

LARVALE OBERFLÄCHENSKULPTUREN BEI EPHEMEROPTEREN UND IHR WERT
FÜR TAXONOMIE UND SYSTEMATIK

U. Jacob

Ruscheweg 3, 8090 Dresden, DDR

Zusammenfassung. Die Oberflächenstrukturen der europäischen Ephemeropterenlarven der Familien Siphonuridae, Baetidae, Heptageniidae, Leptophlebiidae und Caenidae wurden mittels eines Rasterelektronenmikroskopes untersucht. Es wird die Bedeutung vor allem der Tergitstrukturen für Taxonomie und Systematik der Eintagsfliegenlarven beschrieben und diskutiert. Diese Methode ermöglicht im Vergleich mit der lichtoptischen Mikroskopie eine genauere Untersuchung komplizierter räumlicher Strukturen von taxonomischer Bedeutung, so dass Fehlinterpretationen bei der Skulpturaufklärung vermieden werden können.

Europa, REM, Taxonomie, Systematik

Dass Ephemeropteren, hauptsächlich ihre Larven und Eier, über vielfältige Oberflächenskulpturen verfügen, ist mitunter bereits bei Lupenvergrößerung, stets aber mikroskopisch gut sichtbar. Lichtoptische Untersuchungen bringen es allerdings mit sich, dass Fehlinterpretationen aufgrund perspektivischer Verzerrungen - bedingt durch Betrachtung komplizierter räumlicher Strukturen in nur einer Ebene - nicht ausbleiben. Dagegen haben rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen u.a. den grossen Vorteil, dass die Objekte beim Betrachten dreidimensional kipubar sind, was die Skulpturaufklärung wesentlich erleichtert.

Während meiner Tätigkeit an der Sektion Biowissenschaften der Karl-Marx-Universität Leipzig hatte ich Gelegenheit, Ephemeropteren an einem Tesla-Gerät B 300 rasterelektronenmikroskopisch zu untersuchen; aus Zeitgründen kann ich davon nur einige Ergebnisse vorstellen.

Die Gattung Siphonurus ist in Europa mit 7 hinreichend bekannten Arten vertreten, diese zeigen sich larval sehr homogen. Den vorzüglichen lichtoptischen Untersuchungen von Malza-

cher (1981) lässt sich REM-optisch nichts Wesentliches hinzufügen. Die larvalen Tergite sind fast glatt, d.h. nur schwach chagriniert, und mit schräg abstehenden Dornenborsten (ausserdem Haarborsten) besetzt (Abb. 1). Ganz ähnliche Skulpturierung weisen auch die Sternite bei Siphonurus auf, bei europäischen Ephemeropterenlarven ein seltener Fall. Ameletus zeigen sich in ihrer larvalen Tergitskulptur apomorpher als Siphonurus, das Tergitrelief ist deutlicher, Dornenborsten fehlen, lediglich Haarborsten sind spärlich vorhanden, die Tergithinterrandzacken sind kräftiger (Abb. 2). Besonders typisch für die Gattung Ameletus ist jedoch die apikale Kammborstenreihe auf der Lacinia. Da alle diese Merkmale sowie weitere Synapomorphien (z. B. Eichorionskulpturierung) auch bei Metreletus balcanicus (Ulmer) in gleicher Weise vorhanden sind, betrachte ich die monotypische Gattung Metreletus Demoulin, 1951, als jüngeres Synonym von Ameletus Eaton, 1885.

Innerhalb der Baetidae präsentieren sich bezüglich ihrer larvalen Oberflächenskulpturen die Taxa von Cloeon, Procloeon und Centroptilum recht homogen. Eine Sonderstellung nimmt nur der Gattungstyp von Centroptilum, C. luteolum (Müller), ein, da dessen Tergite sehr stark chagriniert und offenbar schuppen- und schuppenbasenlos sind (Abb. 3). Dagegen stimmen die bisher zu Centroptilum gestellten europäischen Taxa (C. pennulatum Eaton, C. pulchrum Eaton - Abb. 4 - und verwandte Arten) so sehr mit Procloeon überein, dass man letzte lediglich als hinterflügellose, aber kongenerische Formen auffassen darf. Sie repräsentieren alle eine eigene, von Cloeon und Centroptilum differente Gattung, deren nomenklatorischer Status zu überprüfen ist.

Ungewöhnlich reich an differenzierenden Oberflächenskulpturen zeigen sich die Baetis-Larven, sehr schön zusammenfassend dargestellt von Müller-Liebenau (1969). Die gleiche phylogenetische Linie repräsentieren die alpinus- und lutheri-Gruppe sensu Müller-Liebenau. Den Taxa beider Artengruppen gemeinsam sind schwach bis mässig reliefierte Tergite mit spärlich vorhandenen, sichelförmigen Schuppenbasen und grossen, häutigen, häufig hinfälligen Schuppen. Bei der alpinus-Gruppe ist die Tergitoberfläche fast glatt, die Schuppenbasenzahl gering, die Schuppen selbst relativ klein und sehr hinfällig, die Tergithinterkante mit mittellangen, schlank zungenförmigen Zacken besetzt (lichtoptisch perspektivisch verkürzt!). Die Vertreter der lutheri-Gruppe haben demgegenüber ein stärkeres Tergitrelief, grössere, weniger hinfällige Schuppen in grösserer Anzahl und breitlappige, kurz abgestutzte Hinterrandstrukturen (Abb. 6). Nach diesen Merkmalen halte ich Baetis estrelensis Müller-Liebenau (Abb. 5) nicht für einen Repräsentanten der lutheri-Gruppe, sondern der alpinus-Gruppe. Sollten die Genitalien dieses Taxons (Adulte bisher unbekannt) typisch für die lutheri-Gruppe sein, müssten beide Gruppen vereinigt werden.

