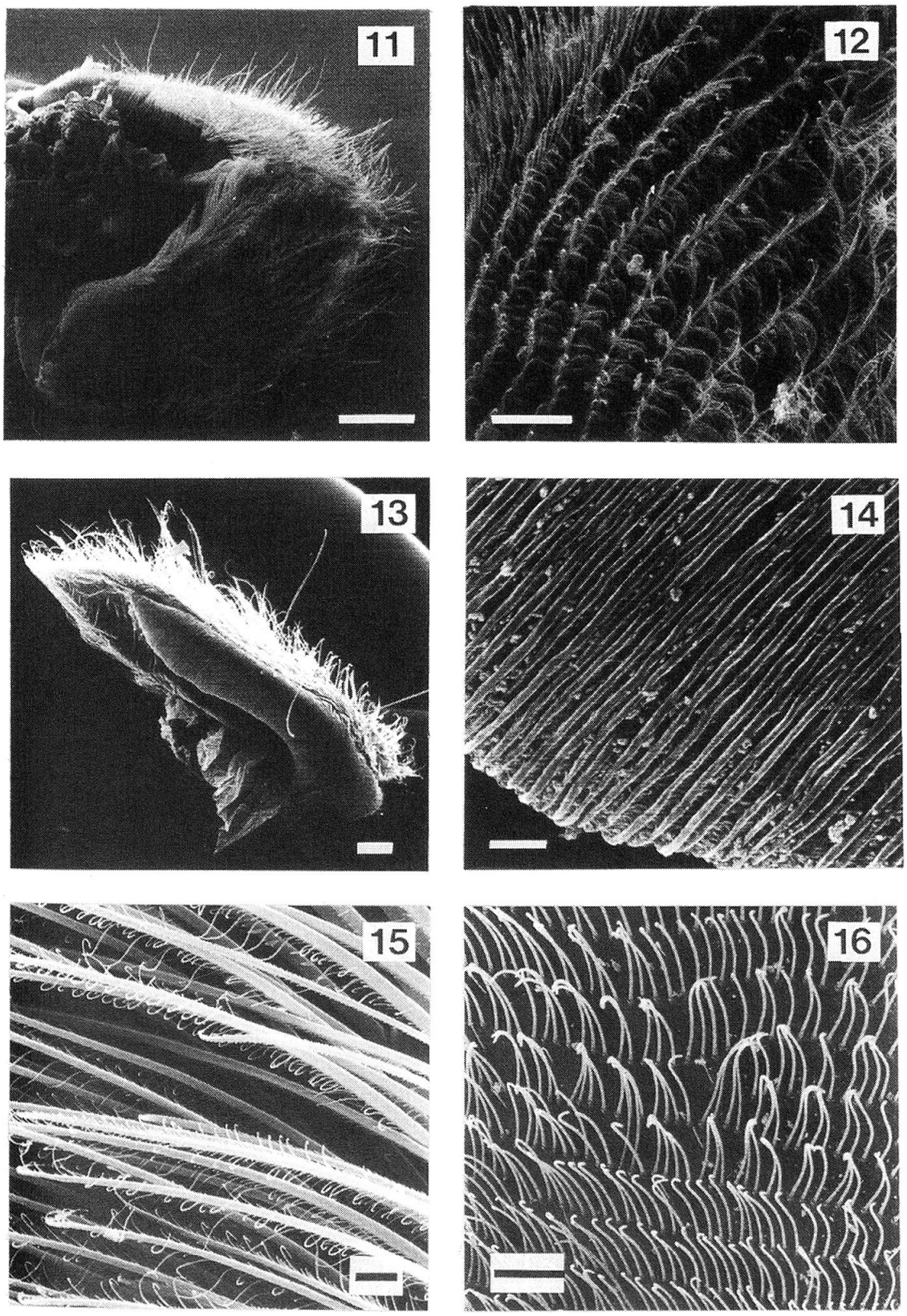
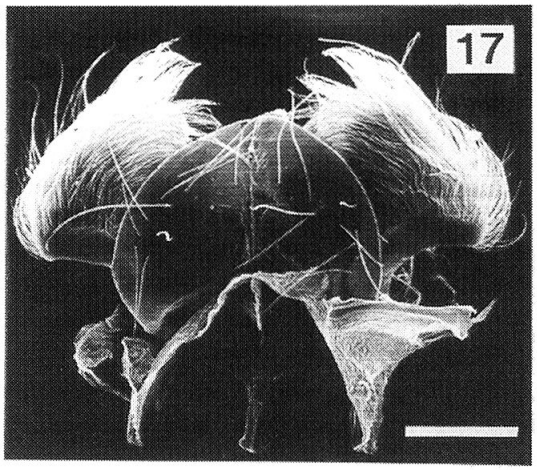
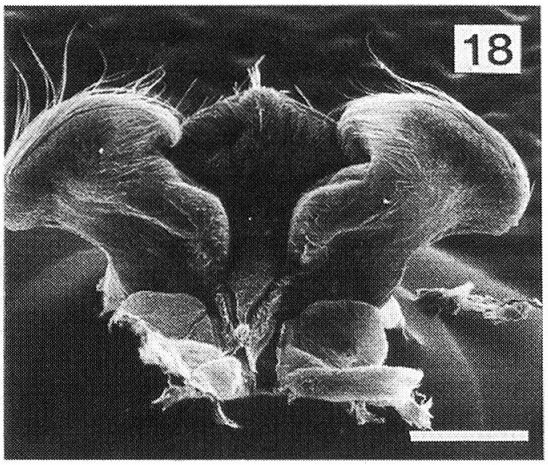
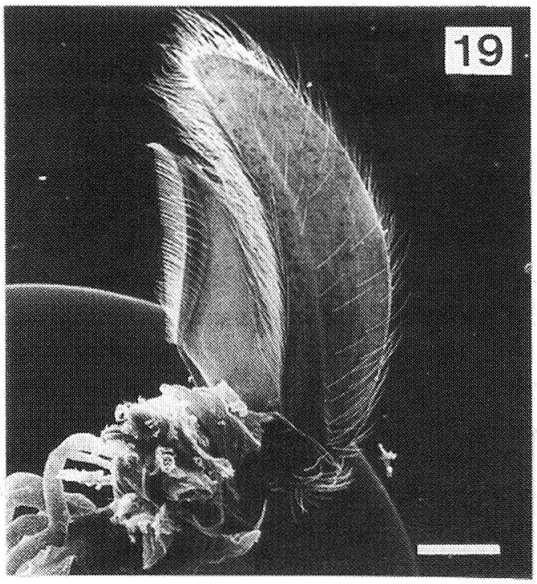
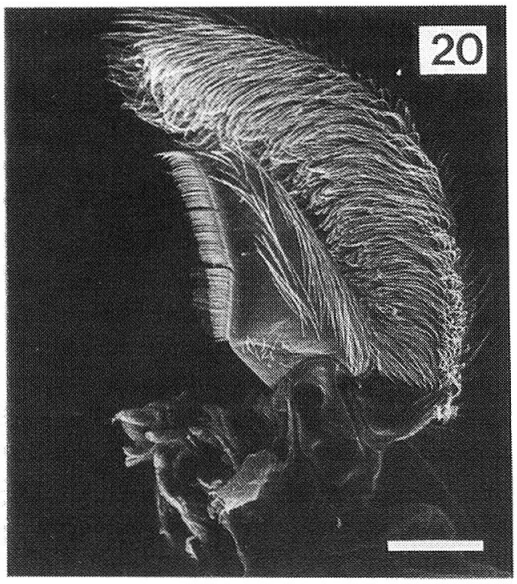


