

Labialdrüsensekrete von Simuliidenlarven: Unterwasserklebstoffe mit Einfluß auf Substratbesiedlung und Drift?

Ellen Kiel

1. Einleitung

Die aquatischen Entwicklungsstadien der Simuliidae sind morphologisch und physiologisch stark an das Leben in der Strömung angepaßt. Für sie stellt der in eine Richtung bewegte Wasserkörper eine entscheidende Lebensgrundlage dar, denn als passive Filtrierer nutzen die meisten Arten den damit verbundenen Partikeltransport für ihren Nahrungserwerb. Festgeheftet auf relativ stabilen Oberflächen, z.B. auf Steinen oder im Wasser flottierenden Pflanzenblättern, richten sie ihren Körper und damit die reusenartigen Kopffächer gegen die Strömung, um so Material aus der fließenden Welle abzufangen. Zentrales Element dieser Position ist die abdriftsichere Befestigung auf dem Substrat. Sie ermöglicht einigen Arten auch bei Fließgeschwindigkeiten von mehr als 2 m/s - auf diese Weise gegen die Strömung exponiert - sich zu behaupten, zu ernähren und fortzubewegen. Die Befestigung auf der Substratoberfläche erfolgt dabei nicht direkt durch Festhaken oder -saugen wie bei anderen rheophilen Organismen, sondern indirekt vermittelt durch ein Sekret. Dieses bedingt den adhäsiven Kontakt zwischen Substrat und den abdominalen Haken der Simuliidae.

Im Folgenden soll der aktuelle Forschungsstand zum Thema Sekret und davon beeinflusster Prozesse dargestellt werden. Im Hintergrund steht u.a. die Frage, ob und ggf. inwieweit Substratbesiedlung und Drift oder auch Habitatbindung und Populationsdynamik vom Sekret beeinflusst werden bzw. von ihm abhängen.

2. Sekretnutzung

Videostudien zum Verhalten der Larven von *Simulium ornatum* Meigen zeigten, daß verschiedene Formen der Positionsveränderung bzw. substratgebundenen Fortbewegung existieren (REIDELBACH und KIEL 1990). Jede dieser Fortbewegungen setzt das Lösen des abdominalen Hakenkranzes aus dem alten und die erneute Befestigung in dem frisch applizierten Sekret voraus. Die als Haftplatzbau bzw. Haftplatzwechsel benannten Verhaltensweisen konnten aufgrund der Sekretapplikationsdauer sowie der von den Larven währenddessen eingenommenen Haltung in Lande-, Wander- und Dauerhaftplatzwechsel unterschieden werden (Abb. 1).

Landehaftplätze entstanden während der Zudrift einer Larve auf ein Substrat. Die Larven begannen mit der Sekretapplikation sofort nach dem ersten Kontakt des Kopfes zur Oberfläche. Der Hinterleib blieb dabei ohne Substratkontakt und hing in der Strömung. Diesem Erstkontakt des Tieres ging häufig das Verfangen oder Festkleben des während der Drift mitgeführten Sekretfadens voraus, dessen Endstück eine Verdickung aufwies, die sog. Bola. In den Landehaftplatzsekreten richteten sich alle untersuchten Larven höchstens kurzfristig und nicht in die typische

Filterierposition auf. In den meisten Fällen applizierten sie sogleich Sekret für einen weiteren Haftplatz.

