

MASTERARBEIT | MASTER'S THESIS

Titel | Title

Vergleich aller Entwicklungsstadien der Samtschrecke *Peruphasma schultei*
hinsichtlich Morphologie der Mandibeln und Fraßspuren

verfasst von | submitted by

Lukas Humer BEd

angestrebter akademischer Grad | in partial fulfilment of the requirements for the degree of
Master of Education (MEd)

Wien | Vienna, 2024

Studienkennzahl lt. Studienblatt |
Degree programme code as it appears on the
student record sheet:

UA 199 502 511 02

Studienrichtung lt. Studienblatt | Degree pro-
gramme as it appears on the student record
sheet:

Masterstudium Lehramt Sek (AB) Unterrichtsfach
Biologie und Umweltbildung Unterrichtsfach Ge-
schichte und Politische Bildung

Betreut von | Supervisor:

ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Harald W. Krenn

Inhalt

1. Danksagung	4
2. Abstract (EN)	5
3. Einleitung	6
3.1 Systematik	6
3.1.1 Ordnung Phasmatodea	6
3.1.2 Gattung <i>Peruphasma</i>	8
3.1.3 <i>Peruphasma schultei</i> , die Samtschrecke	9
3.2 Beißend-kauende Mundwerkzeuge	10
3.2.1 Das Labrum	12
3.2.2 Die Mandibeln	12
3.2.3 Die Maxillen	13
3.2.4 Das Labium	13
3.3 Forschungsinteresse	14
3.3.1 Morphologische Untersuchungen von <i>Peruphasma schultei</i>	14
3.3.2 Fressverhalten von <i>Peruphasma schultei</i>	15
4. Material und Methoden	15
4.1 Die Versuchstiere	15
4.2 Messungen	16
4.2.1 Morphologische Untersuchungen	16
Die Körperlänge	16
Die Mandibellänge	16
Stellung der Mandibeln zur Körperlängsachse	17
Überlappung von linker und rechter Mandibel	18
Die Schneidekante	18
4.2.2 Untersuchung des Fressverhaltens	18
Der Fressvorgang	18
Die Fressmuster	19
Die Beißspuren	19
4.2.3 Messfehlerermittlung	20
5. Ergebnisse	20
5.1 Morphologische Untersuchungen	20
5.1.1 Die Körperlänge	20
5.1.2 Morphologie und Länge der Mandibeln	21

5.1.3 Längenverhältnis von Mandibeln und Körper	23
5.1.4 Stellung der Mandibeln zur Körperlängsachse	24
5.1.5 Überlappung von linker und rechter Mandibel	25
5.1.6 Die Schneidekante	26
5.2 Untersuchung des Fressverhaltens.....	27
5.2.1 Der Fressvorgang	27
5.2.2 Die Fressmuster	28
5.2.3 Die Beißspuren.....	29
6. Diskussion	30
6.1 Beißend-kauende Mandibeln verwandter Taxa	30
6.1.1 Morphologie der Mandibeln	30
Phasmatodea.....	30
Blattodea.....	33
Mantodea.....	34
Orthoptera.....	35
Coleoptera	37
Raupen.....	39
6.1.2 Überlappungszustand der Mandibeln	40
6.1.3 Abnützungserscheinungen der Mandibeln.....	41
6.2 Fressvorgänge bei verwandten Taxa	42
6.2.1 Orthoptera	42
6.2.2 Coleoptera	43
7. Zusammenfassung	45
8. Literaturverzeichnis.....	48
9. Abbildungsverzeichnis	50
10. Anhang	51
11. Abstract (DE)	55

1. Danksagung

Der größte Dank gilt meinem Betreuer Univ.-Prof. Harald W. Krenn. Während des letzten Jahres bist du mir mit hilfreichen Ratschlägen zur Seite gestanden. Du motiviertest mich zum Weiterarbeiten, wenn es einmal nicht so zügig voranging. Für gemeinsame, oft sehr ausführliche Besprechungen war deine Zeit nie zu knapp. Auch abseits der Betreuung meiner Arbeit nahmst du dir Zeit für persönliche Gespräche. Durch dich fühlte ich mich wertschätzend und umfassend betreut. Ich wünsche dir schöne letzte Arbeitswochen an der Universität Wien vor der wohlverdienten Pension.

Mein Dank gilt Nadja Hattinger für die Betreuung unserer Samtschrecken-Zucht. Die Versorgung und Pflege der Tiere war nicht wenig Aufwand. Die Übergabe dieses Bereichs in deine Hände ersparte mir viel Zeit, die ich anderwärtig für meine Laborarbeit nutzen konnte. Außerdem warst du im universitären Alltag eine Kollegin, mit der ich mich immer über den aktuellen Stand meiner Arbeit austauschen konnte und die mir Tipps für die weiteren Schritte gab. Durch dich fühlte ich mich in der Gemeinschaft der Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter des Departments für Evolutionsbiologie gut vernetzt.

Danke auch an Mag. Daniela Gruber. Du halfst mir am schwer zu bedienenden Rasterelektronenmikroskop, gute Bilder von den Mandibeln herzustellen.

2. Abstract (EN)

This study investigated the biting-chewing mouthparts and the feeding behavior of the herbivorous, neotropical stick-insect *Peruphasma schultei* CONLE & HENNEMANN, 2005 (Phasmatodea). Emphasis was laid on the comparison of the size and morphology of the mandible in the various developmental stages and adults. In addition, the bite marks on leaves were analyzed and compared in all five nymphal stages and imagines. About 60 female individuals of *Peruphasma schultei* were reared in several plastic boxes, about ten individuals per developmental stage. They were fed with *Ligustrum vulgare* and were held under humid conditions at room temperature in the lab. The morphological and biometrical studies were done using light microscopy and scanning electron microscopy. The bite marks of the various stages were studied on dried pressed leaves. The feeding behavior was filmed using a cell phone tool.

The results show that the size of the mandibles increases from stage to stage but the morphology is more or less uniform. In all investigated individuals the left mandible overlaps the right one. The prognathous orientation of the mandibles is more pronounced in the early nymphal stages. The feeding behavior is similar in all developmental stages. The leave is held between the mouthparts and biting movement starts from dorsal and proceeds to ventral. Then the head is lifted rapidly and next biting cycle starts from above. The maxillary palpi and labial palpi keep in contact with the leaf. The bite marks become bigger in later stages and adults compared to early nymphs but they keep the same pattern and shape.

This study provides first comparative data of all developmental stages of herbivorous insects. The mandible morphology and bite marks of *Peruphasma schultei* were compared with other species of Phasmatodea and other herbivorous, omnivorous and predatory Polyneoptera as well as with similar studies in Coleoptera and caterpillars.

3. Einleitung

3.1 Systematik

3.1.1 Ordnung Phasmatodea

Zu den drei als „Schrecken“ bezeichneten und nicht näher verwandten Ordnungen zählen neben den Phasmatodea (Stab- und Gespenstschrecken, Abb. 1 B) auch die besonders artenreichen Heuschrecken (Orthoptera) sowie die Fangschrecken (Mantodea), die oft mit ihrer bekannten Vertreterin, der Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*), assoziiert werden. Diese drei Gruppen von „Schrecken“ gehören zum übergeordneten Taxon der Polyneoptera (Abb. 1 A), das morphologisch betrachtet, recht unterschiedliche Gruppen wie etwa Schaben, Termiten, Steinfliegen und Ohrwürmer umfasst (Wipfler et al., 2019).

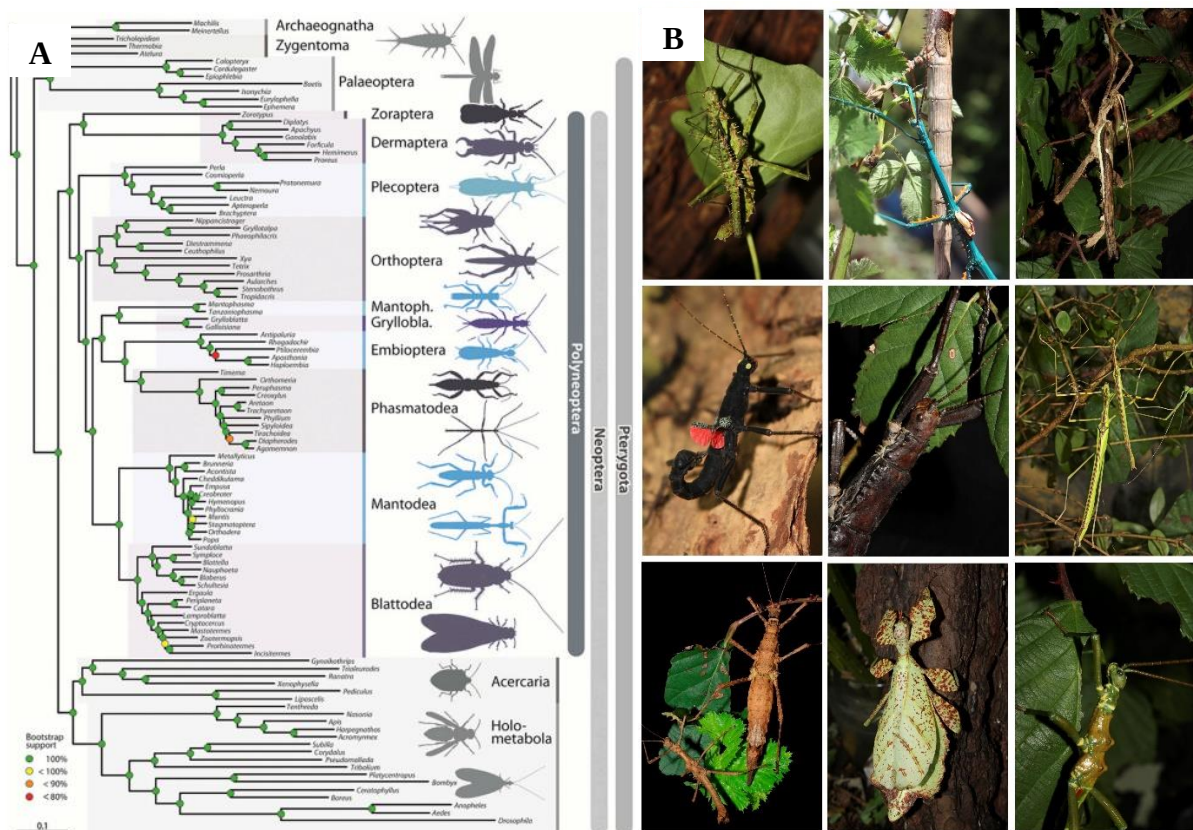


Abb. 1 (A) Verwandtschaftliche Beziehungen der wichtigsten Vertreter der Polyneoptera. Zu erkennen ist, dass die als „Schrecken“ bezeichnete Vertreter der Gruppen Phasmatodea, Mantodea und Orthoptera keine monophyletische Gruppe darstellen (Wipfler et al., 2019). (B) Auswahl an Vertretern der Phasmatodea (www.wikipedia.org).

Die Stab- und Gespenstschrecken (Phasmatodea) innerhalb der Polyneoptera sind eine Gruppe, die durch ihre mitunter sehr großen Körper und ihre oft außergewöhnliche morphologische

Gestalt auffallen (Friedemann et al., 2012). Ihren Namen tragen sie aufgrund ihres kryptischen Erscheinungsbilds (griech. phasma = Gespenst) (Abbott & Abbott, 2023). Die Körpergröße mancher Phasmatodea übertrifft jene der größten Mitglieder anderer Insektenordnungen. Die durchschnittliche Körperlänge beträgt zwischen 6 und 10 cm. Phasmiden mit einer Körperlänge von 20 bis 30 cm sind in den Tropen der Erde verbreitet (Bradler & Buckley, 2018). *Phryganistria chinensis* wurde 2014 in China entdeckt und ist das gegenwärtig größte bekannte Insekt der Erde. Seine Körperlänge beträgt 36,1 cm, seine gesamte Länge mit gestreckten Beinen sogar 62,4 cm (Friedemann et al., 2012).

Die rund 3000 Arten der Ordnung der Phasmatodea verteilen sich auf mehr als 480 Gattungen, mehr als 180 davon sind monotypisch. Die hohe Anzahl an Gattungen spiegelt die Diversität der Phasmiden wider (Bradler & Buckley, 2018). Die Mitglieder dieser Gruppe leben vor allem in tropischen und subtropischen Regionen der Erde, in temperaten Gebieten wie Mitteleuropa gibt es nur wenige Vertreter (Friedemann et al., 2012). Vertreter der Phasmatodea treten bisweilen auch als Schädlinge in Wäldern und der Landwirtschaft auf. Die Weibchen dieses Taxons legen meist mehrere hundert Eier. Die Tiere wachsen schnell und nehmen große Mengen an pflanzlicher Nahrung zu sich. Diese Umstände können zu (periodisch auftretenden) Plagen führen, wie es etwa für Australien dokumentiert ist (Baker, 2015).

An einem bereits besiedelten Habitat können sich Stab- und Gespenstschrecken also schnell vermehren. Über große Distanzen haben sie jedoch schwache Ausbreitungsfähigkeiten. Gründe dafür liegen wohl in ihrer eingeschränkten Mobilität. Phasmiden können in der Regel weder fliegen noch springen, pflegen einen langsamen Schreitgang und verharren oft lange Zeit bewegungslos. Dank transozeanischer Ausbreitungsereignisse wurden jedoch auch einige weit vom Festland entfernte Inseln kolonisiert. In einigen Fällen hat dies zu großer Radiation der Arten geführt (Cliquennois & Bradler, 2022).

Alle Phasmiden führen eine rein herbivore Lebensweise und sind oftmals durch eine gut ausgeprägte Phytomimese gekennzeichnet. Bei dieser Form der Tarnung werden Pflanzen oder Pflanzenteile nachgeahmt, weshalb Mitglieder dieser Gruppe oft auch als „Wandelnde Blätter“, „Wandelnde Äste“ oder Stabschrecken bezeichnet werden (Friedemann et al., 2012). Es werden Rinden, Äste und lebende sowie abgestorbene Blätter imitiert. Die große Mehrheit der heute lebenden Phasmiden hat ein astähnliches Aussehen. Die Nachahmung von Blättern ist die wahrscheinlich ältere Form der Tarnung, tritt aber bei weniger Arten auf. Diese Formen der Mimikry werden durch spezifisches Verhalten weiter verstärkt. Manche Arten bewegen sich wie ein im Wind schaukelnder Ast, andere verharren bewegungslos, was als Katalepsie bezeichnet wird.

Auch die Eier vieler Phasmiden versuchen Fressfeinde zu täuschen, indem sie Pflanzensamen ähneln. Eier werden von adulten Weibchen über einen Zeitraum von mehreren Monaten gelegt. Ein Individuum legt (weniger als) ein bis mehrere Eier pro Tag, insgesamt zwischen 100 und 2000 Stück pro Weibchen. Da sich die meisten Arten größtenteils in Laubdach aufhalten, werden die Eier meist einfach zu Boden fallen gelassen. Manche Phasmiden kleben ihre Eier auch an Blätter oder vergraben sie in der Erde (Bradler & Buckley, 2018).