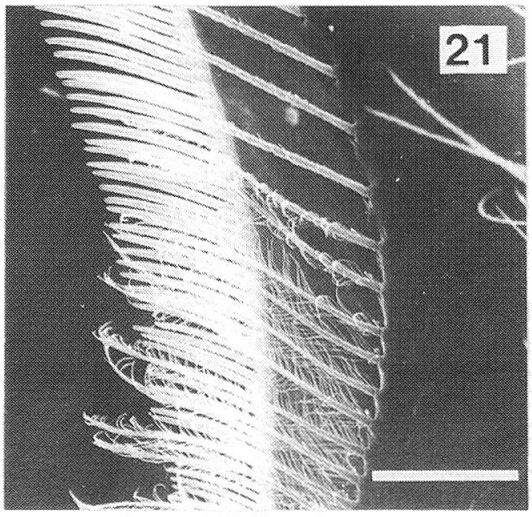
Abb. 11-16: Labium von *Oligoneuriella rhenana*. 11: Labialplatte von dorsal, Glossae und Palpen entfernt, 12: Setaereihen auf der Dorsalseite der Labialplatte, 13: Glossa, ventrale Ansicht, 14: "Vorhang"-Struktur aus 13, 15: Setae der Dorsalseite des Labialpalpus, 16: Setae der Ventralseite des Labialpalpus(Massstab Abb. 11: 250µm, Abb. 12, 13, 16: 50µm, Abb. 14, 15: 5µm).











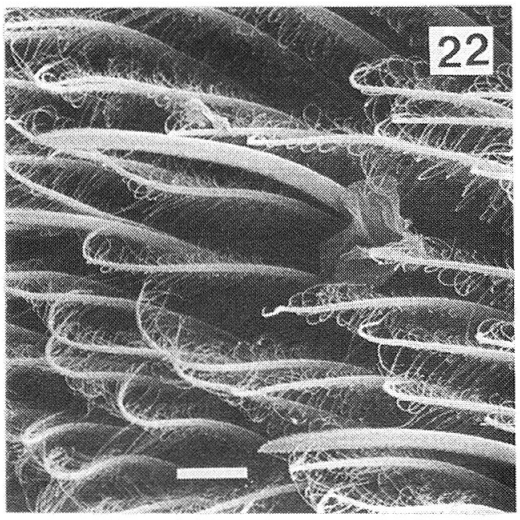
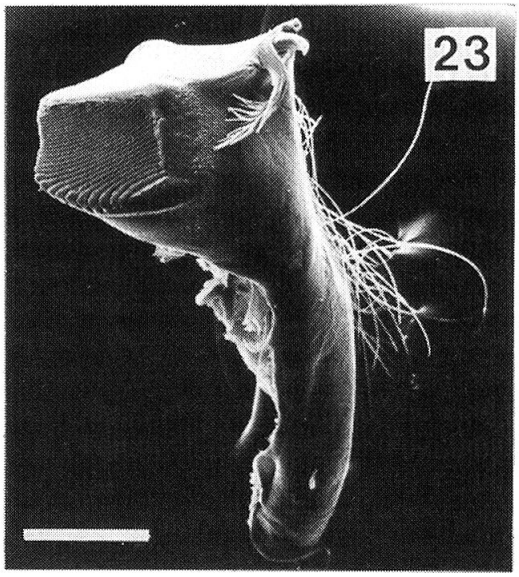
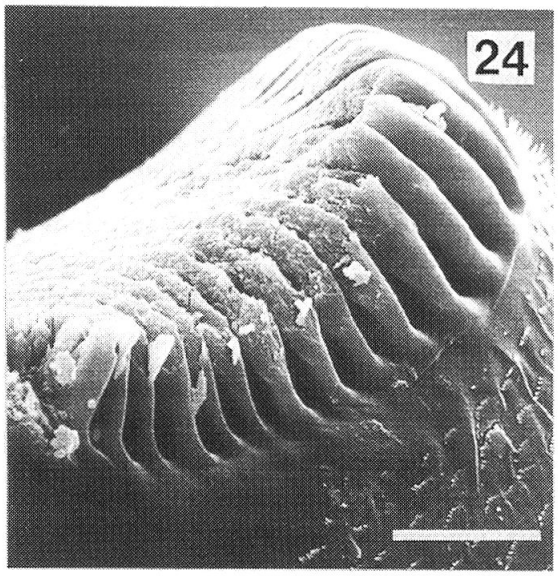
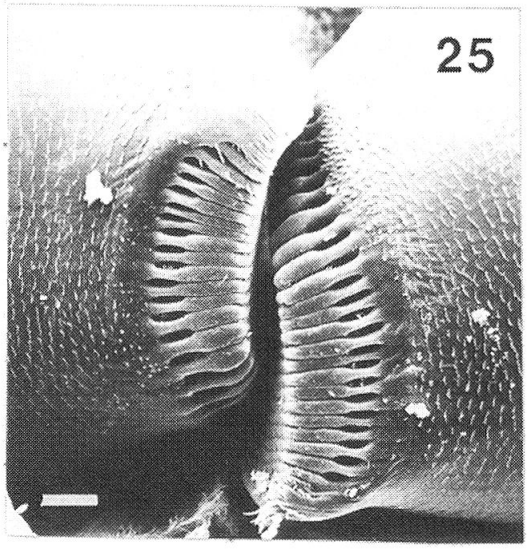
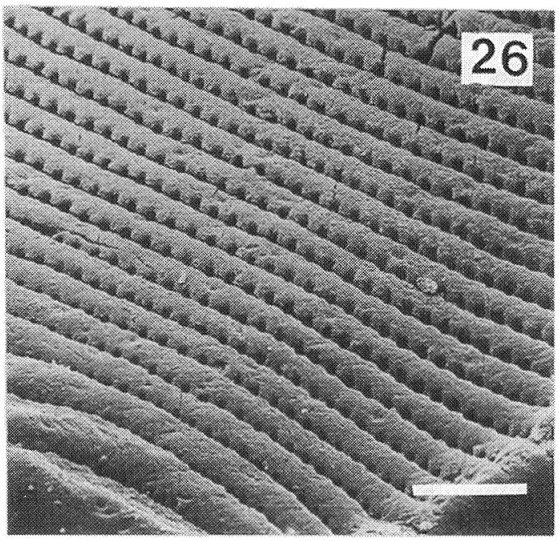


Abb. 17-22: Hypopharynx und Maxille von *Oligoneuriella rhenana*. 17: Hypopharynx, ventrale Ansicht, 18: Hypopharynx, dorsale Ansicht, 19: Maxille, dorsale Ansicht, 20: Maxille, ventrale Ansicht, 21: Setaereihen an der medianen Kante der Galea-Lacinia der Maxille, 22: Setae der Ventralseite des Maxillarpalpus (Massstab Abb. 17-20: 250µm, Abb. 21, 22: 25µm).