Hinsichtlich der lang-zungenförmigen Tergithinterrand-Strukturen und der kleinen, halbkreisförmigen, spärlich vorhandenen Schuppenbasen mit hinfälligen Schuppen erinnert Baetis buceratus Eaton (Abb. 7) noch an die plesiomorphe Tergitskulptur der

alpinus-Gruppe und dürfte somit einen ursprünglichen Typ innerhalb der buceratus-vernus-fuscatus-Linie repräsentieren. Für die vernus-Gruppe sind sichelförmige Schuppenbasen mit zungenförmigen, zugespitzten Schuppen in grosser Anzahl typisch (Abb. 8), die Tergithinterränder können mit spitzen (plesiomorph) oder runden Lappen (apomorph) versehen sein. Die fuscatus-Gruppe schliesst sich mit ihren Tergitskulpturen eng an die vernus-Gruppe an, nur sind die Schuppen kürzer (meist nicht länger als breit) und stellenweise in deutlichen Reihen angeordnet (Abb. 9).

Eine dritte Entwicklungslinie innerhalb europäischer Baetis repräsentiert die rhodani-Gruppe. Ihre Tergite haben neben den abgeplatteten Haarborsten und sichelförmigen Schuppenbasen mit hinfalligen, flach aufliegenden Schuppen noch einen weiteren Skulpturtyp, nämlich besonders auffällige, schräg abstehende Spatelborsten mit kleinen, fast halbkreisförmigen Basen. Die Tergithinterränder sind bei Baetis rhodani (Pictet) + Abb. 10 - und B. gemellus Eaton glatt, jedoch submarginal mit einer unregelmässigen Reihe solcher Spatelborsten besetzt.

Eine weitere Entwicklungslinie innerhalb Baetis umfasst die Arten mit winkligen Schuppenbasen (in der Literatur oft fälschlich als "trapezförmig" beschrieben und abgebildet) auf den Tergiten. Hierzu gehören atrebatus- und niger-Gruppe s. lat. (incl. muticus- und gracilis-Gruppe), die vermutlich divergierende Schwestertaxa sind. Die Tergithinterrandstrukturen können zungenförmig stumpf (plesiomorph, Abb. 11) oder scharf gezackt (apomorph, Abb. 12) sein.

Innerhalb der Heptageniidae sind in Europa 3 Linien vertreten, 1. Cinygma, 2. Epeorus und Rhithrogena, 3. Edyonurus und Heptagenia. Die 4 europäischen Epeorus-Arten repräsentieren diese Gattung im strengen Sinn (d.h. Iron und Ironopsis haben in Europa ohne Kaukasus keine Vertreter). Während sich die Larven von E. yougoslavicus (Šámal) und E. alpicola (Eaton) bereits mit blossem Auge trennen lassen, gelten E. sylvicola (Pictet) und E. torrentium Eaton als nicht trennbar. Jedoch sind bei erster Art die Tergithinterrandstrukturen tendenziell stumpf und abgeflacht (Abb. 14), bei der zweiten Art spitzkegelig (Abb. 13).

Bei Rhithrogena liefern die Tergitskulpturen selbst bei REM-optischer Betrachtung keine diagnostischen Merkmale, d.h. Taxa der verschiedensten Artengruppen zeigen sich diesbezüglich sehr einheitlich mit glatter Tergitoberfläche, spärlichen Haarborsten und uniformen, sägeartigem Tergithinterrand (Abb. 15). Die Sternite weisen bei den verschiedensten Arten median einige Haarborsten auf, die damit ebenfalls zur Skulpturgrundausrüstung von Rhithrogena gehören.

Innerhalb der Ecdyonurus-Heptagenia-Linie wird das Gattungskonzept noch immer nicht einheitlich gehandhabt. Dabei ist seit Bogoescu und Tabacaru (1962) bestes larvales Merkmal zur Gattungsdifferenzierung die Beborstungsart der ventralen Laciniafläche (Maxillenlade), bei Ecdyonurus - plesiomorph - ein Feld von Haar- oder feiner Fiederborsten (Abb. 17), bei Heptagenia - apomorph - eine auffällige Reihe submarginaler Fiederborsten (Abb. 18). Mit Ausnahme von Heptagenia fuscogrisea (Retzius)

(bei dieser endet die Borstenreihe ungeordnet, auch weichen die Femoralborsten - Abb. 16 - durch ihre Ähnlichkeit mit den Borsten der lateralis-Gruppe von Heptagenia ab) hat dieses diagnostische Maxillenmerkmal Gültigkeit für alle europäischen Taxa. Von den nearktischen Taxa wären danach Stenomera heptagenioid, Leucrocuta und Nixe edyonuroid. Nixe fasse ich forerst aufgrund mehrerer übereinstimmender Merkmale als Untergattung von Ecdyonurus auf und stelle alle Vertreter der lateralis-Gruppe hierher. Die Femoralborsten sind bei Ecdyonurus s.str. weit weniger gut als differenzierende Merkmale geeignet, als manche Autoren angeben. Abgerundete oder abgestutzte Spatelborsten treten bei der dispar- und helveticus-Gruppe (Abb. 19) sowie bei E. starmachi Sowa auf, spitzkegliche bei allen übrigen Arten (Abb. 20). Auch in den Tergitskulpturen zeigen sich die meisten Ecdyonurus sehr einheitlich, stets mit unterschiedlich langen Hinterrandzacken und submarginalem Feld kleiner Zacken (Abb. 21). Anhand modifizierter Tergitrandskulpturen leicht kenntlich sind E. dispar (Curtis) mit auffallend locker gestellten Zacken und eine bisher unbeschriebene Art, als E. vitoshensis Jacob und Braasch in Vorbereitung, mit zungenförmigen Zacken (Abb. 22).

