

Michael Hubbard

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 356	15 S.	Stuttgart, 1. 9. 1982
----------------------------	--------	---------	-------	-----------------------

## Eistrukturen europäischer Caenidae (Insecta, Ephemeroptera)

The Structure of European Caenidae Eggs (Insecta, Ephemeroptera)

Von Peter Malzacher, Ludwigsburg

Mit 6 Tafeln und 2 Abbildungen

### Summary

The external morphology of the eggs of 11 European Caenidae was studied with a light microscope and with a SEM. The structure of the chorion and of the micropyle, and the shape of the polar caps (epithemata) are in many cases specific. They make it possible to determine the eggs of the here described species. Some characters confirm the relationships which can be established on the basis of larval and imaginal morphology. Other characters are found in one species only or in species, which are not closely related to each other. In the latter case a convergence is likely. The eggs of the genus *Brachycercus* differ in almost all structures clearly from those of the other genera so far examined.

### Zusammenfassung

Die Oberflächenstruktur der Eier 11 europäischer Caenidae-Arten wurden lichtoptisch und mit Hilfe eines REM untersucht. Da die Struktur des Chorion, der Bau der Mikropyle und die Ausbildung der Polkappen (Epithemata) in vielen Fällen artspezifisch sind, wird eine Bestimmung der Eier der untersuchten Arten möglich. Einige Merkmale bestätigen die Verwandtschaftsgruppen, die auf Grund larvaler und imaginaler Befunde aufgestellt werden können. Andere wieder treten nur bei einer Art auf oder bei Arten, die nicht näher miteinander verwandt sind. In diesen Fällen kann man eine konvergente Entstehung annehmen. Die Eier der Gattung *Brachycercus* unterscheiden sich in fast allen Strukturen sehr deutlich von denen der anderen bisher untersuchten Gattungen.

### 1. Einleitung

In Europa sind zur Zeit 14 Arten der Ephemeropteren-Familie Caenidae bekannt, die den Gattungen *Caenis* und *Brachycercus* angehören. Bislang wurden lichtmikroskopisch die Eier von 5 Arten untersucht. 1913 beschrieb BENGTTSSON zum ersten Mal eine größere Anzahl von Eintagsfliegen-eiern, darunter diejenigen der beiden *Caenis*-Arten *C. horaria* und *C. incus* (= *C. robusta*). Die *incus*-Eier fand er von einem Netzwerk von kräftigen Chorion-Leisten überzogen, das den *horaria*-

Eiern fehlte. Zur gleichen Zeit wurden in Nord-Amerika von MORGAN (1913) die ersten Eiuntersuchungen vorgenommen.

Unter den von SMITH 1935 beschriebenen Eiern befinden sich, neben der indischen Art *Caenis perpusilla*, die amerikanischen Caeniden *Caenis hilaris*, *C. jocosa*, *C. amica*, *C. simulans* und *Brachycercus nitidus*.

DEGRANGES Arbeiten von 1956, 1957 und 1960 enthalten die Beschreibungen der Eier von *Caenis horaria*, *C. robusta*, *C. macrura*, *C. moesta* (= *C. luctuosa*) und *C. spec.* DEGRANGE erklärte dabei — unter anderem auf Grund der identischen Chorion-Strukturen — *C. robusta* und *C. incus* als synonym. Er erkannte auch als erster die Mikropylen und beschrieb 4 verschiedene Typen.

In Amerika wurden die Untersuchungen von KOSS (1968, 1970) fortgesetzt (untersuchte Caenidae: *Brachycercus lacustris*, *Caenis jocosa*, *C. simulans*, *C. forcipata*, *C. anceps* und ein Vertreter der australischen Gattung *Tasmanocaenis*) und in einer phylogenetischen Studie von KOSS & EDMUNDS (1974) zusammengefaßt. Vier Strukturen der Eier wären demnach taxonomisch und bedingt auch phylogenetisch verwertbar: die Oberflächenstruktur des Exochorion, die Polkappen (Epithemata), die Haftorgane der übrigen Eioberfläche und die Mikropylen.

## 2. Material und Methoden

Für die Untersuchung stand mir, außer meiner eigenen Sammlung, Material aus verschiedenen Teilen Europas zur Verfügung, wofür ich folgenden Kolleginnen und Kollegen danken möchte: CH. FISCHER (Flensburg), Prof. Dr. M. GRANDI (Bologna), Dr. M. KEFFERMÜLLER (Poznan), St. KOCH (München), Dr. I. MÜLLER-LIEBENAU (Plön), Dr. V. PUTHZ (Schlitz), Dr. R. SOWA (Krakow) und Dr. M. THIBAUT (Rennes).

Die Eier wurden Weibchen oder weiblichen Nymphen entnommen, die in 75%igem Alkohol konserviert waren. Zur Entnahme wurde das Abdomen mit einer feinen Nadel (Minutiennadel) eröffnet oder ganz abgetrennt. Für die REM-Aufnahmen wurden die Eier in alkoholfeuchtem Zustand auf einen drehenden Metallobjektträger gebracht, dessen Oberfläche zuvor mit einem Stück doppelseitigen Klebeband versehen worden war. Nach der Lufttrocknung hafteten sie fest an dieser Unterlage und konnte anschließend mit Gold bedampft werden. Die Aufnahmen wurden mit dem S 500 von HITACHI bei einer Betriebsspannung von 20 kV gemacht.

Für die Ermöglichung und Durchführung dieser Arbeiten danke ich Herrn Dr. GERANMAYEH und Fräulein WILLHARDT vom Botanischen Institut der Universität Stuttgart-Hohenheim.

## 3. Beschreibung der Eier

### 3.1. Allgemeine Eimorphologie

Die Eier der Familie Caenidae zeigen eine erhebliche interspezifische Variabilität in allen Strukturbereichen. Neben sehr langgestreckten, stiftartigen Eiern gibt es langovale und rundovale Eiformen. Alle Caenideeier besitzen Polkappen (Epithemata, polar caps) als Anheftungsorgane. Es gibt Eier mit einem Epithema und, häufiger, solche mit zwei Epithemata. Die Polkappen gehören dem Typ III (nach KOSS & EDMUNDS 1974) an und bestehen aus zahlreichen Haftfäden mit verdickten Endköpfchen, die spiralgig um die Eipole gewunden sind (multi-threaded coiled caps). Bevor sie mit Wasser in Berührung kommen, bilden sie in der Regel eine kompakte Masse, deren oberflächliche Schicht von den dicht aneinanderliegenden Endköpfchen gebildet wird. Dadurch entsteht eine grob- oder feinkörnige oder auch eine deutlich wabenartige Struktur. Bei einer Art (*Caenis robusta*) sind die Polkappen schon vor der Eiablage in die Einzelfäden aufgelöst. Die Epithemata können als

kleine, mehr oder weniger stark aufgeworfene Häubchen auf den Polen sitzen, sie können aber auch bis zu  $\frac{1}{3}$  der Eioberfläche in dünner Schicht überziehen. Haftorgane an den Lateralflächen, wie sie bei mehreren anderen Familien vorkommen, fehlen den Eiern der Caenidae. Bezüglich der Chorion-Strukturen kann man drei Typen unterscheiden:

1. Eier mit Chorion-Längsrippen;
2. Eier mit Feinstruktur und grober Netzstruktur;
3. Eier, die lediglich eine Feinstruktur aus Poren, kleinen Feldern oder Körnchen aufweisen. Bei einigen Arten ist die Oberfläche fast strukturlos. Bei dieser Gruppe kommen sowohl Formen mit einem Epithema als auch solche mit zwei Epithemata vor.