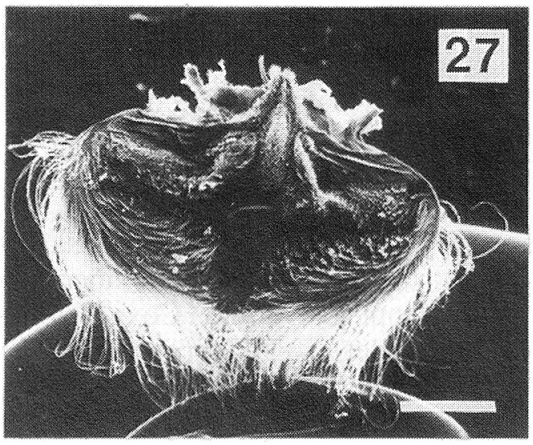


Abb. 23-27: Mandibel und Labrum von *Oligoneuriella rhenana*. 23: linke Mandibel, 24: Lamellen der Molarflächen der Mandibel, 25: laterale Ansicht der Molaren von linker und rechter Mandibel, geschlossener Zustand, 26: Aufsicht auf Molarfläche der Mandibel, 27: Labrum, caudale Seite (Masstab Abb. 23, 27: 250µm, Abb. 24-26: 25µm).

lateral sowie ein medianes Feld, beginnend etwa auf der Hälfte der vertikalen Ausdehnung des Labrums und sich bis über den unteren Rand des Labrums hin erstreckend, fast bis in den Epipharynx hinein (Abb. 27).

Nahrungsaufnahme der Larven von O. rhenana

Die im Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb der Larve stehenden Bewegungen, im speziellen die Bewegungen der Mundwerkzeuge, lassen sich in die folgenden Hauptbewegungsabläufe unterteilen:

1.- Filtrieren der Nahrung.- Die Larven sitzen unter oder zwischen Sedimentsteinen, den Kopf der Strömungsrichtung zugekehrt. Dabei nutzen sie hauptsächlich sekundäre Strömungen zwischen den Steinen, die Hauptströmung direkt über dem Sediment wird zum Filtrieren der Nahrung seltener genutzt.

In der Filtrierstellung liegt das Ende des Abdomens der Larven entweder dem Substrat an oder kann sich waagerecht zum Substrat befinden. Der Kopf wird etwa um das 1,5-2fache seiner Höhe über das Substrat gehoben und verschafft so den Prothoraxbeinen die nötige Bewegungsfreiheit zum Filtrieren (Abb. 2). Mit den beiden anderen Beinpaaren hält sich die Larve am Substrat fest. Beim Laufen wird das erste Beinpaar genau wie die anderen Beinpaare zur Fortbewegung benutzt.

Das Prothoraxbein kann als Gesamtheit sowohl eine schräg zur Körperebene (oben=Coxa, unten=Tarsus) als auch eine in der Körperebene liegende Filterfläche bilden. Zu Beginn des Auskämmzyklus befindet sich das Bein in seiner Ausgangsstellung: Tibia und Femur bilden eine Ebene mehr oder weniger parallel zur Körperebene. Dabei steht der Femur (Femurlängsachse = FLA) senkrecht zur Körperlängsachse (KLA), die Tibia bildet mit dem Femur einen Winkel von etwa 140-150°, die Tibia ist dabei nach vorne gerichtet (Abb. 28 A). Je stärker die Wasserströmung ist, desto kleiner ist der Winkel zwischen Tibia und Femur. Je grösser der Winkel zwischen Tibia und Femur wird, desto ungünstiger wird der Wirkungsgrad des Beugemuskels. Im Extremfall eines 180°-Winkels zwischen Tibia und Femur wäre die Larve bei entsprechend starker Strömung kaum mehr in der Lage, die Tibia anzuwinkeln. Als Konsequenz daraus kann sich ein Überdrehen und damit die Beschädigung des Gelenks ergeben. Bei ca. 20 cm/sec Fliessgeschwindigkeit waren die Tiere gestört, bei > 35 cm/sec stellten sie das Filtrieren ein.

Da die Borsten der Tibia am distalen Ende kürzer sind als die Borsten am basalen Ende ergibt sich bei angewinkelter Tibia (140°-150°) eine senkrecht zur Strömung stehende Borstenlinie. Im Normalfall sind die Setae an Tibia und Femur in der Strömung in V-Form aufgestellt. Benachbarte Borsten stehen parallel und hängen nicht zusammen (Abb. 28 A).

2.- Auskämmen der Nahrung.- Zu Beginn der Auskämmbewegung wird die Tibia im Gelenk Tibia-Femur zum Kopf hin bis auf einen Winkel zwischen Femur und Tibia von etwa 70° eingeklappt. Der Winkel Coxa-Femur bleibt vorerst bei 90°, die vorher aufgestellten Borsten der Tibia klappen an die Tibia heran, die Tarsalklaue nach aussen gerichtet (Abb. 28 B). Mit Erreichen des 70°-Winkels bewegt sich auch der Femur in seinem Coxagelenk nach vorne bis zu einem Winkel von 70-75° zwischen FLA-KLA. Dadurch wird der Tarsus bis zur Mitte des vorderen Kopfschildrandes geschoben, der Hauptteil der Tibia kommt unter den Kopfschild zu liegen. Die Borsten der Tibia erreichen aber nicht die Mundwerkzeuge. Die Femurborsten stehen noch teilweise aufgerichtet. Der Femur bewegt sich über den

