

Eistrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baetis* LEACH, 1815

Teil III: buceratus-, atrebatinus-, niger-, gracilis- und muticus-Gruppe

(Ephemeroptera, Baetidae)

Von

JENS-PETER KOPELKE und INGRID MÜLLER-LIEBENAU

Mit 28 Abbildungen auf Tafel 1 bis 7

Zusammenfassung

Eistrukturen von 9 europäischen *Baetis*-Arten der Verwandtschaftsgruppen *buceratus*, *atrebatinus*, *niger*, *gracilis* und *muticus* werden mit Hilfe eines REM untersucht. Die Arten zeigen größtenteils artspezifische Chorionstrukturen mit nur geringen Übereinstimmungen innerhalb der jeweiligen Verwandtschaftsgruppe. Vermutliche Anheftungsstrukturen besitzen nur *B. calcaratus*, *B. gracilis* und eventuell auch *B. buceratus*. Bildungen, die auf Mikropylen schließen lassen, sind bei keiner Art festzustellen. Die Eier der jüngeren Entwicklungsstadien (Larven, Subimagines) besitzen Überzüge. Die Ergebnisse aus allen 3 Teilen der Studie werden miteinander verglichen und diskutiert.

Summary

The chorionic structures of the eggs of 9 European *Baetis*-species of the *buceratus*-, *atrebatinus*-, *niger*-, *gracilis*-, and *muticus*-group are examined under a scanning electron microscope. The surface features of the chorion of the species studied in this paper are species-specific. Within a single species-group there are no greater conformities of the features. Only *B. calcaratus*, *B. gracilis*, and perhaps *B. buceratus* show structures apparently useful for attachment. Micropylar openings are not found. The eggs of final instar nymphs and subimagos are covered with an adhesive layer. Finally, a detailed discussion is given of the results of all 3 parts of the study.

1. Einleitung

In dem vorliegenden 3. Teil einer umfangreichen eimorphologischen Studie werden mit Hilfe eines Raster-Elektronen-Mikroskopes (REM) die Eistrukturen von weiteren 9 europäischen *Baetis*-Arten untersucht. Dabei handelt es sich um Vertreter der Verwandtschaftsgruppen *buceratus*, *atrebatinus*, *niger*, *gracilis* und *muticus*. Auch bei diesen Arten wird zu-

nächst das Vorhandensein von artspezifischen Strukturen sowie deren Bedeutung für die von MÜLLER-LIEBENAU (1969) aufgestellten Artengruppen geprüft. Teil I der Untersuchung (im Druck) befaßt sich mit den Vertretern der *alpinus*-, *lutheri*-, *pavidus*- und *lapponicus*-Gruppe, Teil II (im Druck) mit denen der *rhodani*-, *vernus*- und *fuscatus*-Gruppe.

2. Material und Methode

Das Tiermaterial stammt größtenteils aus der Sammlung MÜLLER-LIEBENAU und wird in 75%igem Alkohol aufbewahrt. Die Untersuchungen werden mit Hilfe eines REM durchgeführt. Nachdem die Tierpräparate über eine Alkoholreihe sich erhöhender Konzentrationen und Alk. abs. geführt worden sind, genügt eine Lufttrocknung für die Weiterbehandlung. Die Eier werden aus den getrockneten Abdomina herauspräpariert und auf die mit einer Klebmasse bestrichenen Präparationsteller gestreut. Soweit vorhanden, werden jeweils mehrere Larven, Subimagines und Imagines untersucht.

3. Morphologie der Eistrukturen

3.1. buceratus-Gruppe

3.1.1. *Baetis buceratus* EATON (Abb. 1—2)

Imago und Subimago wurden wegen fehlenden Materials nicht untersucht.

Larve: Eier mit fein-granulösem, anscheinend mehrschichtigem Überzug (Abb. 1). Überzug bei einigen Eiern aufgerissen, so daß vermutliche Chorionstruktur sichtbar wird, bestehend aus sehr kleinen, unregelmäßig angeordneten Fadenbildungen (Abb. 1, 2).

3.1.2. *Baetis pentapleboodes* UJHELYI (Abb. 3—5)

Imago: Eier länglich-oval, ca. 0,12 mm lang. Chorionoberfläche mit unregelmäßigen, undeutlichen Auffaltungen und mit grubenartigen Vertiefungen (Abb. 3). Feinstruktur aus sehr kleinen, dicht aneinanderliegenden Faltenbildungen bestehend (Abb. 4, 5).

Subimago und Larve wurden nicht untersucht.

3.2. atrebatinus-Gruppe

3.2.1. *Baetis atrebatinus* EATON (Abb. 6—8)

Imago: Eier länglich-oval, ca. 0,1 mm lang (Abb. 6). Chorionoberfläche mit besonderem, feinem Riffelmuster und überlagernden, groben, aber breiten Faltenbildungen (Abb. 6, 7). Feinstruktur aus sehr kleinen, gleichmäßig verstreuten Poren bestehend (Abb. 8).

Subimago und Larve wurden nicht untersucht.

3.2.2. *Baetis tricolor* TSCHERNOVA

Keine Untersuchungen, da von dieser Art kein Material verfügbar war.