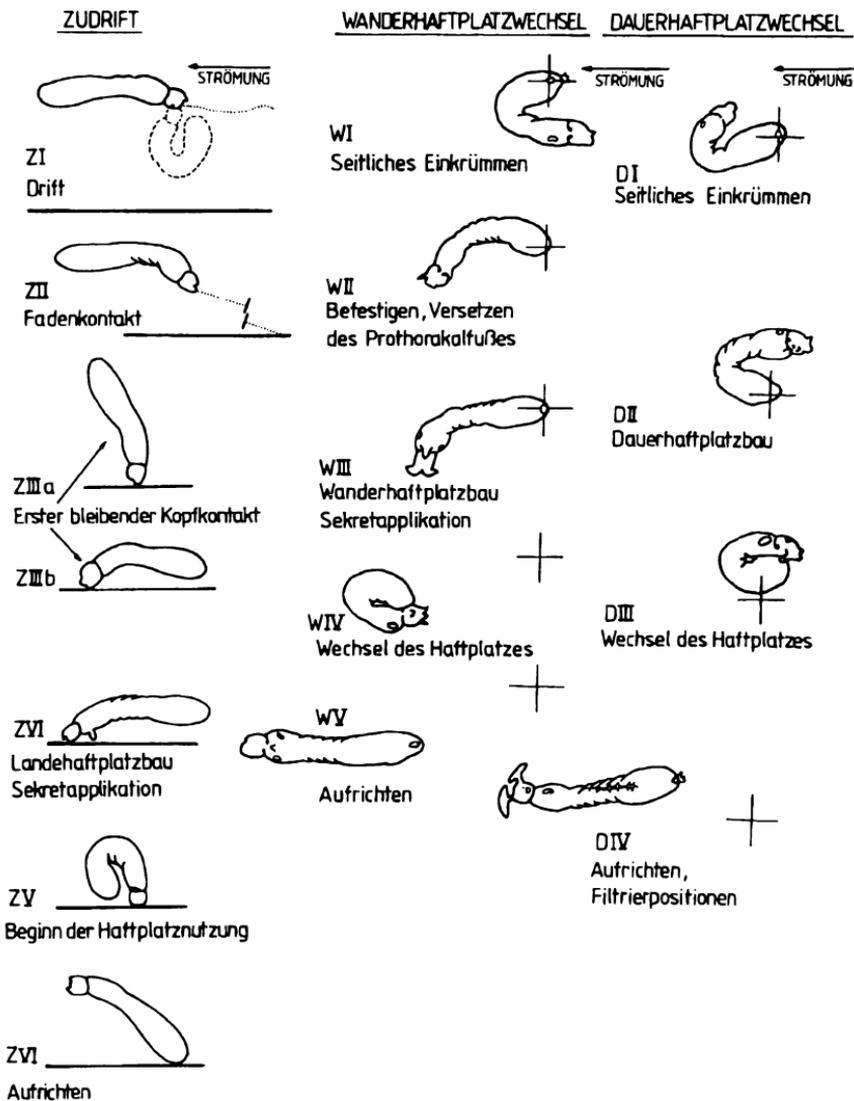


Abb. 1: Schematische Darstellung der Verhaltensweisen von Larven während der Zudrift (Z I - Z VI) und bei substratgebundener Fortbewegung, d.h. Wander- und Dauerhaftplatzwechseln (W I - W V, D I - D IV; nach REIDEL-BACH und KIEL 1990, leicht verändert).

Wanderhaftplätze folgten häufig unmittelbar auf die Zudrift, wurden aber auch in anderen Zusammenhängen vollzogen, z.B. nach Interferenz-/Konkurrenzsituationen. Im Verlauf der Wanderhaftplatzwechsel applizierten die Larven das Sekret für den neuen Haftplatz in einer maximal gestreckten Körperhaltung und vorwiegend in Strömungsrichtung. Der abdominale Hakenkranz blieb währenddessen im alten Haftplatz verankert und wurde erst nach Fertigstellung des neuen Haftplatzsekretes gelöst. Häufig wurden auf diese Weise in schneller Folge mehrere Sekrete in großem Abstand angelegt, die einzelnen Haftplätze wiesen also relativ kurze Bauzeiten (i.d.R. wenige Sekunden) auf und wurden bereits nach wenigen Sekunden oder Minuten wieder verlassen. Die Larven richteten sich in dieser kurzen Zeit oftmals nicht einmal auf und bezogen nur in Einzelfällen die typische Filtrierposition. Infolgedessen legten sie recht schnell größere Entfernungen auf dem Substrat zurück.