Die in Europa auftretenden Gattungen der Leptophlebiidae lassen sich ebenfalls zu Linien ordnen: 1. Calliarcys, 2. Thraul-Choroterpes, 3. Leptophlebia-Paraleptophlebia, 4. Habrophlebia-Habroleptoides. Calliarcys hat habituell habroleptoide Larven, diese zeichnen sich aber durch ein plesiomorphes Tergitrelief (Abb. 23) ähnlich Leptophlebia-Paraleptophlebia und eine autapomorphe Vordertarsusbehaarung aus (erstmalig beschrieben von Peters und da Terra 1974). Bei Choroterpes (Abb. 24) und Thraul sind wallartige Chloridzellen an der Tergitskulpturierung beteiligt. Innerhalb Leptophlebia (Abb. 25) und Paraleptophlebia (letztes Taxon fasse ich als Subgenus von Leptophlebia auf) sind die Tergitskulpturen so einheitlich, dass sie sich nicht zur Arttrennung eignen. Differenzierende Merkmale liefern hier die Borsten der Hinterfemur-Unterseite. Habrophlebia-Larven wurden bisher vor allem nach Musterungsmerkmalen getrennt, jedoch gibt es besser differenzierende morphologische Merkmale. H. lauta Eaton und eine als H. eldae Jacob und Sartori in Vorbereitung befindliche Art haben spitze Tergithinterrandzacken, bei H. fusca (Curtis) - Abb. 26 - sind diese Strukturen breitlappig; die beiden erstgenannten Arten lassen sich ihrerseits an der Beborstung der Femur-Oberseite trennen, bei H. lauta spatelförmig, bei H. eldae gefiedert. Die von mir untersuchten Habroleptoides-Larven - H. modesta (Hagen), Abb. 27, und H. pauliana (Grandi) - weisen übereinstimmend eine extrem glatte Tergitoberfläche mit wenigen Haarborsten und schwach entwickelten Tergithinterrandzacken auf, so dass (im Unterschied zu meinen früheren Ansichten) die Gattungsberechtigung nicht anzuzweifeln ist. Zur Arttrennung eignen sich wohl nur Musterungs- und Kiemenmerkmale.

Die beiden europäischen Caenidae-Gattungen zeichnen sich durch eigenartige Strukturierung der Deckkiemenunterseite aus, bei Brachycercus ein sichelförmiges Nadelborstenfeld (Abb. 29),

bei Caenis eine gekrümmte Reihe einfacher oder gestaffelter Pinselborsten (meines Wissens zuerst von Macan, 1961, beschrieben) - Abb. 30 -. Meist sind diese Pinselborsten länger als breit oder so lang wie breit, viel breiter als lang lediglich bei Caenis rhenicola Malzacher. Letztgenannte Art hat auch auffällige submarginale Spatelborsten am Hinterrand des Tergit 7 und ist deshalb vergleichsweise leicht diagnostizierbar. Spatelborsten an Tergiträndern, Kiemenrändern und auf den Femora (Abb. 28) sind bei allen 9 von mir untersuchten europäischen Caenis-Arten nicht bifid, gegenteilige Angaben selbst in neuester Literatur beruhen auf lichtoptischer Täuschung!

Oberflächenstrukturen von Ephemeropterenlarven und Eiern sind zweckmässig mit dem Rasterelektronenmikroskop aufzuklären; wenn erst einmal richtig erkannt, lassen sie sich dann auch lichtmikroskopisch korrekt interpretieren, so dass bei Diagnose und Systematik von Ephemeropteren das Lichtmikroskop ein brauchbares Arbeitsmittel bleiben wird.

Abstract. Surface structures of larval of Europe Ephemeroptera of the families Siphonuridae, Baetidae, Heptageniidae, Leptophlebiidae and Caenidae were investigated by means of SEM. The significance of structures of terga in the taxonomy and systematics of mayfly larvae is described and discussed. This method enables, in comparison with light microscopy, more precise investigation complicated space structures of taxonomical importance, so that wrong interpretations of structures can be eliminated.

LITERATUR

- Bogoescu, C. und Tabacaru, C. 1962. Beiträge zur Kenntnis der Untersuchungsmerkmale zwischen den Gattungen Ecdyonurus und Heptagenia. Beitr. Ent., 12: 273 - 291.
- Macan, T.T. 1961. A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera. Freshwat. biol. Ass., Sci. Publ., 20: 64 S.
- Malzacher, P. 1981. Beitrag zur Taxonomie europäischer Siphonurus-Larven. Stutt. Beitr. Naturk., A (Biol.), 345: 11 S.
- Müller-Liebenau, I. 1969. Revision der europäischen Arten der Gattung Baetis Leach, 1815. Gewäss. Abwäss., 48/49: 214 S.
- Peters, W.L. und Da Terra, L.S.W. 1974. Description of the nymph and the phylogenetic relationships of Calliarys Eaton from Portugal. Ciênc. biol. (Portugal), 1 (3): 61 - 69.