3.2.3. *Baetis calcaratus* KEFFERMÜLLER (Abb. 9—13)

Imago: Eier länglich-oval, etwa 0,11 mm lang (Abb. 9). Oberfläche homogen strukturiert, gelegentlich können stärkere, grubenartige Einsenkungen auftreten. Eine Polregion mit besonderen, kranzförmig angeordneten und möglicherweise der Anheftung dienenden Strukturen versehen (Abb. 9—11). Diese Strukturen aus einzeln stehenden, runden, aber

dorsal abgeflachten Haftorganen bestehend. Feinstruktur der übrigen Chorionoberfläche aus dicht aneinanderliegenden Noppen gebildet (Abb. 13). Nur im Bereich der Haftorgane wird abweichende Feinstruktur sichtbar (Abb. 12). Eier z. T. noch mit fein-granulosem Überzug versehen.

Subimago: Eier meist mit fein granulosem Überzug, so daß Haftorgane der einen Polregion kaum erkennbar sind.

Larve: Eier mit ähnlichem Überzug wie bei Subimago.

3.3. niger-Gruppe

3.3.1. *Baetis niger* LINNÉ (Abb. 14—17)

Imago: Eier länglich-oval, ca. 0,1 mm lang (Abb. 14). Chorionoberfläche mit unregelmäßig verlaufenden, groben Falten versehen, die besonders deutlich am Rande von zahlreichen, gleichmäßig verstreut liegenden Vertiefungen auftreten (Abb. 14, 15). Feinstruktur aus dicht nebeneinanderliegenden Porenbildungen bestehend (Abb. 16). Eier teilweise mit schwachem Überzug, so daß Porenbildungen kaum sichtbar (Abb. 17).

Subimago: Eier mit noppenartigem bzw. fein-granulosem Überzug (ohne Abb.).

Larve: Eier ähnlich wie bei Subimago gestaltet.

3.3.2. *Baetis digitatus* BENGTTSSON (Abb. 18—19)

Imago: In Gesamtansicht (Abb. 18) besitzen die Eier große Ähnlichkeit mit denen von *B. niger* (vgl. Abb. 14). Eiform länglich-oval, Länge ca. 0,11 mm. Chorion mit ähnlichen Faltenstrukturen wie bei *B. niger*. Feinstruktur ebenfalls aus dicht nebeneinanderliegenden, runden Poren bestehend (Abb. 19).

Subimago: Eier mit fein-granulosem Überzug (ohne Abb.).

Larve: Eier ähnlich wie bei Subimago.

3.4. gracilis-Gruppe

3.4.1. *Baetis gracilis* BOGOESCU & TABACARU (Abb. 20)

Imago: Eier der untersuchten Tiere größtenteils mit Überzug, Chorionstruktur nur an wenigen freiliegenden Abschnitten sichtbar. Dort Fadenbildungen vorhanden, die spiralig aufgewunden erscheinen (Abb. 20). Weitere Feinstrukturen nicht feststellbar.

Subimago und Larve wurden nicht untersucht.

3.5. muticus-Gruppe

3.5.1. *Baetis muticus* LINNÉ (Abb. 21—25)

Imago: Eier länglich-oval, ca. 0,12 mm lang (Abb. 21). Chorion mit groben Faltenbildungen versehen (Abb. 21, 22). Feinstruktur aus dicht nebeneinanderliegenden Noppenbildungen bestehend (Abb. 22, 23). Eier teilweise noch mit fein-granulosem Überzug.

Subimago: Eier mit feingranulosem Überzug.

Larve: Eier ähnlich wie bei Subimago gestaltet (Abb. 24, 25).

3.5.2. *Baetis navasi* MÜLLER-LIEBENAU (Abb. 26—28)

Imago: Eier länglich-oval, etwa 0,11 mm lang (Abb. 26). Chorion stark kräuselig gefaltet, mit z. T. deutlich hervortretenden Rippenbildungen (Abb. 26, 27). Feinstruktur aus kleinen, runden und dicht angeordneten Poren bestehend (Abb. 28). Eier teilweise noch mit Überzug.

Subimago und Larve wurden nicht untersucht.

4. Diskussion

Mit dem vorliegenden 3. Teil einer umfangreichen Studie sind insgesamt 30 europäische *Baetis*-Arten eimorphologisch untersucht worden. Es zeigt sich, daß die Eier aller Arten durchweg eine länglich-ovale Form besitzen und durchschnittlich etwa 0,13 mm lang sind. Dabei haben die Arten *pseudorhodani* (Tab. 1 in Teil II), *atrebatinus* und *niger* (Tab. 1 in Teil III) mit 0,10 mm die kleinsten und *B. subalpinus* (Tab. 1 in Teil II) mit 0,19 mm die weitaus größten Eier.

Tabelle 1

Chorion-Strukturen der Eier von europäischen *Bae. is*-Imagines aus der *buceratus*-, *atrebatinus*-, *niger*-, *gracilis*- und *muticus*-Gruppe

Art	Eigröße Imago (in mm)	Chorion-Strukturen						
		Faltenstruk- turen (grob)	Rippen- bildung	Faden- bildung	Faltenstruk- turen (fein)	Poren	Nop- pen	Anheftungs- str.
<i>buceratus</i> -Gruppe								
<i>B. buceratus</i>	—	—	—	×	—	—	—	—
<i>B. pentaplebedes</i>	0,12	—	—	—	×	—	—	—
<i>atrebatinus</i> -Gruppe								
<i>B. atrebatinus</i>	0,10	×	—	—	—	×	—	—
<i>B. calcaratus</i>	0,11	—	—	—	—	—	×	×
<i>niger</i> -Gruppe								
<i>B. niger</i>	0,10	×	—	—	—	×	—	—
<i>B. digitatus</i>	0,11	×	—	—	—	×	—	—
<i>gracilis</i> -Gruppe								
<i>B. gracilis</i>	—	—	—	×	—	—	—	×
<i>muticus</i> -Gruppe								
<i>B. muticus</i>	0,12	×	—	—	—	—	×	—
<i>B. navasi</i>	0,11	×	×	—	—	×	—	—

