

Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie bei Simuliiden (Simuliidae, Diptera)

WALTER RÜHM

(Mit 4 Tabellen im Text)

Abstract

Contribution to the reproduction biology of Simuliids (Simuliidae, Diptera)

This article contains various observations made on basis of laboratory tests about the number of copulations, about evacuations of the spermatophore of male and evacuation of the receptaculum seminis of female under different conditions of temperature of *Simulium erythrocephalum* (De Geer). The possible significance of particular findings for the condition in outdoor environment is elaborated.

1. Die Bedeutung der Imaginalbiologie für die Abundanzdynamik

Die Imaginalbiologie der Simuliiden stützt sich auf Zufalls- und Einzelbeobachtungen, aber nur wenige, langzeitlich angelegte experimentelle Studien (vgl. Service 1972, Crosskey 1990). Über das Schwarm- und Kopulationsverhalten, Besamungsraten, Blütenbesuch und Anflug an den Blutwirt führten an mitteleuropäischen Arten Wenk & Schlörer (1963) und Wenk 1965a, b, c, 1981, 1987) originelle, vor allem Freilanduntersuchungen durch. Davies (1965a) und Wenk (1965b) beschrieben auch die Spermatophore. Rühm (1973) wiederholte einige der Wenk'schen Laborversuche und kreuzte erstmals die erste und zweite Generation sowie verschiedenen Herkünfte von *Simulium erythrocephalum* (De Geer) im Labor. Die Versuche wurden später nicht fortgesetzt. Gründe für die experimentellen Schwierigkeiten und Erschwernisse bei der Beobachtung der Mücken im Freiland mit der Folge von Wissenslücken sind:

- a) die geringe Größe der Mücken und ihre in den meisten Fällen weite Verteilung innerhalb der Vegetation im Freiland;
- b) die Eurygamie der meisten mitteleuropäischen Arten, deren Paarungsverhalten sich der Beobachtung entzieht. Nur *S. erythrocephalum* und *S. lineatum* (Mg.) sind bisher als stenogam bekannt;

- c) der hohe Aufwand für künstliche, sich selbsterhaltende Zuchten über einen längeren Zeitraum. Zuchten verlangten selbst bei der im ersten Zyklus autogenen *Simulium decorum* Walker aus den USA eine kostspielige Apparatur mit Fließwasser-einrichtung sowie eine arbeitsintensive, fortlaufende personelle Wartung (vgl. Edman & Simmons 1985, Bernardo *et al.* 1986).

Die Wissenslücken wirken sich besonders auf die Analyse der Abundanzdynamik einschl. Besiedlungsdynamik von Fließgewässern aus. So ist der direkte Einfluß der Imaginalmortalität auf die Fluktuationen weitgehend unbekannt. Er erschließt sich auch nicht aus der Lebensdauer der Mücken im Labor. Über die potentielle Natalität und die Anzahl der Generationen als abundanzdynamisch wichtige Faktoren sind wir bei *S. erythrocephalum* genauer unterrichtet. Schlepper (1985, 1989) gelang der entscheidende Nachweis, daß der Ausfall einer Generation durch Witterungsbedingungen - in seinem Fall während des Sommers - die Populationen bei einer plurivoltinen Art wie *S. erythrocephalum* mit relativ langer Flugperiode wirksam vermindern kann. Die Generationenverminderung, die Natalität und die Anzahl der gonotrophischen Zyklen besitzen offenbar eine populäre Schlüsselfunktion. Wird in den Herbstwochen die Flugperiode der letzten Generation gestört bzw. verkürzt, dürfte die negative Wirkung umso größer sein. Die hohen Verluste durch Eivertrocknung bei *S. erythrocephalum* werden jedoch kompensiert. Hierbei ist nach dem derzeitigen Wissensstand die erwähnte nicht-dichteabhängige Natalität, die in den Fließgewässern „festgelegt“ wird, für die Stabilisierung der Populationen auf jeweils verschiedenem Niveau mitentscheidend (Rühm 1995). Vergleichende Untersuchungen an Simuliiden, die weiteren Aufschluß über populäre Mechanismen geben könnten, gibt es nicht. Dies trifft auch auf abundanzdynamische Studien bei anderen Insektenarten des Fließwassers zu. So fehlt weitgehend eine Quantifizierung des sog. Inputs und der populären Entwicklung in den Gewässern bis zum Schlüpfen als spezifische Antwort auf die Habitatbeschaffenheit.