Die meisten Stab- und Gespenstschrecken sind nachtaktiv und in bewaldeten Gebieten anzutreffen. Typisch ist ein hoher Grad an Sexualdimorphismus bezüglich Körpergröße (zu Gunsten der Weibchen), Färbung und anderer Merkmale wie der Präsenz von Flügeln oder Ocelli. Die meisten Phasmatodea haben verkürzte oder völlig reduzierte Flügel. Ocelli kommen nur bei einigen flugfähigen Taxa vor (Bradler & Buckley, 2018). Von nordamerikanischen Arten ist bekannt, dass verlorene Laufbeine durch Häutungen während der Nymphstadien nachwachsen können (Abbott & Abbott, 2023). Mit einem Anteil von 1,2 % der Arten von Phasmatodea hat diese Gruppe die höchste Rate an obligater Parthenogenese unter allen Insekten. Bei dieser asexuellen Form der Fortpflanzung können Weibchen ohne Männchen Nachwuchs bekommen. Die hohe Rate an Parthenogenese hat sich wahrscheinlich infolge der stark eingeschränkten Mobilität vieler Phasmiden entwickelt (Bradler & Buckley, 2018).

Mehrere morphologische Merkmale machen die Monophylie dieser Gruppe sehr wahrscheinlich. Die Vertreter sind unter anderem durch paarige prothorakale Wehrdrüsen, ein mittig eingekerbtes Labrum, birnenförmige Anhängsel des Mitteldarms und eine spezielle Aderung der Hinterflügel gekennzeichnet. Außerdem wird die Verwandtschaft der Stab- und Gespenstschrecken von molekularen Analysen untermauert (Friedemann et al., 2012).

3.1.2 Gattung *Peruphasma*

Die Arten der Gattung *Peruphasma* CONLE & HENNEMANN, 2002 gehören zu den am höchsten über dem Meeresspiegel lebenden Stab- und Gespenstschrecken und haben ein geografisch sehr eingeschränktes Verbreitungsgebiet. Im Jahr 2005, dem Zeitpunkt der Erstbeschreibung von *Peruphasma schultei*, wurden acht Arten zur Gattung gezählt. Das Verbreitungsgebiet (Abb. 2) umfasst Bolivien, Peru, Kolumbien und die zu Chile gehörenden Osterinseln (Conle & Henne-mann, 2005). Es ist davon auszugehen, dass noch mehr Arten der Gattung zugerechnet werden könnten. Es gibt einige bekannte, aber vermutlich noch weitere unbeschriebene Arten, die wohl eng mit *Peruphasma* verwandt sind und deren Zugehörigkeit zum Taxon diskutiert wird (Murányi, 2007).

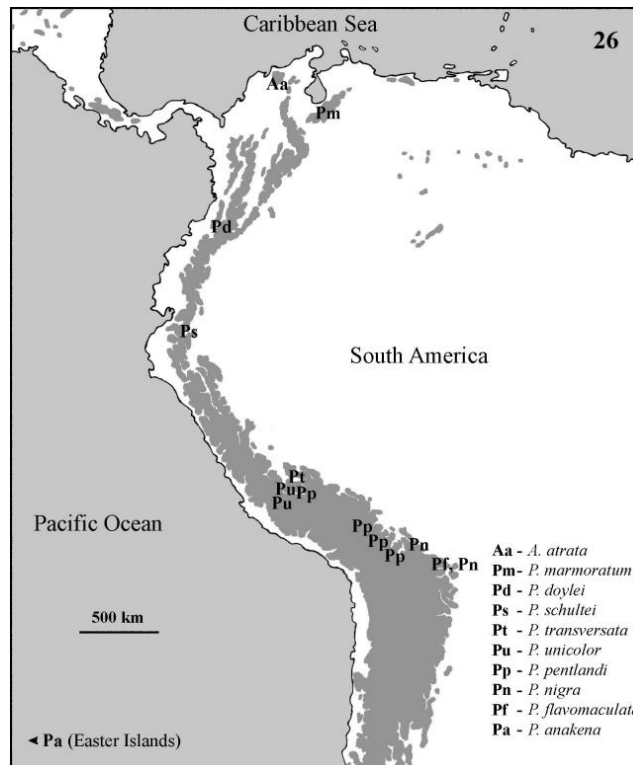


Abb. 2 Verbreitungsgebiet der Gattung *Peruphasma* in den Anden, graue Bereiche über 2000 m (Murányi, 2007).

3.1.3 *Peruphasma schultei*, die Samtschrecke

Zu dieser morphologisch vielfältigen Gruppe der Stab- und Gespenstschrecken gehört die auch als Samtschrecke bekannte Art *Peruphasma schultei* CONLE & HENNEMANN, 2005 (Abb. 3). Benannt ist das Insekt nach dessen deutschen Entdecker Dipl. Biol. Rainer Schulte (Conle & Hennemann, 2005).

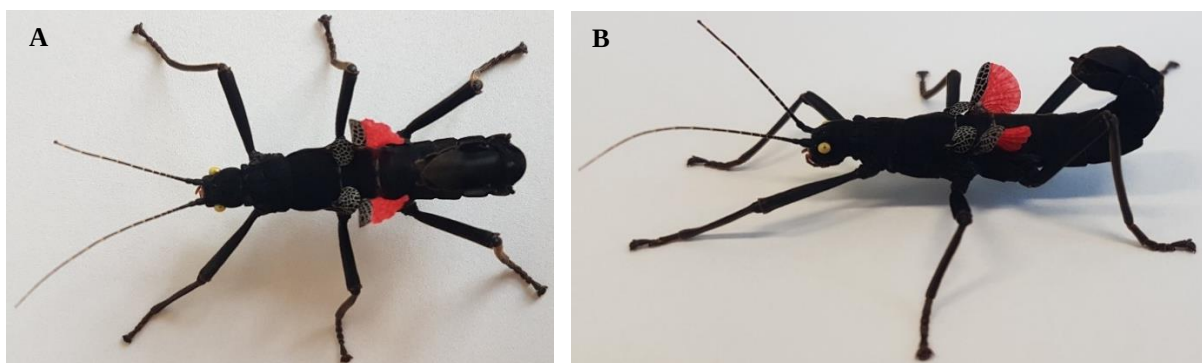


Abb. 3 Habitus von *Peruphasma schultei*, (A) dorsale und (B) laterale Ansicht. Matt schwarzer Körper, Abdomen oftmals skorpionähnlich aufgebogen, gelbe Komplexaugen, rote Mundwerkzeuge, schwarz-gelb geringelte Antennen, 1 Paar schwarz-weiß genetzte Vorderflügel, 1 Paar im vorderen Bereich schwarz-weiß genetzte und im hinteren Bereich rote Hinterflügel.

In freier Natur ist die Samtschrecke endemisch auf einer kleinen Fläche im Cordillera del Condor, einem Gebirgszug im Norden Perus (McLeod et al., 2007). Dort lebt das Insekt auf einer Höhe von 1200 bis 1800 m ü.d.M. und ernährt sich monophag von einer nicht näher bekannten Art der Pfefferbäume (*Schinus* sp.), deren Blätter es frisst (Conle & Hennemann, 2005). *Peruphasma schultei* ist nachtaktiv und versteckt sich tagsüber scheinbar in den Blattachseln von Bromeliengewächsen. Auffällig ist die matte, schwarze Cuticula des Insekts, die nahezu den ganzen Körper schwarz erscheinen lässt. Die matte Erscheinung entsteht durch zwei Arten von Mikrostrukturen – kleinere und größere Erhebungen – auf der Cuticula. Die schwarze Farbgebung wird von eingelagerten Pigmenten verursacht. Die Mikrostrukturen sorgen gleichzeitig für eine hydrophobe Oberfläche, die Wasser abperlen lässt, sowie eine erhöhte Wärmeaufnahme (Maurer et al., 2017).

Auf dem Prothorax befinden sich zwei dorsale Wehrdrüsen, die bei Gefahr ein Wehrsekret versprühen können. Die Hauptkomponente dieser Substanz, ein Stereoisomer, wurde von Dossey et al. (2006) Peruphasmal, in Anklang an den wissenschaftlichen Namen der Samtschrecke, genannt. Im Zuge der Haltung von Samtschrecken im Labor der Universität Wien stellte sich heraus, dass auch bei der Samtschrecke verlorene Laufbeine bei einer Häutung nachwachsen können. An einer Stelle ohne Bein ist nach der ersten Häutung meist ein kurzes, verkrüppeltes Bein erkennbar. Nach einer zweiten oder spätestens dritten Häutung ist wieder ein vollständiges Laufbein hergestellt. Da sich adulte Tiere nicht mehr häuten, ist das Nachwachsen von Extremitäten nur bei Nymphstadien möglich. Im Labor der Universität Wien haben die weiblichen, adulten Individuen ($n = 12$) über einen Zeitraum von rund vier Monaten durchschnittlich 0,71 Eier/Tag gelegt.

Bisherige Studien über *Peruphasma schultei* beschäftigten sich u.a. mit der Morphologie und Physiologie des Verdauungssystems, den tarsalen Haftstrukturen der Laufbeine, den Eigenschaften der Cuticula des Exoskeletts, den Hörorganen auf den Laufbeinen sowie Verteidigungsmechanismen auf molekularem, glandulärem (Wehrdrüsen) und neuronalem Niveau (Strauß, 2023).

3.2 Beißend-kauende Mundwerkzeuge

Mundwerkzeuge sind spezialisierte Extremitäten der letzten drei Kopfsegmente bei Hexapoden. Ihre Morphologie ist abhängig von der Art der Ernährung. Drei Körperanhänge werden üblicherweise als Mundwerkzeuge angesehen: die paarigen Mandibeln, die paarigen Maxillen und das unpaarige Labium. Daneben gibt es mit dem Labrum und dem Hypopharynx noch zwei

weitere Kopfanhänge, welche jedoch nicht eindeutig als abgewandelte Extremitäten interpretiert werden, da sie evolutionär vielleicht nicht aus Laufbeinen hervorgegangen sind (Krenn, 2019). Die Mundwerkzeuge der Hexapoda können innerhalb der Kopfkapsel (Entognatha) oder außen an der Kopfkapsel (Ectognatha) liegen. Vor allem bei geflügelten Insekten haben sich in der Evolution zahlreiche spezialisierte Typen von Mundwerkzeugen entwickelt. Ihre Ausformung ist stark von der Nahrung des Insekts abhängig, da die Mundwerkzeuge je nach Zustand der Nahrungsquelle andere Funktionen erfüllen müssen. Krenn (2019) unterteilt die Mundwerkzeuge in drei funktionelle Kategorien: 1) beißend-kauende Mundwerkzeuge, bei denen die Mandibeln die Hauptarbeit der Nahrungszerkleinerung übernehmen, 2) saugende Mundwerkzeuge, bei denen sich unterschiedliche Arten an Rüsseln entwickelt haben und 3) filtrierende Mundwerkzeuge, die bei aquatischen Jugendstadien von Insekten vorkommen können. Die Form und Funktion der Mundwerkzeuge kann neben der Art der Nahrung auch noch von anderen Faktoren wie Verteidigung, Brutpflege und dem Konkurrenzverhalten zwischen Männchen beeinflusst werden. Bei einigen Insektenarten, deren adulte Vertreter keine Nahrung aufnehmen, können die Mundwerkzeuge stark rückgebildet sein oder fehlen (Krenn, 2019).

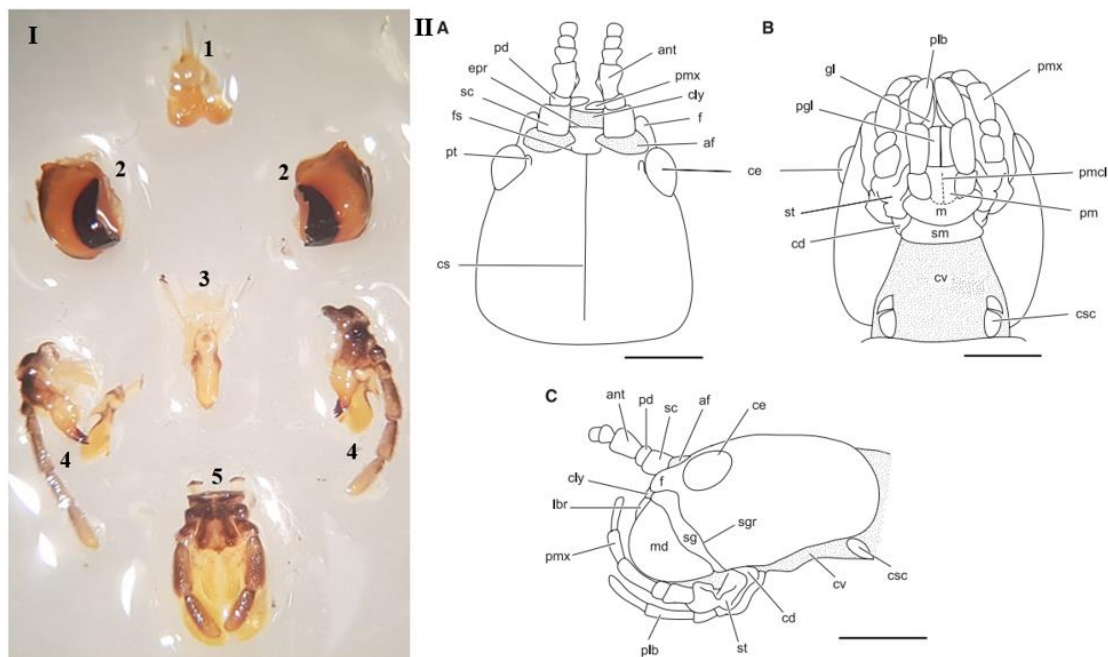


Abb. 4 (I) Teile der beißend-kauenden Mundwerkzeuge von *Peruphasma schultei*, Foto mit Binokular. 1 Labrum, 2 paarige Mandibeln, 3 Hypopharynx, 4 paarige Maxillen, 5 Labium. (II) Kopf von *Phyllium siccifolium* mit prognather Stellung der Mundwerkzeuge in (A) dorsaler, (B) ventraler und (C) lateraler Ansicht. Membranen sind punktiert dargestellt. af antennal field, ant flagellomere 1, cd cardo, ce compound eye, cly clypeus, cs coronal suture, cor circumocular ridge, csc cervical sclerite, cv cervix, epr epistomal ridge, f frontal convexity, fs frontal suture, gl glossa, lbr labrum, m mentum, md mandible, pd pedicellus, pgl paraglossa, plb labial palp, pm prementum, pmcl median cleft of the prementum, pmx maxillary palp, pt protuberance, sc scapus, sg subgena, sgr subgenal ridge, sm submentum, st stipes. Maßstab: 1 mm (Friedemann et al., 2012).

Aus Mangel an Forschungsdaten werden im Folgenden – stellvertretend für *Peruphasma schul-
tei* – die Mundwerkzeuge einer anderen näher verwandten Phasmidenart aus der Gruppe der Wandelnden Blätter, *Phyllium siccifolium*, beschrieben. Die einzelnen Mundwerkzeuge bzw. die Kopfanhänge werden von anteriorer nach posteriorer Körperlage aufgezählt. Es handelt sich um den beißend-kauenden Typ der Mundwerkzeuge (Abb. 4 I), die in prognather Stellung mit dem Kopf verbunden sind (Abb. 4 II).