Im allgemeinen lassen sich an Ephemeropteren Eiern 3 unterschiedliche Strukturbereiche feststellen: 1) Anheftungsvorrichtungen, 2) Mikropylen, 3) Chorion-Grundstrukturen (KOSS 1968; KOSS & EDMUNDS 1974; KOPELKE 1978, 1980). Die Unterschiede bei den untersuchten *Baetis*-Arten zeigen sich vor allem in dem Chorion-Muster. Dieses besteht aus sehr unterschiedlichen Strukturen wie z. B. groben und feinen Falten, Rippen, Warzen, Waben, Fäden, Noppen und Poren (vgl. jeweils Tab. 1 in Teil I—III). Artunterschiede hinsichtlich der genannten Strukturen treten vor allem in den Verwandtschaftsgruppen *alpinus*, *lutheri*, *lapponicus* (Teil I) sowie *buceratus*, *atrebatinus* und *muticus* (Teil III) auf. Nur innerhalb der *rhodani*-, *vernus*-, *fuscatus*-Gruppe (Teil II) und der *niger*-Gruppe (Teil III) finden sich z. T. größere Übereinstimmungen der Eistrukturen, so daß hier eine Artentrennung mit Hilfe der eimorphologischen Merkmale nicht sicher durchführbar ist. Ähnliche Beobachtungen machte MÜLLER-LIEBENAU (1969, 1974) bei der Aufstellung von Artengruppen nach morphologischen Merkmalen bei Larven und Imagines.

Genauere Angaben über die Mikropylen-Anzahl und -Strukturen an *Baetis*-Eiern liegen in der Literatur nicht vor. Mit der bei diesen Untersuchungen angewandten Methode (REM) wird ausschließlich die Oberflächengestalt der Eier erfaßt. Tiefer liegende Mikropylen-Bereiche („micropylar canal“ KOSS 1968 bzw. KOSS & EDMUNDS 1974) können deshalb im

Gegensatz zur lichtmikroskopischen Methode nicht nachgewiesen werden. Ob die bei *B. calcaratus* auftretenden grubenartigen Vertiefungen als Mikropylen-Öffnungen („sperm guides“ Koss 1968 bzw. Koss & EDMUNDS 1974) gedeutet werden können, läßt sich zur Zeit nicht klären. Denn Eier anderer Individuen derselben Art besitzen keine vergleichbaren Bildungen.¹⁾

Mögliche Anheftungsstrukturen besitzen nur die Eier der Arten *gemellus* (Teil II), *calcaratus*, *gracilis* und wahrscheinlich auch *buceratus*. Diese Bildungen sind allerdings nicht so kompliziert und stark ausgebildet, wie es bereits für verschiedene Arten auch aus anderen Ephemeropteren-Familien nachgewiesen wurde (SMITH 1935; PLESKOT 1953; DEGRANGE 1960; Koss 1968; Koss & EDMUNDS 1974; LEHMKUHL 1976; KOPELKE 1978, 1980). Bei *B. gemellus*, *B. gracilis* und möglicherweise auch bei *B. buceratus* bestehen diese Strukturen aus außergewöhnlichen Fadenbildungen. Die Eier von *B. calcaratus* dagegen zeigen an einer Polregion deutlich hervortretende, knopfartige Haftorgane. Damit besitzen die genannten Arten Strukturen, die sicherlich eine Besonderheit innerhalb der europäischen *Baetis*-Arten darstellen. Inwieweit hier ein Zusammenhang mit der Biologie, insbesondere dem Eiablageverhalten der entsprechenden Arten besteht, ist z. Zt. noch nicht geklärt. Im allgemeinen kleben die *Baetis*-Weibchen ihre Eier mit einem Überzug über das gesamte einschichtige Gelege an Steinen unter Wasser an. Besondere Haftvorrichtungen scheinen aus diesem Grunde nicht notwendig zu sein.

Bemerkenswert sind außerdem die morphologischen Unterschiede zwischen den Larval- und Imaginaliern derselben Art. Vermutlich sind vor allem die Eier der jüngeren Entwicklungsstadien wie z. B. der Larven oder Subimagines noch mit Überzügen versehen, die von Koss (1970) bzw. Koss & EDMUNDS (1974) als „suprachorionic adhesive layers“ bezeichnet werden. Diese Überzüge sehen bei allen Arten sehr ähnlich aus, so daß die Eier der verschiedenen Arten in diesen Entwicklungsstadien nicht zu unterscheiden sind. Derartige Überzüge treten gelegentlich auch noch bei Imaginaliern auf. Die Vermutung liegt nahe, daß diese Erscheinung vom Stadium der Eireife abhängt.

Außer den genannten Überzügen können an manchen Ei-Präparaten gelegentlich mehrere Chorion-Schichten unterschieden werden (z. B. bei *B. gemellus*, Abb. 6 Teil II), deren genaue Anzahl sich jedoch erst mit Hilfe histologischer Untersuchungen an Schnittpräparaten klären läßt. Die in der vorliegenden Arbeit sowie in den Teilen I und II dieser Studie durchgeführten Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die Strukturen der äußeren Chorion-Schicht.