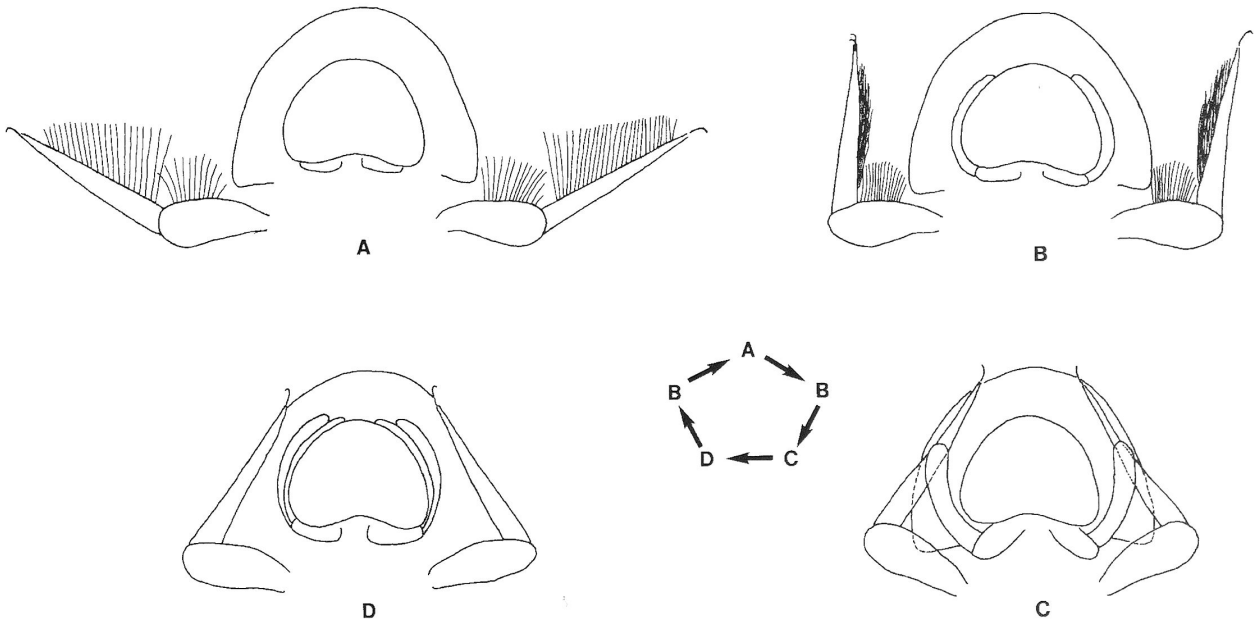


Abb. 28: Hauptphasen des Filtrierens bei *Oligoneuriella rhenana* in ventraler Ansicht. A: Beinstellung während des Filtrierens, B: Einklappen der Prothoraxbeine, C: Labialpalpen ausgeklappt (Maxillarpalpen von Beinen und Labialpalpen verdeckt), Prothoraxbeine eingeklappt, Prothoraxbeinsetae liegen zwischen Labial- und Maxillarpalpus, D: Palpen nahezu ganz eingeklappt, Prothoraxbeine in Bewegung zur Ausgangsstellung. A-B-C-D-B-A...: Reihenfolge des Bewegungsablaufs.

70-75° Winkel weiter nach vorne bis zu einem Winkel von ca. 50-60° zwischen KLA und FLA. Gleichzeitig vergrössert sich der Winkel Femur-Tibia wieder auf ca. 80° und die Maxillar- und Labialpalpen werden ausgeklappt. Dazu werden die Palpen in ihrem Basalgelenk caudad bewegt, daraus resultiert die Bewegung der distalen Palpenglieder lateral zum Kopfschildrand. Geringfügig bewegen sich auch noch die distalen Palpenlieder nach aussen, beim Maxillarpalpus weiter als beim Labialpalpus. Die Hauptausklappbewegung erfolgt aber aus der caudad gerichteten Bewegung der Basalglieder. Der Labialpalpus macht zusätzlich zu seiner Auswärtsbewegung eine Bewegung nach ventral, klappt also aus der Ebene, die durch die Labial- bzw. Maxillarpalpen in Ruhestellung parallel zur Körperebene gebildet wird, heraus. Der Maxillarpalpus bewegt sich nur in der Ebene seiner Ruhestellung, dabei wird er lateral weiter auswärts geschwenkt als der Labialpalpus. Durch diese Bewegung des Labialpalpus aus der Mundwerkzeugebene heraus entsteht ein Spalt, in den die Setae der Beine gelegt werden.

In diesem Moment des Bewegungsablaufs haben die Prothoraxbeine die maximale Einwärtsstellung und die Palpen die maximale Auswärtsstellung erreicht. Damit kommt das Reusenfeld der Tibia zwischen die beiden Palpen, unter dem Kopfschild, zu liegen und wird ventral von den Setae der Dorsalseite des Labialpalpus und dorsal von den Setae der Ventralseite des Maxillarpalpus ausgekämmt (Abb. 28 C).

In der folgenden Phase bewegt sich das Prothoraxbein im Gelenk Femur-Coxa wieder zurück, die Palpen beginnen mit der Einwärtsbewegung. Dabei kämmt der basale Teil der Palpen die Femurborsten und der distale Teil die näher zum Femur stehenden Tibiaborsten aus. Im Verlauf der Bewegung geht der Femur zurück, die Palpen bewegen sich in ihre Ausgangsstellung und kämmen dabei die restlichen Tibiaborsten aus. Der Femur schwingt zu seiner Ausgangsstellung (FLA-KLA=90°) zurück. Bei dieser Bewegung bleibt der Tarsus zunächst noch unter dem Kopfschildrand (Abb. 28 D). Daraus ergibt sich, dass der Winkel zwischen Tibia und Femur von 80° auf ca. 70° verringert wird. Mit dem Erreichen des 90°-Winkels des Femurs schwingt dann auch die Tibia auswärts (Abb. 28 B).

Die Setae des Femurs stellen sich während der Auswärtsbewegung des Femurs wieder auf. Die Borsten der Tibia stellen sich erst wieder auf, wenn die Ausgangsstellung erreicht ist, also der Winkel zwischen Tibia und Femur etwa 140° beträgt (Abb. 28 A). Im Bereich der Reusenstrukturen an Femur und Tibia gibt es keine "toten" Bereiche, alle Filterstrukturen werden ausgekämmt.

In der Regel filtrieren die Larven mit beiden Prothoraxbeinen gleichzeitig, meistens werden auch beide Beine mehr oder weniger gleichzeitig ausgekämmt. Seltener kommt vor, dass Larven von beiden ausgestreckten Prothoraxbeinen nur eines auskämmen, oder dass nur ein Bein in die Strömung zum Filtrieren gebracht wird. Die Beine werden nicht automatisch eingeklappt, wenn ein Partikel sich in der Reuse fängt, es handelt sich vielmehr um eine stereotype Bewegung, die im Rhytmus von durchschnittlich 4-10 sec. erfolgt. Beim Einleiten von Algen in die Strömung der Kammer reagieren die Larven eher mit dem Einstellen der Filtriertätigkeit, als dass sie schneller filtrieren.

Das beschriebene Filtrieren von Partikeln aus der Wasserströmung ist die einzige bei *O. rhenana* beobachtete Methode, Nahrung aufzunehmen.

Reinigungsbewegungen - Auf etwa 30-40 Filterbewegungen erfolgt eine Reinigungsbewegung. Dazu wird das erste Beinpaar zunächst im Femur-Tibia-Gelenk, dann im Femur-Coxa-Gelenk zum Kopf hin eingeklappt, verlässt dabei jedoch die

Ebene der Mundwerkzeuge durch eine gleichzeitige Aufwärtsbewegung im Coxa-Femur-Gelenk. Der Tarsus bzw. die Tibia liegt jetzt mit ihrer Spitze auf der Hälfte der Strecke Kopfschildrand-Auge. In diese Reinigungsbewegung können auch die Antennen mit einbezogen werden. Dazu werden diese mehr oder weniger parallel zur Körperlängsachse nach vorne bewegt und anschliessend von den Setae der über die Antennen hinaus gehobenen Tibia ausgekämmt. Das Bein wird im Coxa-Femur-Gelenk im folgenden Bewegungsablauf nach vorne und gleichzeitig nach unten geschwenkt. Mit der folgenden Rück-Abwärtsbewegung der Beine auf die Ebene der Mundwerkzeuge und der damit verbundenen Ausbürstung des Kopfborstenfeldes klappen die Palpen aus und kämmen die nun zwischen Maxillar- und Labialpalpus liegenden Setae der Prothoraxbeine aus. Damit ist die Reinigungsbewegung beendet und die Larve bringt die Prothoraxbeine wieder in Filtrierstellung.

Statt dieser Reinigungsbewegung gibt es auch eine Vor- und Zurückbewegung des Prothoraxbeinpaares auf der Höhe der Mundwerkzeuge. Dazu klappen zunächst die Beine im Tibia-Femur-Gelenk an die Mundwerkzeuge heran. Dann bewegt sich der Femur im Femur-Coxa-Gelenk auf der Ebene der Mundwerkzeuge nach vorne, bis sich die Tarsen vorn fast berühren. Mit Abschluss der Rückwärtsbewegung werden die Beine dann in die normale Filtrierstellung gebracht. Direkt an dieses Ausklappen in die Filtrierstellung kann sich ein Auskämmen wie beim Filtrierzyklus anschliessen.