3.2.1 Das Labrum

Das Labrum besitzt eine plattenähnliche Form und schließt die Mundhöhle nach vorne hin ab (Abb. 4). Es handelt sich um ein unpaares, rundliches Sklerit (Hartteil), das über eine Membran beweglich mit dem weiter dorsal liegenden Clypeus der Kopfkapsel verbunden ist. Das Labrum ist an der Außenseite leicht konvex gebogen und trägt in seiner Mitte eine vertikale Nut. An der höchsten Erhebung befinden sich zwei Borsten, ansonsten ist die äußere Oberfläche unbehaart. Auf der membranösen Innenseite des Labrums befinden sich zwei Reihen an Borsten, die sich in Richtung Epipharynx erstrecken (Friedemann et al., 2012). Die Aufgabe des Labrums ist die Begrenzung der Mundhöhle nach vorne. In dieser Lage überlappt es die Mandibeln frontal. Wegen dieser abschließenden Eigenschaft wird es auch als „Oberlippe“ bezeichnet. Das Labrum hilft dem Insekt bei der Beförderung von Nahrung zur präoralen Höhle. Das Labrum zählt möglicherweise nicht zu den Mundwerkzeugen, da es sehr wahrscheinlich nicht aus einem Laufbeinpaar hervorgegangen ist. Die morphologische Herkunft dieses Kopfanhangs steht weiterhin unter wissenschaftlicher Diskussion. Denkbar ist auch die Annahme, es handle sich um ein Relikt des ersten Kopfsegments. Eine andere These bezeichnet das Labrum als separates Sklerit der Kopfkapsel, das seinen Ursprung nicht in einer Extremität eines Kopfsegments hat (Krenn, 2019).

3.2.2 Die Mandibeln

Ein Paar Mandibeln befindet sich hinter dem Labrum (Abb. 4). Diese sind stark sklerotisiert, breit und an ihrer Innenseite konkav gebogen. Die dorsalen Gelenkhöcker bilden mit dem Clypeus ein Gelenk. Auf der Innenseite weist der vordere Rand der Mandibel eine schwarze, scharfe Schneidekante auf. Incisivi sind keine erkennbar. Die linke und die rechte Mandibel sind nicht symmetrisch aufgebaut, jedoch so, dass sie in geschlossener Position perfekt übereinander passen und eine Scherenwirkung erzeugen. In dieser Stellung liegt die linke Schneidekante über der rechten. Der dorsale Teil der Schneidekanten ist glatt, während der ventrale Teil gerillt ist. Die gerillten Bereiche beider Mandibeln passen in geschlossener Haltung kammartig

übereinander und fungieren wahrscheinlich als molare Zahnregion (Friedemann et al., 2012). Dieser dorsale Teil der Mandibel erfüllt die Funktion des Abbeißen – vergleichbar mit den Incisivi der Säugetiere. Der ventrale, breitere Teil der Schneidekante dient dem Zermalmen der abgebissenen Nahrung und ist vergleichbar mit den Molaren der Säugetiere (Krenn, 2019). Auf der Innenseite der linken Mandibel befindet sich mittig eine kegelförmige Erhebung. An der dorsalen Basis der Mandibeln befindet sich eine Reihe von Borsten (Friedemann et al., 2012).

3.2.3 Die Maxillen

Das Cardo ist der basale Teil und verbindet die Maxille über ein Sattelgelenk mit der Kopfkapsel. Das anschließende Stipes weist an seiner Innenseite eine Einkerbung auf. An ihm entspringen Maxillarpalpus, Lacinia und Galea. Die Maxillarpalpen besitzen je zwei basale, kurze und drei distale, längere Palpomere. Diese Palpen sind dorsoventral abgeflacht und sind lateral mit langen Borsten bestückt. In Ruheposition sind die beiden Maxillarpalpen nach oben entlang der Kontur des Kopfes gebogen. In dieser Stellung verdecken sie den frontalen Teil der Mandibeln. Die Lacinia ist distal mit fünf bis sechs Zähnchen und medial mit einem Bündel von Borsten ausgestattet. Die Galea trägt an ihrer Spitze eine bandförmige Ansammlung aus dünnen Borsten. Ferner ist ein Galealappen zu erkennen (Friedemann 2012). Die Funktionsweise der Lacinia ist pinzettenähnlich, mit ihrer meist verhärteten Spitze bearbeitet sie Nahrungspartikel. Die Aufgabe der Galea ist neben der Sinneswahrnehmung mit Hilfe der Borsten der Abschluss der Mundhöhle zur Seite hin (Krenn, 2019).

3.2.4 Das Labium

Das Labium ist der ventrale Abschluss der Mundhöhle und entspringt dem letzten Kopfsegment (Krenn, 2019). Es gliedert sich in Prämentum, Mentum und Submentum. Das Mentum ist völlig frei von Borsten. Die Labialpalpen entspringen der Basis des Prementums, welches im Inneren von einem longitudinalen Kamm durchzogen wird, der als Muskelansatzstelle dient und äußerlich mit einem Einschnitt korreliert. Die Labialpalpen bestehen aus drei Segmenten, sind wie die Palpen der Maxillen dorsoventral abgeflacht und tragen an ihren Seiten zahlreiche lange Borsten (Friedemann et al., 2012), die der Sinneswahrnehmung dienen (Krenn, 2019). Sie verdecken die axtförmige Paraglossae fast vollständig. Die paarigen Paraglossae überragen und umschließen die beiden Glossae (Friedemann et al., 2012).

3.3 Forschungsinteresse

Die Entwicklung der Mandibeln und der Fraßspuren bei den Entwicklungsstadien ein und derselben Insektenart wurde bisher unseres Wissens noch nicht untersucht. Die vorliegende Arbeit vergleicht darum die Morphologie der Mandibeln sowie die Fraßspuren aller sechs Stadien von *Peruphasma schultei*. Im Folgenden wird das Forschungsvorhaben anhand der Forschungsfragen (F1-F10) und der dazugehörigen Hypothesen (H1-H10) erklärt. Im Rahmen der Arbeit werden die Mandibeln und Fraßspuren von *Peruphasma schultei* untersucht. Der Fokus liegt auf dem Vergleich dieser Merkmale bei den sechs Stadien (S1 bis S6) der Samtschrecke. S1 bezeichnet das jüngste Stadium, S6 steht für die adulten Tiere. Es wird ermittelt, ob bzw. wie sich Mandibeln sowie Fraßspuren im Laufe der Entwicklung von *Peruphasma schultei* verändern. Die Forschungsfragen gliedern sich in die beiden Bereiche morphologische Untersuchungen und Analyse des Fressverhaltens bei den sechs Entwicklungsstadien von *Peruphasma schultei*.

3.3.1 Morphologische Untersuchungen von *Peruphasma schultei*

- F1** Wie groß ist die mittlere Körperlänge der Stadien S1 bis S6?
- H1** Es wird angenommen, dass die mittlere Körperlänge pro Stadium zunimmt.
- F2** Wie groß ist die mittlere Mandibellänge der Stadien S1 bis S6?
- H2** Die mittlere Mandibellänge nimmt mit dem Alter zu.
- F3** In welchem Verhältnis zueinander stehen Längenzunahme von Körper und Mandibeln bei den Stadien S1 bis S6?
- H3** Die Länge von Mandibeln und Körper steigt im selben Verhältnis von S1 bis S6.
- F4** Wie ist die Ausrichtung der Mandibeln zur Körperlängsachse bei den Stadien S1 bis S6?
- H4** Die prognathe Ausrichtung der Mandibeln zur Körperlängsachse bleibt bei den Stadien gleich.
- F5** Überlappen sich linke und rechte Mandibel bei den Stadien S1 bis S6?
- H5** Linke und rechte Mandibel überlappen einander in Ruheposition.
- F6** Unterscheiden sich linke und rechte Schneidekante der Mandibeln?
- H6** Linke und rechte Schneidekante sind gleich aufgebaut.
- F7** Verändert sich die Schneidekante der Mandibeln bei den Stadien S1 bis S6?

H7 Von S1 bis S6 nimmt die Größe der Schneidekante zu, ihr grundlegender Aufbau bleibt gleich.

3.3.2 Fressverhalten von *Peruphasma schultei*

F8 Was kennzeichnet das Fressverhalten von *Peruphasma schultei*?

H8 Es besteht bei allen Entwicklungsstadien ein charakteristisches Verhalten bei der Nahrungsaufnahme.

F9 Verändert sich die Länge der Fressmuster auf den Blättern von *Ligustrum vulgare* bei den Stadien S1 bis S6?

H9 Die Länge der Fressmuster nimmt von S1 bis S6 zu.

F10 Verändert sich die Länge der Beißspuren auf den Blättern von *Ligustrum vulgare* bei den Stadien S1 bis S6?

H10 Die Länge der Beißspuren nimmt von S1 bis S6 zu.

4. Material und Methoden

4.1 Die Versuchstiere

Für sämtliche Untersuchungen wurden Samtschrecken (*Peruphasma schultei*), aus der Ordnung der Phasmatodea (Stab- und Gespenstschrecken), herangezogen. Individuen dieser Art wurden in einem Labor des University of Vienna Biology Building (UBB), beginnend mit nur zwei – einem weiblichen und einem männlichen – Tier, großgezogen. Diesem Pärchen entstammten in etwa 100 Eier. Rund die Hälfte dieser Eier schlüpfte über einen Zeitraum von zwei bis drei Monaten hinweg. Zum Höhepunkt der Aufzucht umfasste die Population rund 60 lebende, ausschließlich weibliche Samtschrecken in den Stadien S1 bis S6, wobei letzteres die adulten Tiere bezeichnet. Parthenogenese konnte im letzten Jahr der Haltung beobachtet werden.

Die Haltung von *Peruphasma schultei* erfolgte in mehreren Insektenboxen, die mit einem abnehmbaren und mit Luftschlitzen versehenen Deckel ausgestattet sind. Zusätzlich wurden die Boxen in ein verschließbares Terrarium gestellt, um dem Entfliehen der Samtschrecken vorzubeugen. Es wurden mehrere Insektenboxen aufgestellt. Darin wurden jeweils Individuen mit zeitlich nahe beisammen liegendem Schlüpfdatum untergebracht. Der Boden der Behältnisse

wurden mit saugfähigem Papier ausgelegt, das die Ausscheidungen und überflüssige Feuchtigkeit aufnehmen konnte. Mit dieser Maßnahme sollte einer zu hohen Feuchtigkeit und Schimmelpilzbefall entgegengewirkt werden. Als Nahrung für die Samtschrecken wurde Gewöhnlicher Liguster (*Ligustrum vulgare*) verwendet. Diese immergrüne Pflanze ist auch im städtischen Bereich, etwa als Heckenpflanze, oft anzutreffen. Kurze Zweige von *Ligustrum vulgare* wurden in kleine Bechergläser gesteckt. Je Box wurden ein bis zwei dieser Ligustersträuschen aufgestellt. Da die Tiere aus den Tropen kommen, wurde die Luftfeuchtigkeit mit einer Sprühflasche bei mind. 60 % gehalten. Die Feuchtigkeit erleichtert den Samtschrecken den Häutungsprozess.

Im Zuge der Aufzucht wurden mehrere Individuen eines jeden Stadiums betäubt und anschließend in Ethanol (70 %) eingelegt und zu Untersuchungszwecken in getrennten Verschlussgläsern aufbewahrt. Für die Betäubung wurde ein mit CO₂ betriebener Druckluftkorkenzieher umfunktioniert. Angebissene Ligusterblätter aller sechs Stadien wurden als Feuchtpräparate in Ethanol (70 %) und als gepresste Trockenpräparate aufbewahrt. Schließlich wurden aufgrund besserer Handhabung nur die Trockenpräparate verwendet.

4.2 Messungen

4.2.1 Morphologische Untersuchungen

Die Körperlänge

Um die mittlere Körperlänge der Samtschreckenstadien S1 bis S6 zu bestimmen, wurden je Stadium zwischen fünf und 14 Tieren gemessen. Als Messinstrument fungierte ein Lineal. Das Ergebnis ist eine Körperlänge in Millimetern. Als Standardposition bei der Messung wurden die Samtschrecken in ventrale Lage auf ein Blatt Papier gelegt. Es wurde die Distanz zwischen Stirn und Abdominalende gemessen. Die Tiere wurden zuvor eine Minute lang CO₂ ausgesetzt, um sie bewusstlos und somit bewegungsunfähig zu machen. Von allen gemessenen Tieren eines Stadiums wurde das arithmetische Mittel der Körperlänge (mm) berechnet.

Die Mandibellänge

Die Distanz (mm) zwischen dorsalem und ventralem Gelenkhöcker einer Mandibel diente als Wert für die Längenbestimmung einer Mandibel. Die Gelenkhöcker liegen in lateraler Ansicht am dorsalen und ventralen Ende der Mandibel. Somit gibt das Ergebnis in etwa die maximale Länge der Mandibel wieder. Die Samtschrecken (n = 41) wurden in betäubtem Zustand (CO₂)

im Binokular (Wild 181300, Heerbrugg, Schweiz) unter 50-facher Vergrößerung gemessen. Die Tiere wurden durch Einbetten in feines Glasgranulat in laterale Position gebracht, um die Mandibel vollständig sehen zu können (Abb. 5 A). Die genauen Messpunkte stellten die zueinander weisenden Innenkanten der Gelenkhöcker dar (Abb. 5 B). Aufgrund der stärkeren Sklerotisierung sind die beiden Höcker leicht zu erkennen, sie unterscheiden sich von anderen Bereichen der Mandibel durch eine dunklere Färbung. Unter Verwendung eines Zeichenspiegels wurden auf einem Blatt Papier an den Stellen der beiden Gelenkhöckerinnenkanten zwei Markierungen gemacht. Dieser Abstand (mm) wurde aufgrund der 50-fachen Vergrößerung im Verhältnis 52:1 (zuvor angefertigter exakter Umrechnungsschlüssel) umgerechnet. Somit wurde für alle Stadien (S1 bis S6) das arithmetische Mittel der Mandibellänge bestimmt. Bei allen Versuchstieren wurde die rechte Mandibel zur Messung herangezogen.

