VOLKER STORCH & PATRICIA BURKHARDT

Die Reaktion der Mitteldarmdrüse des Süßwasserstrandflohs *Orchestia cavimana* auf verschiedene Nahrung

Kurzfassung

Der Amphipode Orchestia cavimana hat sich in Mitteleuropa stark ausgebreitet. Diese Dynamik hängt möglicherweise mit einer besonderen Plastizität in der Nahrungswahl zusammen. Einzeln gehaltenen Tieren wurde nach kurzer Hungerzeit unterschiedliche Nahrung angeboten, deren Metabolisierung sich in Veränderungen der Ultrastruktur der R-Zellen der Mitteldarmdrüsen widerspiegelt. Eine reiche Entwicklung vieler Zellorganellen sowie ein ausgewogenes Verhältnis von Reservestoffen zu Organellen wurden nach Bakterien- und Algen-Fütterung festgestellt. Cellulase-Aktivität wird durch massive Glycogen-Einlagerung nach Cellulose-Fütterung dokumentiert. Glycogen findet man auch nach Sucrose-Diät, während bei Quark-Angebot ribosomenbesetztes endoplasmatisches Reticulum und Golgi-Apparate dominierten. Die Aufnahme von Butter hat ein von Lipideinschlüssen bestimmtes Bild zur Folge.

Summary

The Amphipod, Orchestia cavimana, has proliferated in central Europe. The success of its dispersion in this region is possibly a consequence of its adaptability to a wide array of nutritional conditions. Isolated specimens of this species were offered different feeds after a short starvation period, and their metabolism, as this can be reflected through ultrastructural modifications of the R-cells of the midgut glands, was studied by means of electron microscopy. Bacteria and algae feeding resulted in optimal structural integration of the cell organelles as well as a balanced proportion between the amounts of reserves and organelles. The activity of cellulase, an enzyme found in their digestive tract. was demonstrated by a massive build-up of glycogen after cellulose feeding. Glycogen was also found in the sucrose-fed specimens, while the RER and Golgi bodies were dominant features in those fed milkcurds. Butter feeding resulted in the development of lipid vacuoles.

Autoren

Prof. Dr. VOLKER STORCH, PATRICIA BURKHARDT, Zoologisches Institut der Universität, Morphologie/Ökologie, Im Neuenheimer Feld 230, D-6900 Heidelberg.

Einleitung

Der semiterrestrische Amphipode Orchestia cavimana ist wohl ein ostmediterran-pontisches Faunenelement, das sich in letzter Zeit in Zentraleuropa rasch ausgebreitet hat (KINZELBACH 1972). Er gehört zu den wenigen Talitridae, die Ufer von limnischen Gewässern besiedeln, zum Beispiel am Rhein. Auf Kiesbänken und zwischen den großen Steinen der Uferbefestigungen kann Orchestia cavimana die dominierende größere Tierart sein. Je nach Wasserstand unternehmen die Populationen erhebliche Wanderungen, um in Regionen zu gelangen, die vom Wasser nicht mehr erreicht werden. Je nach Körpergröße suchen sie ihnen gemäße Lückensysteme auf, in denen sie sich seitlich abstützen können (FISCHENICH 1979).

Mit dem Ortswechsel sind vermutlich ein rasch sich veränderndes Nahrungsangebot und eine erhebliche Plastizität in der Nahrungsaufnahme verbunden. Letztere ist vielleicht der Schlüssel zum Verständnis der raschen Ausbreitung dieser Art. Um diese Vermutung zu untermauern, haben wir gehungerten Orchestia cavimana verschiedene Nahrung angeboten und durch ultrastrukturelle Untersuchung der Mitteldarmdrüsen gezeigt, ob diese metabolisiert wurde.