Als **Dauer- oder Filtrierhaftplätze** wurden kleinräumige Positionsveränderungen beschrieben, bei denen die Larven das Haftplatzsekret unmittelbar neben dem vorangegangenen anlegten. Sie schlossen sich in den meisten Fällen an Wanderhaftplatzwechsel an oder wurden aus einem bereits vorhandenen Dauerhaftplatz heraus angelegt, folgten aber selten direkt auf die Zudrift. Im Gegensatz zu den Wanderhaftplätzen war die Anlage der Dauerhaftplätze durch relativ lange Bauzeiten (z.T. mehrere Minuten) in stark gekrümmter Position gekennzeichnet. Aufgrund dieser langen Bauzeiten wurde angenommen, daß für Dauerhaftplätze möglicherweise weit mehr Sekret auf die Substratoberfläche aufgetragen wird als während des Wanderhaftplatzbaues. Im allgemeinen dienen die Dauerhaftplatzsekrete der Befestigung für die Nahrungsaufnahme, d.h. die Larven richten sich in diesen Sekreten in die typische Filtrierposition auf, und wurden, sofern keine Störung eintrat, mehrere Stunden genutzt.

Die Videostudien lassen darauf schließen, daß sich die Larven während des Haftplatzwechsels vorübergehend in einer ungünstigen Position befinden. Zum einen sind sie nach dem Lösen des abdominalen Hakenkranzes aus dem alten Sekret kurzzeitig primär an den Mandibeln befestigt und zum anderen bieten sie in der zum Substrat gebeugten Position einen relativ hohen Strömungswiderstand (EYMANN 1988). Es ist deshalb anzunehmen, daß Haftplatzwechsel stark abdriftgefährdete Situationen darstellen. Videostudien zur Abdrift von Larven bei verschiedener Oberflächenbeschaffenheit (KIEL 1989) unterstützen diese Annahme. Dort zeigte sich, daß die Larven von *S. ornatum* von glatten, sauberen Flächen nur während des Haftplatzwechsels abdrifteten.

Die Zuordnung von Verhalten (Videoaufzeichnung) und dem auf der Oberfläche befindlichen Sekret (Sekretanfärbung mit histologischen Methoden) zeigte, daß während der genannten, unterschiedlichen Verhaltensweisen beim Haftplatzbau auch deutlich unterscheidbare Sekretformen (d.h. Haftplatzsekrete) gebildet wurden (KIEL et al. 1989). Landhaftplätze wiesen stets eine sehr unregelmäßige Struktur auf, erschienen dünn bzw. wenig dicht. Wander- und Dauerhaftplätze waren

hingegen stets relativ regelmäßig in annähernd rechteckiger Form angelegt, wobei die Dauerhaftplätze weitaus dicker resp. dichter erschienen als die übrigen Haftplatzformen. Die Anfärbung zeigte, daß das Sekret in sich überlagernden Bahnen auf das Substrat appliziert worden war. Dies entsprach den im Video erkennbaren, bogenförmigen Bewegungen des Larvenkopfes während der Sekretapplikation.

In den relativ dünnen, kurzzeitig genutzten Wanderhaftplatzsekreten war der Abdruck des abdominalen Hakenkranzes der Larven nicht oder nur schwach zu erkennen. Hingegen wiesen Dauerhaftplätze eine runde, wallartige Erhebung auf. Dieser Wall entsprach dem Abdruck des Abdomenrandes. Er umgrenzte eine Vielzahl von Löchern, die sich auf die Eindrücke der abdominalen Haken zurückführen ließen.

Erste Untersuchungen zur Frage der Sekretnutzungsdauer zeigten, daß Larven von *Simulium morsitans* Edwards im Verlauf des ersten Tages nach Substratbesiedlung 58 neue Dauerhaftplätze anlegten, auch wenn keine Störfaktoren einwirkten.

In vergleichenden Untersuchungen an *Simulium noelleri* Friederichs, *S. ornatum* und Larven der *Simulium vernum*-Gruppe wird derzeit geprüft, inwieweit dies auch auf andere Arten zutrifft bzw. ob und ggf. wie abiotische Faktoren (z.B. Strömung) hier verändernd eingreifen.

3. Sekretalterung und Sekretabbau

Die bisher ermittelten Aufenthaltszeiten in Dauerhaftplatzsekreten von wenigen Stunden lassen die Frage aufkommen, warum die Larven auch ohne vorangehende Störung die Nahrungsaufnahme unterbrechen, um in einer relativ abdriftgefährdeten Position einen neuen Haftplatz anzulegen. Die Veränderung der adhäsiven und /oder kohäsiven Sekreteigenschaften als Folge einer Sekretalterung werden derzeit als Ursache dafür angesehen.