Die Choriondifferenzierungen, die das Eindringen der Spermien in das Ei ermöglichen, die Mikropylen, bestehen nach Koss (1968) aus einer ovalen oder länglichen Vertiefung der Chorion-Oberfläche (sperm guide), hier Vorhof genannt, aus der Mikropylen-Öffnung und dem daran anschließenden Mikropylen-Kanal. Koss konnte bei den Eiern der Caenidae, mit Ausnahme der Gattung *Tasmanocae-nis*, keine „sperm guides“ feststellen. Dies mag daran liegen, daß bei einigen Arten, zu denen wohl die von ihm untersuchten gehören, die Vorhöfe so flach sind, daß sie lichtmikroskopisch kaum sichtbar werden. Auf REM-Aufnahmen sieht man dagegen bei fast allen Arten deutliche Vertiefungen vor den Mikropylen-Öffnungen.

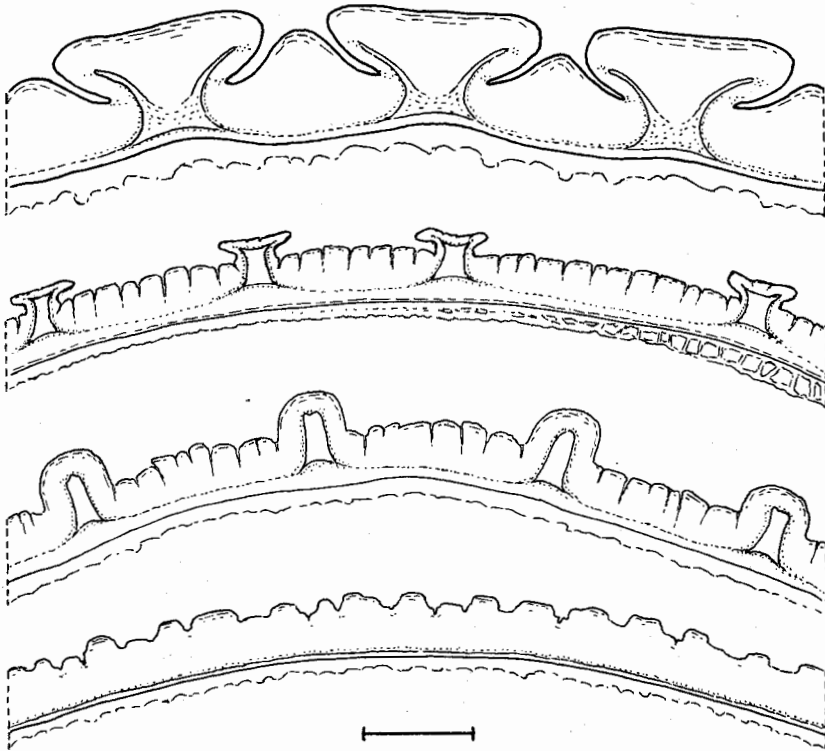


Abb. 1. Querschnitte durch die Chorion-Schichten verschiedener Caeniden-Eier (Zeichnungen nach Schnittpräparaten). Von oben nach unten: *Brachycercus harisella*, *Caenis robusta*, *Caenis lactea* und *Caenis beskidensis*. Maßstab 5  $\mu$ .

### 3.2. Beschreibung der nach eimorphologischen Gesichtspunkten geordneten Arten

3.2.1. Eier mit einem einzelnen, sehr fein strukturierten Epithema und breiten, zum Teil gegabelten Chorion-Längsrippen, die durch schmale Rinnen voneinander getrennt sind. Dieses sehr charakteristische Aussehen zeigen alle bisher bekannt gewordenen Eier der Gattung *Brachycercus* (beschrieben wurden *B. nitidus* von SMITH 1935 und *B. lacustris* von KOSS & EDMUNDS 1974).

*Brachycercus harisella* Curtis (Tafel 1, Fig. 1—3). Die stiftförmigen Eier erreichen eine Länge von etwa 250  $\mu$  und eine Breite von knapp 100  $\mu$ . Die Oberfläche der 6—10  $\mu$  breiten Längsrippen ist glatt oder fein chagriniert. Lichtoptisch entsteht der Eindruck einer Unterteilung der Rippen in einen zentralen Bereich und zwei laterale Streifen. Er kommt zustande, weil die Rippen Faltenbildungen des Exochorion darstellen. Wie der Schnitt (Abb. 1, oben) zeigt, liegen den äußeren Rippen auf Lücke fast identische innere Rippen gegenüber. Beide sind durch dünne Stege miteinander verbunden. Als laterale Streifen erkennt man den Bereich, wo sich äußere und innere Rippen überlagern.

Das Epithema macht mindestens ein Viertel der Eilänge aus. Am Pol ist es etwa 20  $\mu$  dick, am Übergang zur Lateralfäche bildet es dagegen einen hauchfeinen Überzug, dessen Begrenzung im Lichtmikroskop oft nur schwer zu erkennen ist. Die zarten Endköpfchen erreichen einen Durchmesser von kaum 0,5  $\mu$ , die Fäden sind etwa 0,15  $\mu$  dick.

Im Bereich zwischen dem Epithema-Rand und der Mitte des Eies befindet sich die einzelne Mikropyle. Ihre Längsachse ist 20—30° gegen die Rippen geneigt. Sie erstreckt sich dabei etwa über 1½ Rippenbreiten, so daß sie entweder eine seitliche Ausbuchtung an einer Rippe oder einen Steg zwischen zwei Rippen bildet. Der gut ausgebildete Vorhof hat ebenfalls eine Breite von 1½—2 Rippen. Die Mikropyle ist so ausgerichtet, daß Mikropylen-Öffnung und Vorhof zum Epithema hin zeigen.

3.2.2. Eier mit zwei Epithemata, deren Chorion, außer der Feinstruktur, ein Netz von groben Leisten trägt. Diese zeigen im Durchlicht ebenfalls die oben beschriebene Unterteilung (vergl. Abb. 1).

*Caenis lactea* Burmeister (Tafel 1, Fig. 4—5). Die Eier sind etwa 180  $\mu$  lang und ca. 90  $\mu$  breit. Sie tragen zwei flache, kappchenförmige Epithemata, die wulstig von der Eioberfläche abgesetzt sind. Die Endköpfchen haben in der Aufsicht etwa einen Durchmesser von 1,5  $\mu$ , die Fadendicke beträgt kaum 0,3  $\mu$ . Gewölbte Netzleisten umschließen die 5—6eckigen länglichen Felder, die eine zerrufte Struktur zeigen. In den Furchen liegen feine Poren, die auch im Lichtmikroskop deutlich zu sehen sind. Die Leisten selbst sind schuppig querrissig strukturiert und stellen Ausstülpungen des Exochorion dar.

In der Mitte zwischen den beiden Polen liegt die Mikropyle, welche senkrecht zur Längsachse des Eies verläuft. Ihre Lage wird zudem von den Netzleisten markiert, die zur Mikropylen-Mitte sternförmig zusammenlaufen. Netzleisten, die den flachen Vorhof durchqueren, sind an dieser Stelle deutlich abgesenkt.

*Caenis robusta* Eaton (Tafel 1, Fig. 6 und Tafel 2, Fig. 7—9). Die größte europäische *Caenis*-Art hat verhältnismäßig kleine, rund-ovale Eier von etwa 150  $\mu$  Länge (ohne Polkappen) und 110  $\mu$  Breite. Die Epithemata bilden bei dieser Art keine kompakten Massen. Vielmehr sind die um die beiden Polregionen gewundenen Haftfäden nur locker miteinander verbunden. Auffallend ist die geringe Zahl von Endköpfchen die, im Gegensatz zu allen anderen Arten, bei weitem nicht ausreichen, um die ganze Oberfläche der Polkappen zu bedecken. Bei genauerer Betrachtung fällt der komplizierte Bau der Epithemata auf (Abb. 2). An jedem Pol entspringen etwa

