

DIE NAHRUNGS-AUFNAHME DER LARVEN VON *SIPHONURUS AESTIVALIS* EATON

HEINRICH SCHÖNMANN

II. Zoologische Abteilung (Insekten) des Naturhistorischen Museums Wien,
Burgring 7, A-1014 Wien, Austria

Bei allen bisher durchgeführten funktionsmorphologischen Untersuchungen an Köpfen von Ephemeriden-Larven hat sich gezeigt, daß die Tiere entgegen zahlreicher älterer Ansichten immer Detritusfresser sind oder Aufwuchs-Organismen von der Unterlage abweiden. Je nach Ausbildung des Lebensraumes und in Abhängigkeit von ihrer Lebensweise haben die Larven ihre Mundwerkzeuge stark modifiziert, das Prinzip des Nahrungserwerbes ist dabei aber immer gleich geblieben — Ergreifen von Detritus und am Substrat anhaftenden Kleinstorganismen und Weitertransport über korrespondierende Borstenfelder bis auf den Hypopharynx, von wo das Material von den Mandibelmolaren in den Pharynx gestopft wird.

Als Ergänzung zur Serie bisheriger Arbeiten ist die Untersuchung der Larven von *Siphonurus aestivalis* EATON aus folgendem Grund besonders interessant: Die Tiere leben in stehenden Gewässern mit reichlichem Nahrungsangebot und besitzen keine durch besondere Anpassungen bedingt modifizierte sondern in ihrer Form orthopteroid anmutende Mundwerkzeuge. Es ist daher verständlich, daß bei oberflächlicher Betrachtung ihrer „kräftigen Kauwerkzeuge“ (DRENKELFORT, 1910) gerade diesen Tieren eine teils phytophage teils räuberische Lebensweise zugeschrieben wurde. Im folgenden wird zu zeigen sein, daß es sich auch bei *Siphonurus* um einen reinen Detritusfresser innerhalb des „Ephemeriden-Schemas“ handelt.

Die untersuchten Larven bewohnen stehende bis langsam fließende Gewässer und sind dort vornehmlich auf submersen Pflanzen sitzend anzutreffen. Im von mir beobachteten Biotop — dem „Grünen See“ bei Tragöß in der Steiermark — besteht der Bewuchs größtenteils aus bei Hochwasser untergetauchten Blütenpflanzen, die sehr dicht mit feinem Detritus überzogen beziehungsweise teilweise anmazeriert sind. Um einen Einblick in die Funktionsweise der Mundwerkzeuge von *Siphonurus*-Larven zu erhalten, wurden einerseits Tiere unter möglichst natürlichen Bedingungen im Aquarium beobachtet, andererseits in Alkohol konservierte Tiere unter binokularer Lupe seziiert. Bei der Untersuchung einer Serie von fixierten Larven konnten Aktionsradien und Lagebeziehungen der einzelnen Mundteile zueinander studiert werden. Dabei kann man von folgender Voraussetzung ausgehen und so eine zusätzliche Kontrolle zu Lebendbeobachtungen gewinnen: Die Stellungen der Mundwerkzeuge am fixierten Tier stimmen insofern mit am lebenden Tier zu beobachtenden Stellungen überein, daß die durch die Fixierung entstandene scheinbar übertriebene Haltung, sofern es nicht zur Exartikulation von Teilen kommt, nur eine der möglichen Grenzstellungen in vivo darstellt.

Der Kopf von *Siphonurus* ist orthopteroid gebaut und trägt die Mundwerkzeuge in deutlich orthognather Haltung. Die distalen Abschnitte aller Mundteile sind mit Ausnahme der Mandibelspitzen ähnlich beborstet, können aber alle mit dem Substrat in direkten Kontakt gebracht werden. Kein Teil fällt durch besondere Größe oder Struktur auf — nur aufgrund der Aktionsradien, der Be-

wegungsfrequenzen, der Stärke der Muskulatur und der Gelenksausbildung kann eine funktionelle Rangordnung aufgestellt werden.