Die Mitteldarmdrüse der Crustaceen ist zur Sekretion von Verdauungsenzymen und zur Resorption und Speicherung von Nährstoffen befähigt (AGRAWAL 1964, MARTIN 1964, 1966, MUSKÓ 1984, SCHMITZ 1967, SCHULTZ 1976). Das unterschiedliche Futterangebot der Tiere spiegelt sich in Zellen dieses Organs wider, wie es bereits für Isopoden (STORCH 1982), Decapoden (VOGT et al. 1985) und Amphipoden (STORCH & BURKHARDT 1984) beschrieben wurde.

Die Mitteldarmdrüse besteht aus 2 Paar tubulärer Schläuche mit einschichtigem Epithel, das aus 4 Zelltypen aufgebaut ist, die den gleichnamigen Zellen des Decapoden-Hepatopancreas sehr ähneln. Diese Darmanhänge zeigen nach Schultz (1976) drei deutliche Regionen: Distal befinden sich undifferenzierte, embryonale und sich differenzierende Zellen keilförmiger Gestalt, die sich auch unter Nahrungseinflüssen nur geringfügig verändern (Storach & Burkhardt 1984). In proximaler Richtung differenzieren sie sich in einer Übergangszone zu R- und F-Zellen. Anschließend folgt der längste Abschnitt, die Sekretionszone mit reifen B-Zellen, die mit ihren großen Vakuolen der Region ein charakteristisches Bild verleihen. Über Ultrastruktur und

Unterstützt durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG Sto 75/4-9).

150 carolinea, 44

vermutliche Funktion dieser Zellen wurde verschiedentlich berichtet (Literatur bei Vogt et al. 1985). In diesem Zusammenhang ist wichtig, daß die R-Zellen hauptsächlich für die Resorption und Speicherung von Nährstoffen zuständig sind. An *Talitrus* und *Penaeus* konnte gezeigt werden, daß besonders sie sich in ihrer Ultrastruktur in typischer Weise mit der Nahrung verändern (Storich & Burkhardt 1984, Vogt et al. 1985), deshalb beziehen sich die hier beschriebenen Befunde weitgehend auf diesen Zelltyp, soweit es nicht anders hervorgehoben ist.

Material und Methode

Im Mai und im November des Jahres 1984 wurden in der Umgebung von Ketsch am Rhein adulte Individuen von Orchestia cavimana gesammelt. Sie wurden einzeln bei 15° C in Plastikgefäßen gehalten, deren Boden mit feuchtem Gips bedeckt war. Die Tiere hungerten 7 und 9 Tage, danach wurde ihnen 2 Tage lang folgende Diät angeboten: Sucrose, Magerguark, Butter, Bakterien (Escherichia coli) und mit Süßwasser gewaschene Fucus-Stücke. Alle Tiere nahmen Nahrung zu sich, wenn auch zum Teil erst nach Abdunkeln. Zum Vergleich wurden Tiere aus dem Biotop direkt nach Ankunft im Labor (1-2 h später) fixiert sowie Tiere, denen für 9 und 11 Tage die Nahrung entzogen war. Kleine Stücke der Mitteldarmdrüsen wurden in 2,5 % Glutaraldehyd (in Sörensen-Phosphatpuffer bei pH 7,4) für 2 Stunden bei 4° C fixiert, anschließend gewaschen, in 1 % OsO4 für weitere 2 Stunden nachfixiert, in Ethanol entwässert und in Araldit eingebettet. Die Dünnschnitte wurden 5 Minuten mit Uranylacetat (gesättigte Lösung in 70 % Methanol) und weitere 5 Minuten mit Bleicitrat kontrastiert. Die Auswertung wurde mit einem Zeiss EM 9 S2 durchgeführt.

Die beschriebenen Zellstrukturen nach den verschiedenen Fütterungen traten übereinstimmend bei mehreren Tieren eines Versuchsansatzes auf, deren Mitteldarmdrüsen im Bereich der lichtmikroskopisch hervortretenden B-Zellen geschnitten wurden.