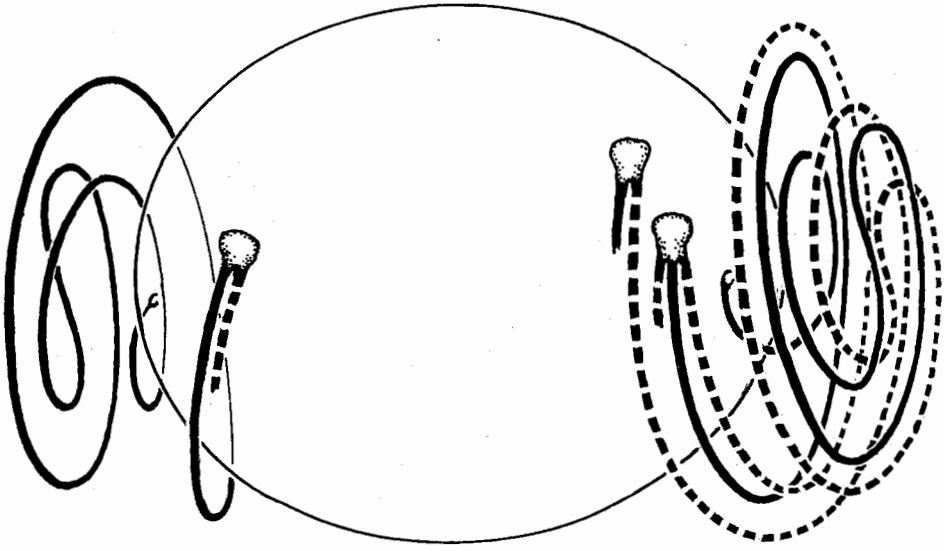


Abb. 2. Schematische Darstellung des Fadenverlaufs in den beiden Epithemata eines Eies von *Caenis robusta*. Durchgezogene Linien: Fäden, die von den Endköpfchen zu den Eipolen verlaufen. Unterbrochene Linien: vermutete Verbindungen der Köpfchen untereinander. Einzelheiten siehe Kapitel 3.2.2.

25—35 Haftfäden (BENGTSSON 1913, DEGRANGE 1957) die, spiralförmig aufgewunden, im Inneren der Epithemata, bis in deren apikalen Bereich führen. Dort bilden sie Schleifen, wodurch sich ihr Drehsinn umkehrt. In der äußeren Schicht, wo die Endköpfchen liegen, verlaufen die Fäden also in entgegengesetzter Richtung. Die Drehsinnverhältnisse der Fäden in den beiden Polkappen eines Eies gehen aus Abb. 2 hervor.

Die Zahl der Endköpfchen pro Epithema liegt meist zwischen 30 und 50. Außerdem ist zu beobachten, daß in jedem Köpfchen 1—7 Fäden enden (nach DEGRANGE 1957 sind es 2—4). Auch diese Besonderheit ist bei den europäischen Arten auf *Caenis robusta* beschränkt. Zu den Endköpfchen führen also wesentlich mehr Fäden, als an den Eipolen entspringen.

Es gibt meines Erachtens drei Möglichkeiten, diese Fakten zu erklären. Wegen der Kleinheit der Objekte ist ihre Überprüfung jedoch sehr schwierig:

- Die Fäden verzweigen sich mehrfach, ehe sie sich in einem oder in verschiedenen Endköpfchen wieder vereinigen. (Solche Verzweigungen wurden aber nicht beobachtet.)
- Eine große Zahl von Fäden hat keinen Kontakt zur Eioberfläche, sondern endet frei. (Freie Endungen sind hin und wieder zu sehen, sie sind aber sehr wahrscheinlich durch Zerreißen bei der Präparation entstanden.)
- Ein großer Teil der Fäden dient nur der Verbindung der Endköpfchen untereinander. Da alle Fäden in der gleichen Richtung aus den Köpfchen austreten, müssen sie aber, zum Wiedereintritt in ein anderes Köpfchen, ihren Drehsinn umkehren.

Die bereits von BENGTSSON beschriebenen Chorion-Netzleisten sind mit feinen Poren versehen und, im Gegensatz zu der vorigen Art, abgeflacht, oft sogar in der Mitte etwas eingesenkt. Sie mäandrieren manchmal in sich selbst. Aus Abb. 1 ersieht

man, daß sie dünnwandiger sind als bei *Caenis lactea*. Die 4—6eckigen Felder zeigen deutliche Porenstruktur. Mehrere Poren können zu kurzen Gräben zusammenfließen. In der Mitte des Eies ist die Mikropyle senkrecht zur Längsachse ausgerichtet. Sie kann parallel zu einer Netzleiste verlaufen, oder eine solche kreuzen. An die breite, schlitzförmige Mikropylen-Öffnung schließt sich der Mikropylen-Kanal an, der etwa so lang wie der Durchmesser eines Feldes ist. Rasterelektronenmikroskopisch, also als Oberflächenstruktur, tritt nur der vordere Teil des Kanals in Erscheinung.

3.2.3. Eier mit zwei Epithemata, aber ohne grobe Netzleisten. Die meisten der schon früher beschriebenen Arten gehören hierher.

*Caenis horaria* Linné (Tafel 2, Fig. 10—12 und Tafel 3, Fig. 13). Die 130—140  $\mu$  langen und 75—80  $\mu$  breiten Eier haben eine unregelmäßig ovale Form. Das Chorion weist gleichmäßig angeordnete Poren auf. Zwischen ihnen ist die Oberfläche glatt oder manchmal mit Körnchen besetzt. Diese können die Poren an manchen Stellen fast vollständig bedecken. Die von dicken Wülsten geformten Epithemata zeigen eine feine Wabenoberfläche, die von den dicht aneinandergedrängten Endköpfchen der Epithema-Fäden gebildet wird. Der Durchmesser der Waben beträgt etwa 1  $\mu$ , die Fäden selbst sind nur 0,2  $\mu$  stark.

*Caenis horaria* ist die einzige bisher bekannte Art mit 2 Mikropylen (DEGRANGE 1960). In der Regel liegen sie sich im mittleren Bereich der Eier diametral gegenüber. Sie können aber auch, wie in Fig. 11, einander genähert sein. In einem Falle lagen sie sogar unmittelbar nebeneinander. Der kleine Vorhof ist mehr oder weniger deutlich ausgebildet, der kurze Mikropylen-Kanal an der Seite der Mikropylen-Öffnung meist etwas emporgewölbt.

*Caenis rivulorum* Eaton (Tafel 3, Fig. 14—16). In der Länge entsprechen die Eier der vorigen Art. Sie sind jedoch meist schlanker. Das Chorion ist dicht mit feinen Poren besetzt, zwischen denen die Oberfläche unterschiedlich stark aufgeworfen erscheint. Manchmal erkennt man auch eine sehr feine granulöse Struktur. Die Epithemata sind weniger stark wulstig als bei *C. horaria*, ihr Feinbau ist jedoch derselbe. Durch eine breite, dreieckige Erweiterung des distalen Teiles unterscheidet sich die Mikropyle von allen hier beschriebenen Formen. Die Mikropylen-Öffnung ist schlitzförmig oder länglich oval und mündet in einen flachen, manchmal nur angedeuteten Vorhof. Die Gesamtlänge der Mikropyle kann 45  $\mu$ , das heißt mehr als  $\frac{1}{5}$  des Eiumfangs, erreichen.

*Caenis luctuosa* Burmeister (Tafel 3, Fig. 17—18 und Tafel 4, Fig. 19). Die rundovalen Eier sind 140—150  $\mu$  lang, 85—90  $\mu$  breit und tragen 2 kleine flache Polkappen. Diese besitzen stark gewölbte, häufig länglich tropfenförmige Endköpfchen von 1,4—1,6  $\mu$  Länge. Das Gefüge der Epithemata ist an ihrem Rand oft aufgelöst, so daß die Köpfchen hier manchmal einzeln liegen und die 0,2—0,3  $\mu$  dicken Fäden sichtbar werden. Eine Chorion-Struktur fehlt oft gänzlich. In manchen Populationen zeigt die Oberfläche der Eier sehr feine Pünktchen und Risse oder eine undeutliche granulöse Struktur. Der schmale Mikropylen-Kanal ist an der Öffnung etwas erweitert und mündet in den flachen aber deutlich umgrenzten Vorhof. Dieser weist in der Regel zahlreiche feine Poren auf. Lichtoptisch sind die genannten Feinstrukturen nur schwer zu erkennen.