Der Maxillarpalpus wird lateral und ventral völlig ausgestreckt und kann dabei noch zusätzlich leicht nach vorne und hinten geschwenkt werden. Sein Endbürstchen hat somit den größten Aktionsradius und stellt das wichtigste Element zum Ergreifen der Nahrung dar. Bei Kontraktion übergibt der Palpus das Material an die distalen Enden der übrigen Mundteile, vor allem an Glossae und Paraglossae. In seiner Funktion wird er vom Labialpalpus, der ebenfalls eine deutliche Endbürste am dritten Glied trägt, unterstützt. Dieser ist zwar kleiner und wird nicht durchgestreckt, seine Bewegung erfolgt aber meist in rascherer Frequenz. Von größter Bedeutung für den Weitertransport der Nahrung bis in Reichweite der Mandibelmolaren sind die Laden der Ersten Maxille, die elliptisch rotierend bewegt werden. Sie können mit den leicht nach hinten gekrümmten gekämmten Borsten an ihrem distalen Ende zwar auch Substrat von der Unterlage aufgreifen, die Hauptaufgabe dieser Einrichtung liegt aber darin, bereits auf den Glossae und Paraglossae abgelagertes Material auszubürsten und nach oben auf den Hypopharynx zu heben. Die an der medianen Kante der Lade befindlichen Borsten schieben das so angereicherte Material am Hypopharynxkörper höher und werden beim Öffnen von den nach median weisenden Randborsten der Superlinguae und den Borstenkämmen an den lateralen Kanten des Hypopharynxkörpers ausgekämmt.

Die große in ihrer Form an die Verhältnisse bei Orthopteren erinnernde Mandibel ist an ihrer medianen Kante in einen deutlich ausgebildeten schaufelförmigen Spitzenteil, ein knapp darüber befindliches passiv bewegliches Bürstchen (Prostheka) und in einen stark strukturierten Molarteil gegliedert. Bei *Siphonurus* können die Mandibelspitzen aus der Deckung durch das Labrum vorgeifen und ebenfalls Partikeln aufnehmen. Die Prostheken streichen in Richtung Hypopharynxspitze beziehungsweise Epipharynxbürstchen und dienen wie die Schiebebörsten der Laden dem Weitertransport von Nahrungsteilchen. Das Material gelangt so in eine in Reichweite der Molaren befindliche Zone zwischen den in der Streichrichtung der Molaren verlaufenden Borstenkämmen der Hypopharynxspitze und des Epipharynx und wird dort festgehalten. Die asymmetrisch gebauten Molaren, deren Querlamellen selbst wiederum in Lamellen, Papillen und Borstenbüschel aufgelöst sind, übernehmen die Nahrung, pressen sie aus und stopfen sie in den Pharynx — sie sind somit die letzte Instanz beim Nahrungstransport.

Alle bisher aufgezählten beweglichen Mundteile werden normal zur Körperlängsachse aus- und eingeschwenkt und zum Ergreifen resp. Weiterschieben der Nahrung verwendet. Die übrigen in der Längsrichtung vor- und rückklappbaren Elemente wie Labrum, Glossae und Paraglossae dichten bei Kontraktion den Mundraum ab und fangen Material auf.

Die Nahrungsaufnahme ist nicht an den Ablauf eines bestimmten Bewegungsmusters, das immer wiederholt wird, gebunden. Je nach Menge des Nahrungsangebotes und in Abhängigkeit von der Beschaffenheit der Unterlage sind folgende Bewegungsabläufe zu beobachten:

1. Unterlage: Blätter und Halme, im Versuch auch Glas, von feinem Detritus überzogen.

a) Tiere sitzen auf der Blattfläche:

Rasche Bewegungen der Maxillarpalpen, die seitlich weit ausholen, sowie der Laden und Labialpalpen führen zur Anreicherung von Material in der Praeoralhöhle auf Glossae, Paraglossae, Superlinguae und Lingua, wobei die gesamte Vorgangsweise eher einem „In den Mund Werfen“ als einer präzisen Weitergabe über Borstenfelder gleicht. Die Mandibeln beginnen nun zu arbeiten, die Laden schieben nach, während die übrigen Mundteile geringfügig bewegt werden und im geschlossenen Zustand hauptsächlich der Abdichtung dienen.

b) Tiere sitzen auf der Blattkante:

Maxillarpalpen und Spitzen der Laden greifen beidseitig weit nach unten, das Labium und seine Anhänge sind kaum beteiligt. Nach kurzer Zeit werden Mandibeln und Maxillen gleichmäßig alter-