3.- Transport der Nahrung.- Während des Filtrierens bewegt die Larve die Labialplatte in einer oszillierenden Rotationsschwingung mit Bewegungszentrum am Ansatz der Labialplatte am Hypopharynx. Die Bewegung beginnt mit dem Ausklappen des einen Labialpalpus, z.B. des linken. Mit der caudad gerichteten Bewegung des basalen Labialpalpusgliedes schiebt sich das distale Glied um die Hälfte seiner Breite seitlich unter der Labialplatte hervor, gleichzeitig bewegt sich die Labialplatte im Paraglossae-Praementumgelenk nach rechts (Abb. 29 A). Die Bewegung erfolgt nun in umgekehrter Richtung: das basale Glied des linken Palpus schiebt sich nach vorne, zeitlich leicht verzögert bewegt sich der rechte Palpus in der beschriebenen Weise nach hinten bzw. aussen, die Labialplatte klappt nach links (Abb. 29 B). Bis hierhin hat die Bewegung 0,16 sec gedauert. Dabei sind die Maxillarpalpen nicht beteiligt, sie bleiben in ihrer "Ruheposition". Die beschriebene Bewegung wird kontinuierlich durchgeführt, nur durch das Auskämmen der Beine, durch Reinigungsbewegungen und durch das Ausfahren der Palpen (s.u.) unterbrochen. Hauptsächlich findet sich diese Bewegung bei filtrierenden Larven, manchmal aber auch bei zur Zeit nicht filtrierenden Larven, ist dort aber häufiger von Stillstand unterbrochen.

Während der oben beschriebenen Bewegung können entweder die Maxillarpalpen allein oder gemeinsam mit den Labialpalpen von Zeit zu Zeit ausgefahren werden. Die Bewegung erfolgt aus der Pendelbewegung des Labiums heraus. Die Palpen hören mit ihrer alternierenden Bewegung auf, die Labialplatte bleibt in einer Ruheposition, weder nach rechts noch nach links geneigt. Die basalen Glieder der Palpen werden in ihrem Praementumgelenk caudad, der Maxillarpalpus zusätzlich im zwischen den Gliedern gelegenen Gelenk etwas nach aussen bewegt. Dadurch gelangen die Palpen bis auf das Doppelte ihrer Breite unter der Labialplatte hervor. Der Maxillarpalpus wird dabei weiter nach aussen geführt als der Labialpalpus. In einem durchgehenden Bewegungszyklus wird das basale Glied von der äussersten caudalen Stellung so weit nach vorne geschoben, dass die Spitzen der Maxillarpalpen am vorderen Rand der Labialplatte unter dieser hervorschauen. Dann

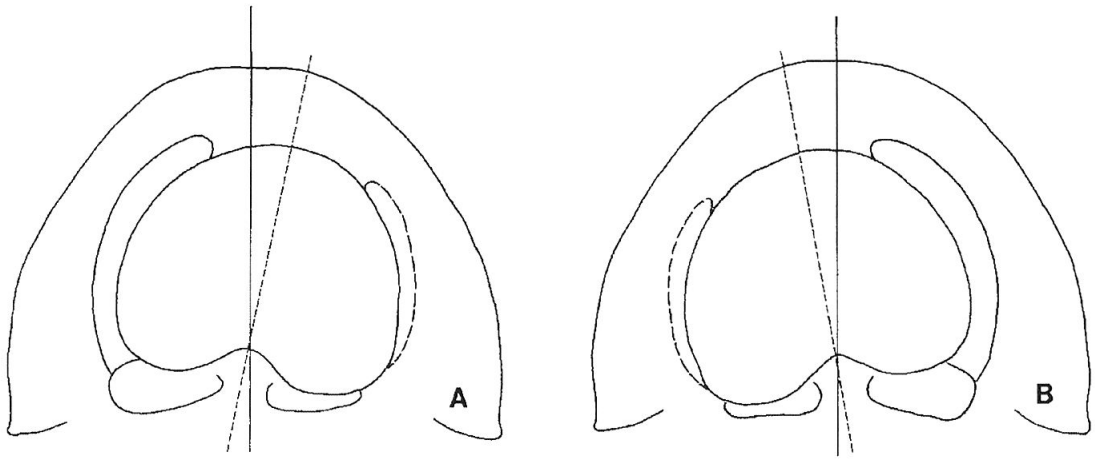


Abb. 29: Oszillierende Pendelbewegung des Labiums zum Nahrungstransport bei *Oligoneuriella rhenana*, ventrale Ansicht. A: linker Labialpalpus ausgeklappt, Labialplatte nach rechts geneigt, Maxillarpalpus rechts andeutungsweise zu sehen, B: rechter Labialpalpus ausgeklappt, Labialplatte nach links geneigt, Maxillarpalpus links andeutungsweise zu sehen.

wird das basale Glied des Palpus wieder bis auf die normale Stellung zurückgeschwungen. An dieser Vor- und Zurückbewegung ist auch die Galea-Lacina der Maxille beteiligt, nicht nur der Palpus führt diese Bewegung durch, die ganze Maxille bewegt sich dabei. Nachdem die Palpen wieder unter der Labialplatte verschwunden sind, setzt die Larve die oben beschriebenen pendelnden Bewegungen fort.

DISKUSSION

Beeinflussung der Larven durch die Beobachtung

Bei der Beobachtung von Larven im Labor müssen die durch den Versuchsaufbau bedingten künstlichen Verhältnisse berücksichtigt werden. Die Larven von *Oligoneuriella rhenana* sind Larven schnell fliessender, sauerstoffreicher Gewässer. Um diesen Habitatansprüchen gerecht zu werden, wurden die Larven in einer Fliesswasserrinne beobachtet, die den Gegebenheiten in der Sense entsprach. Die Larven nahmen Nahrung auf und häuteten sich normal, es kann also von naturnahen Bedingungen ausgegangen werden.

Die dorso-ventrale Bewegungsfreiheit in der Beobachtungskammer für Videoaufnahmen war eingeschränkt, da die Decke der Kammer nur ca. 5mm vom Boden entfernt war. Die frisch eingesetzten Larven waren zunächst sehr unruhig, nach etwa 15 Minuten beruhigten sie sich und begannen mit dem Filtrieren. Die dabei beobachteten Bewegungen stimmten mit den Bewegungen aus der Fliesswasserrinne überein. Daraus lässt sich schliessen, dass die Bewegungen der Mundwerkzeuge und der Beine bei der Filtration den Nahrungsaufnahmebewegungen von Larven im Gewässer entsprechen.

Die für die Beobachtung und vor allem für die Videoaufnahmen notwendige starke Beleuchtung (150 Watt Kaltlicht) wirkte auf die Larven nicht irritierend. Die Bewegungen der Mundwerkzeuge blieben bei verschiedenen Beleuchtungen (LED, Infrarotlicht, Weisslicht) unverändert. Diese Beobachtung stimmt mit Beobachtungen von McShaffrey & McCafferty (1986, 1988) überein. Gestört wurden die Lar-

ven durch plötzliche Bewegungen der Lichtleiter oder der Kamera. Sie zuckten bei der plötzlichen Bewegung zusammen und hörten auf zu filtrieren. Nach ein bis zwei Minuten begannen sie wieder mit der Filtration.