*Caenis macrura* Stephens (Tafel 4, Fig. 20—22). Die Art stimmt in den meisten Merkmalen mit *C. luctuosa* überein. Das Chorion ist aber dicht mit Poren besetzt, die auch im Lichtmikroskop deutlich zu sehen sind. Sie werden in manchen Fällen von einer Körnchenstruktur, ähnlich der bei *C. horaria* beschriebenen, überlagert. Die Mikropyle ist meist etwas länger als die von *C. luctuosa*.

*Caenis valentinae* Grandi (Tafel 4, Fig. 23—24 und Tafel 6, Fig. 25). Diese Art soll hier eingefügt werden, obwohl nicht sicher festzustellen war, ob sie eine oder zwei Polkappen besitzt. Bei dem einzelnen Weibchen, das mir Frau Prof. GRANDI freundlicherweise zur Verfügung stellte, waren die Eier — vermutlich wegen der langen Konservierungszeit (seit 1941) — so stark verklumpt, daß sie sich kaum ohne Verletzungen voneinander trennen ließen. Viele Epithemata waren miteinander verklebt und lösten sich bei der Präparation fast immer von den Eiern ab. Bei dem abgebildeten Ei glaubt man aber den Rest einer 2. Polkappe beobachten zu können. Auch spricht die Lage der Mikropyle für deren Vorhandensein, da sie bei Eiern mit nur einer Polkappe immer näher beim Epithema-Rand liegt.

Neben der auffälligen, etwas geschwungenen Mikropyle zeichnet sich das knapp  $130 \mu$  lange und ca.  $80 \mu$  breite Ei durch weniger dicht stehende Chorion-Poren von unterschiedlicher Größe aus. Im Lumen einiger Poren findet sich ein kleines Körnchen.

3.2.4. Eier mit einem großflächigen Epithema und ohne grobe Chorion-Leisten. Solche Eier wurden bisher aus Frankreich (DEGRANGE 1960: *C. spec.*) und aus Nordamerika (KOSS 1968: *C. anceps*) beschrieben.

*Caenis beskidensis* Sowa (Tafel 5, Fig. 26—30). Die ländlichen bis ovalen Eier erreichen eine Länge von  $150$ — $170 \mu$  und eine Breite von  $80$ — $90 \mu$ . Das apikal meist etwas wulstige Epithema macht  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{3}$  der Eilänge aus. Die sehr feinen Endköpfchen (Durchmesser ca.  $0,5 \mu$ ) verleihen ihm ein fast homogenes Aussehen, das in auffälligem Gegensatz zu der groben Chorion-Struktur steht. Diese wird von Poren gebildet, die von mehr oder weniger breiten Höfen umgeben sind. Mehrere Höfe können zu unregelmäßig geformten Feldern zusammenfließen. Die Zwischenräume sind unterschiedlich breit und hoch und weisen manchmal eine feine Körnerstruktur auf. Die kurze Mikropyle, mit nur angedeutetem Vorhof, findet sich im Bereich zwischen der Eimitte und dem Epithema-Rand.

*Caenis pseudorivulorum* Keffermüller (Tafel 6, Fig. 31—33). Bei den Eiern dieser Art herrscht die rundovale Form vor. Die Länge beträgt etwa  $150 \mu$ , die Breite  $80$ — $90 \mu$ . Im Feinbau des Epithema entsprechen sie der vorigen Art. Die Chorion-Poren sind dagegen viel feiner und nicht von Höfen oder Feldern umgeben. Epithema und Chorion sind etwa von gleicher Strukturdichte. Der Mikropylenvorhof ist etwas deutlicher als bei *C. beskidensis*.

*Caenis rhenicola* Malzacher (Tafel 6, Fig. 34—36). Mit  $120$ — $130 \mu$  Länge und  $75$ — $80 \mu$  Breite besitzt diese Art die kleinsten Eier unter den hier behandelten. Mehr als  $\frac{1}{3}$  der rundovalen Eier können von dem flachen Epithema bedeckt sein, das aus  $0,6$ — $0,8 \mu$  breiten Köpfchen und sehr dünnen Fäden ( $\pm 0,1 \mu$ ) besteht. Die Chorion-Struktur ist regelmäßig und wird von kleinen Feldern gebildet, in denen mehrere feine Poren liegen. Die Mikropyle besteht aus einem langen schmalen Kanal und dem großen runden Vorhof, der etwas stärker strukturiert ist, als das umliegende Chorion.

#### 4. Diskussion

KOPELKE & MÜLLER-LIEBENAU (1981) kommen bei der Untersuchung von *Baetis*-Eiern zu dem Ergebnis, daß eine Zuordnung der Arten zu Verwandtschaftsgruppen auf Grund eimorphologischer Merkmale nur in wenigen Fällen möglich ist, und daß diese Merkmale wegen der Kleinheit der Strukturen auch zu taxonomischen Zwecken ungeeignet sind.

Bei der Gattung *Caenis* sind die Verhältnisse etwas anders, schon weil hier viel differenziertere Strukturen auftreten. Zahlreiche Details sind offensichtlich artspezifisch und können, da sie meistens auch im Lichtmikroskop zu erkennen sind, zur Aufstellung von Bestimmungstabellen verwendet werden.

Bei der Chorion-Struktur ergeben sich mehrere Stufen der Ausdifferenzierung. Strukturlose und strukturarme Eier besitzen offenbar ein dünneres Exochorion, was daran erkenntlich ist, daß sie sich bei der Trocknung häufig verformen. Sodann treten Eier mit Poren verschiedener Größe, Dichte und Gruppierung auf. Auf der nächsten Differenzierungsstufe sind Poren und Porengruppen von Höfen oder Feldern umgeben. Die dazwischenliegende Eioberfläche kann noch zusätzlich eine mehr oder weniger ausgeprägte granulöse Struktur zeigen, die in Extremfällen die Poren fast ganz bedeckt. Da die meisten Arten innerhalb dieser Differenzierungsreihen variieren, kann die Feinstruktur nur bei charakteristischer Ausbildung zur Diagnose herangezogen werden. Immerhin sind so nahe verwandte und taxonomisch schwer zu trennende Arten wie *C. luctuosa* — *C. macrura* einerseits und *C. pseudorivulorum* — *C. beskidensis* andererseits durch verschiedene Chorion-Struktur zu unterscheiden.

Die groben Strukturen (Netzleisten und Längsrippen) sind Faltenbildungen des Exochorion, während das Endochorion ungefaltet bleibt. An Schnittpräparaten ist nicht eindeutig zu erkennen, ob das, was hier als Endochorion bezeichnet wird, aus einer oder aus mehreren Schichten besteht. Zumindest bei *C. robusta* scheinen unter dem Exochorion mehrere Schichten zu liegen. Während das Netzleisten-Chorion von *C. lactea* und *C. robusta* Poren besitzt, fehlen diese dem durch Längsrippen ausgezeichneten Chorion von *Brachycercus*.

Bei den Polkappen treten verschiedene Formen auf, die, trotz einer gewissen Variabilität, in ihrer typischen Ausbildung für einzelne Arten und Arten-Gruppen charakteristisch sein können. Die *macrura*-Gruppe hat zum Beispiel sehr flache, die Eiform nicht unterbrechende Epithemata. In der *horaria*-Gruppe finden sich dagegen wulstige, von der Eioberfläche deutlich abgesetzte Polkappen. Einige amerikanische Arten wie *C. forcipata* (Koss 1968: Abb. 54) und *C. simulans* (Koss & EDMUNDS 1974: Abb. 220) haben sehr kleine, kappchenförmige Epithemata.