Abschließend kann folgendes gesagt werden: Bei der Revision der europäischen *Baetis*-Arten durch MÜLLER-LIEBENAU (1969: 24) zeigte sich, daß einige Larval- und Imaginalmerkmale „neben ihrer Bedeutung als Artmerkmal in Kombination mit anderen Merkmalen auf besonders enge verwandtschaftliche Beziehungen einzelner Arten untereinander hindeuten“. Dabei war eine gute Übereinstimmung der Larval- und Imaginalstadien in der jeweiligen Verwandtschaftsgruppe zu verzeichnen. Die eimorphologischen Merkmale lassen dagegen in nur wenigen Verwandtschaftsgruppen derartige Übereinstimmungen erkennen. So sind die Eistrukturen der europäischen *Baetis*-Arten völlig isoliert stehende intraspezifische Bildungen ohne deutlichen verwandtschaftlichen Bezug und dadurch im Vergleich zu Larval- und Imaginalmerkmalen für eine Aufstellung von Artengruppen kaum von Bedeutung. Auch dürften die vorhandenen Choriondifferenzierungen bei den einzelnen Arten der Gattung *Baetis* kaum Anwendung als Bestimmungsmerkmal finden, da deutliche Artunterschiede erst bei sehr starker Vergrößerung (20000 ×) mit dem REM erkennbar sind.

¹⁾ Ähnliches dürfte auch für die von KOPELKE (1980) untersuchten Eier einiger afrikanischer *Baetis*-Arten zutreffen.

7. Literatur

- DEGRANGE, C. (1960): Recherches sur la reproduction des Éphéméroptères. — Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble **51**: 7—193.
- KOPELKE, J.-P. (1978): Taxonomische, morphologische und ökologische Studien an den Ephemeroptera (Insecta) aus der Emergenz des zentralafrikanischen Bergbaches Kalengo. — Dissertation, Kiel.
- (1980): Morphologische Studien an den Eiern der Eintagsfliegen (Ephemeroptera, Insecta) aus der Emergenz des zentralafrikanischen Bergbaches Kalengo. — Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **53**: 297—311.
- KOPELKE, J.-P. & MÜLLER-LIEBENAU, I. (im Druck): Eistrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baetis* LEACH, 1815 (Insecta: Ephemeroptera). Teil I: *alpinus*-, *lutheri*-, *pavidus*- und *lapponicus*-Gruppe. — Gewässer u. Abwässer.
- (im Druck): Eistrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baetis* LEACH, 1815 (Insecta: Ephemeroptera). Teil II: *rhodani*-, *vernus*- und *fuscatus*-Gruppe. — Spixiana **3** (3).
- KOSS, R. W. (1968): Morphology and taxonomic use of Ephemeroptera eggs. — Ann. Ent. Soc. Amer. **61**: 696—721.
- (1970): Ephemeroptera eggs: sperm guide morphology and adhesive layer formation. — Trans. Amer. Microsc. Soc. **89**: 295—299.
- KOSS, R. W. & EDMUNDS, G. F. (1974): Ephemeroptera eggs and their contribution to phylogenetic studies of the order. — Zool. J. Linn. Soc. **55** (4): 267—349.
- LEHMKUHL, D. M. (1976): Mayflies. — Blue Jay **34**: 70—81.
- MÜLLER-LIEBENAU, I. (1969): Revision der europäischen Arten der Gattung *Baetis* LEACH, 1815 (Insecta, Ephemeroptera). — Gewässer u. Abwässer **48—49**: 1—214.
- (1974): Baetidae aus Südfrankreich, Spanien und Portugal (Insecta, Ephemeroptera). — Gewässer u. Abwässer **53/54**: 7—42.
- PLESKOT, G. (1953): Zur Ökologie der Leptophlebiiden (Ins., Ephemeroptera). — Österr. Zool. Z. **4**: 45—107.
- SMITH, O. R. (1935): The eggs and egg-laying habits of North American mayflies. — In: J. G. NEEDHAM, J. R. TRAVER & Y.-C. HSU. The biology of mayflies, pp. 67—89, Ithaca, N.Y.

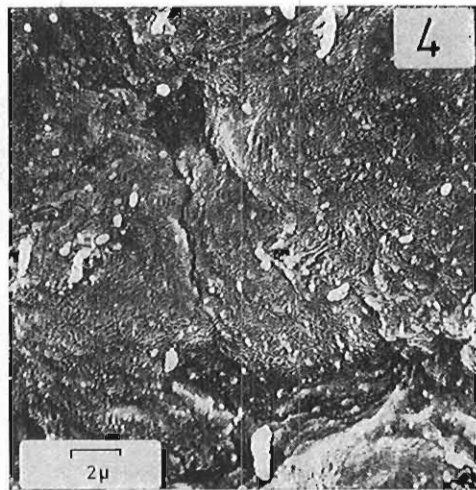
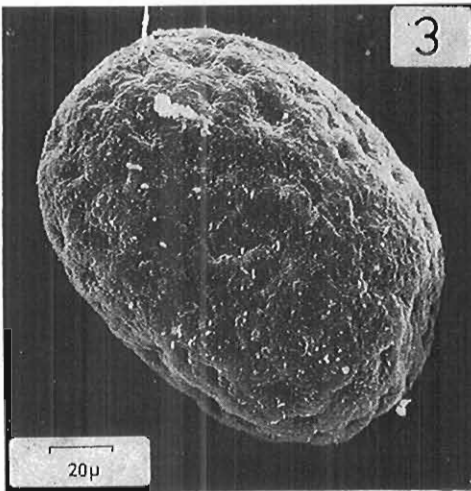
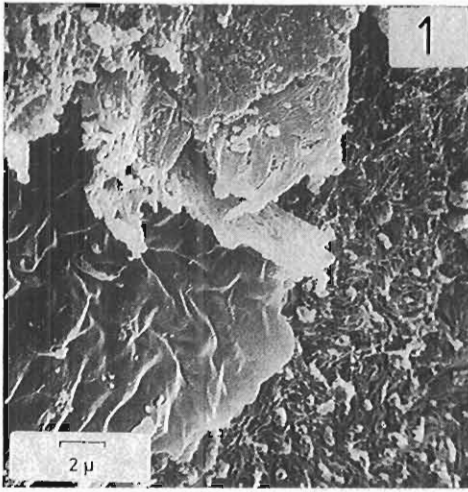
Anschriften der Verfasser:

Dr. JENS-PETER KOPELKE
Forschungsinstitut Senckenberg
Senckenberganlage 25
D-6000 Frankfurt 1

Dr. INGRID MÜLLER-LIEBENAU
Max-Planck-Institut für Limnologie
Abteilung Allgemeine Limnologie
Postfach 165
D-2320 Plön

Tafeln





Baelis buceratus

Larve:

Abb. 1: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche mit Überzug und vermutlicher Endstruktur.

Abb. 2: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche mit vermutlicher Endstruktur.

Baelis pentaplebedes

Imago:

Abb. 3: Ei, totale Seitenansicht.

Abb. 4: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

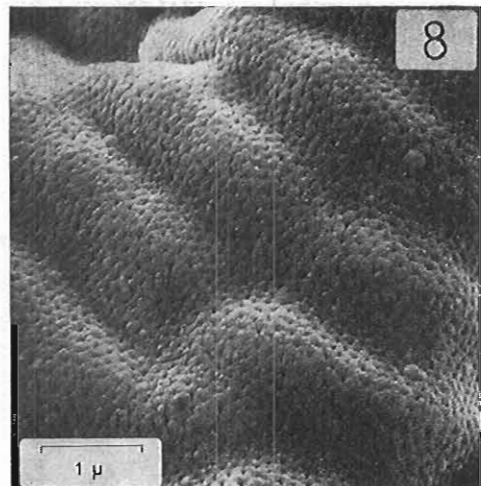
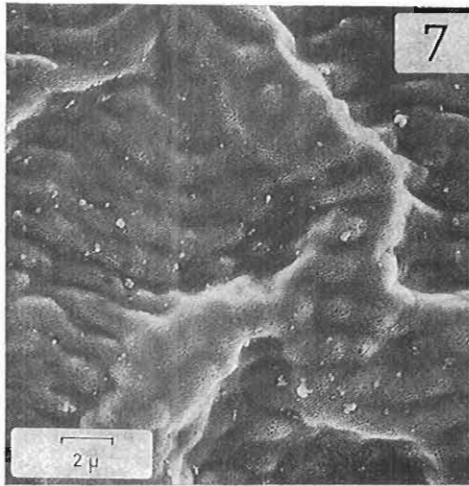
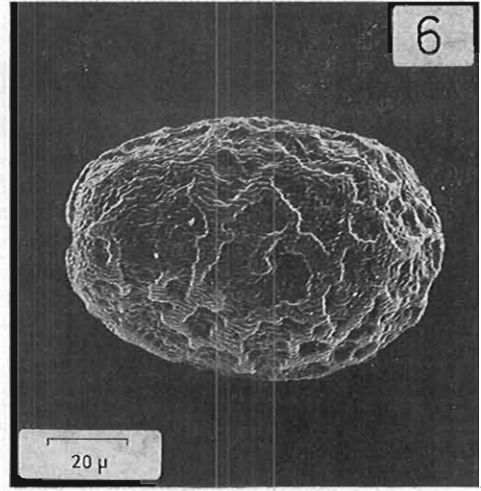
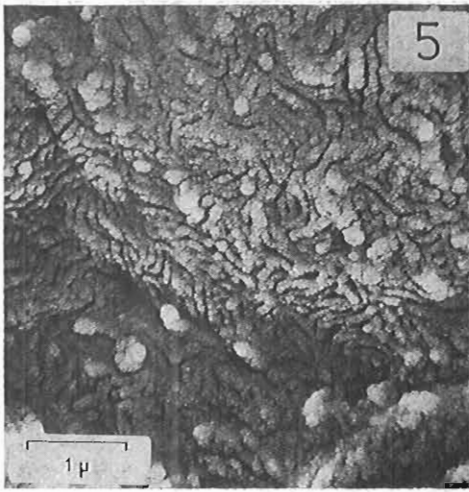