Laufende Untersuchungen sollen zunächst die Dauerhaftigkeit der Sekrete prüfen und über eine eventuelle Änderung der Sekreteigenschaften im Verlauf der Exposition Auskunft geben. Erste Resultate machten deutlich, daß das Material erstaunlich langlebig ist. Auf histologisch gefärbten Substraten (Färbung nach Giemsa, vgl. ROMEIS 1989) waren selbst nach 30tägiger Exposition im Bachwasser noch Sekretreste nachzuweisen. Allerdings scheint bei allen untersuchten Arten spätestens nach 2-4 Tagen eine strukturelle Änderung des Sekretes einzusetzen, die durch eine Änderung des Färberesultates angezeigt wird (Umfärbung von rot nach blau, Abb. 2) und mit einem Alterungsprozeß zu tun haben könnte (KIEL, im Druck.).

Da die bisher ermittelten durchschnittlichen Aufenthaltszeiten ungestörter Larven in den zum Filtrieren genutzten Haftplätzen aber selten mehr als einige Stunden betragen (KIEL 1993), ist zu fragen, ob schon weit früher eine für uns nicht erkennbare Materialermüdung oder Haftungsverschlechterung einsetzt, die die Larven zum Haftplatzwechsel nötigt oder ob sie quasi "prophylaktisch" den Haftplatz wechseln. Dieses können wir derzeit noch nicht beantworten. Unklar ist dabei

insbesondere, wie Larven eine solche Veränderung perzipieren, denn in Frage kommende Rezeptoren wurden bisher nicht gefunden.

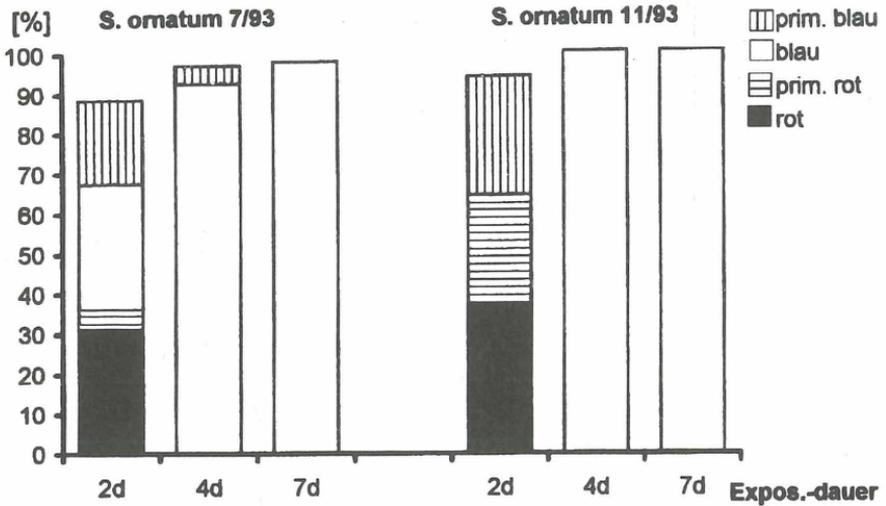


Abb. 2: Giemsa-Färbung der Haftplatzsekrete von *Simulium ornatum* Meigen nach unterschiedlich langen Expositionsdauern in den Versuchen 7/93 und 11/93. Dargestellt sind die prozentualen Anteile der insgesamt ausgewerteten Haftplätze die rot, blau oder vorwiegend rot (prim.rot) bzw. vorwiegend blau (prim. blau) anfärbten.