Abbildungslegenden

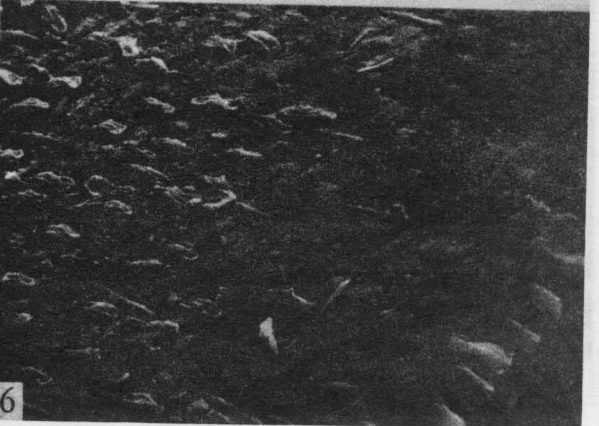
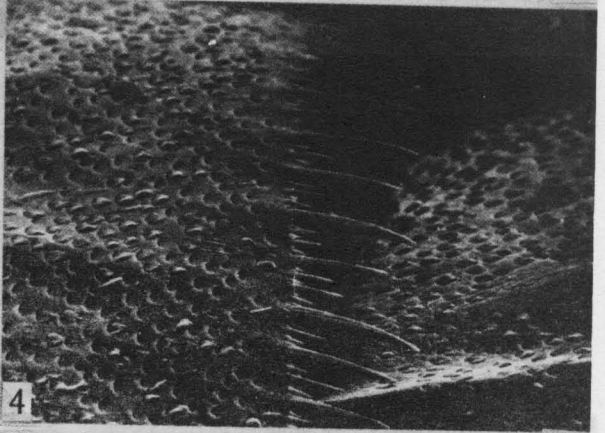
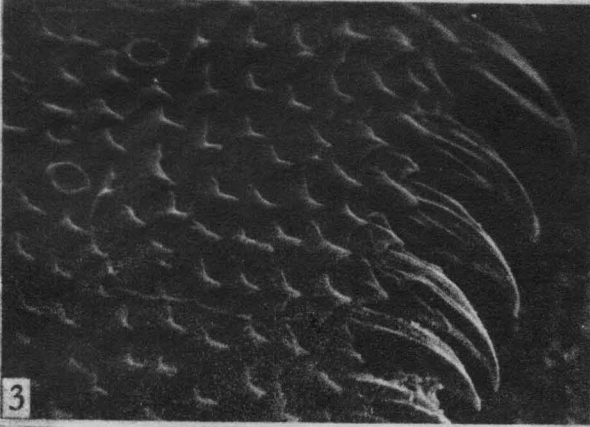
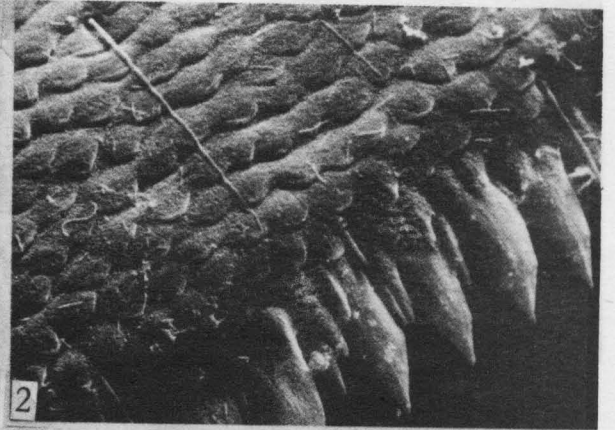
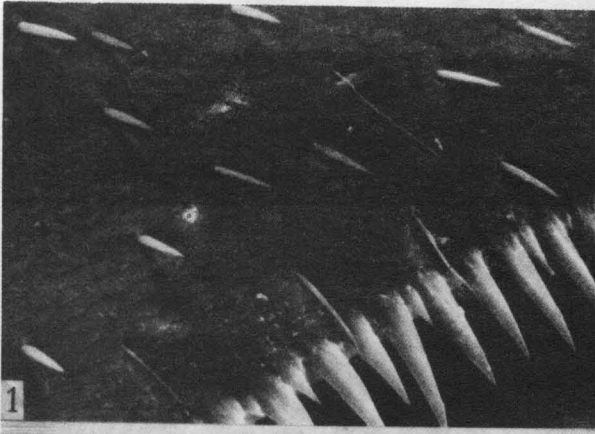
Abb. 1 - 6: Tergitskulptur. 1 - Siphonurus lacustris /Etn./, 1:460. 2 - Ameletus balcanicus /Ulm./, 1:945. 3 - Centroptilum luteolum /Müll./, 1:1120. 4 - C. pulchrum Etn., 1:350. 5 - Baetis estrelensis Müller-Liebenau, 1:675. 6 - B. lutheri Müller-Liebenau, 1:550.