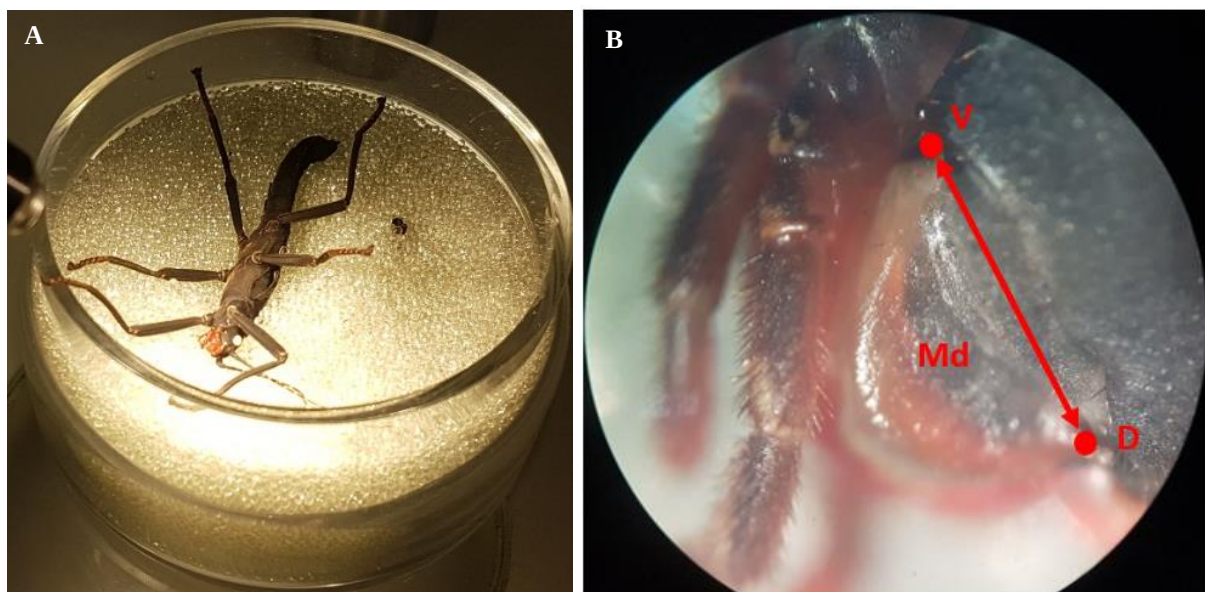


Abb. 5 (A) Mit CO₂ betäubte Samtschrecke in Glasgranulat unter dem Binokular zur Messung der Mandibel. (B) Ansicht einer rechten Mandibel des Stadiums S5 im Binokular. In der Mitte ist die in etwa halbkreisförmige Mandibel in lateraler Ansicht zu sehen. Der Pfeil stellt die gemessene Länge der Mandibel dar. Md Mandibel, V ventraler Gelenkhöcker, D dorsaler Gelenkhöcker.

Stellung der Mandibeln zur Körperlängsachse

Zur Bestimmung der Stellung der Mandibeln zur Körperlängsachse wurden zwei Schnittlinien definiert und deren Winkel zueinander bestimmt. Jede Achse wurde durch zwei Fixpunkte gelegt. Die Längsachse durch den Körper von *Peruphasma schultei* verläuft durch den unteren Rand des Komplexauges und den oberen Ansatz der Coxa des ersten Laufbeins. Die Achse der Mandibeln wurde durch die beiden Gelenkhöcker gelegt. Beide Achsen treffen sich und bilden einen Winkel, der die Stellung der Mandibel zur Körperlängsachse angibt und in Grad

gemessen wurde. Zur Messung wurden tote und lebendige (betäubte) Samtschrecken herangezogen. Die Eintragung der Fixpunkte wurde im Binokular vorgenommen und mit einem Zeichenspiegel auf Papier übertragen. Dort wurden die Achsen gezeichnet und beim Schnittpunkt der Winkel mit einem Geodreieck ermittelt. Aufgrund der Übersichtlichkeit wurden ausschließlich rechte Mandibeln verglichen.

Überlappung von linker und rechter Mandibel

Zur Frage, ob sich die linke und die rechte Mandibel überlappen, um beim Abbeißen der Ligusterblätter eine Scherenwirkung zu erzeugen, oder nicht, wurden tote Samtschrecken im Binokular untersucht. Die Untersuchung von lebenden Tieren war bei dieser Fragestellung nicht möglich. Von den Stadien S1 bis S6 wurden je drei Exemplare betrachtet.

Die Schneidekante

Zur Untersuchung der Schneidekanten wurden zwölf Mandibeln, ein Paar pro Stadium S1 bis S6, im Rasterelektronenmikroskop (JEOL IT 300 LaB6 LV) fotografiert. Es wurden Übersichtsfotos von anteriorer, posteriorer, dorsaler, ventraler und mesialer Perspektive gefertigt. Anschließend wurde die Morphologie der Schneidekante hinsichtlich Anzahl, Form und Lage der Zähne untersucht. Zur Vorbereitung für das Rasterelektronenmikroskop (REM) wurden die Mandibelpräparate in mehreren Stufen für je mindestens 15 Minuten in Ethanol (70%, 80%, 90%, 100%) entwässert, danach erfolgten Kritisch-Punkt-Trocknung und Vergoldung im Sputter Coater. Die Fotos wurden bei einer Spannung von 10.0 kV aufgenommen.

4.2.2 Untersuchung des Fressverhaltens

Der Fressvorgang

Der Fressvorgang der Samtschrecken wurde mittels Videoaufnahmen (Smartphone Samsung S7) dokumentiert. Dazu wurden Samtschrecken auf Zweige von *Ligustrum vulgare* gesetzt und bei der Nahrungsaufnahme gefilmt. Beobachtet wurden Körperposition zum Laubblatt, Richtung der Fressbewegung, Bewegungen der Mundwerkzeuge sowie die entstandenen Fraßspuren. Bei den Fraßspuren wurde zwischen den größeren Fressmustern und den kleineren Beißspuren unterschieden. Der Begriff Fraßspur bezeichnet Fressmuster und Beißspur zusammen.

Die Fressmuster

Blätter von *Ligustrum vulgare* mit Fraßspuren von *Peruphasma schultei* wurden gepresst oder in 70-prozentiges Ethanol eingelegt. Untersucht wurde die mittlere Länge (mm) der Fressmuster je Stadium, welche die Samtschrecken am Ligusterblatt hinterließen (Abb. 6 A). Bei den Fressmustern handelt es sich um große, konkave Muster, die am Blattrand erkennbar sind. Die Länge eines Fressmusters wurde vereinfacht festgestellt, indem eine gerade Linie zwischen den beiden Schnittpunkten des Fressmusters mit dem Blattrand gemessen wurde. Kürzere Fressmuster wurden unter Benützung eines Binokulars vergrößert und gemessen, längere Fressmuster mit einem Lineal abgemessen. Die Länge der Fressmuster wurde in Relation zur Blattlänge gestellt und in Prozent für jedes Stadium berechnet.

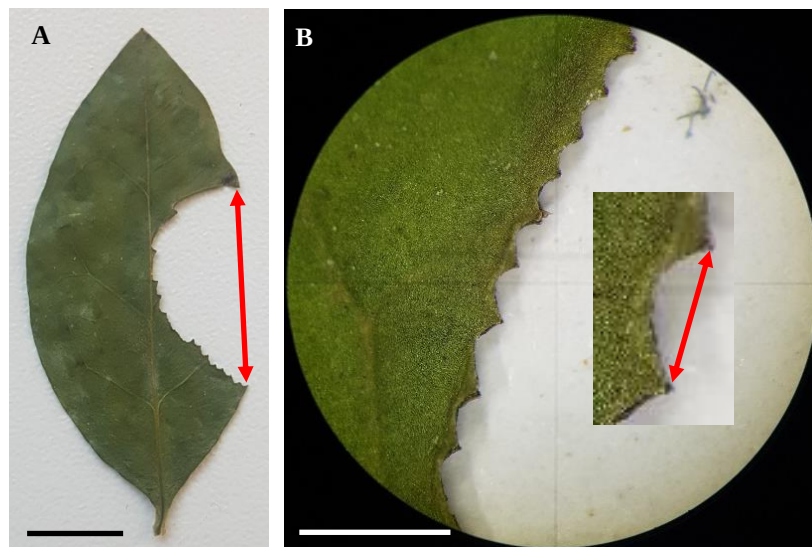


Abb. 6 Fraßspuren von *Peruphasma schultei* an Blättern von *Ligustrum vulgare*. Die Pfeile kennzeichnen die Geraden, welche zur vereinfachten Messung von Fressmuster und Beißspur herangezogen wurden. (A) Laubblatt von *Ligustrum vulgare* mit einem Fressmuster von S3. Maßstab: 1 cm. (B) Lichtmikroskopische Aufnahme (25-fache Vergrößerung) der feinen Beißspuren auf einem Fressmuster. Maßstab: 1 mm.

Die Beißspuren

Ein weiteres Untersuchungsobjekt waren die feinen Beißspuren, die auf den Fressmustern zu finden sind und von den Mandibeln beim Abbeißen verursacht werden (Abb. 6 B). Es wurde die mittlere Länge einer Beißspur (mm) für jedes der sechs Stadien der Samtschrecke ermittelt. Die Länge einer Beißspur wurde mit dem Binokular und einem Zeichenspiegel bestimmt, indem zur Vereinfachung eine gerade Linie zwischen den beiden Zacken an Anfang und Ende einer Beißspur gemessen wurde. Dazu wurden die beiden Zacken mit einem Punkt auf Papier markiert und deren Abstand mit einem Lineal ermittelt. Das Ergebnis wurde aufgrund der

Vergrößerung durch das Binokular im Faktor 52:1 umgerechnet. Zur Messung wurden nur eindeutig abgegrenzte Beißspuren herangezogen.

4.2.3 Messfehlerermittlung

Der persönliche Messfehler des verwendeten Binokulars (Typ WILD 181300 Heerbrugg, Schweiz) mit Zeichenspiegel wurde ermittelt, indem die Mandibellänge eines betäubten Individuums in selber Lage mehrfach ($n = 13$) auf gleiche Art gemessen wurde. Die Messwerte streuen mit einer Standardabweichung von 1,37 % um den Wert 1,55 mm. Die erhobenen Daten könnten folglich eine Ungenauigkeit von durchschnittlich 1,37 % des jeweiligen Werts aufweisen. Dieser geringe Messfehler spielt für die Interpretation der Ergebnisse keine Rolle.

5. Ergebnisse

5.1 Morphologische Untersuchungen

5.1.1 Die Körperlänge

Tabelle 1 zeigt die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen der sechs Samtschreckenstadien bezüglich der Veränderungen von Körperlänge (mm), Mandibellänge (mm), Mandibellänge (% der Körperlänge), Mandibelstellung ($^{\circ}$). Abbildung 7 gibt die arithmetischen Mittelwerte der Körperlängen der Stadien S1 bis S6 wieder. In dieser Arbeit wurde bei allen angegebenen Mittelwerten die Rechenweise für das arithmetische Mittel verwendet. Für die Stadien S1 und S2 wurden aufgrund des Fehlens von lebenden Samtschrecken stattdessen tote, im Ethanol fixierte Individuen gemessen. Die Daten von S3 bis S6 stammen von lebenden Tieren. Die Anzahl der untersuchten Tiere pro Stadium ist unterschiedlich und liegt zwischen $n = 5$ und $n = 14$. Die Körperlänge nimmt von 14 ± 2 mm in Stadium S1 kontinuierlich bis zu einer Körperlänge der adulten Tiere (S6) von 58 ± 4 mm zu. Die geringste Körperlängenzunahme von einem Stadium zum nächsten Stadium beträgt 6 mm (S1 auf S2), die größte Körperlängenzunahme beträgt 14 mm (S4 auf S5), das arithmetische Mittel der Körperlängenzunahme von einem zum nächsten Stadium beträgt 9 mm. Von S4 auf S5 fällt die Längenzunahme besonders groß aus.

Tab. 1 Arithmetische Mittel von Körperlänge, Mandibellänge und Mandibelstellung von *Peruphasma schultei*. S1-S6 Stadien von *P. schultei* (S6 = Adulte), M Messwert (mm, °), St Standardabweichung, n Stichprobengröße.

	S1			S2			S3			S4			S5			S6		
	M	St	(n)	M	St	(n)	M	St	(n)	M	St	(n)	M	St	(n)	M	St	(n)
Körperlänge (mm)	14	± 2	(10)	20	± 3	(6)	28	± 2	(5)	35	± 4	(6)	49	± 3	(14)	58	± 4	(13)
Mandibellänge (mm)	0,84	±0,05	(7)	1,26	±0,04	(7)	1,51	±0,1	(7)	1,71	±0,14	(7)	1,92	±0,11	(6)	2,01	±0,15	(7)
Mandibelstellung (°)	23	± 2	(3)	25	± 10	(5)	20	± 12	(7)	20	± 4	(5)	15	± 4	(8)	18	± 4	(15)

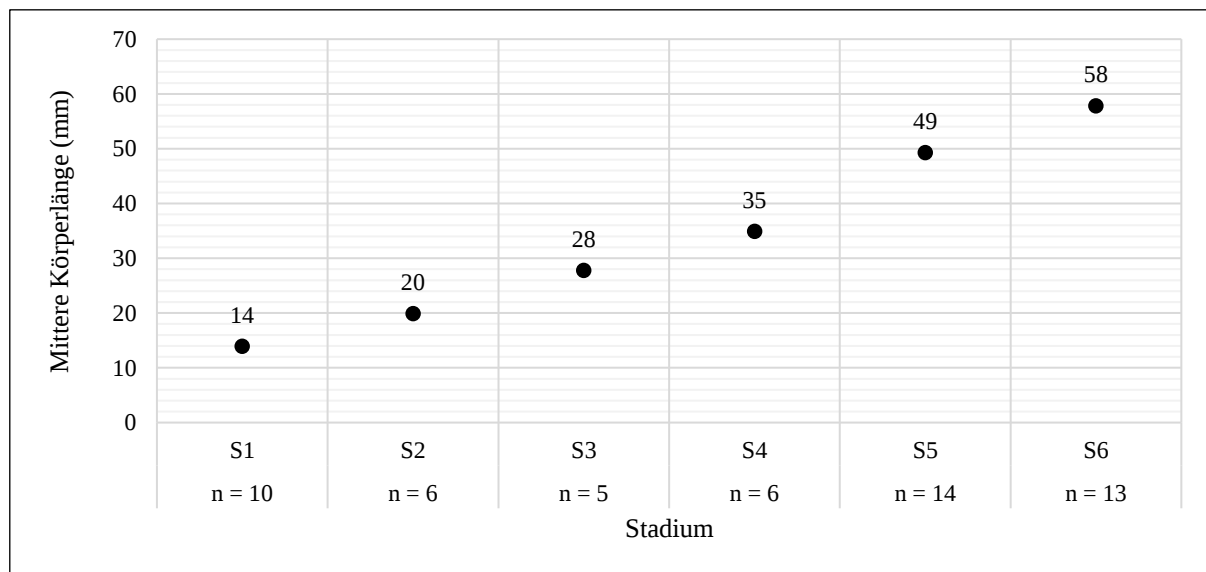


Abb. 7 Mittlere Körperlänge von *Peruphasma schultei*, getrennt nach Stadien. Die x-Achse zeigt die Stadien S1 bis S6, wobei letztere die adulten Tiere sind. Die y-Achse gibt die mittlere Körperlänge in Millimetern an.

5.1.2 Morphologie und Länge der Mandibeln

Die Morphologie der linken und rechten Mandibel ist ident (Abb. 8). Sie bleibt bei den Stadien S1 bis S6 gleich und nimmt lediglich in ihrer Gesamtgröße zu. Im Anhang werden die Mandibeln aller Stadien in unterschiedlichen Perspektiven dargestellt (Abb. I-VIII). Die Form einer Mandibel ähnelt einem halbierten Zylinder, welcher auf seiner Oberseite eingehöhlt ist. Länge, Breite und Höhe der Mandibel sind in etwa gleich. Die eingehöhlte, mesiale Seite besitzt an ihrem Rand einen halbkreisförmigen Kamm, die Schneidekante. Diese erstreckt sich entlang der Rundung des halbierten Zylinders halbkreisförmig vom ventralen bis zum dorsalen Mandibelgelenk. Das Aussehen der Schneidekante wird im Kapitel 5.1.6 genauer beschrieben. Am dorsalen Ende der Schneidekante befindet sich eine Ansammlung von rund 20 Borsten. Die von

der Schneidekante umgebene Fläche ist tief eingehöhlt. Die ventrale Fläche der Mandibel ist etwas länger als die dorsale Fläche, da das ventrale Mandibelgelenk aus der flachen Seite des halbierten Zylinders hinausragt. Bei einer 30- bis 120-fachen Vergrößerung erscheinen ventrale und dorsale Seite leicht bauchig. Die Oberfläche beider Seiten ist eben. In ventraler Ansicht besitzt die Mandibel in anteriorer Richtung eine kleine Fläche, die mit rund 10 Borsten bestückt ist. Dorsal sind keine Borsten zu erkennen. Die laterale, der mesialen Seite gegenüberliegende Fläche, dürfte mit zahlreichen Borsten bedeckt sein (in Abb. 8 nicht erkennbar). An der posterioren Seite ist die Mandibel an der Kopfkapsel befestigt, hier innervieren die Muskel- und Nervenstränge.