Eine Ausnahme unter allen europäischen Arten stellen die hochdifferenzierten Polkappen von *C. robusta* dar. Dennoch gibt es hierzu eine Parallele bei der südamerikanischen *Brasilocaenis irmleri*. Bei dieser Art sind ebenfalls nur wenige Endköpfchen vorhanden, aus denen meist mehrere Haftfäden hervorgehen; auch hier sind Umkehrschleifen zu beobachten. Da eine enge Verwandtschaft dieser beiden Arten mit ziemlicher Sicherheit ausgeschlossen werden kann, handelt es sich bei dem sehr ähnlichen Epithema-Bau wohl um Konvergenz. In diesem Zusammenhang müssen die von SMITH 1935 beschriebenen Eier der indischen *Caenis perpusilla* erwähnt werden. Ihre beiden Epithemata bestehen nur aus 4 Fäden. Abbildung 34 in SMITHS Arbeit zeigt außerdem, daß auch nur 4 Endköpfchen und vier Umkehrschleifen pro Epithema vorhanden sind.

Folgt man den Ansichten von KOSS & EDMUNDS (1974), wonach Eier mit polar konzentrierten Haftstrukturen in Fließgewässern bessere Entwicklungschancen haben, weil sie sich strömungsgünstig festsetzen, so kommt man zu dem Schluß, daß Eier mit einer einzigen Polkappe an fließendes Wasser optimal angepaßt sind. Sie müssen, wenn sie einmal verankert sind, unweigerlich mit der Längsachse in der Strömungsrichtung zu liegen kommen. Tatsächlich sind alle *Caenis*-Arten mit nur einem Epithema, wie auch *Brachycercus*, ausschließlich rhithro- oder potamobiont, die anderen Arten, mit Ausnahme von *C. rivulorum*, leben teilweise oder ganz in stehenden Gewässern. Eier mit einer Polkappe sind wahrscheinlich nicht die ursprüngliche Form gewesen. Auf Grund des oben Gesagten wäre nämlich nicht



einzusehen, warum die rhithro- und potamobionte *C. rivulorum* ein zusätzliches zweites Epithema entwickelt haben sollte. Eher dürften die ursprünglichen Ausprägungsstufen bei Adhäsionsorganen zu suchen sein, die das gesamte Ei bedecken (z. B. ein Teil der Neophemeridae; KOSS et al. l. c.).

Eier mit nur einer Polkappe sind innerhalb der Caenidae offenbar mindestens zweimal entstanden, nämlich bei der Gattung *Brachycercus* und bei der *pseudorivulorum*-Gruppe der Gattung *Caenis*. Ob die amerikanische *Caenis anceps* auch zu dieser Gruppe gehört, oder ob bei ihr das einzelne Epithema ein drittes Mal unabhängig entstanden ist, wäre noch zu klären. In allen diesen Fällen ist das Epithema viel umfangreicher als die Polkappen der anderen Arten, so als sollte das Fehlen einer Polkappe durch die Größe der verbleibenden ausgeglichen werden.

Im 3. Strukturbereich, dem der Mikropylen, treten ebenfalls artspezifische Besonderheiten auf, wie die in Zweizahl vorkommenden Mikropylen bei *C. horaria* und die stark verbreiterte Mikropylen-Öffnung bei *C. rivulorum*. Innerhalb der Arten-Gruppen scheint die Mikropylen-Form nur bei der *macrura*-Gruppe einigermaßen konstant zu sein. Bei allen *Caenis*-Arten sind die Mikropylen, wie bei den meisten Eintagsfliegeniern, annähernd senkrecht zur Längsachse des Eies orientiert. Nur die *Brachycercus*-Eier, auch die des amerikanischen *B. lacustris* (KOSS & EDMUNDS 1974: Abb. 218) haben Mikropylen, die nur wenig gegen die Längsachse geneigt sind.

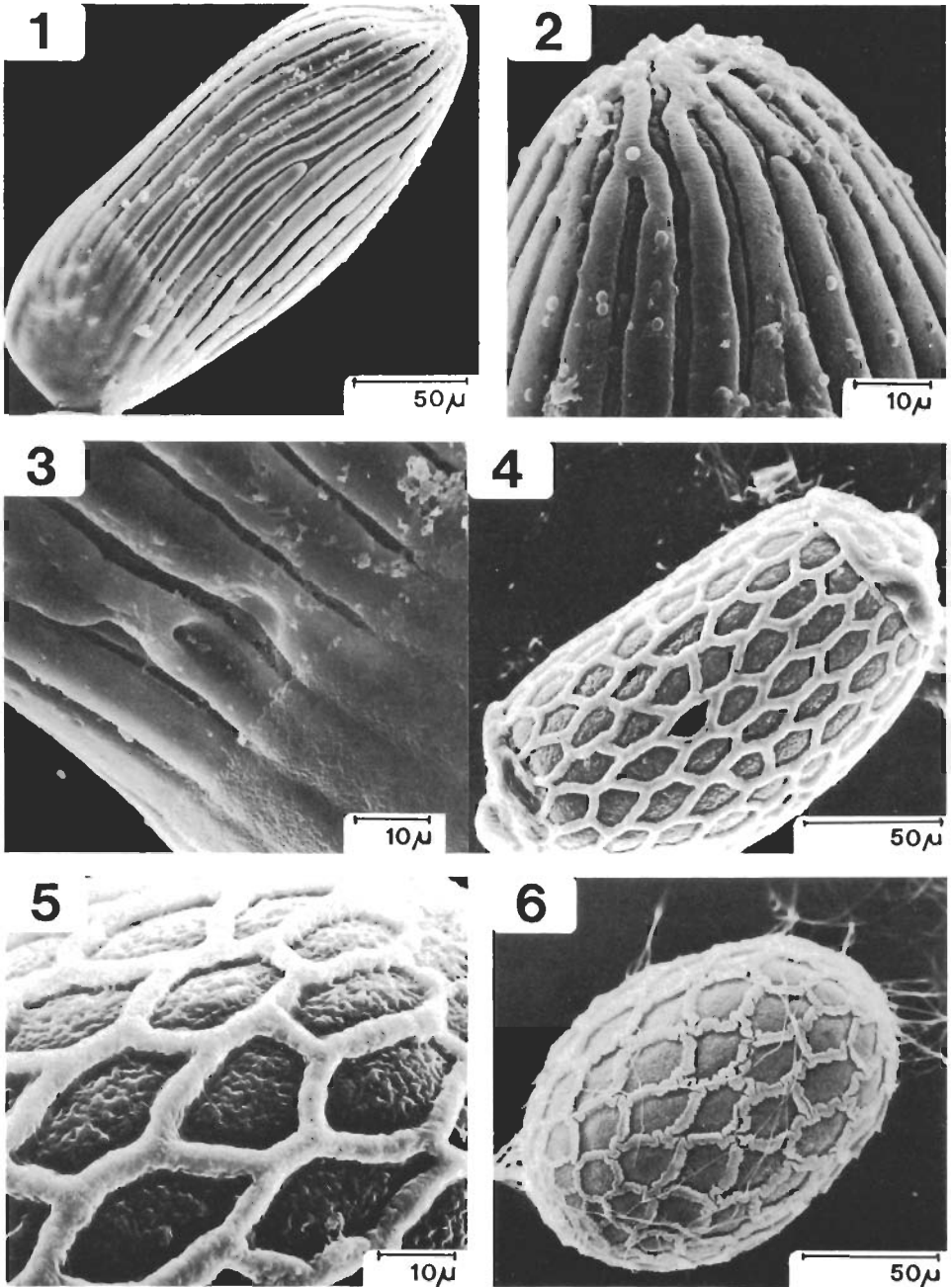
Es zeigte sich in dieser Untersuchung, daß die Gattung *Brachycercus* eimorphologisch deutlich von allen bisher untersuchten Caenidae abgegrenzt ist. Die Eier der anderen Arten und Gattungen sind sich dagegen vergleichsweise ähnlich. Bei den Gattungen *Tasmanocaenis* (KOSS & EDMUNDS 1974) sowie *Brasilocaenis* und *Caenomedea* (MALZACHER, unveröffentlicht) sind nämlich keine eimorphologischen Besonderheiten zu beobachten, die nicht auch bei *Caenis*-Eiern vorkommen würden.