4. Einfluß alter Sekrete auf die Substratbesiedlung

Die Tatsache, daß Sekrete - auch wenn von den Larven nicht weiter genutzt - u.U. einen Monat lang auf den Oberflächen verbleiben, berührt zugleich einen anderen Themenkomplex: Es ist zu fragen, inwieweit eine von den Simuliidae ausgehende Veränderung (Konditionierung?) der Substratoberfläche erfolgt. Diese könnte für die Besiedlungsfolge auf einem gegebenen Substrat möglicherweise eine große Rolle spielen, denn verbleibendes Sekret trägt zur Erhöhung der Oberflächenrauigkeit bei, was Ablagerungsprozesse und Aufwuchsentwicklung fördern kann. Da Aufwuchs wie auch andere Ablagerungen für Simuliidae problematisch sind (KIEL 1996), wären Einflüsse auf deren Besiedlungs- und Populationsentwicklung denkbar. Da auf der anderen Seite z.B. Aufwuchsweider oder Detritussammler durch die Aufwuchsentwicklung gefördert werden, bliebe weiterhin zu klären, welche

Bedeutung die Sekrete der Simuliidae für die Oberflächenveränderung gegebener Substrate und die folgende Besiedlungsdynamik allgemein haben könnten.

Wir versuchen derzeit zunächst in Freilandversuchen eventuelle Effekte vorhandener Sekrete auf die Substratbesiedlung durch Simuliidae zu ermitteln. Nach erstem Eindruck scheint die Verteilung der Larven auf einem gegebenen Substrat wesentlich von dem Vorhandensein alter Sekrete beeinflusst. Larven von *S. vernum* legten ihre Filtrierhaftpunkte nur zwischen alten Haftpunkten an. Überlagerungen mit alten Sekreten traten sehr selten auf. Dies wirft die Frage auf, ob bei Substratmangel daraus auch ein populationsregulierender Effekt resultieren könnte.

5. Histologie und Histochemie der Drüse und des Drüseninhaltes

Der Frage nach eventuellen Unterschieden in der Sekretbeschaffenheit bei verschiedenen Arten und Entwicklungsstadien wird derzeit auch auf histologischer und histochemischer Ebene nachgegangen.

Als langgestrecktes, tubuläres Organ durchzieht die Labialdrüse der Simuliidae fast den gesamten Larvenkörper (Abb. 3). An ihren unpaaren Ausführgang schließen sich ab dem Bereich des Unterschlundganglions paarige, parallel des Darmes nach caudal ziehende Drüsenschkel an. Sie sind die Orte der Sekretproduktion und -speicherung. Im 7. Abdominalsegment verengen sich diese Schenkel und knicken nach cranial um. Etwa im 4. oder 5. Abdominalsegment enden sie blindsackartig, werden aber um einen fädigen Fortsatz aus kleinen Zellen verlängert (CROSSKEY 1990, PRÜGEL und RÜHM 1994). MEWE (1994) bemerkte, daß sich am Hinterende der Drüse kurz vor der Verpuppung eine keulige Verdickung bildet, deren Funktion bisher nicht geklärt ist.

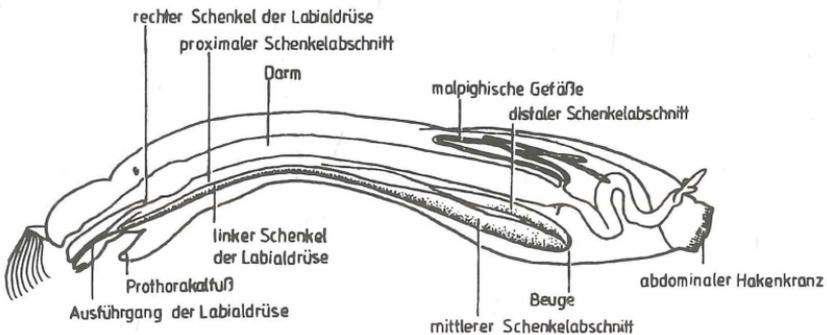


Abb. 3: Schematische Zeichnung der Labialdrüse in einer Simuliidenlarve (nach CROSSKEY 1990, verändert).

In histologischen Untersuchungen des einschichtigen Drüsenepithels von *S. nitidifrons* (Edwards) [syn. n. *S. intermedium* (Roubould)] zeigten MACGREGOR und MACKIE (1967), daß im Inneren der Drüsenzellen viele Sekretvesikel vorliegen. Ihr

Inhalt weist weitgehende strukturelle Übereinstimmung mit dem Sekret im Drüsenlumen auf. Die Autoren vermuten, daß das Sekret von *S. nitidifrons* ausschließlich auf den Inhalt dieser Sekretvesikel zurückgeht.