Funktion der Labialplatte

Ein zentrales Problem bei der Nahrungsaufnahme im fliessenden Wasser stellt die Abschirmung der praeoralen Höhle gegen die Strömung dar (ARENS, 1989). Die Kopfkapsel von *Oligoneuriella rhenana* bildet eine Art Glocke, in der die Mundwerkzeuge von dorsal und teilweise von frontal vor der Strömung geschützt sind. Frontal mindern zusätzlich das Kopfborstenfeld und die ebenfalls stark behaarte frontale Seite des Labrums die auftreffende Strömung.

Da die Larven von *O. rhenana* ihren Kopf zum Filtrieren über das Substrat heben, um den Beinen genügend Freiraum für die Filtration zu geben, fällt die abschirmende Wirkung des Substrates für die praeorale Höhle fort. Anders als z. B. *Ecdyonurus* sp., *Rhithrogena* sp. (STRENGER, 1953) und *Penaphlebia* sp. (GONSER, 1990), die das Substrat als ventralen Strömungsschutz nutzen, gibt es bei *O. rhenana* eine spezielle Ausbildung des Labiums. Die Paraglossae sind hier zu einer Platte verschmolzen, die die praeorale Höhle ventral gegen die Strömung abschliesst.

Die frühere Auffassung, die Labialplatte bilde eine Saugscheibe zum Festsaugen am Substrat, um nicht von der Strömung weggespült zu werden (STEINMANN, 1919; SOWA, 1961), konnte durch Lebendbeobachtungen der Larven von *O. rhenana* widerlegt werden. Bei einer Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit in der Beobachtungskammer hielten sich die Larven einerseits nur mit den Beinen am Boden fest, obwohl die räumlichen Möglichkeiten für ein Festsaugen mit der Labialplatte gegeben gewesen wären. Andererseits heben die Larven den Kopf zum Filtrieren über das Substrat und haben somit mit der Labialplatte keinen Kontakt zum Substrat. Zudem halten sich die Larven hauptsächlich zwischen bzw. unter den Steinen des Substrats auf, wo die vorherrschende Strömungsgeschwindigkeit keine derartige Anpassung erfordert. Auch die Möglichkeit, dass sich die Larven mit einer Saugscheibe festhalten und unter dem Kopfschild mit den Mundwerkzeugstrukturen Algen abweiden, ist morphologisch nicht belegbar. Es gibt auf den Mundwerkzeugen keinerlei Anpassungen, die für eine derartige Annahme sprächen. Beobachtet werden konnte nur die filtrierende, nie aber die abweidende Nahrungsaufnahme.

Filtration der Nahrung

Da die Nahrung im Gewässer in verschiedener Art und Weise verfügbar ist, gibt es für die Aufnahme der Nahrung bei Eintagsfliegen eine Vielzahl verschiedener Strukturen. Larven von *Ecdyonurus* sp. (Heptageniidae) besitzten Borsten auf dem Labialpalpus, die von *Rhithrogena* sp. (Heptageniidae) Borsten auf dem Maxillarpalpus, um Aufwuchsalgen abkratzen zu können (STRENGER, 1953; ARENS, 1989; MCSHAFFREY & MCCAFFERTY, 1988). Larven von *Siphlonurus aestivalis* (Siphlonuridae) (SCHÖNMANN, 1981), *Ephemerella needhami* (Ephemerellidae) (MCSHAFFREY & MCCAFFERTY, 1990) und *Baetis rhodani* (Baetidae) (BROWN, 1961) nehmen Detritus mit den Spitzen ihrer orthognathen Mundwerkzeuge vom Boden auf.

Die meisten Arten der Eintagsfliegen nehmen als Larven die Nahrung direkt vom Substrat auf. Der Ernährungstypus des Filtrierers kommt eher selten vor. Vertreter von Filtrierern sind z.B. Larven von *Arthroplea congener* (Arthropleidae), die

durch aktive Bewegungen der Maxillarpalpen und sich darauf befindender Setae Partikel aus stehendem bis langsam fliessendem Wasser herausfiltriert (FROEHLICH, 1964; SOLDAN, 1979). Larven von *Povilla adusta* (Polymitarcyidae), *Palingenia longicauda* (Palingeniidae) und *Ephemera* sp. (Ephemeridae) gehören zu den in Röhren filtrierenden Eintagsfliegenlarven (HARTLAND-ROWE, 1953; PETR, 1970; STRENGER, 1970, 1975). Dazu wird mit den Kiemen ein Wasserstrom in der Röhre erzeugt und darin befindliche Partikel mit sich auf den Beinen oder den Mundwerkzeugen befindenden Setae herausfiltriert. Einen speziellen Typus von Filtrierern stellt *Ametropus navei* (Ametropodidae) dar, deren Larven Wirbel produzieren, bei denen durch Zentrifugalkraft Partikel in den äusseren Wirbelbereich gelangen und dort von den Larven abfiltriert werden (SOLUK & CRAIG, 1988).

Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Larven von *O. rhenana* nehmen Nahrungspartikel durch passive Filtration aus der Strömung auf. Dabei nutzen die Larven Setae auf Femur und Tibia der Prothoraxbeine als Filter. Die Aufnahme der Nahrung erfolgt ausschliesslich über Filtration. Bei der beobachteten Stellung der Larven während des Filtrierens zum Substrat hin und der morphologischen Besonderheit der Labialplatte ist eine weidende Nahrungsaufnahme nicht möglich. Funktionell wäre der Einsatz der Beine zum Zusammenschieben von lockerer POM (Particulate Organic Matter) o. ä. zwar möglich, dieses konnte aber nicht beobachtet werden. *Ecdyonurus* sp. oder *Ephemerella ignita* bewegen sich bei der Nahrungsaufnahme fort, um genügend Nahrung aufnehmen zu können. Trotz genügend Aufwuchs und Detritus in der Versuchsanlage konnte bei *O. rhenana* keine Ortsveränderung zu diesem Zweck beobachtet werden. Die Larven sassen filtrierend über längere Zeiten an ein und derselben Stelle. Die Filtration erfolgt ausschliesslich mit den Vorderbeinen, andere Filterstrukturen werden nicht eingesetzt. Die Setae an Labrum und vorderem Kopfschildrand könnten theoretisch zwar ebenfalls als Filter für Nahrung dienen, sie wurden aber, verglichen mit den Beinfiltern, äusserst selten ausgekämmt. Daraus lässt sich folgern, dass diese Setaefelder bei der Filtration von Larven keine Rolle spielen. Der bei den Larven beobachtete stereotype Filtrierrhythmus von 4-10 Sekunden pro Filterexposition lässt darauf schliessen, dass die Larven nicht zwischen verwertbaren Nahrungspartikeln und Sediment unterscheiden. Die beobachtete Einstellung des Filtrierens bei einer grossen Partikeldichte könnte als Schutzmassnahme der Larve vor einer möglichen Beschädigung der Filterflächen durch hohe Sedimentkonzentrationen in der Wasserströmung interpretiert werden.

Ob die in Abb. 8 gezeigten Strukturen eine Sinnesfunktion haben, und ob diese vielleicht im Zusammenhang mit der Wahrnehmung der Partikeldichte im Wasser stehen, ist noch zu klären.