Ergebnisse

Auf die Ultrastruktur der Amphipoden-Mitteldarmdrüse von Biotoptieren wird hier nur insoweit eingegangen, wie bei der untersuchten Art Abweichungen zu den bisher bekannten Ergebnissen von MORITZ et al. (1973) und SCHULTZ (1976) auftreten.

Die Biotoptiere zeigen eine Mitteldarmdrüse, deren elektronenmikroskopisches Bild dem schwach mangelernährter Amphipoden gleicht. Glycogen fehlt weitgehend, Lipidvakuolen sind in unterschiedlicher Menge, je nach Individuum und Zelltyp, ausschließlich im basalen Zellteil vorhanden. Größere, helle Vakuolen unregelmäßiger Gestalt finden sich hin und wieder, die Golgi-Apparate sind als Stapel dichtgepackter Zisternen ausgebildet. Die Mitochondrien erscheinen relativ dunkel und sind oft langgestreckt.

Die Unterschiede zwischen Biotop- und Hungertieren sind nicht sehr stark ausgeprägt. Auffällig ist bei letzteren der Kern, der oft Vorwölbungen zeigt, in denen sich

in einigen Fällen Heterochromatin kondensiert. Subapikale Pinocytosevesikel sind seltener als bei Biotoptieren, Lysosomen finden sich einzeln in der apikalen Zellhälfte.

Nach der Fütterung mit Sucrose wird das Bild der Zelle von Glycogenfeldern dominiert, in denen sich meist große Vakuolen unregelmäßiger Gestalt und feinflockigen Inhaltes bilden. Die Glycogenbereiche erstrecken sich vom Apex bis in die Region des basalen Labyrinthes, sind aber in ihrem Umfang geringer als bei entsprechenden Versuchen mit *Talitrus* (STORCH & BURKHARDT 1984). Die Lysosomen sind heterogen und oft elektronendicht, das endoplasmatische Reticulum liegt in einzelnen Zisternen vor, die Golgi-Felder erscheinen als enggepackte Stapel.

Ähnliche Befunde ergeben sich auch nach der Aufnahme von Cellulose (Filterpapier). Hierbei nehmen die Glycogenfelder noch mehr Platz ein. Im Unterschied zu den mit Sucrose gefütterten Tieren findet man Aggregationen von Lysosomen. Die Mitochondrien sind oft, besonders apikal und an den seitlichen Zellmembranen, sehr langgestreckt (Abb. 1a).

Beiden Fütterungen gemeinsam ist die Ausbildung von Glycogen-Ansammlungen auch in B- und F-Zellen.

Die Ernährung mit Butter resultiert in einer Zellstruktur, die durch sehr große Lipidvakuolen im apikalen Bereich bestimmt ist. Viele Einschlüsse, die wohl Peroxisomen darstellen, und rauhes endoplasmatisches Reticulum kommen vor und sind an den Lipidtropfen aggregiert. Die Mitochondrien sind leicht geschwollen und teilweise ringförmig.

Auf eine Magerquark-Fütterung reagieren die Zellen wiederum anders: Kleine Felder und einzelne Rosetten von Glycogen sind im Cytoplasma verstreut. Auch Golgi-Felder finden sich in reichem Maß, viel häufiger als nach anderen Diäten, die Zisternen sind oftmals alle erweitert (Abb. 1b). Besonders in der Nähe des relativ hellen Kerns läßt sich ein stark entwickeltes endoplasmatisches Reticulum in Form von Zisternen und Vesikeln beobachten. Lysosomen treten charakteristisch in größeren Gruppen auch in der basalen Zellregion auf. Sie sind unregelmäßig gestaltet, oft elektronendicht oder heterogen.