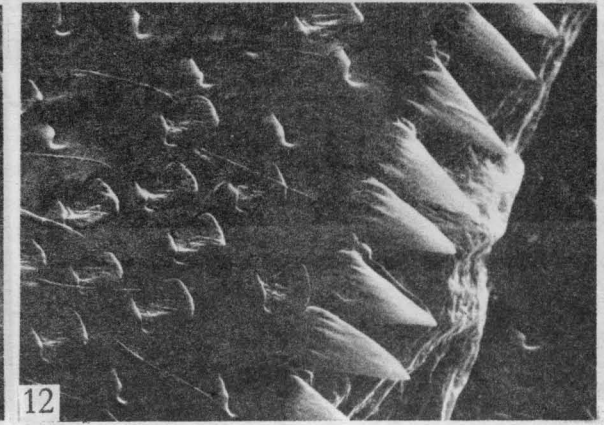
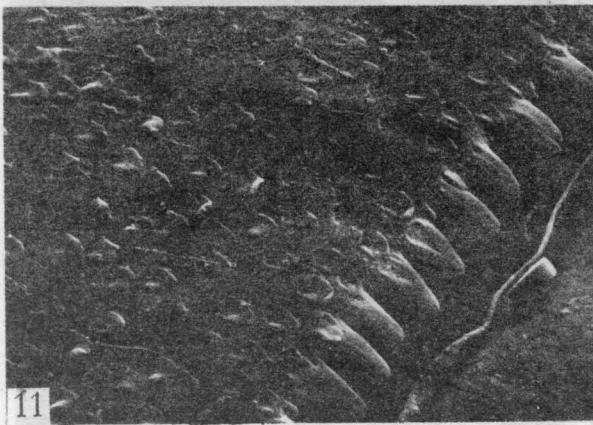
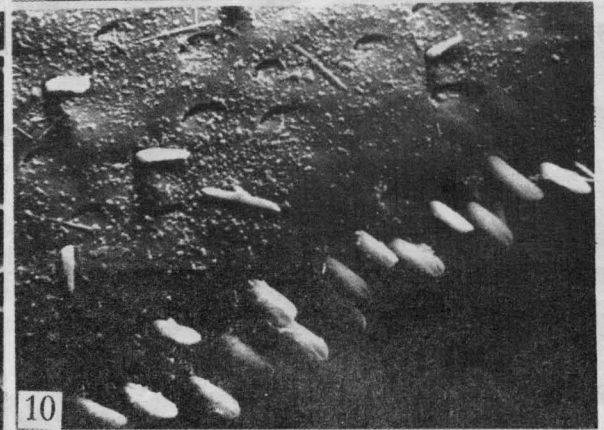
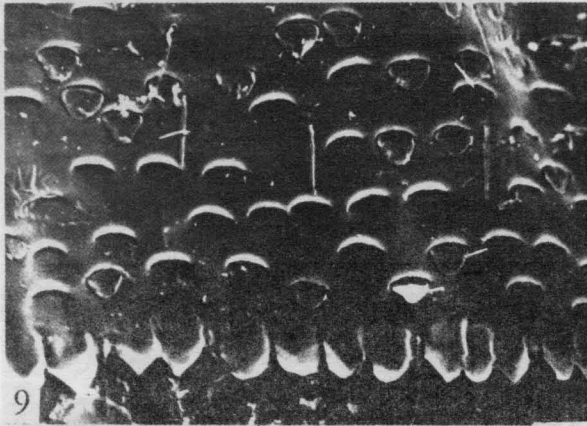
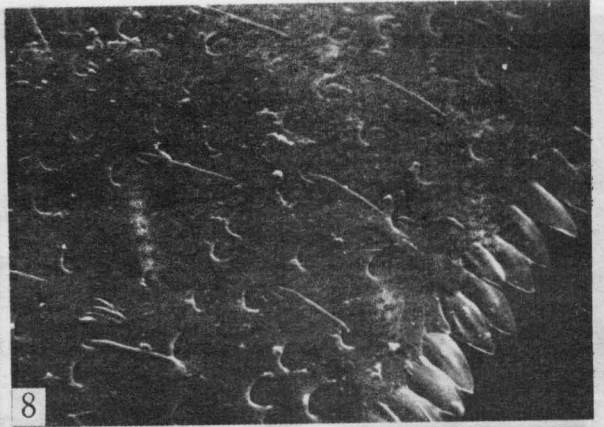
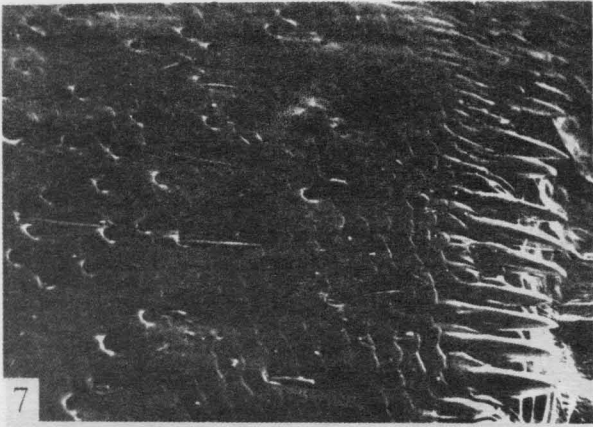
Abb. 7 - 12: Tergitskulptur. 7 - Baetis buceratus Eaton, 1:680. 8 - B. vernus Curtis, 1:680. 9 - B. scambus Eaton, 1:830. 10. - B. rhodani /Pict./, 1:585. 11 - B. balcanicus Müller-Liebenau und Soldán, 1:615. 12 - B. navasi Müller-Liebenau, 1:730.