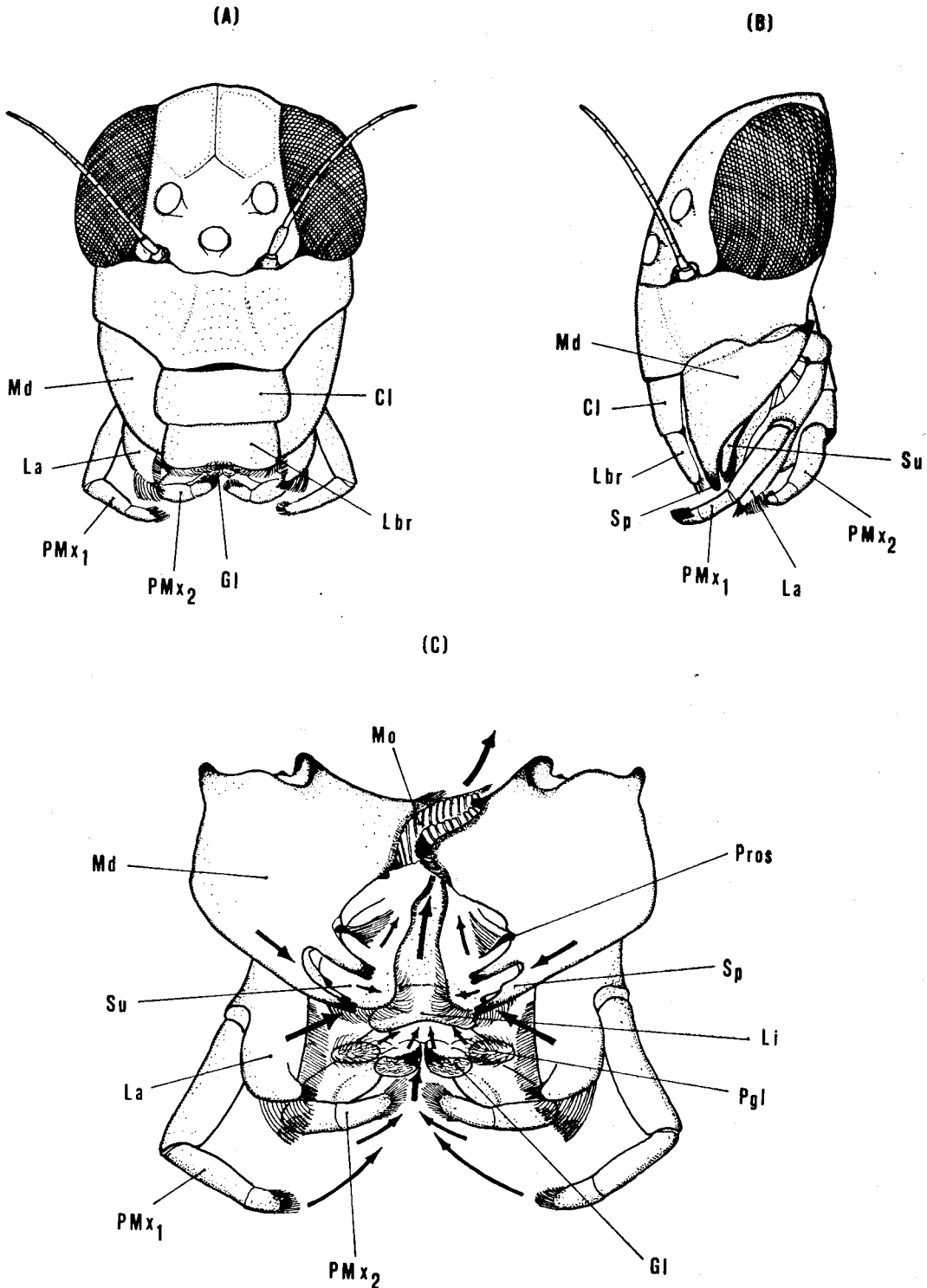


Abb. 1. Kopf einer Larve von *Siphonurus aestivalis* EATON. A) Frontalansicht. B) Lateralansicht. C) Mundwerkzeuge von schräg vorne unten in geöffneter Haltung, Clypeo-Labral-Komplex abgehoben. Die Pfeile verdeutlichen die Bewegungsrichtungen der Mundteile bei der Nahrungsaufnahme.

Cl — Clypeus

Gl — Glossa

La — Lade der ersten Maxille

Lbr — Labrum

Li — Lingua

Md — Mandibel

Mo — Molarteil

Pgl — Paraglossa

PMx₁ — Maxillarpalpus

PMx₂ — Labialpalpus

Pros — Prostheka

Sp — Spitzenteil der Mandibel

Su — Superlingua

nierend bewegt. Bei dieser Art der Nahrungsaufnahme wird ein Abnagen wie durch phytophage Insekten vorgetäuscht — eine nachträgliche Untersuchung der Blatteile läßt aber keine Fraßspuren erkennen. Sowohl bei a) wie auch bei b) wurden nur sorgfältig die anhaftenden Detritusteilchen abgebürstet.