Transport der Nahrung

Der Transport der Nahrungspartikel ist nicht direkt beobachtbar. Die Bewegungen der Mundwerkzeuge dienen aber der Nahrungsaufnahme bzw. dem Nahrungstransport. Am Transport sind im inneren der praeoralen Höhle hauptsächlich die Galeae-Laciniae der Maxillen, der Hypopharynx und die Molarflächen der Mandibeln beteiligt. Die Bewegungen dieser Mundwerkzeugteile sind bei *O. rhenana* durch die ventrale Labialplatte verdeckt. Ihre Bewegungen wurden aus den Bewegungen der sichtbaren Mundwerkzeugteile rekonstruiert. Diese inneren Mundwerkzeugteile sind bei den meisten Eintagsfliegenlarven ähnlich ausgebildet, da die zu transportierende Nahrung in der Regel in Form von kleinen Partikeln vorliegt.

Daraus lässt sich schliessen, dass auch die Funktion und damit die Bewegungen dieser Mundwerkzeugteile bei verschiedenen Arten von Eintagsfliegenlarven ähnlich sind. Dies steht in Übereinstimmung mit Untersuchungen von STRENGER (1979) und ARENS (1989).

Im ersten Schritt der Nahrungsaufnahme werden mit Hilfe der Setae auf Femur und Tibia Nahrungspartikel aus der Strömung herausfiltriert. In regelmässigen Abständen klappen die Beine ein, die Setae von Femur und Tibia werden zwischen Maxillar- und Labialpalpus gelegt und von diesen ausgekämmt (beschrieben unter 1). Die Maxillarpalpen (auf der Ventralseite) und die Labialpalpen (auf der Dorsalseite) tragen lange, zur medianen Linie der Mundwerkzeuge gerichtete Setae. Bei der Auskämmbewegung bewegen sie sich in Richtung der medianen Linie der Mundwerkzeuge, die Setae der Prothoraxbeine dagegen nach aussen: Die Fiedern der Palpensetae stellen sich auf, die Setae der Beine fahren "gegen den Strich" hindurch und die Nahrungspartikel bleiben so in den Setae der Palpen hängen. Anschliessend an diese erste Phase der Nahrungsaufnahme erfolgt der Weitertransport der Nahrungspartikel in das Innere des Mundraumes. In dieser zweiten Phase erfolgen Pendelbewegungen der Labialpalpen und der Labialplatte (beschrieben unter 2). Partikel, die sich in den Setae der Palpen befinden, werden durch die Bewegungen der Palpen und der Platte weiter nach innen transportiert. Bei dieser Bewegung bleiben die Maxillarpalpen mehr oder weniger in ihrer Grundstellung, die Labialpalpen bewegen sich lateral ein- und auswärts: bei der Einwärtsbewegung der Labialpalpen bürsten die nach innen gerichteten Setae über die gleichfalls nach innen gerichteten Setae der Maxillarpalpen. Dadurch stellen sich die Fiederborsten der Labialpalpensetae auf und fahren durch die angelegten Fiederborsten der Maxillarpalpen und schieben Material nach innen beziehungsweise übernehmen Material von den Maxillarpalpen. Bei der Auswärtsbewegung liegen die Fiedern der Labialpalpensetae diesen an, die der Maxillarpalpen werden aufgestellt und schieben die Partikel weiter nach innen. Durch wechselweises "gegen den Strich"-bürsten werden so Nahrungspartikel in Reichweite der Galeae-Laciniae der Maxillen transportiert. Durch ihre Bewegungungen (beschrieben unter 3) werden Partikel durch die Kammborsten der Galeae-Laciniae der Maxillen von den dorsalen Seiten der Glossae und der Labialpalpen auf das Borstenfeld der Dorsalseite der Lingua transportiert. Von dort aus gelangen sie über die weiterschiebende Wirkung nachrückender Nahrungspartikel und dem Einfluss der Galeae-Lacinae und der Prostheken der Mandibeln in die Nähe des Endbürstchens der Lingua des Hypopharynx, von wo aus die Nahrungspartikel von den Molarflächen abgenommen und komprimiert werden und schlussendlich zum Oesophagus gelangen.

Die Nahrungspartikel, die nicht direkt von den Galeae-Laciniae weitertransportiert werden können und sich in der praeoralen Höhle befinden, werden durch die Behaarung der Doralseite der Labialplatte daran gehindert, wieder ins Wasser zu gelangen. Die Ventralseite der Labialpalpen und die Dorsalseite der Labialplatte bewegen dann diese Nahrungspartikel durch die oszilierende Rotationsbewegung, wie unter 3 beschrieben, ins Innere der praeoralen Höhle. Dabei fahren die Setaereihen der ventralen Seite des Labialpalpus durch die Borstenreihen auf der dorsalen Seite der Labialplatte und schieben die Nahrung unter anderem auf die Glossae und an die Stellen, die auf dem Palpus von der Galea-Lacinia der Maxille erreicht werden können. Die Glossae sind ebenfalls mit fiedrigen Setae besetzt. Von da aus kann die Nahrung wieder von den Kammborsten der Galeae-Lacinae ausgekämmt und auf den Hypopharynx transportiert werden. Die Nahrungspartikel gelangen dann, wie oben beschrieben, zum Oesophagus.

Änderungen der Nahrung und des Ernährungstyps

Larven können ihre Nahrung und ihre Nahrungsaufnahmemethoden im Laufe der larvalen Entwicklung ändern. Frühe Larvenstadien von *Isonychia sicca* (Oligoneuriidae) (GRANT & STEWART, 1980) z.B. nehmen Nahrung als Weidegänger vom Boden auf, während sich ältere Larvenstadien als Filtrierer ernähren. In den beobachteten Larvenstadien von *O. rhenana* wurde nur die Ernährungsweise des Filtrierens festgestellt. Aufwuchs-Algen und Detritus waren in der Rinne reichlich vorhanden, wurden von den Larven aber nie konsumiert. Während *Stenacron interpunctatum* (MCSHAFFREY & MCCAFFERTY, 1986) je nach Nahrungsangebot zwischen Detritusfresser und Filtrierer wechselt, stellt *O. rhenana* den reinen Typ des Filtrierers dar. Ob im Laufe der Larvalentwicklung ein Wandel im Ernährungstypus eintritt, wie bei *Isonychia sicca* vom Weidegänger zum Filtrierer, muss zunächst unbeantwortet bleiben, da die ersten Larvenstadien von *O. rhenana* nicht beobachtet werden konnten.