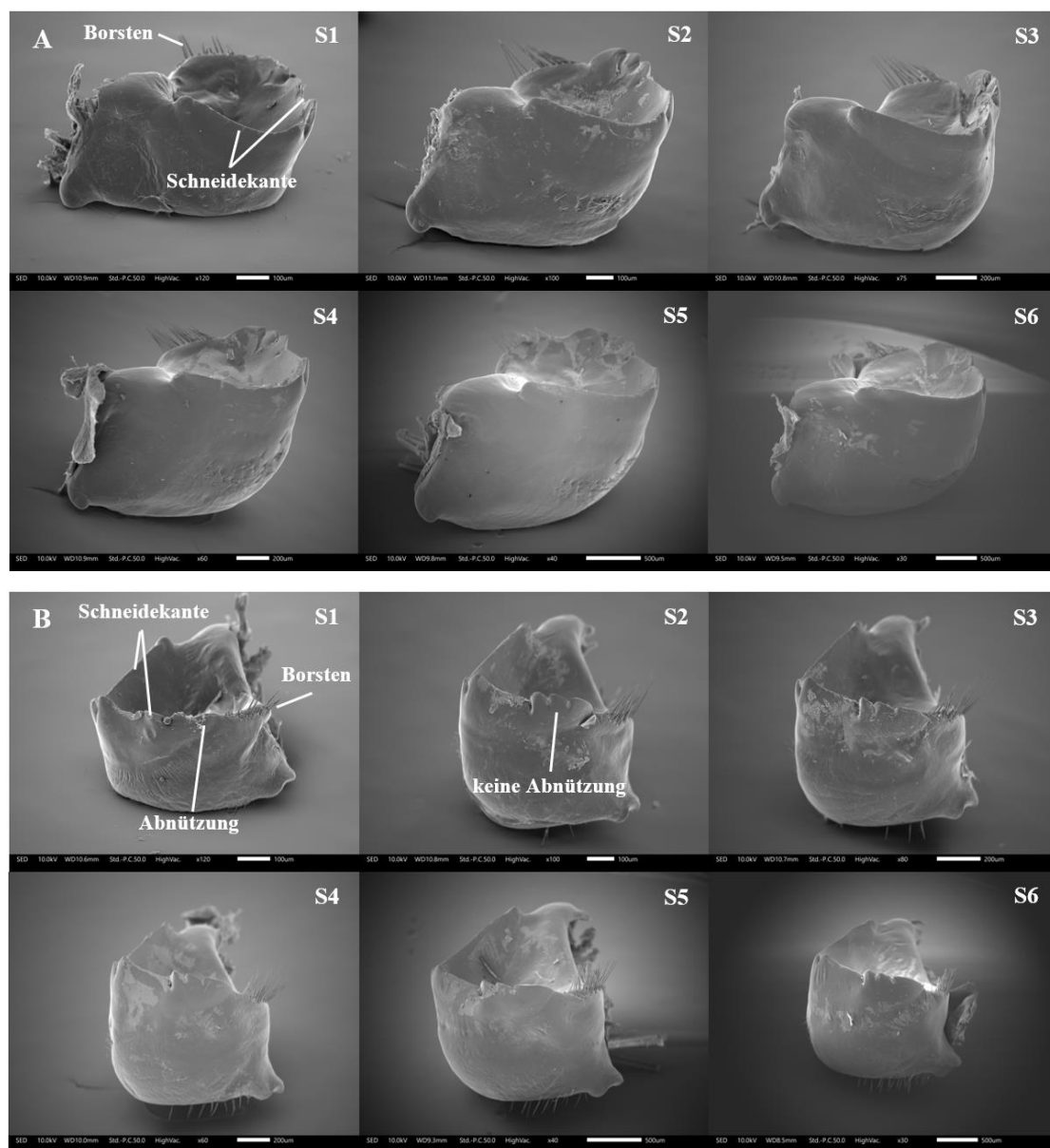


Abb. 8 Linke Mandibeln der Stadien S1 bis S6. (A) ventrale und (B) dorsale Ansichten (REM). Maßstäbe: S1 und S2 = 100 µm, S3 und S4 = 200 µm, S5 und S6 = 500 µm. Aufnahmen anderer Perspektiven und der rechten Mandibel im Anhang.

Es wurde die Länge der Mandibeln der Stadien S1 bis S6 von *Peruphasma schultei* gemessen und der arithmetische Mittelwert berechnet (Abb. 9). Die Messungen wurden an lebenden Samtschrecken durchgeführt. Die Stichprobengröße je Stadium beträgt $n = 6-7$. Die Mandibellänge nimmt von $0,84 \pm 0,05$ mm in Stadium S1 kontinuierlich bis zu einer Mandibellänge der adulten Tiere (S6) von $2,01 \pm 0,15$ mm zu. Die geringste mittlere Längenzunahme zwischen zwei aufeinanderfolgenden Stadien beträgt 0,09 mm (S5 auf S6), die größte 0,41 mm (S1 auf S2). Die mittlere Längenzunahme aller Stadien beträgt 0,23 mm. Aus den Messwerten geht somit hervor, dass die Länge der Mandibeln im Laufe der Entwicklung zunimmt. Die Längenzunahme ist von S1 auf S2 am größten und wird in Folge von Stadium zu Stadium kleiner (Tab. 1).

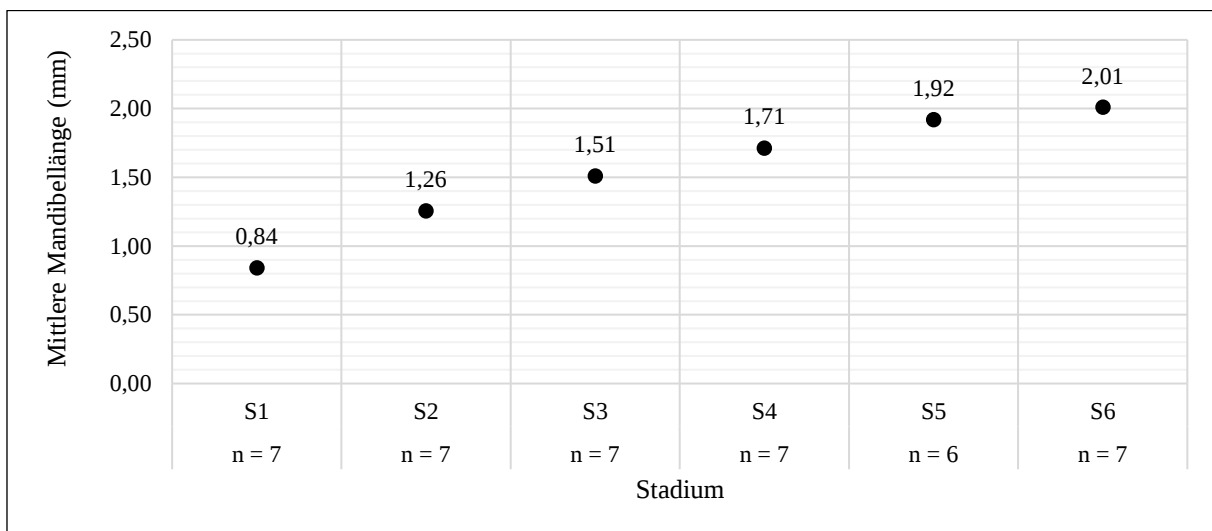


Abb. 9 Mittlere Mandibellänge der sechs Stadien von *Peruphasma schultei*. Die x-Achse zeigt die Stadien S1 bis S6, wobei letztere die adulten Tiere sind. Die y-Achse gibt die mittlere Mandibellänge in Millimetern an.

5.1.3 Längenverhältnis von Mandibeln und Körper

Die Länge der Mandibeln beträgt zwischen 3,47 und 6,3 % der Körperlänge (Abb. 10). Die Länge der Mandibeln nimmt im Verhältnis zur Körperlänge, mit einer Ausnahme (S2), mit zunehmendem Alter der Samtschrecke ab. Die längsten Mandibeln im Verhältnis zur Körperlänge weist Stadium S2 auf, die kürzesten Mandibeln haben die Adulten (S6).

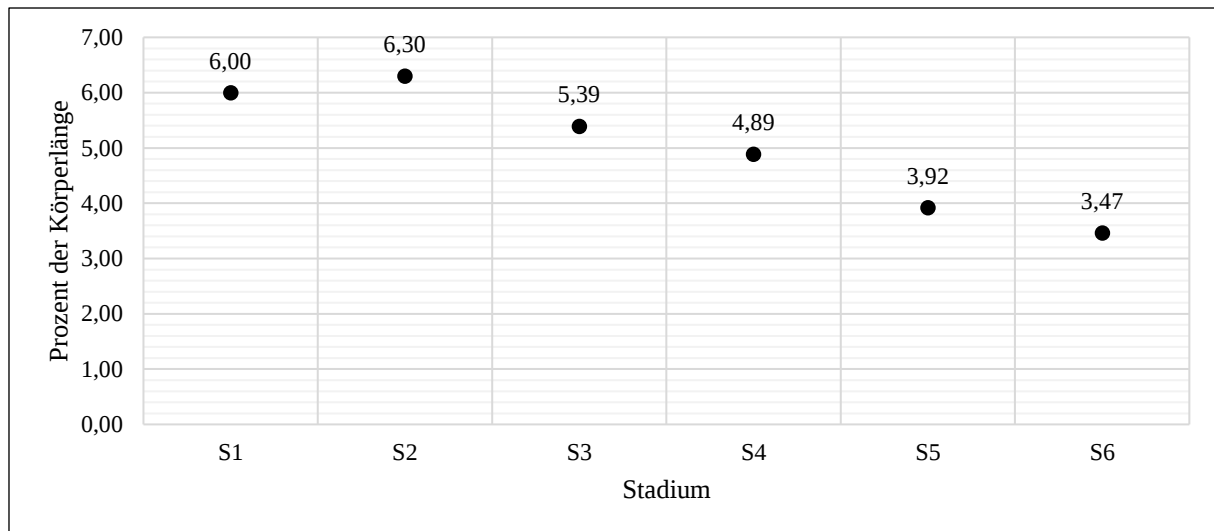


Abb. 10 Relative Mandibellänge im Verhältnis zur Körperlänge bei *Peruphasma schultei*. Zur Berechnung wurden die arithmetischen Mittel der Körperlängen sowie der Mandibellängen je Stadium herangezogen. Die x-Achse zeigt die Stadien S1 bis S6, wobei letztere die adulten Tiere sind. Die y-Achse gibt den Anteil der Mandibel an der Körperlänge in Prozent an.

5.1.4 Stellung der Mandibeln zur Körperlängsachse

Samtschrecken haben prognathe Mundwerkzeuge, d. h. die Mandibeln weisen nach vorne-unten. Die Stellung der Mandibeln wird durch den Winkel zwischen Körperlängsachse und Mandibelachse (Achse durch dorsales und ventrales Gelenk), angegeben. Der Winkel beträgt zwischen 15° bei S5 und 25° bei S2 (Abb. 11). Ein größerer Winkel bedeutet, dass die Mandibeln deutlicher nach vorne weisen. In diesem Fall liegt eine stärker ausgeprägte Prognathie vor. Ein kleinerer Winkel bedeutet, dass die Mandibeln weniger deutlich nach vorne, dafür mehr nach unten weisen. Ein Blick auf Abbildung 11 zeigt, dass dieser Winkel in der Tendenz mit dem Alter kleiner wird. Die frühen Stadien haben daher eine stärker ausgeprägte Prognathie als die späten Stadien von *Peruphasma schultei*. Am stärksten prognath sind die Mandibeln von S2 ausgebildet, am schwächsten prognath jene von S5. Die Standardabweichung beträgt zwischen 2 und 12° .

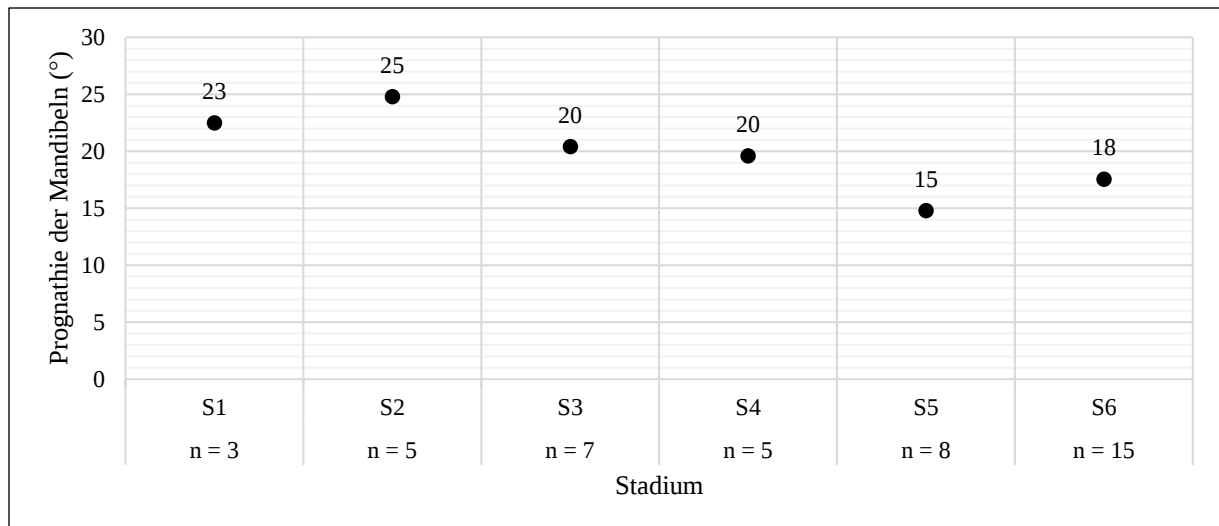


Abb. 11 Mittlere Ausrichtung der Mandibeln von *Peruphasma schultei*. Gemessen wurde der Winkel zwischen Mandibelachse und Körperlängsachse. Die x-Achse zeigt die Stadien S1 bis S6, wobei letztere die adulten Tiere sind. Die y-Achse gibt in Grad an, wie stark die Mandibeln prognath ausgerichtet sind. Je höher der Winkel, desto deutlicher weisen die Mandibeln am Kopf der Samtschrecke nach vorne.