Ob die Nahrungsaufnahme, insbesondere energiereichen Nektars, die Dynamik der Imagines bei ungünstigen Witterungsbedingungen und einer raumgreifenden Wirtssuche bei geringem Angebot an Blutspendern wirksam beeinflusst, wissen wir nicht, z.B. den Einfluß auf Flugweite und Flugdauer. Das Spektrum an Nektarquellen der mitteleuropäischen Simuliiden, deren Weibchen beim Anflug an den Wirt stets einen gefüllten Kropf hatten, ist noch nicht vollständig erfaßt, da die als sichere Nektarquellen beschriebenen Pflanzen mit offenen Nektarien begrenzt vorkommen (vgl. Wenk 1965a, b, c) und sich häufig nicht auf das weite Verbreitungsgebiet der einzelnen Simuliidenpopulationen erstrecken. Burgin und Hunter (1997) untersuchten die Aufnahme von Zuckern durch *Simulium venustum* s.l. aus vier verschiedenen Lebensräumen Kanadas. Sie wiesen Nektar, im Algonquin Park vor allem aus *Vaccinium* sp. Blüten und Honigtau verschiedener Zusammensetzung von Zikaden nach. Honigtau dürfte für den Betriebsstoffwechsel der Mücken eine relativ große Bedeutung haben. Allem Anschein nach bestimmt das mehr oder minder große Angebotspektrum an Zuckern in einem einzelnen Lebensraum die Zuckeraufnahme durch die Mücken. Der Nachweis einer größeren Anzahl Simuliiden, vor allem von *S. ornatum* (Mg.), auf Tierkot, läßt sehr weit gestreute Quellen der Nahrungsaufnahme vermuten,

die über Blüten und Honigtau hinausgehen. Eine differenzierte Aufschlüsselung der Kropfinhalte der mitteleuropäischen Simuliidenarten steht noch aus.

In zwei Versuchsreihen wurde die Beeinflussung der Begattung und des Samen-transportes im Hinblick auf eine mögliche populations- bzw. abundanzdynamische Bedeutung orientierend untersucht.

2. Material und Methode

Die Puppen mit schwarzem Histoblasten von *S. erythrocephalum* wurden einzeln in Rollrandgläsern aufbewahrt, um eine Begattung der Weibchen durch die frischgeschlüpften Männchen zu verhindern. Die Gläser mit feuchtem Filterpapier ausgelegt, wurden fortlaufend kontrolliert. Nach dem Schlüpfen der Imagines wurden die Schnapdeckel entfernt und die Gefäße mit Gaze überzogen. 48 Stunden alte Weibchen wurden nach einem Begattungsversuch mit CO₂ leicht betäubt und auf das Vorhandensein von Spermatophoren untersucht und diese von der Genitalplatte abgehoben (vgl. Wenk 1965b). Zur Identifizierung der Füllung wurden die Spermatophoren in einen Tropfen Leitungswasser gelegt. Das Receptaculum seminis wurde vorsichtig gequetscht, um die Samen heraustreten zu lassen. Die Versuchsreihen wurden bei Temperaturen von 5 °C, 10 °C, 15 °C und Raumtemperatur, etwa 21 °C, durchgeführt. Die Imagines wurden mit einer Zuckerlösung gefüttert.

3.0 Versuchsreihen (vergl. Forsthövel 1984)

3.1 Die Anzahl der Begattungen und deren Beeinflussung

Der Anteil der in dem angegebenen Zeitrahmen begatteten Weibchen betrug innerhalb von 48 Stunden 70%, 30% blieben unbegattet. In früheren Versuchen von Wenk (1965) und Rühm (1973) konnten in den Versuchsreihen bei längerer Wartung meist über 90% begattete Simuliidenweibchen festgestellt werden. Der Anteil der Weibchen mit mehr als einer Spermatophore an der Gesamtzahl betrug 7%. Die Spermatophoren hafteten stets übereinander an der Genitalplatte und waren zum Zeitpunkt der Analyse schon stark geschrumpft, dh. entleert. Folglich war die Masse der Mücken nur einmal begattet worden. Von 155 Weibchen, die einmal begattet worden waren, wurde die Spermatophore entfernt und geprüft, ob nach diesem Eingriff ein zweites Mal eine Spermatophore aufgenommen wird. 70% der Weibchen wurden erneut begattet, bei 30% der Population unterblieb eine zweite Kopulation. Die Spermatophoren hafteten bis zu 48 Stunden an der Genitalplatte.

3.2 Spermientleerung und Füllung des Receptaculum seminis

Zum Studium des zeitlichen Ablaufes der Entleerung der Spermatophore und der Füllung des Receptaculum wurden begattete Weibchen bei etwa 22 °C in Abständen

von 5-10 Minuten präpariert, Spermatophore und Receptaculum auf Sameninhalt untersucht.