#### 5. Literatur

- BENGTSSON, S. (1913): Undersökningar öfver äggen hos Ephemeriderna. — Ent. Tidskr. 34, (2—4): 271—320; Stockholm.
- DEGRANGE, C. (1956): Sur les micropyles des oeufs des Éphéméroptères. — Bull. Soc. ent. Fr. 61: 146—148; Paris.
- (1957): Note de synonymie: *Caenis incus* Bengtsson, 1912 = *Caenis robusta* Eaton, 1884 (Ephemeroptera). — Trav. Lab. Hydrobiol. Pisc. Grenoble 48/49: 33—36; Grenoble.
- (1960): Recherches sur la reproduction des Éphéméroptères. — Trav. Lab. Hydrobiol. Pisc. Grenoble 51: 7—139; Grenoble.
- KOPELKE, J.-P. & I. MÜLLER-LIEBENAU (1981): 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). — Dt. Ent. Z., N.F. 28 (I—III): 1—6; Berlin.
- KOSS, R. W. (1968): Morphology and taxonomic use of Ephemeroptera eggs. — Ann. ent. Soc. Am. 61: 696—721; Washington.
- (1970): Ephemeroptera eggs: sperm guide morphology and adhesive layer formation. — Trans. Am. microsc. Soc. 89: 295—299; Lancaster, Pa.
- KOSS, R. W. & G. F. EDMUNDS (1974): Ephemeroptera eggs and their contribution to phylogenetic studies of the order. — Zool. J. Linn. Soc. 55 (4): 267—349; London.
- MORGAN, A. H. (1913): A contribution to the biology of mayflies. — Ann. ent. Soc. Am. 6: 371—441; Washington.
- SMITH, O. R. (1935): The eggs and egg-laying habits of North American mayflies. — In: J. G. NEEDHAM, J. R. TRAVER & Y.-C. HSU (ed.). The biology of mayflies, pp. 67—89; Ithaca, N. Y.

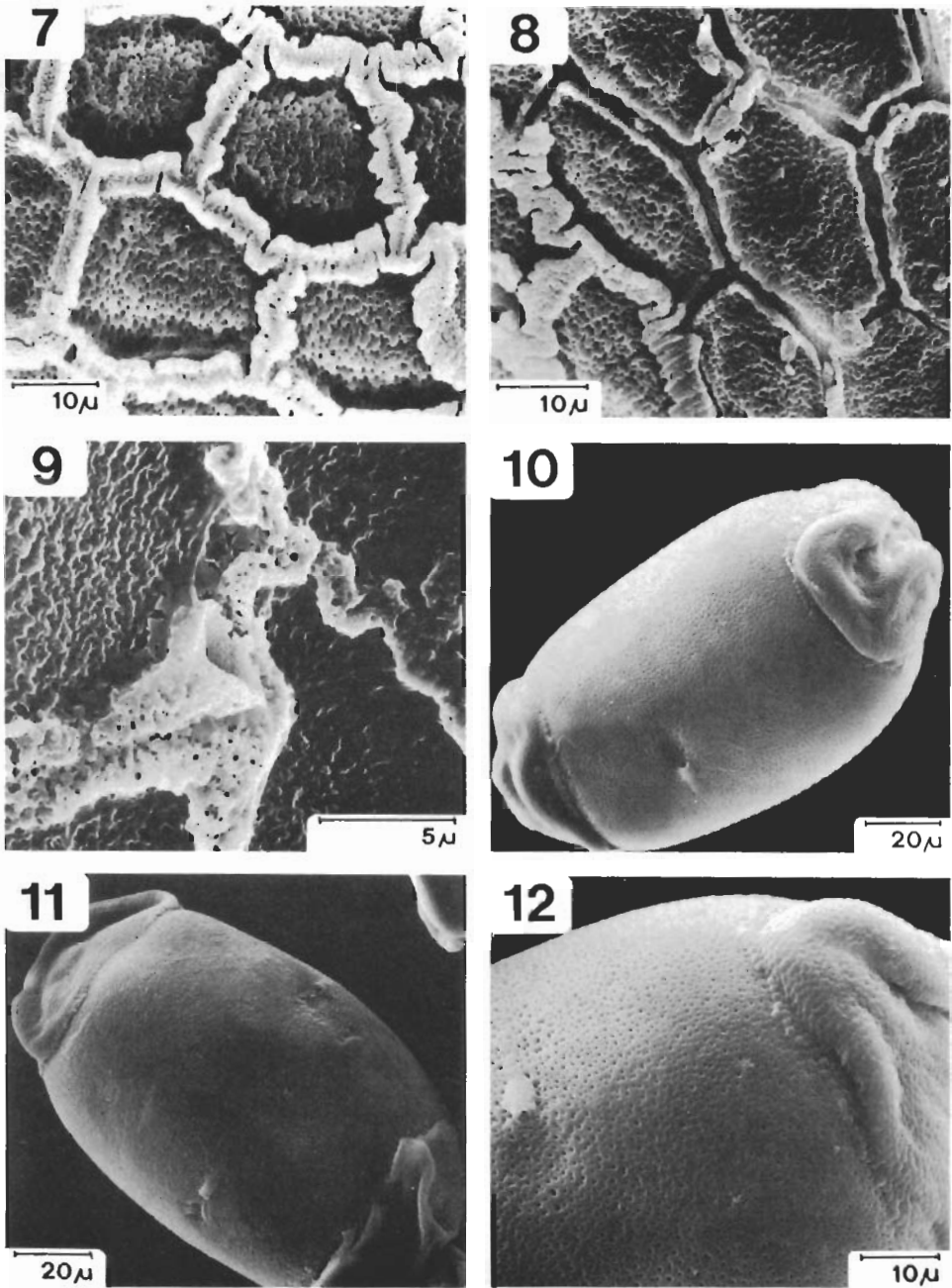
Anschrift des Verfassers:

Dr. PETER MALZACHER, Friedrich-Ebert-Straße 63, D-7140 Ludwigsburg.