5.1.5 Überlappung von linker und rechter Mandibel

Die Schneidekante der linken Mandibel überragt bei allen untersuchten Individuen ($n = 18$) der Stadien S1 bis S6 die Schneidekante der rechten Mandibel (Abb. 12). Es wurden drei Samtschrecken pro Stadium betrachtet. Es gibt hinsichtlich dieses Merkmals also keinen Unterschied bei den Entwicklungsstadien. Durch diese Überlappung der Mandibeln wird eine Scherenwirkung erzeugt, die es den Tieren ermöglicht, von ihrer pflanzlichen Nahrung effizient abzubeißen.

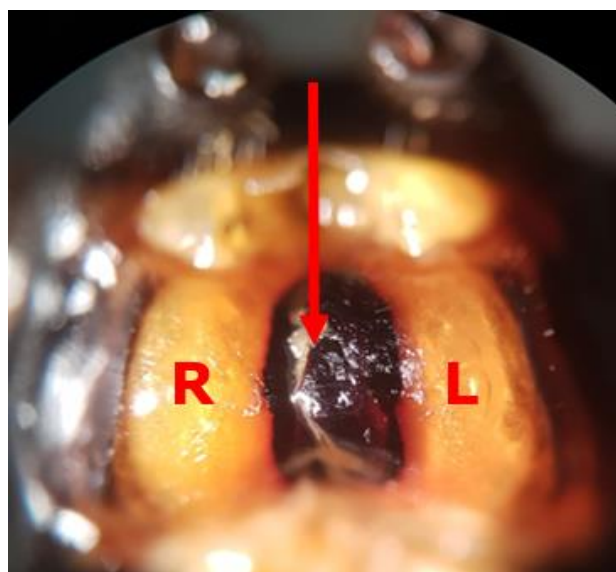


Abb. 12 Linke (L) Mandibel von *Peruphasma schultei* überlappt die rechte (R) Mandibel. Der Pfeil markiert die Schneidekante der linken Mandibel.

5.1.6 Die Schneidekante

Der Aufbau der Schneidekanten der Mandibeln bleibt während der gesamten Entwicklung (S1 bis S6) nahezu unverändert (Abb. 13). Jedoch findet ein beträchtliches Größenwachstum der Merkmale statt. Die ventrale Seite der Mandibeln ist länger als die dorsale Seite. Bezüglich der Schneidekante liegt eine Asymmetrie von linker und rechter Mandibel vor. Die linke Mandibel hat in Summe sechs Zähne, ventrale und dorsale Schneidekante unterscheiden sich. Ventral befindet sich eine lange, glatte Schneidekante, an deren posterioren Ende ein Zahn (V2) ist. An der anterioren Spitze befinden sich zwei Zähne (V1, D1) nahe beieinander. Dorsal trägt die linke Mandibel drei Zähne (D2-D4). Der sich am weitesten posterior befindliche Zahn (D4) wird im Lauf der Entwicklung von *Peruphasma schultei* deutlich breiter, was die einzige nicht nur auf die Größe bezogene Veränderung der Mandibeln darstellt. Die rechte Mandibel hat gesamt nur fünf Zähne und ist ventral und dorsal fast gleich aufgebaut. Auf beiden Seiten der Schneidekante sind je zwei Zähne (V2-3 bzw. D2-3). An der anterioren Spitze befindet sich ein Zahn (1). Beide Mandibeln tragen am dorsalen Ende der Schneidekante eine Ansammlung von etwa 20 Borsten. Ein Molarteil ist weder auf der linken noch auf der rechten Mandibel auszumachen. Wie Abbildung 8 (Kapitel 5.1.2) bei Stadium S1 in der dorsalen Ansicht zeigt, ist die Schneidekante auch von Abnützung betroffen – die drei dorsalen Zähne sind nicht mehr zu erkennen.

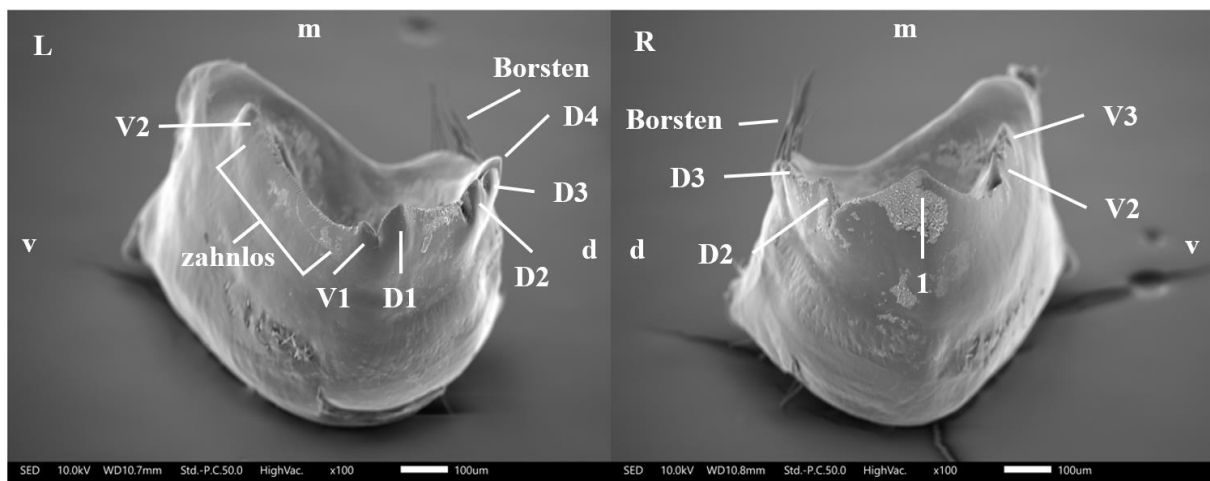


Abb. 13 Unterschiede der Schneidekante von (L) linker und (R) rechter Mandibel von *Peruphasma schultei*. Anteriore Ansicht im REM, Stadium S2. Perspektiven v ventral, m mesial, d dorsal, V1-V3 ventrale Zähne, D1-D4 dorsale Zähne, Maßstab 100 µm.

5.2 Untersuchung des Fressverhaltens

5.2.1 Der Fressvorgang

Der Fressvorgang von *Peruphasma schultei* wurde per Videoaufnahme analysiert. Nimmt die Samtschrecke ihre pflanzliche Nahrung zu sich, so dauert dieser Vorgang meist einige wenige Minuten. Während eines Fressvorgangs kann *Peruphasma schultei* innerhalb weniger Minuten ein ganzes Ligusterblatt verzehren (Abb. 14). Ob ein ganzes Blatt, kleinere oder größere Teile davon gefressen werden, scheint stark zu variieren. Bei der Nahrungsaufnahme verursacht die Samtschrecke konkave Fressmuster an den Blatträndern, die im Laufe des Fressvorgangs immer größer werden.

Um fressen zu können, muss das Laubblatt vertikal zum Kopf ausgerichtet sein. Folglich ist die Samtschrecke bei der Nahrungsaufnahme eingeschränkt, da dieser Winkel von rund 90° zwischen Kopf und Blatt erfüllt sein muss, um von der Nahrung abbeißen zu können. Die Fressrichtung ist ausschließlich von oben nach unten. Aufgrund der Schwerkraft hängt das fressende Tier meist unter einem Laubblatt, also mit der dorsalen Körperseite nach unten. Oftmals hält sich die Samtschrecke mit dem ersten Laufbeinpaar an jenem Blatt fest, das verzehrt wird. Das zweite und dritte Laufbeinpaar stützen sich auf einer nahen Unterlage ab. Beim Fressen bewegen sich sowohl der Kopf, welcher auf und ab gebeugt wird, als auch der ganze Körper, welcher die Bewegung des Kopfes verstärkt.



Abb. 14 Fressvorgang von *Peruphasma schultei*. (A) Das Ligusterblatt steht vertikal zum Kopf, (B-D) die Fressrichtung von *Peruphasma schultei* ist von oben nach unten, (E) Hochtasten mit den Palpen am Blattrand.

Die Mundwerkzeuge erfüllen beim Fressvorgang unterschiedliche Aufgaben. Sobald die Samtschrecke ein Laubblatt findet, wird die Position des Blatts mit den Maxillar- und Labialpalpen wahrgenommen. Diese tasten die Blattoberfläche während des gesamten Fressvorgangs ab, wodurch Anfang und Ende eines Blattrands festgestellt werden können. Hat die

Samtschrecke das Ende eines Blattrandes erreicht, wird dies durch die vier Palpen festgestellt. Das Tier tastet sich mit raschen Palpenbewegungen entlang des Blattes hoch. Anschließend beginnt es erneut von oben nach unten zu fressen, wodurch das Fressmuster entlang des Blattrandes immer größer wird. Die vertikale Nut am Labrum dient als Führungsschiene, durch die das Laubblatt im rechten Winkel geführt wird. Die beiden Mandibeln wirken wie eine Schere und verrichten die hauptsächliche Beißarbeit. Die Tätigkeit von Lacinia und Galea der Maxillen konnte nicht genau eruiert werden. Möglicherweise wirken linke und rechte Teile wie eine Pinzette und halten oder bearbeiten die Nahrungspartikel. In jedem Fall aber umgeben diese paarigen Fortsätze die Nahrung von links und rechts. Das Labium schließt die Mundöffnung ventral ab. Die beiden großen, gut erkennbaren Paraglossae umgeben das Blatt von links und rechts. Sie werden beim Fressen leicht gespreizt und könnten als zusätzliche Tastorgane und Führungsschienen fungieren. Die paarigen Antennen übernehmen beim Fressvorgang keine Aufgabe.

5.2.2 Die Fressmuster

Die Tabelle 2 fasst die Ergebnisse zur Untersuchung der Fraßspuren zusammen. Sie gibt die Fressmusterlänge (% der Blattlänge) und die Beißspurlänge (mm) wieder. Das Fressmuster bezeichnet die größeren konkaven Spuren, die vom Blattrand einwärts die Blattoberfläche überziehen und mit freiem Auge leicht erkennbar sind (Abb. 6 A). Für die Stadien S1 bis S6 wurde die durchschnittliche Länge der Fressmuster in Prozent der Blattlänge berechnet (Abb. 15). Die Fressmusterlänge in Prozent der Blattlänge anstatt in absoluten Zahlen anzugeben, ergibt sich aus der besseren Vergleichbarkeit. Zu beachten ist die große Standardabweichung für die Fressmuster von bis zu 21 %. Die Länge der Fressmuster nimmt mit dem Alter der Samtschrecke mit wenigen Ausnahmen zu. Bei Stadium S1 sind die Fressmuster mit einer Länge von 20 % des Blattes am kürzesten, bei Stadium S5 mit einer Länge von 57 % am längsten. Der Mittelwert aller Fressmuster (S1-S6) beträgt 39 % der Blattlänge. Auffällig ist ein sprunghafter Anstieg der mittleren Fressmusterlänge von S2 auf S3 (30 auf 50 %) und der Rückgang der Fressmusterlänge von S3 auf S4 (50 auf 35 %) und S5 auf S6 (57 auf 44 %).

Tab. 2 Arithmetisches Mittel der Fressmusterlänge und Beißspurlänge von *Peruphasma schultei*. S1-S6 Stadien von *P. schultei* (S6 = Adulte), M Messwert (mm, %), St Standardabweichung, n Stichprobengröße.

	S1			S2			S3			S4			S5			S6		
	M	St	(n)	M	St	(n)	M	St	(n)	M	St	(n)	M	St	(n)	M	St	(n)
Fressmusterlänge (% der Blattlänge)	20	± 11	(10)	30	± 21	(10)	50	± 9	(10)	35	± 17	(10)	57	± 12	(10)	44	± 20	(10)
Beißspurlänge (mm)	0,50	$\pm 0,1$	(33)	0,51	$\pm 0,09$	(20)	0,83	$\pm 0,17$	(24)	0,86	$\pm 0,23$	(31)	0,86	$\pm 0,18$	(29)	0,94	$\pm 0,18$	(28)

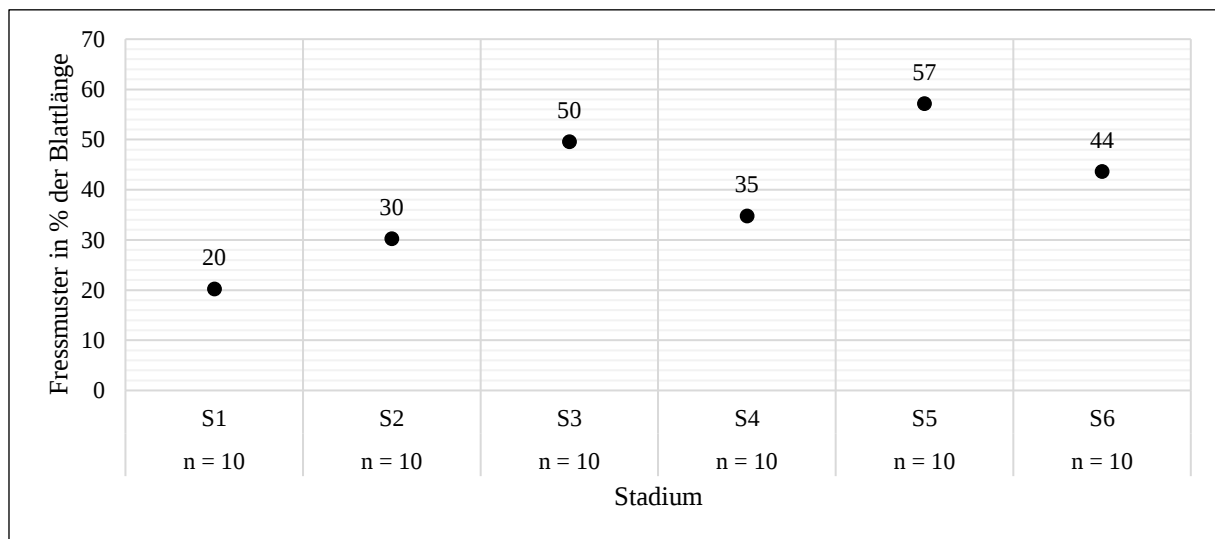


Abb. 15 Länge der Fressmuster von *Peruphasma schultei* in Relation zur Blattlänge von *Ligustrum vulgare*. Die x-Achse zeigt die Stadien S1 bis S6, wobei letztere die adulten Tiere sind. Die y-Achse stellt die Länge der Blattspreite in Prozent dar.

5.2.3 Die Beißspuren

Die Beißspuren bezeichnen die kleinen konkaven Spuren auf einem Fressmuster, die durch den Beißvorgang der Mandibeln entstehen und erst im Binokular gut zu erkennen sind (Abb. 6 B). Es wurde die mittlere Beißspurlänge der Stadien S1 bis S6 ermittelt (Abb. 16). Die kürzeste Beißspur besitzt Stadium S1 mit 0,44 mm, die längste Beißspur hat Stadium S6 mit 0,87 mm. Der Mittelwert aller Beißspuren (S1 bis S6) ist 0,69 mm.

Die Abbildung 16 zeigt einen Anstieg der Beißspurlänge mit zunehmendem Alter der Samtschrecke. Einzige Ausnahme ist das Stadium S5, bei dem die mittlere Beißspurlänge im Vergleich zu Stadium S4 konstant bleibt. Von S2 auf S3 gibt es einen besonders großen Anstieg der Beißspurlänge (0,48 mm auf 0,77 mm). Damit verglichen nimmt die Beißspurlänge von S1 auf S2 bzw. zwischen S3 und S6 nur gering zu. Die Standardabweichung beträgt zwischen 0,09 und 0,23 mm (Tab. 2).