Tab. 1. Entleerung der Spermatophoren und Füllung der Receptaculen bei 22 °C in Minuten.

Anzahl ♀	n=14	n=27	n=1	n=14	n=7	n=2	n=3	n=13	n=1	n=2	n=1
Minuten	5	10	15	20	30	40	50	60	70	90	120
S+ R-	14 ♀	7 ♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S+ R+	-	20 ♀	1 ♀	11 ♀	5 ♀	2 ♀	1 ♀	1 ♀	-	-	-
S- R+	-	-	-	3 ♀	2 ♀	-	2 ♀	12 ♀	1 ♀	2 ♀	1 ♀

Zeichenerklärung: S = Spermatophore; R = Receptaculum seminis; + = Spermien vorhanden; - = keine Spermien vorhanden.

Nach den ersten 5 Minuten waren die Receptacula der Weibchen noch frei von Spermien. Bereits nach 10 Minuten waren bei 74% die Receptacula mit Spermien angefüllt. Nach 60 Minuten war die Entleerung und Füllung abgeschlossen, dh. die Spermatophoren waren entleert.

Tab. 2. Entleerung der Spermatophoren und Füllung der Receptacula bei 15 °C in Minuten.

Anzahl d. ♀	n=20	n=4	n=9	n=3
Minuten	10	15	60	70
S+ R-	10 ♀	2 ♀	-	-
S+ R+	10 ♀	2 ♀	6 ♀	-
S- R+	-	-	3 ♀	3 ♀

Nach 10 Minuten waren bei 50% der Weibchen in den Receptacula Spermien nachzuweisen, bei der anderen Hälfte waren die Behälter immer noch leer. Nach 70 Minuten waren Entleerung und Füllung völlig abgeschlossen.

Tab. 3. Entleerung der Spermatophoren und Füllung der Receptacula bei 10 °C in Minuten.

Anzahl d. ♀	n=23	n=9	n=1	n=7	n=2
Minuten	10	15	20	60	90
S+ R-	18 ♀	3 ♀	-	-	-
S+ R-	5 ♀	6 ♀	1 ♀	3 ♀	1 ♀
S- R+	-	-	-	4 ♀	1 ♀

Innerhalb des vergleichbaren Zeitraumes von 10 Minuten waren nur 5% der Weibchen besamt, die restliche Weibchenpopulation war frei von Spermien.

Tab. 4. Entleerung der Spermatophoren und Füllung der Receptacula bei 5 °C in Minuten.

Anzahl d. ♀	n=5	n=5	n=5	n=1	n=1
Minuten	10	15	20	30	90
S+ R-	5 ♀	5 ♀	1 ♀	-	-
S+ R+	-	-	4 ♀	1 ♀	-
S- R+	-	-	-	-	1 ♀

Nach 10 bis 15 Minuten waren die Receptacula noch frei von Spermien. Erst nach 20 Minuten konnten besamte Weibchen festgestellt werden.

Auch die Bildung der Spermatophore war im Genitaltrakt der Männchen bei 10° C gegenüber 22 °C von 49,2 sec. auf 1 Min. 38 sec. verlängert.

3.3 Bewertung der Ergebnisse

S. erythrocephalum ist potentiell polykoitisch. Ein Nachweis im Freiland ist unter Berücksichtigung des zeitlichen Ablaufes der Spermatophorenübertragung kaum möglich. Die Temperatur greift, das zeigen diese ersten Versuche, in den Spermientransfer ein. Niedere Temperaturen können die Übertragung zwischen den Partnern wie auch popular verzögern ebenso wie die Bildung der Spermatophoren. Nach Linley & Simmons (1983) Temperatur 22 °C, beginnt bei *S. decorum* 4 Minuten nach der Kopulation der Spermientransfer, der nach 60 Minuten abgeschlossen ist. Dies stimmt mit den eigenen Versuchsergebnissen bei vergleichbarer Temperatur überein. Eine gewisse zeitliche Variabilität des Transfers dürfte im Freiland von der Art und den Habitatstrukturen, wo sich die Individuen zur Kopulation aufhalten, als möglich erachtet werden.