In unseren Untersuchungen an *S. noelleri* und *S. ornatum* (KIEL u. MEWE in Vorb.) traten bei den verpuppungsreifen Altlarven zwei Vesikelformen unterschiedlichen Inhaltes auf. Während die einen Vesikel eine gewisse strukturelle Ähnlichkeit mit denen von *S. nitidifrons* aufwiesen, wich der zweite Typ deutlich davon ab. Dies könnte ein Hinweis auf artspezifische oder/und entwicklungsbedingte Unterschiede in der Sekretbeschaffenheit sein.

Eine entwicklungsbedingte Veränderung des Sekretes vermutete auch BARR (1982) aufgrund lichtmikroskopischer Betrachtung der Drüseninhalte von *S. vittatum* Zetterstedt. Nach Alkoholfixierung und Einbettung in Canadabalsam wiesen diese bei jüngeren Larven (L6) braunes, bei älteren Larven (L7 jung) hyalines und opakes bzw. bei verpuppungsreifen Altlarven nur opakes Sekret auf.

Eine Veränderung des Sekretes während der Entwicklung zur verpuppungsreifen Altlarve konnten wir auch bei den hiesigen Arten *S. noelleri* und *S. ornatum* feststellen. Allerdings trat bei den unfixierten, in Ringerlösung oder Aqua dest. präparierten Drüseninhalten beider Arten keine Braunfärbung auf. Das Sekret der jungen und mittleren Larven von *S. noelleri* und *S. ornatum* (L2 bis L6) war stets hyalin. Eine Braunfärbung ergab sich nur nach längerer Berührung des Drüseninhaltes mit Wasser oder Alkohol. In den Drüsen der verpuppungsreifen Altlarven hingegen fanden wir neben hyalinen Anteilen in den distalen Drüsenschenkeln beider Arten stets auch opakes Sekret. Bei beiden Arten erbrachten die histochemischen Untersuchungen Hinweise auf Unterschiede sowohl bezüglich der Protein- als auch Polysaccharidzusammensetzung opaker und hyaliner Sekrete (KIEL u. MEWE in Vorb.).

6. Proteinzusammensetzung des Drüsensekretes

Mit Hilfe gelelektrophoretischer Methoden wurden kürzlich erstmals die Molekulargewichte der Sekretproteine von *S. noelleri*, *S. ornatum* und Larven der *S. venum*-Gruppe ermittelt (KIEL & RÖDER 1995). Dabei zeigten sich sowohl artspezifische als auch entwicklungsbedingte Unterschiede. Es unterschied sich sowohl das Proteinspektrum als auch der relative Anteil einiger Proteine. Darüber hinaus wurde deutlich, daß die im Verlauf der Larvalentwicklung auftretenden Änderungen der Anteile einzelner Proteine bei den untersuchten Arten nicht identisch waren.

Das Sekret der frischen Puppenkokons (max. 1d alt) entsprach in seinem Proteinspektrum weitgehend dem des Drüsensekretes verpuppungsreifer Altlarven. Ältere Kokons ($\geq 4d$ alt) hingegen ließen sich gelelektrophoretisch nicht auftrennen.

7. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit gibt einen Überblick über den aktuellen Forschungsstand und die daraus sich ergebenden Schlußfolgerungen und Fragen zum Thema Labialdrüsensekret der Simuliidenlarven. Videostudien belegen, daß dieses Sekret -

zweckbestimmt modifiziert - als Haftvermittler für jede der substratgebundenen Fortbewegungen benötigt wird. Darüber hinaus spielt es, als Faden während der Drift mitgeführt, eine Rolle bei der Substratbesiedlung resp. Driftbeendigung und bildet die Bausubstanz des Puppenkokons. Da Nahrungserwerb und Entwicklungsabschluß wesentlich vom Sekret resp. seiner Haftung abhängen, werden in Anpassung an verschiedene Lebensweisen der Simuliidae Unterschiede der Sekreteigenschaften oder der Sekretnutzung erwartet. Die vorangehenden Ausführungen geben einen Überblick über die im Hinblick auf eine Überprüfung dieser Hypothese bisher durchgeführten Untersuchungen. Erste Resultate histologischer, histochemischer und auch biochemischer Versuche weisen sowohl auf artspezifische Unterschiede als auch entwicklungsabhängige Änderungen der Sekretbeschaffenheit hin. Die Bedeutung des Sekretes für populationsdynamische Aspekte wird derzeit geprüft.