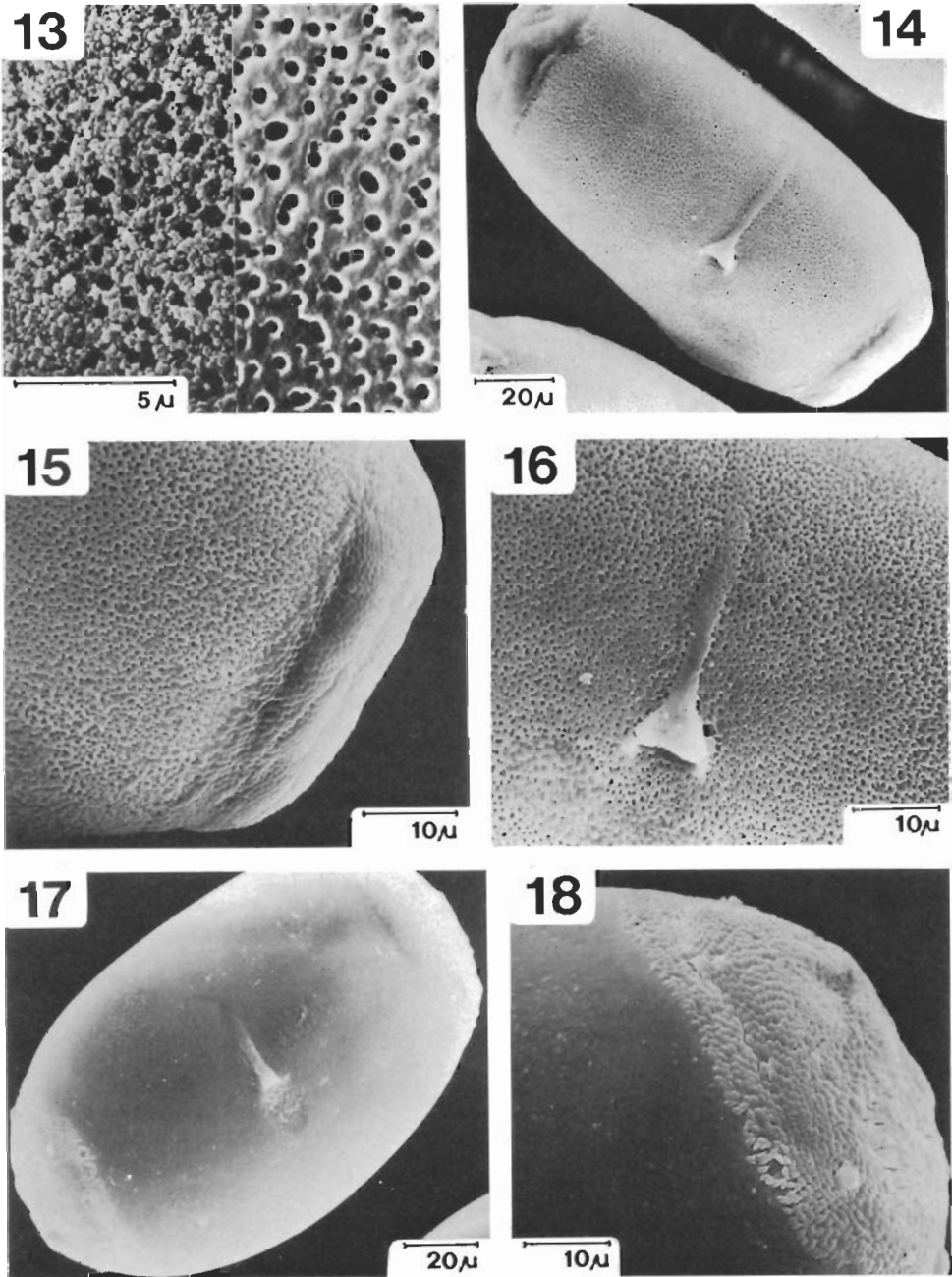
Tafel 1

- Fig. 1—3. *Brachycercus harrisella*. — 1. Ei total, — 2. Eispitze, — 3. Epithema-Rand und Mikropyle.  
 Fig. 4—5. *Caenis lactea*. — 4. Ei total, — 5. Chorion-Struktur.  
 Fig. 6. *Caenis robusta*, Ei total.



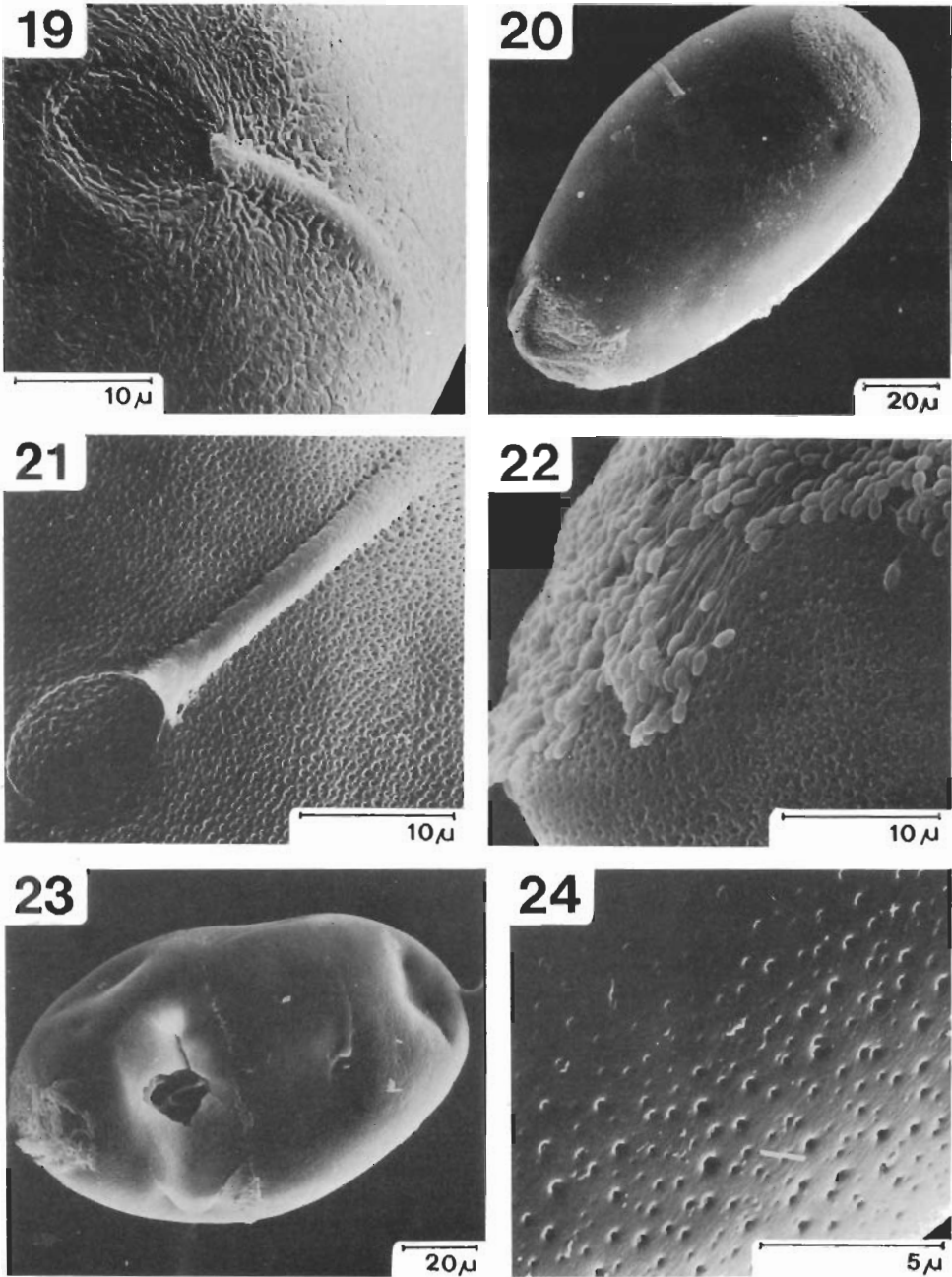
Tafel 2

- Fig. 7—9. *Caenis robusta*. — 7. Chorion-Struktur, — 8. dito, Netzleisten zum Teil abgelöst: man sieht die darunterliegenden Hohlräume, — 9. Mikropyle.
- Fig. 10—12. *Caenis horaria*. — 10. Ei total, — 11. dito, mit Körnchenstruktur; beide Mikropyle sind sichtbar, — 12. Epithema-Struktur und Mikropyle.