Bei ersten Larvenstadien sind die Setae der Prothoraxbeine schon ausgebildet, ebenso die Labialplatte (GRANDI, 1947). Während jedoch bei älteren Larven die Labialplatte die Palpen bedeckt, von der Grösse also das dominierende Mundwerkzeug darstellt, sind bei ersten Larvenstadien die Labialpalpen grösser als die Labialplatte ausgebildet. Strukturell besteht zwischen grossen und kleinsten Larven also ein Unterschied, ob ein solcher auch für die Ernährungsweise zutrifft, muss noch geklärt werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Nahrungsaufnahmemechanismus der Larven von *Oligoneuriella rhenana* (Oligoneuriidae) wurde mit Hilfe einer Videokamera und drei verschiedener optischer Abbildungseinrichtungen untersucht. Die Larven nehmen Nahrung als passive Filtrierer aus der Gewässerströmung auf. Die Ausbildung des Labiums in Form einer Platte aus den verschmolzenen Paraglossae und der Kopfschild in Form einer Glocke fungieren als Strömungsschutz bei der Filtration, da der Kopf über das Substrat gehoben wird. Zur Filtration orientieren sich die Larven gegen die Strömung, die Prothoraxbeine werden lateral ausgestreckt. Setae auf der Tibia und dem Femur der Prothoraxbeine bilden eine V-förmige Filterstruktur, in der sich suspendierte Partikel fangen. Die Prothoraxbeine werden ein-, die Labial- und Maxillarpalpen ausgeklappt. Die Setae können dadurch zwischen die Palpen gelegt und bei der Auswärtsbewegung der Beine und der Einwärtsbewegung der Palpen von den Setae der Palpen ausgekämmt werden. Die so erhaltene Nahrung wird über eine oszillierende Rotationsbewegung der Labialplatte und der Labialpalpen und über korrespondierende Borstenfelder weiter zum Oesophagus transportiert. Die Filterstrukturen werden stereotyp im Abstand von 4-10 Sekunden eingeklappt.

VERDANKUNG

Wir möchten uns bei Prof. J. SCHWOERBEL (Konstanz) für die Bereitstellung der Fliesswasserrinne bedanken. Unser Dank gilt ebenfalls Prof. G. LAMPEL (Fribourg) und Prof. W. SAUTER (Zürich) für ihr stetes Interesse an der Arbeit. Dr. M. MÜLLER und Dr. R. HERMANN von der Elektronenmikroskopischen Abteilung am Zellbiologischen Institut der ETH Zürich danken wir für die Einführung in die Elektronenmikroskopie und der Überlassung der Infrastruktur. Dr. P. LANDOLT (Fribourg) sei gedankt für Anregungen und Diskussionen während der Arbeit. Den Herren H. GACHOUD, R. MACHEREL (Freiburg) sowie A. SULGER und J. GANS THOMSEN (Konstanz) danken wir für ihre technische Hilfe. Diese Studie wurde durch den Schweizerischen Nationalfonds (Projektnr. 31-26827.89) unterstützt.

LITERATUR

ARENS, W. 1989. Comparative functional morphology of the mouthparts of stream animals feeding on epilithic algae. *Arch. Hydrobiol.Suppl. 83 (3):* 253-354.

BROWN, D. S. 1961. The morphology and functioning of the mouthparts of *Cloeon dipterum* and *Baetis rhodani* PICTET (Insecta: Ephemeroptera). *Proc. Zool. Soc. Lond. 136:* 147-176.

FROEHLICH, C. G. 1964. The feeding apparatus of the nymph of *Arthroplea congener* BENGTSSON. *Opuscula Entomologica 29:* 188-208.

GONSER, T. 1990. Beiträge zur Biologie südneotropischer Ephemeropteren. *Dissertation, Univ. Freiburg/Brsg., 224 pp.*

GRANDI, M. 1947. Contributi allo studio degli efemeroidei italiani 9. *Oligoneuriella rhenana* IMH. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna 16:* 176-218.

GRANT, P. M. & STEWART, K. W. 1980. The life history of *Isonychia sicca* (Ephem.: Oligoneuriidae) in an intermittent stream in North Central Texas. *Ann. Entomol. Soc. Am. 73:* 747-755.

HARTLAND-ROWE, R. 1953. Feeding mechanism of an ephemeropteran nymph. *Nature 172:* 1109-1110.

HEFTI , D. & TOMKA, I. 1991. Mayfly communities in a prealpine stream system of Switzerland. *Aquatic Sciences 53/1:* 20-38.

IMHOFF, L. 1852. *Oligoneuriella rhenana. Ber. Verh. Nat. Ges. Basel 10:* 177-180.

MCSHAFFREY, D. & MCCAFFERTY, W. P. 1986. Feeding behavior of *Stenacron interpunctatum* (Ephem.: Heptageniidae). *J. N. Am. Benthol. Soc. 5 (3):* 200-210.

MCSHAFFREY, D. & MCCAFFERTY, W. P. 1988. Feeding behavior of *Rhithrogena pellucida* (Ephem.: Heptageniidae). *J. N. Am. Benthol. Soc. 7 (2):* 87-99.

MCSHAFFREY, D. & MCCAFFERTY, W. P. 1990. Feeding behavior and related functional morphology of the mayfly *Ephemerella needhami* (Ephem.: Ephemerellidae). *J. Insect Behav. 3 (5):* 673-688.

MERRITT, R. W., CUMMINS, K. W. & BURTON, T. M. 1984. The role of aquatic insects in the processing and cycling of nutrients. In: RESH, V. H. & ROSENBERG, D. M. (eds.): *The ecology of aquatic insects*, pp. 134-163. Praeger, New York.

PETR, T. 1970. Macroinvertebrates of flooded trees in man-made Volta-Lake with special reference to the burrowing mayfly *Povilla adusta. Hydrobiologia 36:* 373-398.

SCHÖNMANN, H. 1981. Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Siphlonurus aestivalis* EATON und *Lepeorus goyi goyi* PETERS. *Zoologica 131 (45):* 1-51.

SOLDAN, T. 1979. Struktur und Funktion der Maxillarpalpen von *Arthroplea congener. Acta Entomol. Bohemoslov. 76:* 300-307.

SOLUK, D. A. & CRAIG, D. A. 1988. Vortex feeding from pits in the sand: a unique method of suspension feeding used by a stream invertebrate. *Limnol. Oceanogr. 33:* 638- 645.

SOLUK, D. A. & CRAIG, D. A. 1990. Digging with a Vortex-Flow manipulation facilitates prey capture by a predator stream mayfly. *Limnol. Oceanogr. 35:* 1201-1206.

SOWA, R. 1961. *Oligoneuriella mikulskii* n. sp. (Ephemeroptera). *Acta Hydrobiol. 3:* 287-294.

STEINMANN, P. 1919. Zur Kentnis der Eintagsfliege *Oligoneuria rhenana. Mitt. Aarg. Nat. Ges. 15:* 60-66.

STRENGER, A. 1953. Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven. Erster Teil. *Ecdyonurus* und *Rhithrogena. Öster. Zool. Z. 4:* 191-228.

STRENGER, A. 1970. Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarve *Palingenia longicauda. Zoologica 117:* 1-26.

STRENGER, A. 1975. Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarve *Ephemera danica. Zoologica 123:* 1-22.

STRENGER, A. 1979. Die Ernährung der Ephemeropterenlarven als funktionsmorphologisches Problem. In: K. PASTERNAK & R. SOWA (eds.): *Proc. 2nd Int. Conf. Ephemeroptera* 1975, pp. 299-306. Polskia Akademia Nauk, Krakow.

TOMKA, I. & HASLER, W. 1978. Einsatz des Rasterelektronenmikroskops bei taxonomischen Studien an Eintagsfliegen (Ephemeroptera). *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 67 (2):* 144-151.

WALLACE, J. B. & O'HOP, J. 1979. Fine particle suspension feeding capabilities of *Isonychia* spp. (Ephem., Siphlon.). *Ann. Entomol. Soc.Am. 72:* 353-357.

WISELY, B. 1962. Studies on Ephemeroptera I. *Coloburiscus humeralis*, early life history and nymph. *Trans. R. Soc. N. Z. 1:* 249-257.

(erhalten am 9. April 1992; angenommen am 27. April 1992)