Abb. 5: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

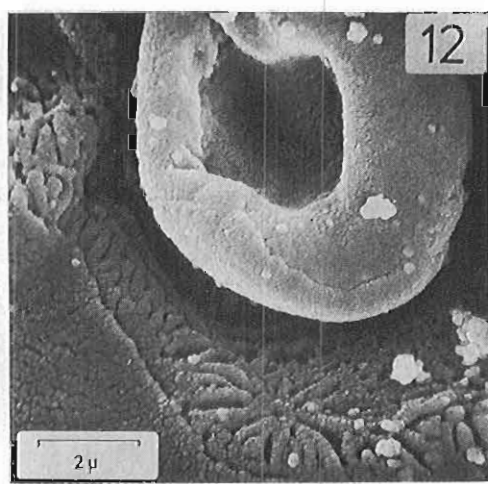
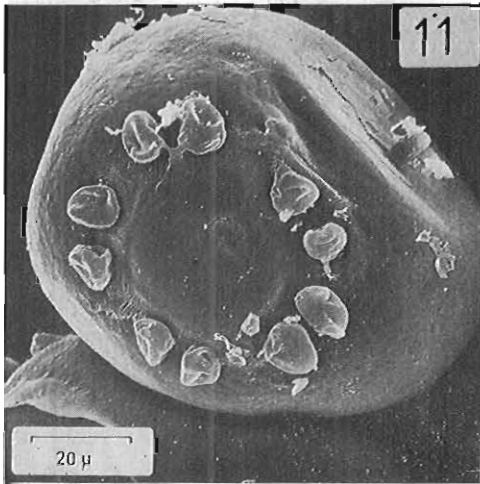
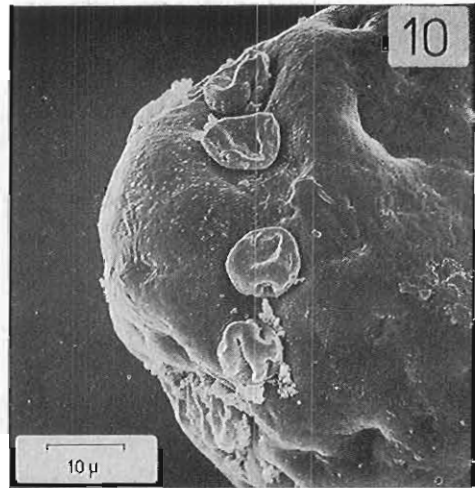
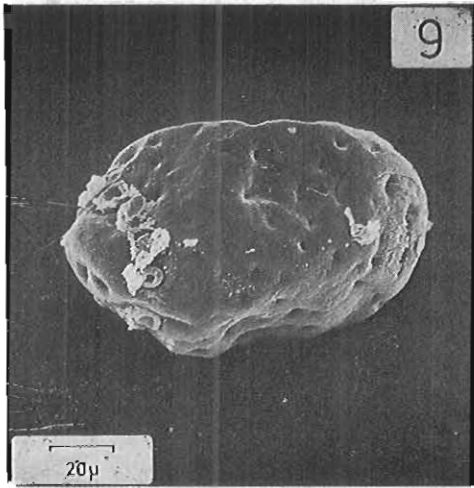
Baetis atrebatinus

Imago:

Abb. 6: Ei, totale Seitenansicht.

Abb. 7: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

Abb. 8: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.



Baetis calcaratus

Imago:

Abb. 9: Ei, totale Seitenansicht.

Abb. 10: Ei, Seitenansicht der mit vermutlichen Haftorganen versehenen Polregion.

Abb. 11: Aufsicht auf Eipol mit den kranzförmig angeordneten, vermutlichen Haftorganen.

Abb. 12: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche im Bereich eines vermutlichen Haftorganes.

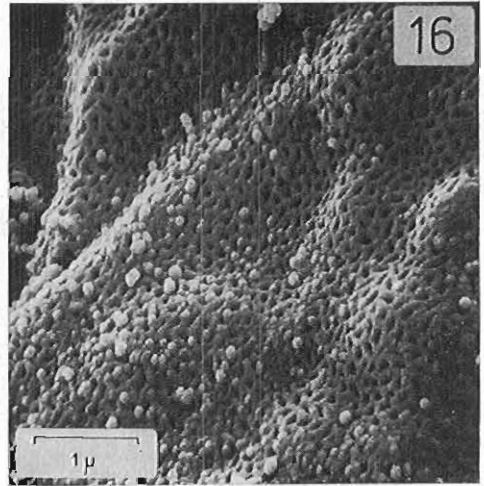
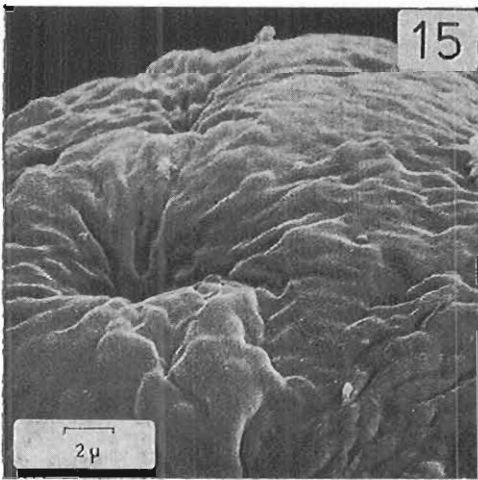
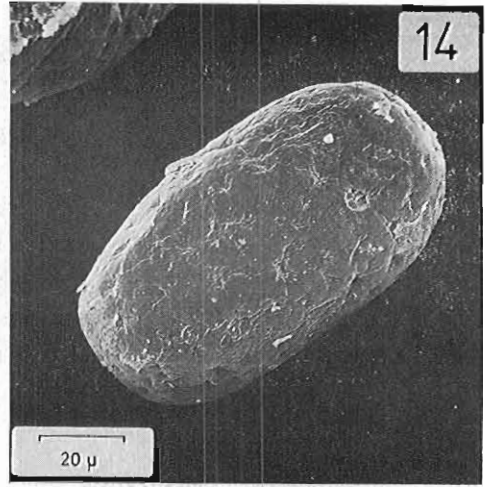
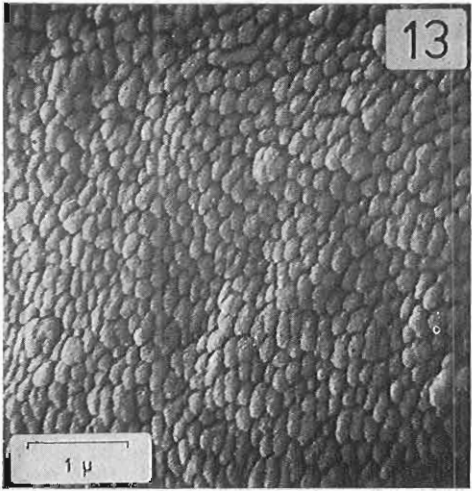


Abb. 13: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

Baetis niger

Imago:

Abb. 14: Ei, totale Seitenansicht.