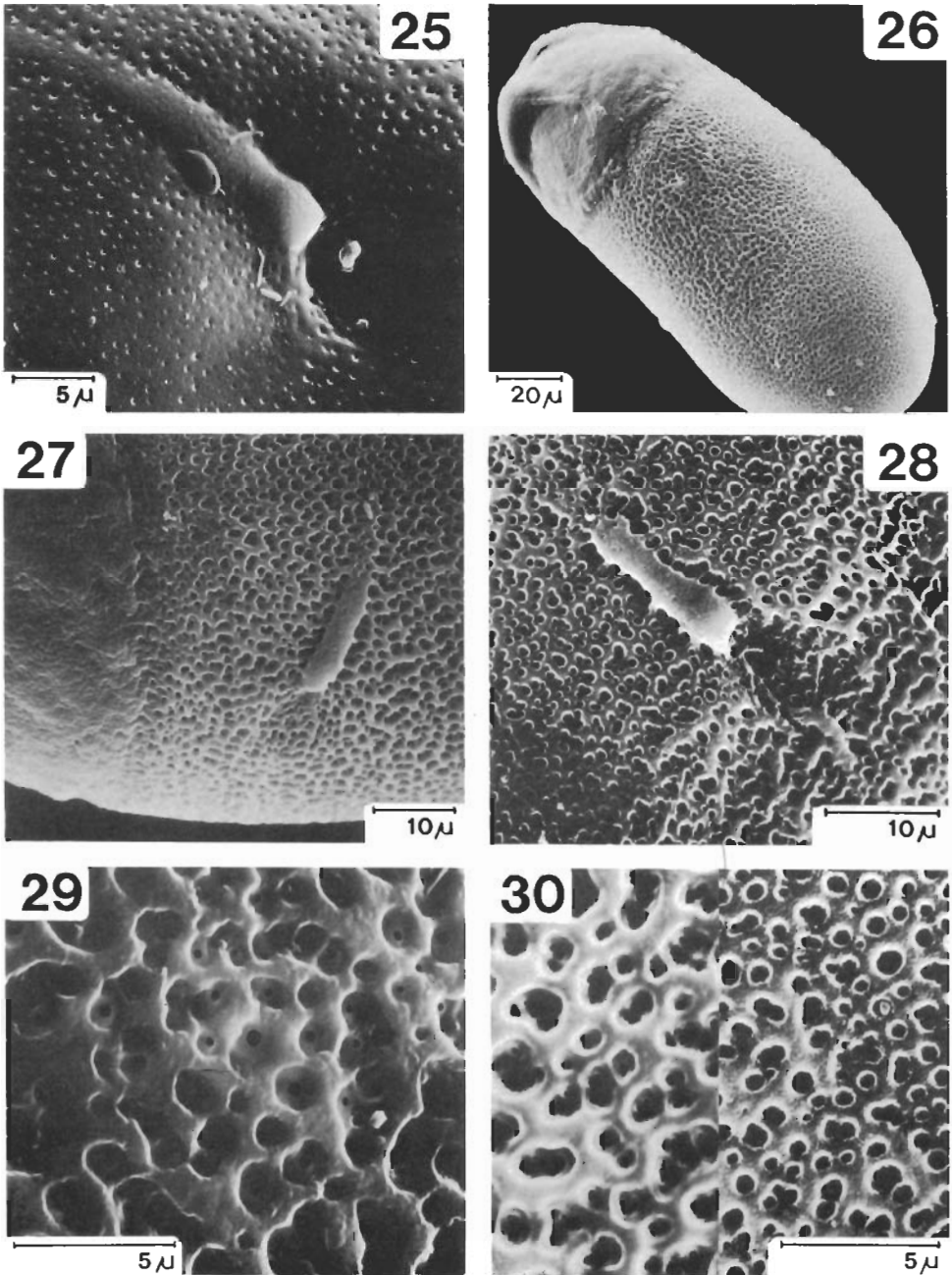
Tafel 3

- Fig. 13. *Caenis horaria*, Chorion-Feinstruktur, rechts: normal, links: mit Körnchenstruktur.
- Fig. 14—16. *Caenis rivulorum*. — 14. Ei total, — 15. Chorion- und Epithema-Struktur, — 16. Mikropyle.
- Fig. 17—18. *Caenis luctuosa*. — 17. Ei total, — 18. Chorion- und Epithema-Struktur.



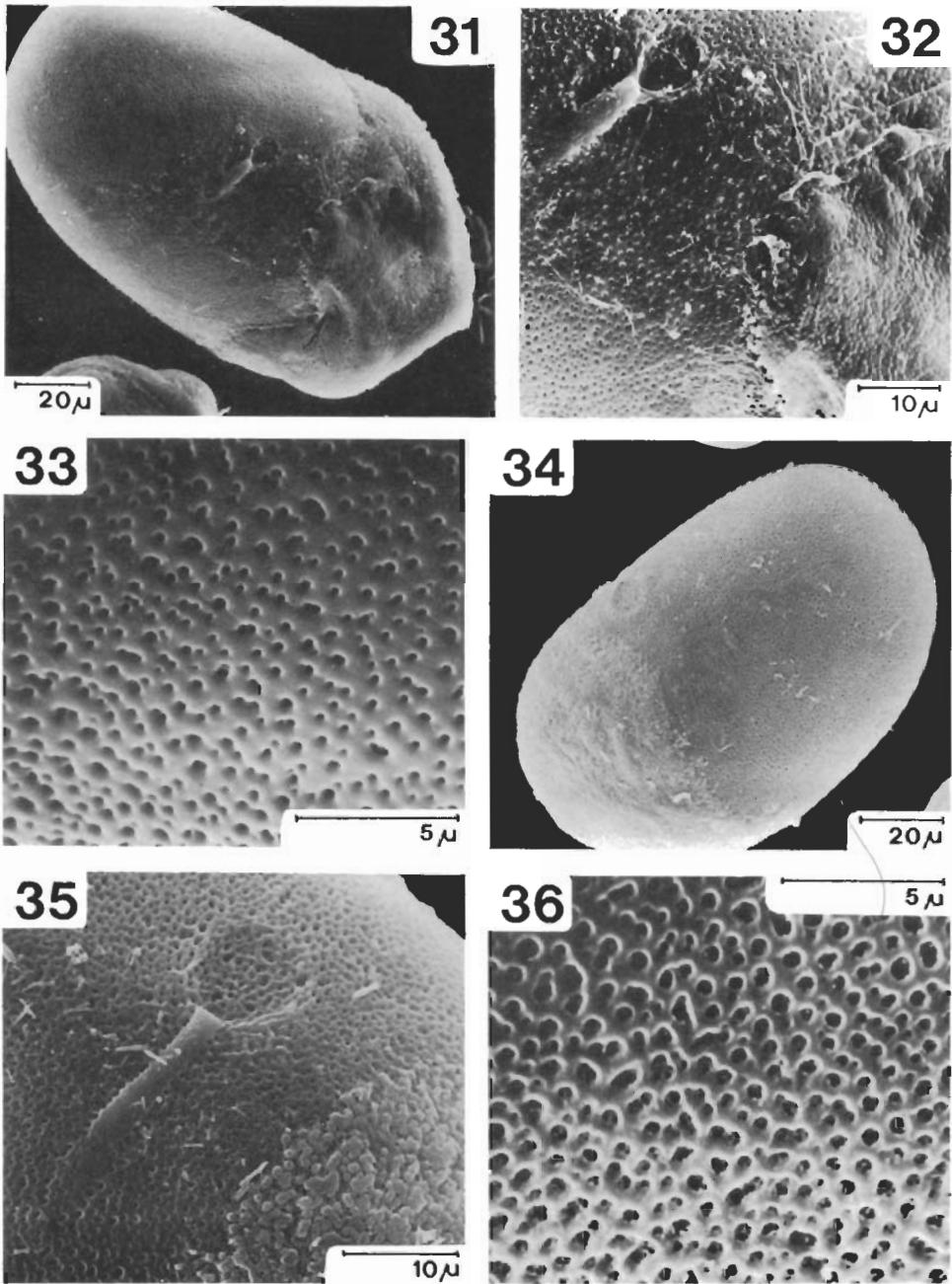
Tafel 4

- Fig. 19. *Caenis luctuosa*, Mikropyle und netzrisige Chorion-Struktur.  
 Fig. 20—22. *Caenis macrura*. — 20. Ei total, — 21. Mikropyle und Chorion-Struktur, — 22. Epithema-Struktur.  
 Fig. 23—24. *Caenis valentinae*. — 23. Ei total, — 24. Chorion-Feinstruktur.



Tafel 5

- Fig. 25. *Caenis valentinae*, Micropyle.  
 Fig. 26—30. *Caenis beskidensis*. — 26. Ei total, — 27. Mikropyle und Epithema-Rand, —  
 28. Mikropyle, — 29. Chorion-Feinstruktur mit großen Höfen und Feldern,  
 — 30. dito, links: mit schmalen Höfen, rechts: mit feinporiger, schwach  
 granulöser Struktur.



## Tafel 6

- Fig. 31—33. *Caenis pseudorivulorum*. — 31. Ei total, — 32. Mikropyle und Epithema-Rand, — 33. Chorion-Feinstruktur.  
 Fig. 34—36. *Caenis rhenicola*. — 34. Ei total, — 35. Mikropyle und Epithema-Rand, — 36. Chorion-Feinstruktur.