2. Unterlage: bereits stark anmazerierte Blätter.

Die Mandibeln werden rasch bewegt und lockern mit ihren Spitzenteilen die Mesophyllzellen auf, der weitere Vorgang entspricht 1a). Hierbei entstehen scheinbar „Fraßspuren“.

3. Nahrung: größere Detritusklumpen, die aber leicht zerfallen müssen.

Die Klumpen werden von den Palpen in die Praeoralhöhle gestopft und mit den Mandibelspitzen zerkleinert. Durch gesteigerte Aktivität der Laden und Mandibeln wird das Material aufgearbeitet, die Palpen bleiben inzwischen ruhig.

4. Es konnte auch beobachtet werden, daß durch alternierende Vor- und Rückbewegungen der Labialpalpen Algenfäden in den Mund gestopft werden.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die distalen Mundteile so lange bewegt werden, bis genügend Material auf der Lingua, den Glossae und Paraglossae liegt. Dieses wird bei gleichzeitiger Abdichtung durch Labrum und Labium mit Landen und Mandibeln aufgearbeitet. Erreicht die Nahrungsmenge einen bestimmten unteren Grenzwert, beginnen die distalen Teile wieder Material heranzukehren. Bei gleichmäßigem Nahrungsangebot und bei gleichmäßiger Beschaffenheit der Unterlage kommt es dabei zu einer gleichmäßig alternierenden Bewegungsabfolge Lade — Mandibel. Jede Unregelmäßigkeit kann dadurch ausgeglichen werden, daß die jeweils stärker benötigten Teile entsprechend schneller bewegt werden. Der „Sensor“, der über den jeweiligen Einsatz der notwendigen Teile entscheidet, müßte im Bereich der Glossae beziehungsweise der Lingua liegen, da eine Berührung dieser Teile mit einer Nadel heftige Bewegungen der übrigen Mundteile auslöst.

Siphonurus ist Detritusfresser und bürstet Material von jeder Unterlage ab. Er kann auch größere Partikel aufnehmen, sofern diese Agglomerate von Detritus oder stark mazerierte Pflanzenreste sind, und anmazerierte Blatteile auslutschen, wobei letzteres im Arbeitsgang dem Abbürsten von Detritus von einer Unterlage gleichzusetzen ist. Vom Bewegungsablauf gesehen täuscht das Abbürsten entlang einer Kante ein Abnagen vor beziehungsweise durch das Auslutschen mazerierter Blätter entstehen scheinbar Fraßspuren. Bedingt durch die hochspezialisierte Struktur der Molarlamellen, die in weichelastische Reihen aus Borstenbüscheln aufgelöst sind, könnten feste größere Nahrungsteile gar nicht zerkleinert werden und kommen daher als Nahrung auch nicht in Frage.

Siphonurus ist so unspezialisiert, daß er mit allen Mundteilen einschließlich der Mandibelspitzen Substratkontakt hat und Nahrung aufgreifen kann. Der Weitertransport erfolgt nicht mit Hilfe präziser Abstreifmechanismen, sodaß Verluste auftreten, die aber durch das Nahrungsüberangebot in seinem Lebensraum ausgeglichen werden. Grundprinzipien bei der Nahrungsaufnahme sind: Ergreifen von Partikeln durch lateral bewegliche Teile — Transport in die Praeoralhöhle und Anreichern — Abdichten des Mundraumes — Anheben der Nahrung auf den Hypopharynx — Auspressen und in den Pharynx Stopfen durch die Molaren. Der Erfolg hängt dabei hauptsächlich von der Bewegungsfrequenz ab — es wird laufend neues Material nachgeschoben, wobei die durch Herausfallen gegebene Verlustrate verringert und durch Anreichern der Weitertransport eingeleitet wird.

Siphonurus läßt sich also aufgrund der Art seines Nahrungserwerbes ebenfalls in das Schema der bisher untersuchten Ephemeriden-Larven einreihen, stellt aber einen noch völlig unspezialisierten Typus dar.

SUMMARY

Food collection by the larvae of Siphonurus aestivalis Eaton

In addition to the previous studies on ephemeropteran nymphs as to the function of the mouth parts in food collection, the nymphs of *Siphonurus aestivalis* EATON were investigated. This species represents a no-specialized type which captures its food, consisting of detritus, rotted higher plants and sometimes of filamentous algae, with the distal parts of all its mouth parts, all of them of similar structure. The further transport of food into the pharynx is similar to that described in other papers and is based on the successive transfer of particles from one set of bristles to the next one lying closer to the mouth. Observations on living animals show that the mouth parts which seem to be quite similar to the biting and chewing orthopteroid type, cannot be used for biting off parts of higher plants but can only collect loose material, consisting of rather small particles, by brushing it up from the substratum.