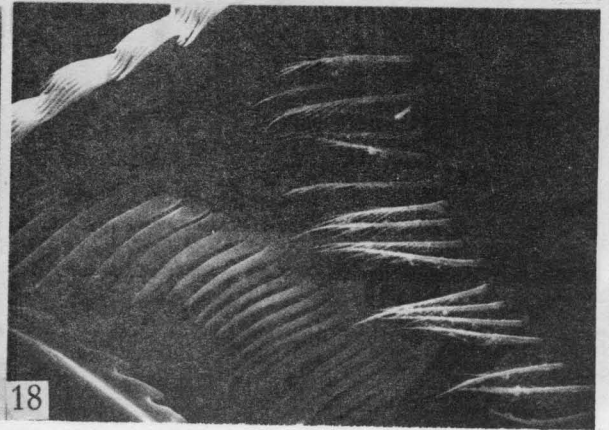
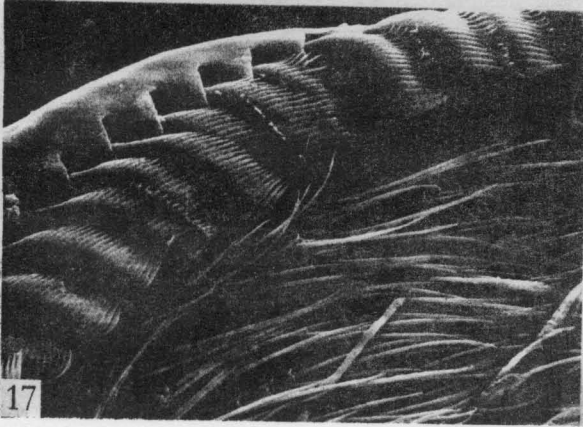
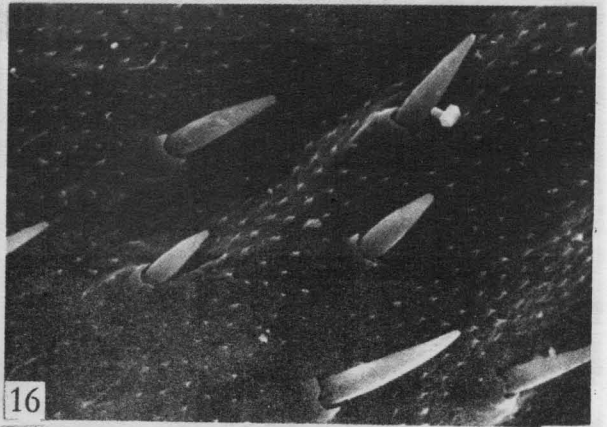
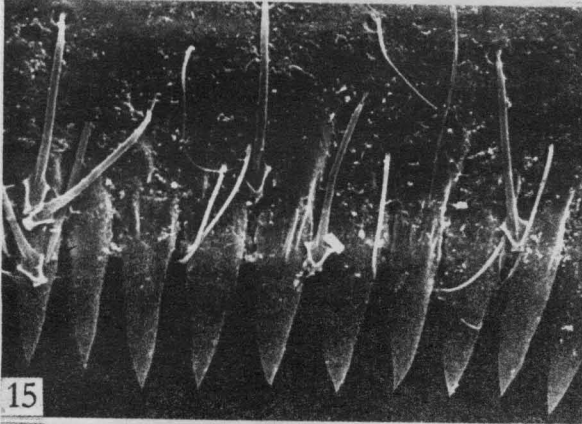
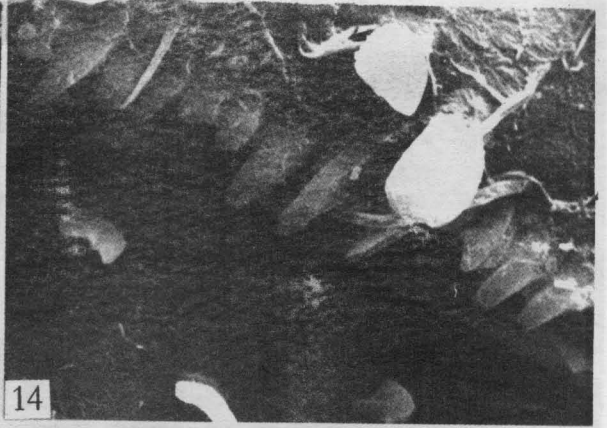
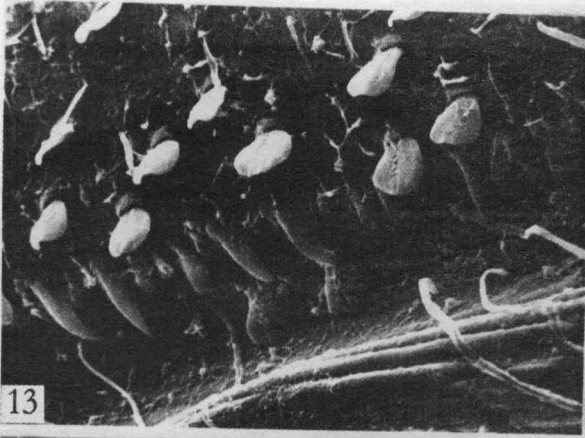
Abb. 13 - 15: Tergithinterrand. 13 - Epeorus torrentium Eaton, 1:360. 14 - E. sylvicola /Pictet/, 1:630. 15 - Rhithrogena iridina /Kol./, 1:840. 16. Femurskulptur. Heptagenia fusco-grisea /Retz./, 1:380. 17 - 18: Lacinia. 17 - Ecdyonurus subalpinus /Klapalek/, Ventralfläche, mit Borstenfeld und apikaler Kammborstenreihe, 1:240. 18 - Heptagenia coeruleans Rostock, Ventralfläche, Fiederborstenreihe /rechts/, apikale Kammborstenreihe /oben links/, mediale Borstenreihe /unten links/, 1:290.