Auch die Aufnahme von Escherichia coli verändert die Zellen kennzeichnend. Kleine Aggregationen von Glycogenpartikeln und einige, auch apikal lokalisierte Lipidvakuolen sind das erste Indiz für die erfolgte Annahme der Nahrung (Abb. 1c). Besonders auffallend ist die Häufigkeit der Golgi-Apparate, die von vielen kleinen kondensierten Vakuolen umgeben sind. Kristalline Einschlüsse der konkaven Seite wurden nur nach Verabreichen dieser Nahrung beobachtet (Abb. 1d). Unregelmäßig gestaltete Lysosomen treten in größeren Gruppen in der supranukleären Zone hervor. Häufig finden sich subapikal Pinocytosevesikel unterschiedlicher Größe. Nach Wiederfütterung mit Fucus ist die Ausbildung von Glycogenfeldern und von apikal auftretenden Fetttropfen massiver als bei der vorigen Diät. Wie bei Quark sind

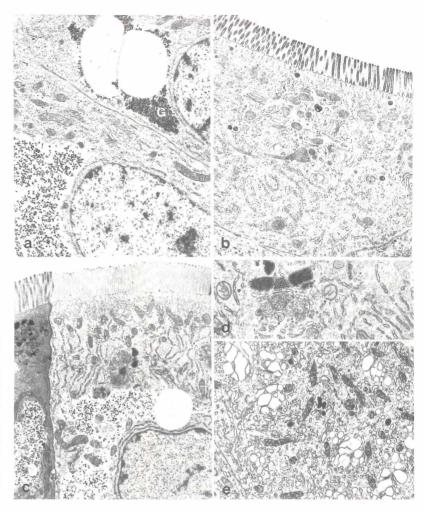


Abbildung 1. R-Zelle der Mitteldarmdrüse von Orchestia cavimana, 2tägige Fütterung nach 7 und 9 Tagen Nahrungsentzug. a) Filterpapier-Diät, Glycogenfelder (G) mit großen Vakuolen, b) Quarknahrung, Golgi-Felder mit erweiterten Zisternen, c), d) E. coli-Diät, Glycogen und Lipidvakuolen, Golgi-Vesikel mit kristallinen Einschlüssen, e) Fucusnahrung, Golgi-Apparate mit großen Vesikeln (Vergr. d: 14200x, alle anderen: 7100x).

die Zisternen der Golgi-Felder häufig erweitert und schnüren große, geschwollene Vesikel ab. Das den hellen Kern umgebende endoplasmatische Reticulum ist oft bläschenartig erweitert. Lysosomen treten nur selten hervor

Diskussion

Die Nahrungsansprüche von Amphipoden sind für Arten des marinen Strandanwurfes sowie für Iimnische Vertreter untersucht (BÄRLOCHER & KENDRICK 1975, HAECKEL et al. 1973). Die von uns gewählte Art lebt am Ufer von Süß- und Brackwasser unter Steinen, sie ist omnivor und ernährt sich von dort angeschwemmten Algen, Tierleichen und abgestorbenen Teilen von Uferpflanzen (FISCHENICH 1979, BLISS 1983). Viele Tiere, die sich von Pflanzenmaterial ernähren, sind auf die Aufnahme gro-

Ber Nahrungsmengen angewiesen, beispielsweise die saprophagen Oniscoidea. Sie bereiten so einer Zersetzung durch Mikroorganismen den Weg, oder ernähren sich von den das Substrat besiedelnden Bakterien und Pilzrasen (REMMERT 1982). Auch die von Spartina-Laub lebende O. grillus nimmt vermutlich die den Pflanzenteilen aufsitzenden Mikroorganismen zu sich, wie Lopez et al. (1977) zeigen konnten. Damit übereinstimmend zeigt sich ein ultrastrukturell sehr vielfältiges Zellbild nach Fütterung mit Escherichia coli. Das entspricht etwa den Befunden guter, ausgewogener Mischdiäten wie Insektenfutter für Isopoden (STORCH 1982) oder der Aquakultur-Diät für Penaeus (Vogt et al. 1985).