4.0 Mögliche Effekte im Freiland

Niedere Temperaturen und ungünstige Witterungsbedingungen beeinflussen das Schlüpfen der Geschlechter, den Anflug an den Wirt und den Anflug zum Eiablageplatz. Selbst in den Sommermonaten kann durch Verzögerungen infolge ungünstiger Witterungsbedingungen eine Generation ausfallen. Je nach den Temperaturansprüchen der einzelnen Arten, *S. ornatum* schwärmt relativ früh, *S. erythrocephalum* relativ spät, dürften die Auswirkungen in Abhängigkeit von den artbestimmten Ansprüchen und den Umweltbedingungen unterschiedlich sein. Der Einfluß könnte bei fehlender räumlicher Einengung der Mücken im Freiland infolge Protandrie das Zusam-

mentreffen der Geschlechter verzögern bzw. erschweren. Die Möglichkeit einzelner Arten durch Scharbildung an markanten Punkten, durch Schwarm und Scharbildung am Wirt, durch zufällige Begegnung und im Sonderfall auf der Wasseroberfläche der Brutgewässer (Rühm 1971) und zum Teil in lockerer Anbindung an die Tageszeit zu begatten, könnte als eine Anpassung zur Verminderung des Risikos einer Störung der Geschlechterfindung, der Kopulation und des späteren Spermientransfer gedeutet werden. Im Freiland ist stets eine frühzeitige Besamung zu beobachten. Eine Verlängerung der Kopulationszeit gefährdet die kopulierenden Partner durch Prädatoren, die bei einigen Arten im Nahbereich der Wirte zu Boden fallen. Die Beeinflussbarkeit des Spermientransfers läßt vermuten, daß die Häufung steriler Eier, besonders auffällig in den Herbstmonaten, auf dessen Störung zurückzuführen ist. Samen konnten auch bei physiologisch alten Weibchen nachgewiesen werden. Niedere Temperaturen greifen besonders im Frühjahr während des Schlüpfbeginns der ersten Generation von *S. ornatum* Ende März mit 5 °C Mitteltemperatur, aber auch bei *S. erythrocephalum* im April, bei Auftreten der sog. Eiseheiligen im Mai, ferner gegen Ende der Vegetationsperioden im Oktober bei *S. erythrocephalum* und im November bei *S. ornatum* ein (Rühm 1970, Bock *et al.* 1982). Besonderes Gewicht kommt einer Verlängerung bzw. Verkürzung der Flugperiode zu. Gerade eine Verminderung des sog. Inputs im Herbst, auf dem die nachfolgenden Generationen der plurivoltinen im Larvenstadium überwinterten Arten aufbauen, könnte erhebliche populationsmindernde Effekte bewirken. Deren Quantifizierung könnte einer weiteren Aufschlüsselung der Dynamik dienen.

5.0 Weitere Perspektiven

Für weiterführende Untersuchungen sollte zunächst das Verhalten der Geschlechter vor der Paarung, ob dieses als Balz zu bezeichnen ist, und die meist sehr rasch erfolgende Kopulation bei stenogamen Arten in Verhaltenssequenzen durch Video-Analyse für spätere Vergleiche festgelegt und die Anteile der Elemente quantifiziert werden. Die derzeitigen Beschreibungen erschweren einen Vergleich. Als Modell könnten entsprechende Untersuchungsbefunde bei Drosophiliden dienen, wengleich diese höher evoluiert sind und möglicherweise ein größeres Verhaltensrepertoire im Vergleich zu den Simuliiden besitzen.

Im Zusammenhang mit der potentiellen Polykoitie sollte geprüft werden, ob es eine Spermienkonkurrenz z. B. bei den Dungfliegen gibt und ob in dem einen oder anderen Fall selektive Paarung zu beobachten ist, wie z.B. bei Chironomiden nachgewiesen wurde.

Der Einfluß der Protandrie bei wechselnden ökologisch bedingten Anteilen der Geschlechter, wie er bekannt ist, sollte simuliert und sein Einfluß auf den Spermientransfer unter mehr Berücksichtigung der Altersstruktur geprüft werden. Ebenso bietet sich der umweltbeeinflusste Spermientransfer mit popularen Auswirkungen im Herbst auf die Eigelege in Studien an.

Danksagung

Für einige Versuche im Rahmen ihrer Diplomarbeit bedanke ich mich bei Frau S. Forsthövel (Hamburg). Für Mitwirkung bei der Arbeit bedanke ich mich bei Frau R. Walter (Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg) und meiner Frau Verena.