8. Literatur

- BARR, W. B. (1982): Prolegs and attachment of *Simulium vittatum* Zetterstedt (sibling IS-7) (Diptera: Simuliidae). M. Sc.-Thesis, Department of Entomology, Edmonton, Alberta.
- CROSSKEY, R. W. (1990): The natural history of blackflies. London: John Wiley & Sons.
- EYMANN, M. (1988): Drag on single larvae of the black fly *Simulium vittatum* (Diptera: Simuliidae) in a thin, growing boundary layer. J. N. Am. Benthol. Soc. 7, 109-116.
- KIEL, E. (1989): Der Einfluß des Periphytons auf die Besiedlung von Substraten durch Kriebelmücken (Simuliidae, Diptera). Dissertation, FB Biologie, Universität Hamburg.
- KIEL, E. (1996): Durability of simuliid silk pads (Simuliidae, Diptera). Aquatic Insects (i. Druck).
- KIEL, E. (1993): Verhaltensbiologische Studien an Kriebelmücken-Larven (Simuliidae: Diptera): Aufenthaltszeiten im Haftplatzsekret. In T. Timm u. W. Rühm (Hrsg.), Beiträge zur Taxonomie, Faunistik und Ökologie der Kriebelmücken in Mitteleuropa (Diptera, Simuliidae), Bd. 2, S. 99-109, Westarp Wissenschaften, Essen.
- KIEL, E. (i. Druck): Effects of 'Aufwuchs' on colonization by simuliids (Simuliidae, Diptera). Int. Rev. Ges. Hydrobiol.
- KIEL, E. u. MEWE, M. (in Vorb.): Histologische und histochemische Ansätze zur Charakterisierung des Labialdrüsensekretes verschiedener Simuliidenlarven (Simuliidae, Diptera).
- KIEL, E., REIDELBACH, J., RÜHM, W. u. RUPP, K. (1989): Verhaltensbiologische Studien an Simuliiden (Simuliidae, Diptera): Landen und Ansiedeln auf einem Substrat. Z. angew. Zool. 4, 365-401.
- KIEL, E. u. RÖDER, T. (1995): Gelelektrophoretische Untersuchungen der Labialdrüsensekrete verschiedener Simuliidae (Diptera). Verh. Dt. Zool. Ges. 88, 260.
- MACGREGOR, H. C. u. MACKIE, J. B. (1967): Fine structure of the cytoplasm in salivary glands of *Simulium*. J. Cell. Sci. 2, 137-144.

- MEWE, M. (1994): Vergleichende histologische, chemische und ultrastrukturelle Untersuchungen an den Labialdrüsen larvaler Simuliiden (Diptera). Diplomarbeit, FB Biologie, Universität Hamburg.**
- PRÜGEL, M. u. RÜHM, W. (1994): Die Labialdrüsen der Kriebelmückenlarven (Simuliidae, Diptera). Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 91, 127-146.**
- REIDELBACH, J. u. KIEL, E. (1990): Observations on the behavioural sequences of looping and drifting by blackfly larvae (Diptera: Simuliidae). Aquatic Insects, 49-60.**
- ROMEIS, B. (1989): Mikroskopische Technik. Urban & Schwarzenberg, München.**

**Dr. Ellen Kiel
Zool. Inst. u. Zool. Museum
Martin-Luther-King-Platz 3
D 20146 Hamburg**

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [1995](#)

Autor(en)/Author(s): Kiel Ellen

Artikel/Article: [Labialdrüsensekrete von Simuliidenlarven: Unterwasserklebstoffe mit Einfluß auf Substratbesiedlung und Drift? 129-137](#)