Als natürliche Nahrung kommen weiterhin verschiedene Algen in Betracht. *Marinogammarus* bevorzugt verrottende Algen und nimmt gelegentlich auch frische auf, wenn diese eine weiche Konsistenz besitzen (MARTIN 1966). REMMERT (1982) beschreibt für marine Amphipo-

152 carolinea, 44

den ebenfalls eine Bevorzugung von verrottenden Braunalgen gegenüber Rotalgen und Seegras. Deshalb wurden unseren Versuchstieren Fucus-Stücke angeboten, deren Aufnahme sich in einer vielfältigen Zellstruktur niederschlägt und ähnlich der Bakterien-Diät auf Ausgewogenheit schließen läßt.

Wie verwandte Arten (AGRAWAL 1964, HALCROW 1971) besitzt *Orchestia cavimana* eine Cellulaseaktivität, so daß auf die Aufnahme von Filterpapier mit einer reichen Ausbildung von Glycogenfeldern reagiert wird.

Abweichend von den Befunden an *Orchestia platensis* (MORITZ et al. 1973) und *Talitrus* (STORCH & BURKHARDT 1984) weist die Mitteldarmdrüse von *O. cavimana* aus dem Biotop sehr wenig oder kein Glycogen auf.

Die schwachen Differenzen zwischen den Biotop- und Hungertieren lassen sich vermutlich auf die kurze Dauer des Nahrungsentzuges zurückführen. Die maximal mögliche Hungerzeit ist von *O. cavimana* unseres Wissens nicht beschrieben, *O. platensis* übersteht mehrwöchigen Hunger.

Die Wiederfütterung erfolgte für die Dauer von 2 Tagen, da nach Martin (1966) Marinogammarus zumindest 5 Stunden für eine vollständige Verdauung benötigt und wir außerdem eine diskontinuierliche Nahrungsaufnahme beobachten konnten, wie sie auch ausführlich von RÜPPELL (1967) für O. platensis beschrieben wurde. Um einen Veraleich und eine Absicherung der Ergebnisse bisher untersuchter Krebse zu gestatten (Storich 1985, Vogt et al. 1985), wurde mit den Grundnährstoffen wiedergefüttert, die im Prinzip auch bei den zitierten Arbeiten verwendet wurden. Dabei zeigt sich weitgehende Übereinstimmung und für Orchestia cavimana eine breite Palette von metabolisierter Nahrung. Bezüglich des intensiven Cellulose-Aufschlusses sind sie selbst den erfolgreichen Landbesiedlern unter den Crustaceen, den Oniscoidea, überlegen (vgl. Beck & Friebe 1981). Der Befund, daß Bakterien- und Algennahrung besonders differenzierte Zellultrastruktur hervorruft, zeigt, daß sie zudem bezüglich ihres Nahrungs-Optimums sehr anspruchslos sind. Die mit ihrem Sprungvermögen verbundene Möglichkeit, den Siedlungsraum rasch zu wechseln, macht sie im Bereich der Steinansammlungen unserer Flußufer praktisch allen anderen tierischen Besiedlern überlegen.

Literatur

- AGRAWAL, V. P. (1964): Studies on the physiology of digestion in Orchestia gammarella. Proc. zool. Soc. Lond., 143: 133–141; London.
- BÄRLOCHER, F. & KENDRICK, B. (1975): Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. Oikos, **26**: 55–59; Kopenhagen.
- BECK L. & FRIEBE, B. (1981): Verwertung von Kohlenhydraten bei Oniscus asellus (Isopoda) und Polydesmus angustus (Diplopoda). – Pedobiologia, 21: 19–29; Jena.
- BLISS, D. E. (1983) (ed.): The Biology of Crustacea, Vol. 5: Internal anatomy and physiological regulation. London, New

- York/Academic Press.
- FISCHENICH, R. (1979): Zur Biologie des Süßwasserstrandflohs Orchestia cavimana. HELLER, 1865 (Crustacea: Amphipoda). — Mainzer Naturw. Archiv, 17: 159—164; Mainz.
- HAECKEL, J. W., MEIJERING, M. P. D. & RUSETZKI, H. (1973):