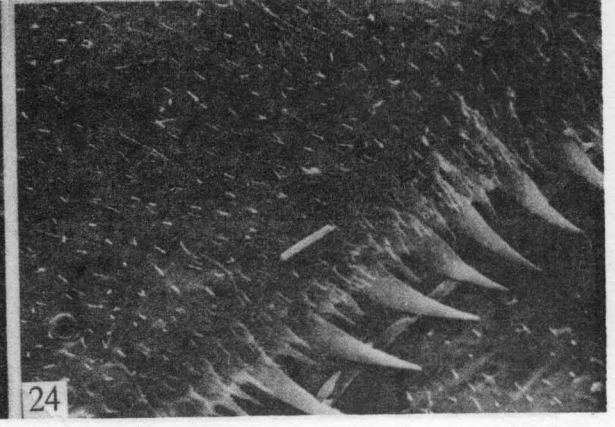
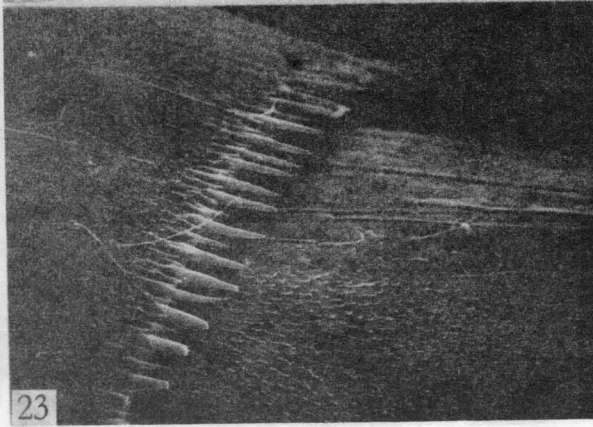
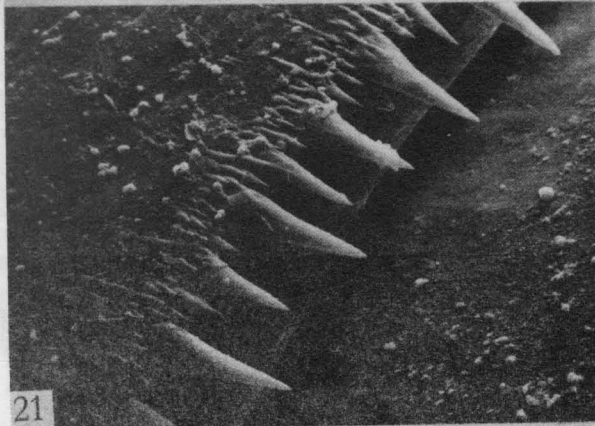
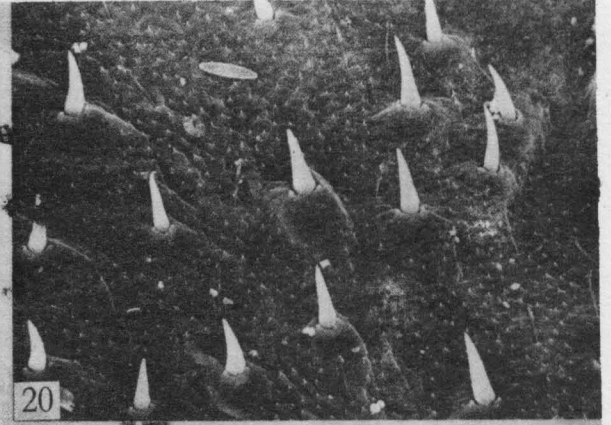
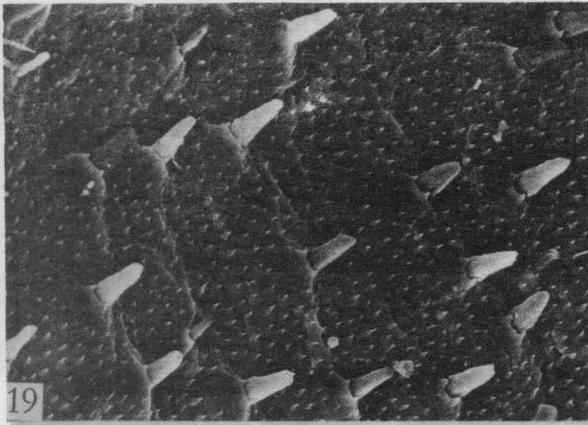
Abb. 19 - 20: Femurskulptur. 19 - Ecdyonurus subalpinus Klapalek/, 1:230. 20 - E. torrentis Kimmins, 1:215. 21 - 22: Tergithinterrand. 21 - Ecdyonurus submontanus Landa, 1:400. 22 - E. vitoshensis Jacob und Braasch, 1:360. 23 - 24: Tergitskulptur. 23 - Calliarcys humilis Eaton, 1:300. 24 - Choroterpes picteti /Eaton/, 1:560.