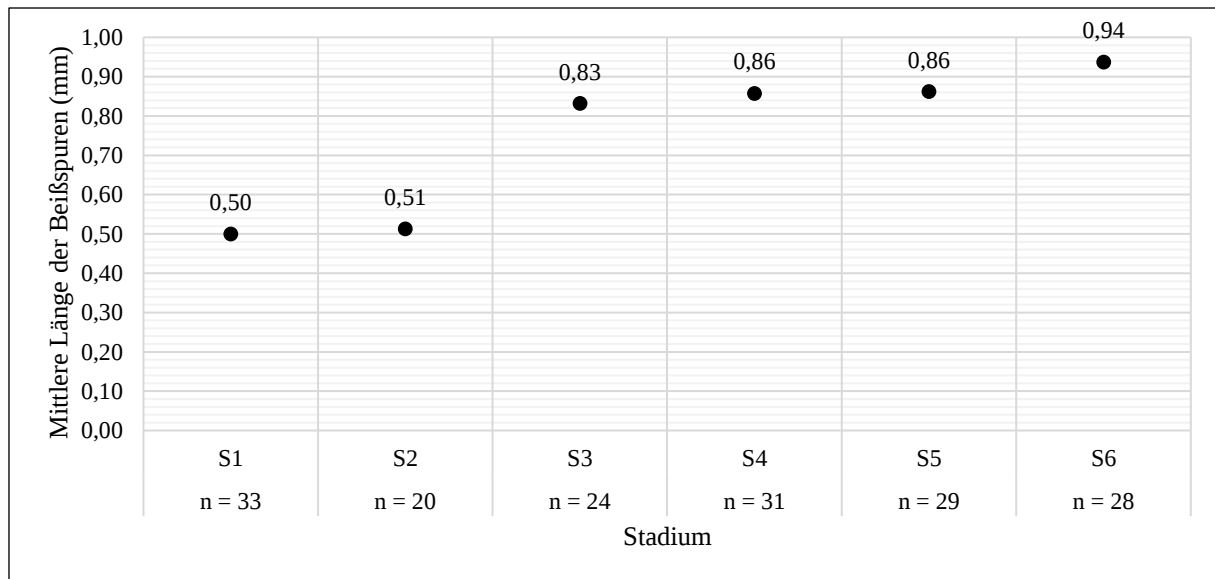


Abb. 16 Mittlere Länge der Beißspuren an Blättern von *Ligustrum vulgare*, getrennt für jedes Stadium von *Peruphasma schultei*. Die x-Achse gibt die Stadien S1 bis S6 der Samtschrecke an. Die y-Achse stellt die Länge der Beißspuren (mm) dar.

6. Diskussion

6.1 Beißend-kauende Mandibeln verwandter Taxa

6.1.1 Morphologie der Mandibeln

Phasmatodea

Die Ordnung Phasmatodea umfasst weltweit mehr als 3000 Arten. Ihre Mitglieder haben den beißend-kauenden Typ von Mundwerkzeugen. Die Ernährung ist ausschließlich phytophag (Bradler & Buckley, 2018).

Peruphasma marmoratum MURÁNYI, 2007 (Phasmatodea) stammt aus derselben Gattung wie *Peruphasma schultei* und wurde in Venezuela entdeckt. Die adulte Stabschrecke hat eine Körperlänge von etwa 37 mm. Diese nahe verwandte Art hat kurze, breite, gelblich gefärbte Mandibeln mit einem Incisivi und drei Molaren (Murányi, 2007). Die Form der Mandibel von *P. marmoratum* scheint jener von *P. schultei* sehr ähnlich (Abb. 17). Beide haben die Gestalt eines halben Zylinders, der an der mesialen Seite konkav ist. Die beiden Gelenkshöcker (Abb. 17 B, C) sind gut zu erkennen. Von Murányi (2007) wird kein genauer Vergleich von linker und rechter Mandibel sowie ventraler und dorsaler Schneidekante vorgenommen. Bei einer Betrachtung der REM-Fotos scheint es, als habe *P. marmoratum* ebenfalls einen

anterioren Zahn, wie es bei *P. schultei* der Fall ist. Ventral ist möglicherweise eine glatte Schneidekante zu erkennen, dorsal zwei Zähne. Am wahrscheinlich dorsalen Ende der Schneidekante sind möglicherweise die Ansatzstellen von Borsten zu erkennen (Abb. 17 D).

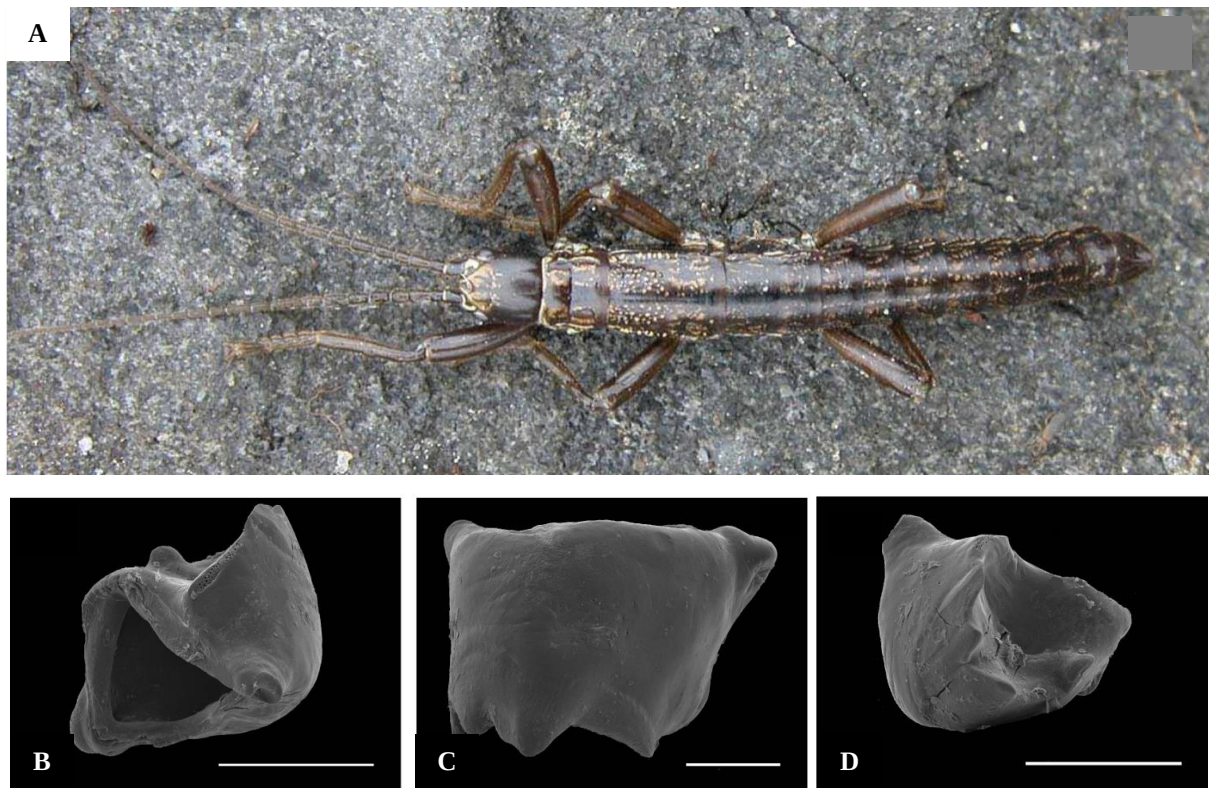


Abb. 17 (A) Habitus von *Peruphasma marmoratum* ♂ (Phasmatodea), Mandibel im REM in (B) posteriorer, (C) dorsaler/ventraler und (D) mesialer Ansicht, Maßstab: (B) und (D) 0,5 mm, (C) 0,25 mm (Murányi, 2007).

Die Mandibeln von *Phyllium siccifolium* (Phasmatodea) sind ebenfalls asymmetrisch (Abb. 18). Die Mandibeln dieser Art der Wandelnden Blätter besitzen einen zueinander korrespondierenden morphologischen Aufbau, der beim Fressen eine optimale Beißwirkung erzeugt. Die dorsale Schneidekante (dce) ist jeweils als glatter Kamm ohne Zähne ausgebildet. Incisivi sind nicht vorhanden. Die linke überragt die rechte Schneidekante, wodurch effizient von Blättern abgeissen werden kann. Am Ende der dorsalen Schneidekante befindet sich eine Ansammlung von Borsten. Die ventrale Schneidekante ist als breite Fläche mit Höckern ausgeprägt, die wahrscheinlich als Molarteil (m) fungieren. Die zueinanderpassenden Flächen zerkleinern die abgeissene herbivore Nahrung. Auf der mesialen Innenseite der linken Mandibel befindet sich nahe der Schneidekante eine Erhebung (d) (Friedemann et al., 2012). Das Vorhandensein von genau einer Erhebung ist eine Gemeinsamkeit innerhalb der Gattung *Phyllium* (Gottardo & Vallotto, 2014). Die Schneidekanten von *Phyllium siccifolium* unterscheiden sich deutlich von jener *Peruphasma schultei*. Anstatt zweier glatter Schneidekanten hat die

Samtschrecke nur eine glatte Kante. Diese befindet sich nicht dorsal, wie bei *Phyllium siccifolium*, sondern auf der ventralen, linken Mandibel. Ein breiter Molarteil ist bei *Peruphasma schultei* nicht zu erkennen. Eine Gemeinsamkeit beider Arten ist die Ansammlung von Borsten am dorsalen Ende der Schneidekante.

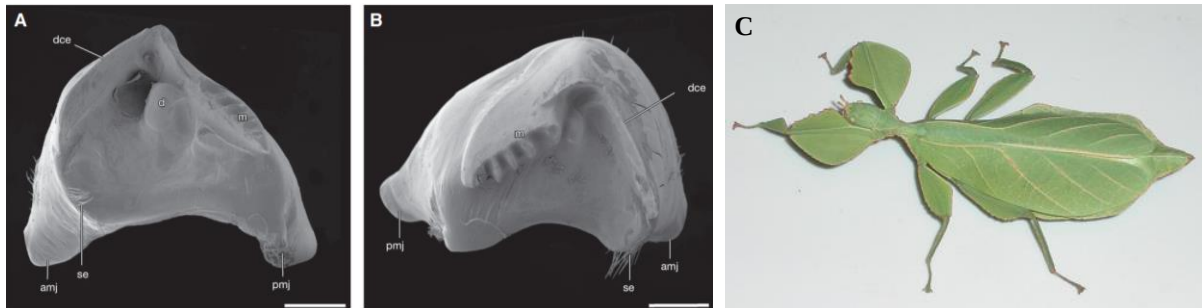


Abb. 18 (A) Linke und (B) rechte Mandibel von *Phyllium siccifolium* (Phasmatodea) in einer REM-Aufnahme. amj dorsaler Gelenkhöcker, d kegelförmige Erhöhung, dce dorsale Schneidekante, m ventrale Schneidekante, se Borsten, pmj ventraler Gelenkhöcker, Maßstab: 500 μ m (Friedemann et al., 2012). (C) Habitus von *Phyllium siccifolium* (Chang, 2015).

Die Mandibeln von *Hermarchus leytensis* (Phasmatodea) weisen eine asymmetrische Gestalt auf (Abb. 19). Die dorsale Schneidekante ist gezähnt, an ihrem Ende befindet sich eine Ansammlung von zahlreichen Borsten. Die ventrale Schneidekante der linken Mandibel hat sechs bis sieben Zähne, während auf der rechten Mandibel an dieser Stelle nur drei größere Zähne sind. Die mesiale Oberfläche der linken Mandibel trägt drei deutliche Erhebungen. Die Incisivi sind bei *Hermarchus leytensis* reduziert, eine charakteristische Autapomorphie aller Neophasmatidae (Gottardo & Vallotto, 2014). Ein Vergleich mit *Peruphasma schultei* zeigt einen Unterschied bei der linken ventralen Schneidekante, welche bei der Samtschrecke keine Zähne aufweist, sondern glatt ist. Erhebungen auf der mesialen Innenfläche sind keine auszumachen. Eine Gemeinsamkeit ist die Anhäufung von Borsten am dorsalen Ende der Schneidekante.

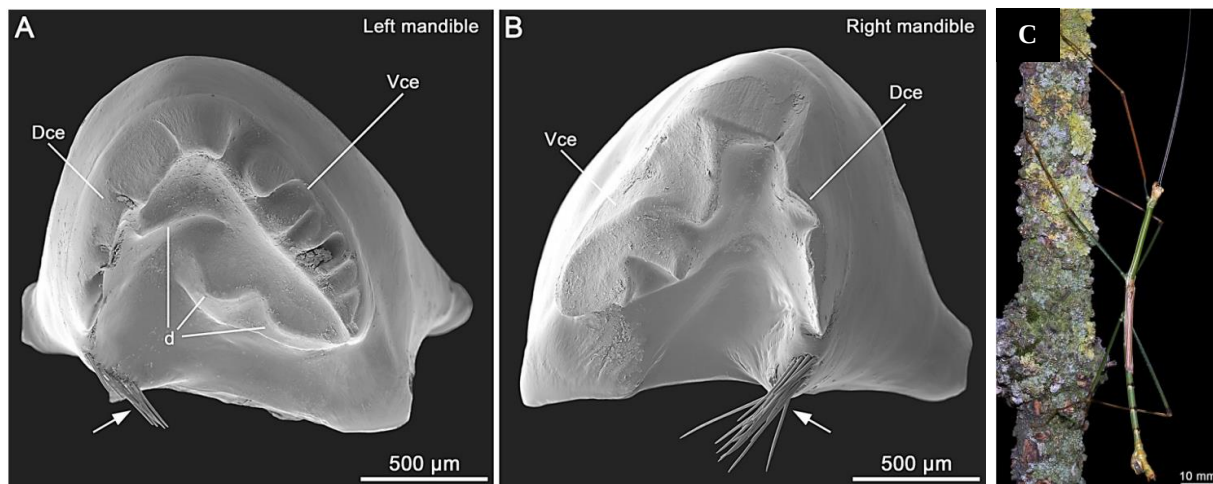


Abb. 19 (A) Linke und (B) rechte Mandibel eines Männchens von *Hermarchus leytensis* (Phasmatodea) im REM. d Erhebungen auf der konkaven, mesialen Oberfläche, Dce dorsale Schneidekante, Vce ventrale Schneidekante, Pfeilsymbol Ansammlung von Borsten, Maßstab: 500 µm. (C) Habitus eines Männchens, Maßstab: 10 mm (Gottardo & Vallotto, 2014).

Blattodea

Die Ordnung der Schaben (Blattodea) ist innerhalb der Polyneoptera näher mit den Phasmiden verwandt als Orthoptera und zählt rund 4600 Arten (Beccaloni, 2007). In der Regel ernähren sich die Mitglieder dieses Taxons omnivor-detritivor und tragen beißend-kauende Mundwerkzeuge an ihrer Kopfkapsel (Wipfler et al., 2022).