 Gammarus fossarum als Fallaubzersetzer in Waldbächen. –
 Freshwater Biol., 3: 241–249; Oxford.
- HALCROW, K. (1971): Cellulase activity in *Gammarus oceanicus*SEGERSTRALE (Amphipoda). Crustaceana, **21**: 121–124;
 Leiden
- KINZELBACH, R. (1972): Zur Verbreitung und Ökologie des Süßwasser-Strandflohs Orchestia cavimana HELLER, 1865 (Crustacea: Amphipoda: Talitridae). Bonn. Zool. Beitr., 23: 267–282; Bonn.
- LOPEZ, G. R., LEVINTON, J. S. & SLOBODKIN, L. B. (1977): The effect of grazing by the detritovore *Orchestia grillus* on *Spartina* litter and its associated microbial community. Oecologia, **30**: 111–127; Berlin, Heidelberg, New York.
- MARTIN, A. L. (1964): The alimentary canal of *Marinogammarus* obtusatus (Crustacea, Amphipoda). Proc. zool. Soc. Lond., **143**: 525–544; London.
- MARTIN, A. L. (1966): Feeding and digestion in two intertidal gammarids: *Marinogammarus obtusatus* and *M. pirloti.* J. Zool., **148**: 512–525; London.
- MORITZ, K., STORCH, V. & BUCHHEIM, W. (1973): Zur Feinstruktur der Mitteldarmanhänge von Peracarida (Mysidacea, Amphipoda, Isopoda). Cytobiologie, **8**: 39–54; Stuttgart.
- MUSKÓ, I. B. (1984): Influence of the insecticide K-othrine on the midgut glands of *Gammarus roeseli*. [In Russian]. Dokl. Acad. Nauk SSSR, **276**: 504–507; Moskau.
- REMMERT, H. (1982): The wrack-beds and their fauna. In: SMIT, C. J., DEN HOLLANDER, J., VAN WINGERDEN, W. K. R. E. & WOLFF, W. J. (ed.): Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden sea area; Rotterdam.
- RÜPPELL, G. (1967): Zur Lokomotionsaktivität des Amphipoden Orchestia platensis im Freiland und im Laboratorium. – Helgoländer wiss. Meeresunters., **15**: 172–180; Kiel, List (Sylt).
- SCHMITZ, E. H. (1967): Visceral anatomy of *Gammarus lacustris lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda). Am. Midl. Nat., **78**: 1–151; Notre Dame (Ind.).
- SCHULTZ, T. W. (1976): The ultrastructure of the hepatopancreatic caeca of *Gammarus minus* (Crustacea Amphipoda). – J. Morph., **149**: 383–400; Philadelphia.
- STORCH, V. (1982): Der Einfluß der Ernährung auf die Ultrastruktur der großen Zellen in den Mitteldarmdrüsen terrestrischer Isopoda (*Armadillidium vulgare*, *Porcellio scaber*). Zoomorphology, **100**: 131–142; Berlin, Heidelberg, New York.
- STORCH, V. (1985): Die Zelle als Spiegel der Umwelt. Umschau, 1: 21-23; Frankfurt a. M.
- STORCH, V. & BURKHARDT, P. (1984): Influence of nutritional stress on the hepatopancreas of *Talitrus saltator* (Peracarida, Amphipoda). Helgol. Meeresunters., **38**: 65–73; Kiel, List (Sylt).
- VOGT, G., STORCH, V., QUINITIO, E. T. & PASCUAL, F. P. (1985): Midgut gland as monitor organ for the nutritional value of diets in *Penaeus monodon* (Decapoda). Aquacult., **48**: 1–12; Amsterdam.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in

Südwestdeutschland

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: 44

Autor(en)/Author(s): Storch Volker, Burkhardt Patricia

Artikel/Article: Die Reaktion der Mitteldarmdrüse des Süßwasserstrandflohs

Orchestia cavimana auf verschiedene Nahrung 149-152