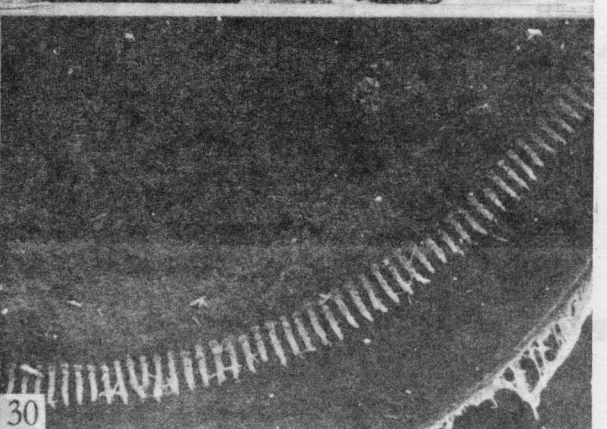
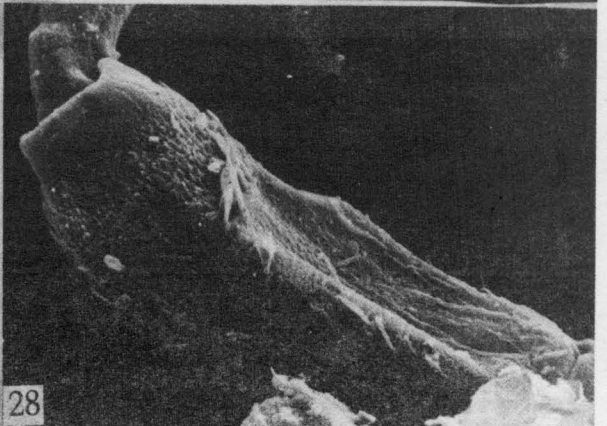
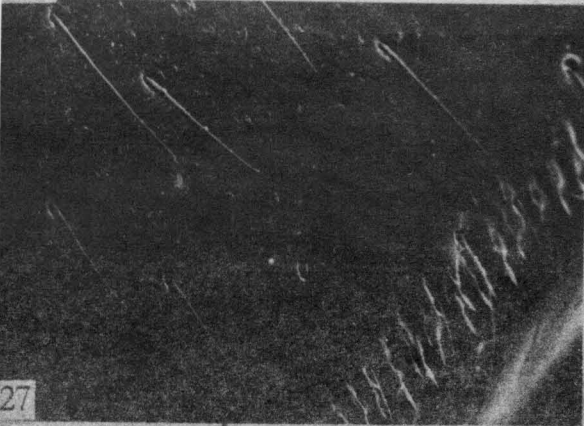
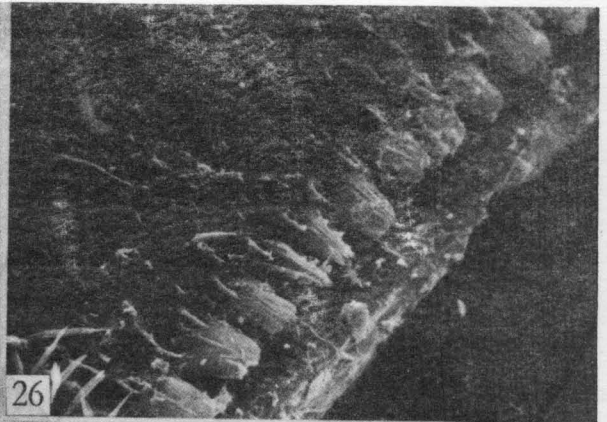
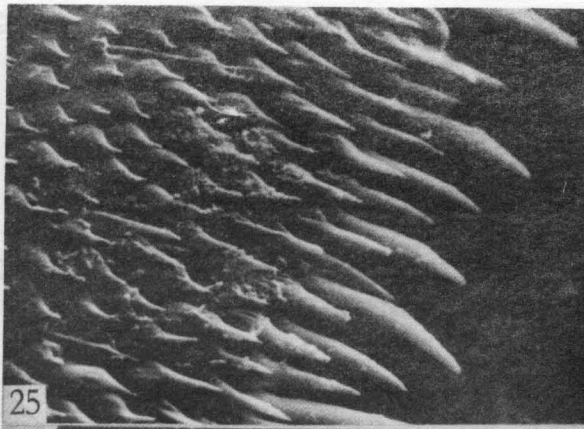
Abb. 25 - 27: Tergitskulptur. Leptophlebia marginata /L./, 1:910. 26 - Habrophlebia fusca /Curtis/, 1:1015. 27 - Habro-leptoides modesta /Hagen/, 1:740. 28. Vorderfemur. Caenis rhenicola Malzacher, 1:180. 29. Deckkiemenunterseite mit sichelförmigem Nadelborstenfeld. Brachycercus harrisella Curtis, 1:215. 30. Deckkiemenunterseite mit sichelförmiger Reihe gestaffelter Pinselborsten. Caenis robusta Eaton, 1:90.











Chorion, micropyle, taxonomic value, B spp.

Studies carried out on the eggs of Episseroptera pointed out that they present morphological characteristics which can be utilized in taxonomic investigations. Moreover, these female gametes can help to identify imagoes or still immature stages in which the commonly used features do not allow a specific screening to be realized (Koss 1968).

Observations in light microscopy on the morphology of the eggs were formerly carried out by Bangtsson (1913), Morgan (1913) and Smith (1935), and more recently by Dagränge (1960), Koss (1963) and Koss and Edmunds (1974). Such investigations also made it possible to draw up taxonomic keys based upon the organization of the chorion and to put forward some phylogenetic hypotheses.