Literatur

- Bernardo, M. J. Cupp; E. W., und Kiszewski, A. E., 1986: Rearing black flies (Diptera, Simuliidae) in the laboratory: Bionomics and life table statistics for *Simulium pictipes*. - J. Med. Entomol., **23**: 680-684. Honolulu.
- Bock, A., Münzhuber, R., Rühm, W. und Schlepper, R., 1982: Kriebelmücken als Plage- und Schaderreger an der Rur (Simuliidae, Dipt.). - Z. ang. Zool., **69**: 183-217. Berlin.
- Burgin, St. G., und Hunter, F., 1997: Sugar-meal sources used by female black flies (Diptera: Simuliidae): a four habitat study. - Can. J. Zool., **75**: 1066-1072. Ottawa.
- Crosskey, W. R., 1990: The natural history of blackflies. - Wiley and Sons, Chichester. New York.
- Davies, L., 1965: On spermatophores in Simuliidae (Diptera). - Proc. R. Ent. Soc. London (A), **40**: 30-34. London.
- Edmann, J. D., und Simmons, K. R., 1985: Rearing and colonization of blackflies. (Diptera: Simuliidae) - J. Med. Entomol., **22**: 1-17. Honolulu.
- Forsthövel, S., 1984: Lebensdauer nach Bindung der Imagines von *Odagmia ornata* und *Boopthora erythrocephala* (Simuliidae, Diptera) an Blüten. - Dipl. Arbeit, Fachb. Biol., Univ. Hamburg, 44 S. Hamburg.
- Linley, J. R., und Simmons, K. R., 1983: Quantitative aspects of sperm transfer in *Simulium decorum* (Diptera, Simuliidae). - J. Insect Physiol., **291**: 581-584. Elmsford N.Y.
- Rühm, W., 1970: Zur Phänologie von *Boopthora erythrocephala* De Geer (Simuliidae, Diptera). - Z. ang. Zool., **57**: 385-408. Berlin.
- Rühm, W., 1971: Über das Kopulationsverhalten bei Kriebelmücken (Simuliidae, Diptera). - Mitt. Deut. Ent. Ges., **30**: 19. Berlin.
- Rühm, W., 1993: Blutsaugen und Eiablage von *Boopthora erythrocephala* De Geer im Labor sowie Kreuzungsexperimente zwischen *Boopthora* Populationen verschiedener Generationen und Herkunft. - Z. ang. Zool., **60**: 299-320. Berlin.
- Rühm, W., 1995: Habitat und variable Einflüsse von Ökofaktoren auf die Populationsdynamik mammalophiler Kriebelmückenarten Simuliidae, Diptera). - Anz. Schädlingkunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz, **68**: 157-165. Berlin und Hamburg.

- Schlepper, R., 1985: Populationsökologische Untersuchungen am Eistadium von *Boophthora erythrocephala* (De Geer) (Diptera Simuliidae). - Diss., Fachb. Biol., Univ. Hamburg, 153 S. Hamburg.
- Schlepper, R., 1989: Populationsökologische Untersuchungen am Eistadium von *Boophthora erythrocephala* (De Geer) (Diptera, Simuliidae). - Z. ang. Zool., **76**: 61-83. Berlin.
- Service, M. W., 1972: Observations on swarming of adults of *Simulium (Simulium) austeni* Edw. (Dipt. Simuliidae). - Entomol. Monthly Mag., **107** (1971): 167-168. Oxford.
- Wenk, P., und Schlörer, G., 1963: Wirtsorientierung und Kopulation bei blutsaugenden Simuliiden (Diptera). - Z. Tropenmed. Parasitol., **14**: 174-191. Stuttgart.
- Wenk, P., 1965a: Über die Biologie blutsaugender Simuliiden (Diptera). I. Besamungsrate der ♀♀ beim Blütenbesuch und Anflug auf den Blutwirt. - Z. Morph. Ökol. Tiere, **55**: 656-670. Berlin.
- Wenk, P., 1965b: Über die Biologie blutsaugender Simuliiden (Diptera). II. Schwarmverhalten, Geschlechterfindung und Kopulation. - Z. Morph. Ökol. Tiere, **55**: 671-713. Berlin.
- Wenk, P., 1965c: Über die Biologie blutsaugender Simuliiden (Diptera). III. Kopulation, Blutsaugen und Eiablage von *Boophthora erythrocephala* De Geer im Laboratorium. - Z. Tropenmed. Parasitol., **16**: 207- 226. Stuttgart.
- Wenk, P., 1981: Bionomics of adult blackflies. - S. 259-279, in: Laird, M. (ed.) Blackflies: the future for biological methods in integrated control. Academic Press, 1-399. London.
- Wenk, P., 1987: Swarming and mating behavior of blackflies. - S. 215-227, in: Kim, U.C. and Merritt, R. W. (eds.): Blackflies: ecology, population management, and annotated world list. Pennsylvania State Univ., University Park and London, 1-528. London.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. W. Rühm, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, 20146 Hamburg, Bundesrepublik Deutschland.