Abb. 15: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

Abb. 16: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche mit Porenmuster.

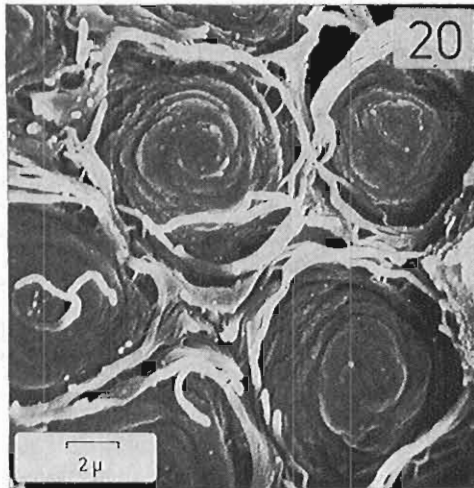
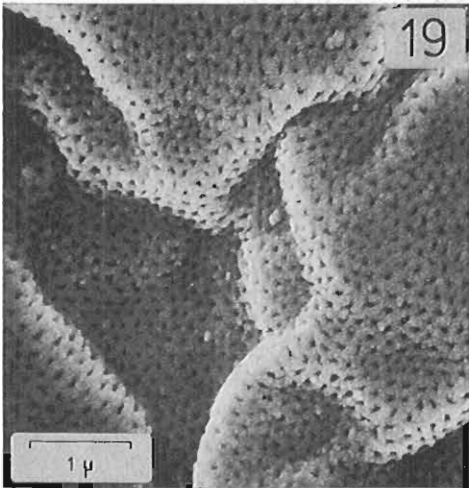
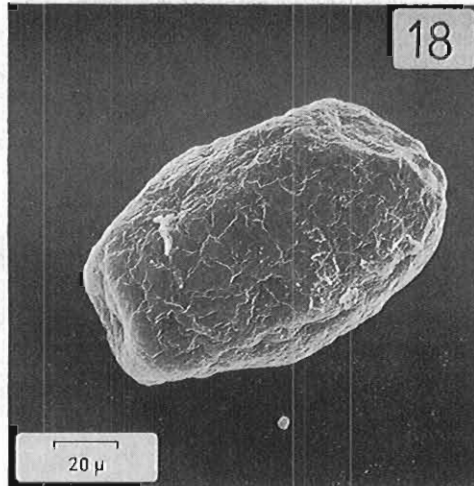
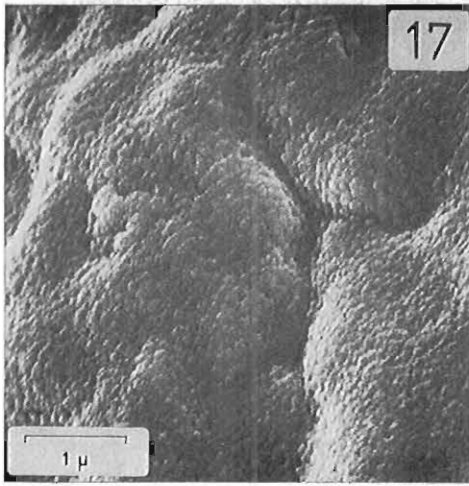


Abb. 17: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche mit Struktur des Überzugs

Baetis digitatus

Imago:

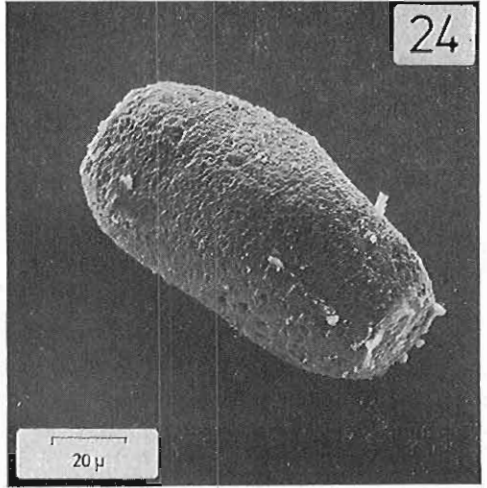
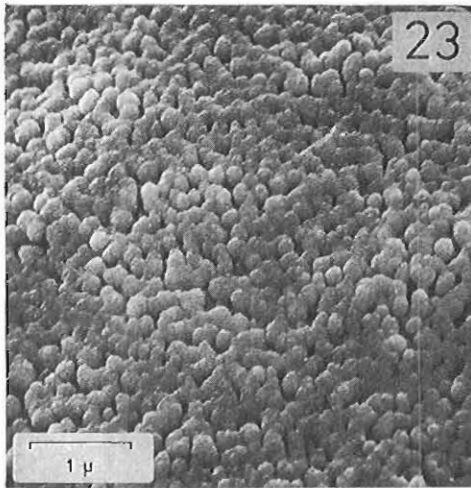
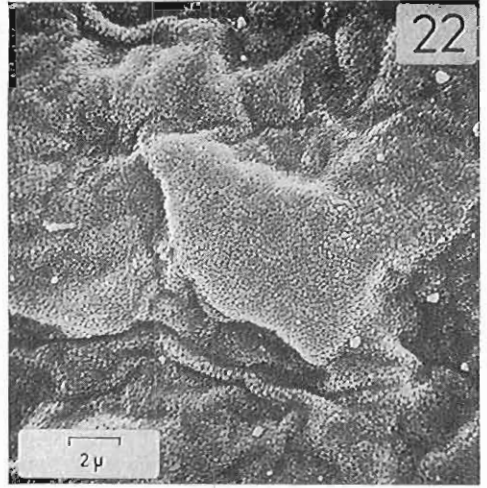
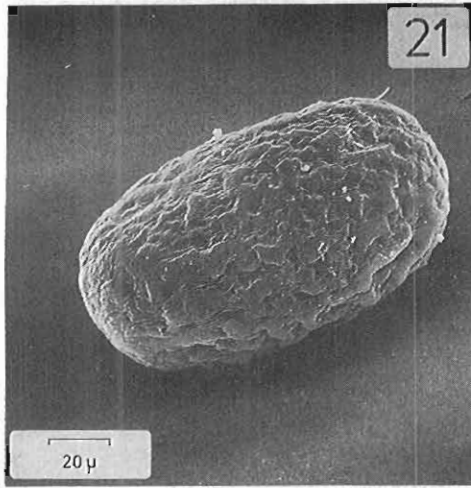
Abb. 18: Ei, totale Seitenansicht.

Abb. 19: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

Baetis gracilis

Imago:

Abb. 20: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche mit Überzug und Endstruktur.



Baetis muticus

Imago:

Abb. 21: Ei, totale Seitenansicht.

Abb. 22: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

Abb. 23: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

Larve:

Abb. 24: Ei, totale Seitenansicht.

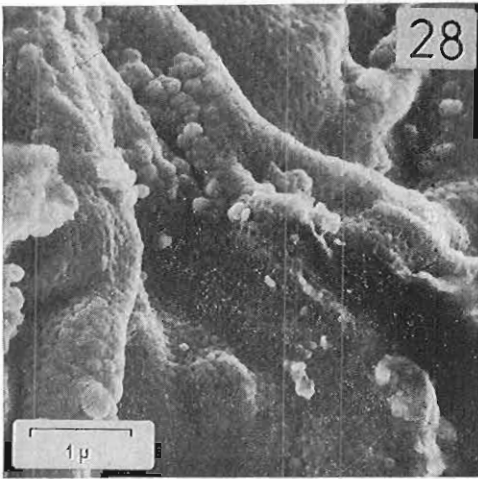
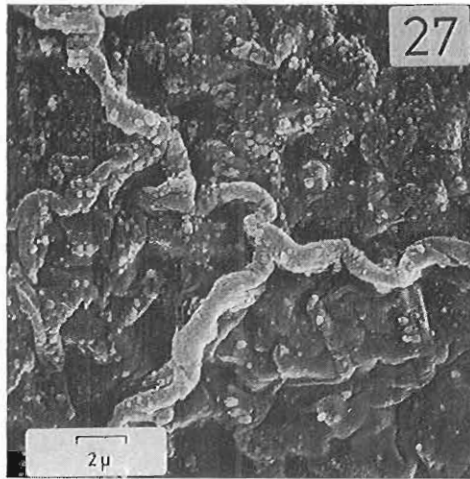
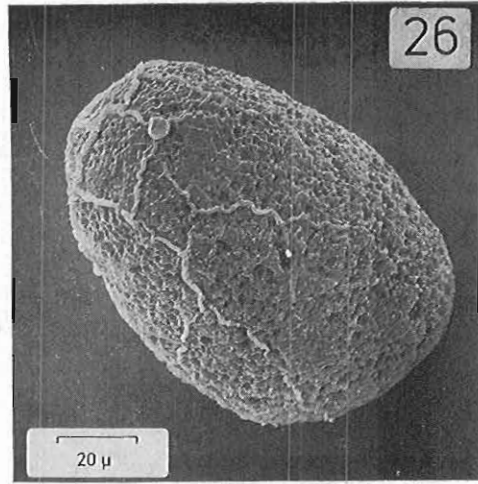
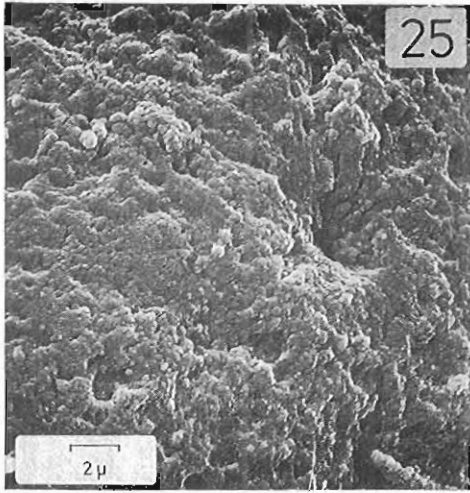


Abb. 25: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

Baelis navasi

Imago:

Abb. 26: Ei, totale Seitenansicht.

Abb. 27: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

Abb. 28: Ei, Ausschnitt aus der Oberfläche.