DISCUSSION

U. JACOB: Ihre Aussagen bezogen sich teilweise generell auf Ephemeropteren. Dass sich Eintagsfliegenlarven von Detritus ernähren können und das auch die wesentlichste Ernährungsweise ist, möchte ich keinesfalls in Abrede stellen. Nach Ihren funktionsmorphologischen Untersuchungen müsste es für Ephemeropterenlarven unmöglich sein, intakte, derbe Fadenalgen (etwa *Cladophora*) als Nahrung zu nutzen. Trotzdem verzehren manche Formen (z. B. *Heptagenia*) im Aquarium beachtliche Mengen dieser Algen. Wie vereinbart sich diese Tatsache mit dem obligatorischen „Detritus-Bürst-Konzept“?

H. SCHÖNMANN: a) Meine Aussagen beziehen sich zunächst nicht generell auf sämtliche Ephemeropteren sondern auf die bisher von Brown, Froehlich, Strenger und von mir untersuchten Formen — eine fundierte Generalisierung kann erst aufgrund eines breiteren Spektrums von funktionsmorphologischen Untersuchungen erfolgen.

b) Als Nahrung habe ich Detritus und Aufwuchsorganismen angeführt, wobei die Korngröße der Teilchen bzw. der Durchmesser von Algenfäden in Zusammenhang mit der Ausbildung der Borsten an den die Nahrung ergreifenden resp. weitertransportierenden Mundteilen dafür ausschlaggebend ist, ob das jeweilige Material als Nahrung in Frage kommt.

c) In den Begriff „Detritus“ fallen ausser organischen Resten, die mit anorganischem Material vermischt werden, selbstverständlich auch lebende Organismen der entsprechenden Größenordnung und, bezogen auf ihren Durchmesser, im weiteren Sinne auch die der Unterlage aufsitzenden Algenfäden.

d) Die Behauptung, dass es Larven von *Siphonurus aestivalis* EATON aufgrund der Morphologie ihrer Mundteile unmöglich ist, Fadenalgen als Nahrung zu nutzen, ist unrichtig, da ich bei meinen eigenen Beobachtungen unter anderem angeführt habe, dass durch alternierende Bewegungen der distalen Abschnitte der Mundteile Algenfäden in den Mund geschoben werden. Dass *Heptagenia* die dünnen und unverzweigten *Cladophora*-Fäden auf ähnliche Weise in den Mund schiebt und von der Unterlage abreisst steht daher nicht im Widerspruch zu meinen Aussagen. Allerdings ist die Verwendung der Mandibel zum Annagen intakter grösserer Pflanzen im Sinne anderer phytophager Insekten bedingt durch die hochspezialisierte Strukturierung der Molaren sowie durch die teilweise Abschirmung der Spitzenteile von der Unterlage nicht möglich und wurde bisher auch nicht beobachtet.

LITERATUR

- BRETSCHKO G. (1966). Der Grüne See bei Tragöß, Steiermark. Ein Beitrag zur Karstlimnologie. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **51**, 5, 699–726.
- BROWN D. S. (1961). The morphology and functioning of the mouthparts of *Chloeon dipterum* L. and *Baetis rhodani* PICTET (Insecta, Ephemeroptera). *Proc. Zool. Soc. London*, **136**, Part 2, 147–176.

- DRENKELFORT H. (1910). Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphonurus lacustris* EATON. *Zool. Jb. Anat.*, **29**, 527-617.
- FROEHLICH G. (1964). The feeding apparatus of the nymph of *Arthroplea congener* BENTSSON (Ephemeroptera). *Opuscula Entomol.*, **29**, 188-208.
- STRENGER A. (1952). Die funktionelle und morphologische Bedeutung der Nähte am Insektenkopf. *Zool. Jb., Abt. Anat. Ont. Tiere*, **72**, 3/4, 469-521.
- , (1953). Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, I. Teil, *Ecdyonurus* und *Rhithrogena*. *Österr. Zool. Z.*, **IV**, 1/2, 191-228.
- , (1970). Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, *Palingenia longicauda*. *Zoologica*, **117**, 1-26.
- , (1973). Die Mandibelgestalt der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem. *Verh. D. Z. G.*, **66. Jahresvers.**, 1973, 75-79.
- , (1975). Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, *Ephemera danica*. *Zoologica*, **123**, 1-22.