Ergaula capucina ist eine Vertreterin dieser Gruppe, ihr Kopf mitsamt seiner Anhänge wurde von Wipfler et al. (2022) umfassend beschrieben. Das Tier besitzt zwei asymmetrische Mandibeln, die über je zwei Gelenke mit der Kopfkapsel verbunden sind (Abb. 20). Die linke Mandibel hat vier Incisivi (I-IV), wovon III der Größte und IV der Kleinste ist. Proximal im Anschluss befindet sich ein konkav geformter Molar (mo). Weiter proximal liegt der membranöse, segelförmige Postmolar (pm), welcher von Mikrotrichia bedeckt ist. Der Bereich neben Incisivus IV und dem Molar ist dicht mit Borsten besetzt. Die rechte Mandibel ist ähnlich aufgebaut wie ihr Gegenstück. Allerdings weist sie nur drei Incisivi auf, wovon II der Größte und III der Kleinste ist. Der Molar hat rechts eine konvexe Form und passt mit seinem linken, konkaven Pendant passgenau zusammen (Wipfler et al., 2022). Im Vergleich zur Samtschrecke hat die Schabe kräftigere Zähne sowie einen Molaren und einen Postmolaren, welche *Peruphasma schultei* nicht besitzt.

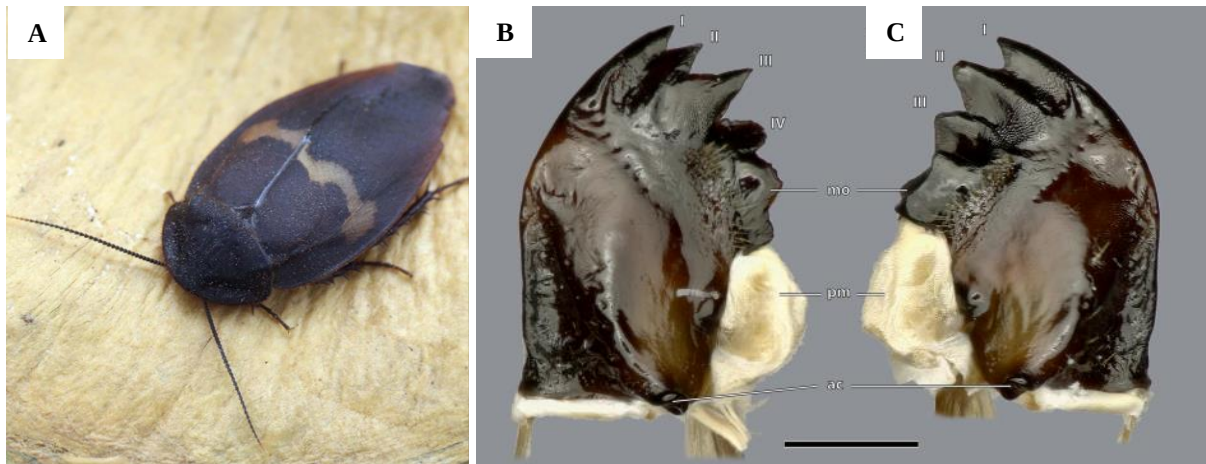


Abb. 20 (A) Habitus von *Ergaula capucina* (Reebig, o. D.), (B) linke und (C) rechte Mandibel eines Männchens. I-IV Incisivi, mo Molar, pm Postmolar, ac Gelenk, Maßstab: 500 μ m, (Wipfler et al., 2022).

Mantodea

Die Ordnung der Fangschrecken (Mantodea) ist ein weiteres verwandtes Taxon zu den Stab- und Gespenstschrecken. Anders als bei den herbivoren Phasmiden und den omnivoren Blattodea handelt es sich um karnivore Insekten. Die Fangschrecken sind gefährliche Beutegreifer, die Insekten und andere kleine Beutetiere jagen und mit ihren beißend-kauenden Mundwerkzeugen zerlegen (Khokhar & Soomro, 2009).

Khokhar & Soomro (2009) untersuchten die Mundwerkzeuge beider Geschlechter von sieben Fangschreckenarten aus Sindh (Pakistan), die sich in die drei Familien Mantidae, Empusidae und Eremiaphilidae gliedern (Abb. 21). Die Unterschiede der Mandibeln zwischen den untersuchten Arten sind nur gering und beziehen sich auf Schärfe, Anzahl und Größe der Zähne. Jedoch ist bei allen Arten ein deutlicher Unterschied zwischen linker und rechter Mandibel erkennbar. Die linken Mandibeln dieser Fangschrecken haben vier Incisivi und zwei Molaren. Einzige Ausnahmen sind *Sphodromantis transcaucasica* und *Blepharopsis mendica*, die drei Molaren besitzen. Die rechten Mandibeln haben jeweils zwei Incisivi und zwei Molaren. Die Länge der linken Mandibeln der sieben Feldschreckenarten beträgt zwischen 0,14 und 0,3 mm, die Länge der rechten Mandibeln zwischen 0,15 und 0,3 mm.

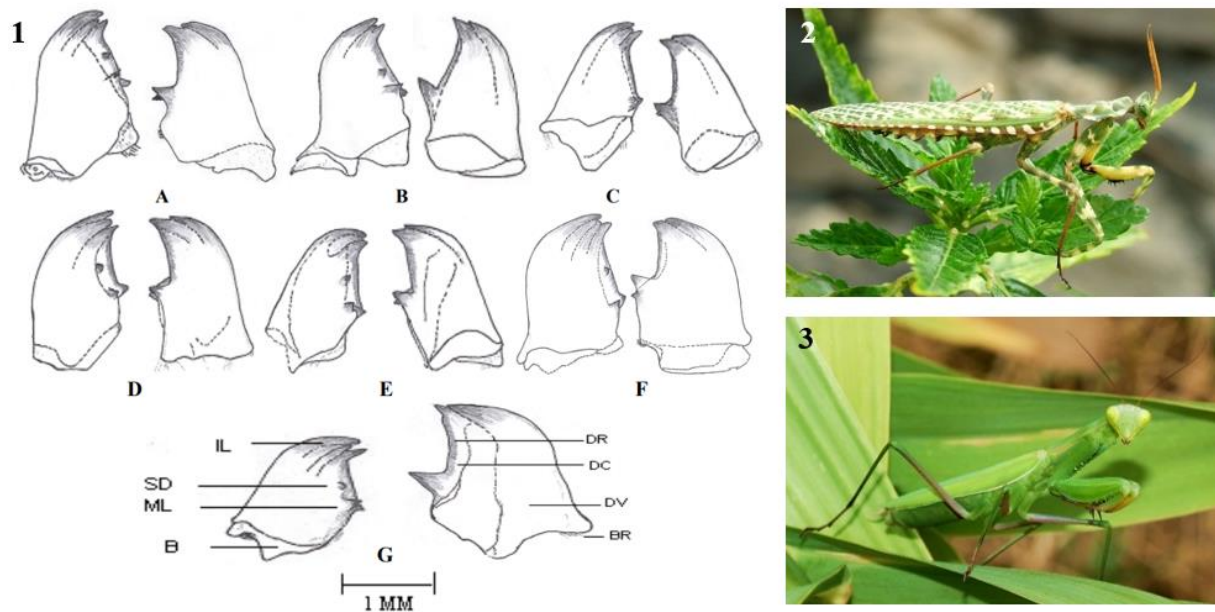


Abb. 21 (1) Dorsale Ansichten der linken und rechten Mandibeln der Fangschrecken. Mantidae: (A) *Sphodromantis transcaucasica*, (B) *Tendera attenuata*, (C) *Mantis religiosa akbari*, (D) *Aethalochroa affinis*; Empusidae: (E) *Empusa unicornis*, (F) *Blepharopsis mendica*; Eremiaphilidae: (G) *Humbertiella indica* (Khokhar & Soomro, 2009). (2) Habitus von *Blepharopsis mendica* (Friedrich, 2008) und (3) *Mantis religiosa* (wikipedia.org).

Orthoptera

Die artenreiche Ordnung Orthoptera umfasst in etwa 29.000 Spezies (Cigliano et al., 2024) und besitzt beißend-kauende Mundwerkzeuge. Die Mitglieder ernähren sich überwiegend von pflanzlicher Nahrung (Robinson, 2005).

Die hauptsächlich Detritus und Moose fressende Art *Tetrix tenuicornis* (Orthoptera) besitzt asymmetrische Mandibeln, bei denen zwischen Incisivteil und Molarteil unterschieden werden kann (Abb. 22). Die linke Mandibel überlappt die rechte Mandibel. Jede Mandibel besitzt vier Incisivi (I1-I4), wobei I3 auf beiden Seiten der längste Zahn ist. Der Molarteil besteht jeweils aus Zentralzähnen (CT) und einem molaren Kamm (MR). Die linke Mandibel trägt zwei scharfe Zentralzähne (CT1-2), die rechte Mandibel hat einen stumpferen Zentralzahn (CT). Der molare Kamm ist auf der linken Mandibel stark konkav, auf der rechten Mandibel aber konvex. Der molare Kamm der linken Mandibel ist aus feinen Lamellen aufgebaut, die beim Zerkauen der Nahrung eine unterstützende Wirkung haben. Am molaren Kamm der rechten Mandibel fehlen diese Lamellen. Bei beiden Geschlechtern ist die rechte Mandibel größer als die linke. Die Weibchen zeigen größere Mandibeln als die Männchen (Kuřavová et al., 2014). Vergleicht man diese Mandibeln mit jenen von *Peruphasma schultei*, fallen mehrere Unterschiede auf. Bei der Mandibel der großteils Detritus fressenden *Tetrix tenuicornis* prägen die spitzen Zähne das

Erscheinungsbild des Mundwerkzeuges. Bei der Samtschrecke sind die Zähne stumpfer oder auf der linken Mandibel ventral durch eine glatte Schneidekante ersetzt. Bezüglich eines Größenunterschiedes von linker und rechter Mandibel, eines Größenunterschiedes zwischen den Geschlechtern oder lamellenartiger Strukturen wurden bei *Peruphasma schultei* keine Untersuchungen angestellt.

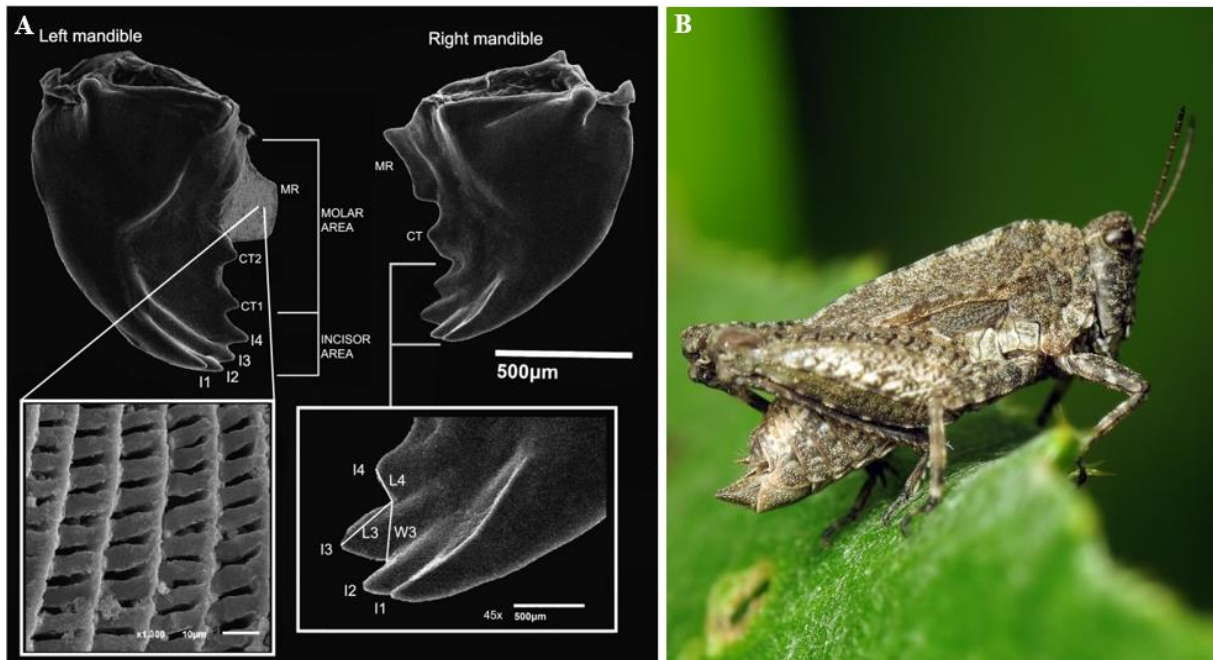


Abb. 22 (A) Linke und rechte Mandibel von *Tetrix tenuicornis* (Orthoptera), Gesamtansicht (oben) und Lamellenstruktur auf dem linken molaren Kamm (unten links). Incisor area Incisivteil, molar area Molarteil, I1-I4 Incisivi, CT1-2 Zentralzähne, MR molarer Kamm (Kuřavová et al., 2014). (B) Habitus (Loboda, 2008).

Die Arbeit von Barcebal et al. (2015) untersuchte die Mandibeln von mehreren Arten der Acrididae (Orthoptera), die in drei Regionen der Philippinen gesammelt wurden. Dabei wurde eine asymmetrische Morphologie von linker und rechter Mandibel nachgewiesen. Unterschiede zwischen den innerhalb einer Region lebenden Geschlechtern wurden keine festgestellt. Zwischen den drei Herkunftsgruppen treten jedoch Unterschiedlichkeiten der Mandibeln auf, die wahrscheinlich mit variierenden Ernährungsweisen und Umwelteinflüssen zusammenhängen.

Meghana et al. (2022) untersuchten die Mandibeln von 20 Heuschreckenarten (Orthoptera) aus dem Taxon der Kurzfühlerschrecken (Caelifera). Im Allgemeinen sind Heuschrecken phytophag und können in Spezialisten und Generalisten eingeteilt werden. Die Spezialisten der von Meghana et al. (2022) ausgewählten Arten ernähren sich entweder von Gräsern (graminivor) oder von Laubblättern. Die Generalisten fressen beide Typen von Nahrung. Je nach Nahrungsquelle des Insekts weisen die Mandibeln andere morphologische Merkmale auf, es besteht also

ein Zusammenhang zwischen Nahrung und Morphologie der Mundwerkzeuge. Typische Merkmale der Mandibeln der untersuchten Heuschrecken sind ein Incisivteil, ein Molarteil und eine Basalregion. Erster besteht aus mehreren Zähnen, zweiterer aus Kämme und Furchen, die längs über die Mandibel verlaufen. Die Größe von linker und rechter Mandibel ist leicht unterschiedlich. Meghana et al. (2022) differenzieren zwischen drei Ernährungsformen: grasfressenden und blattfressenden Tieren sowie einem Mischtyp. Jeder der drei Typen weist spezifische morphologische Merkmale seiner Mandibeln auf. Die Zähne von Grasfressern, die sich von harter Nahrung ernähren, sind am distalen, mesialen Teil der Mandibel lange und scharfkantig und am proximalen Teil kurz und abgeflacht. Der Molarteil trägt verlängerte Falten. Die Zähne von Blattfressern, die sich von relativ weicher Nahrung ernähren, sind klein und scharf zugespitzt. Der Molarteil trägt schräge Kämme und Furchen, die es dem Tier ermöglichen, die Nahrungspartikel zu zerkleinern. Sich gemischt von Gräsern und Blättern ernährende Heuschrecken tragen Merkmale beider Ernährungstypen.

Es wurde zudem die Anzahl der Zähne auf den Mandibeln gezählt. Abbildung 23 listet die Zähne der 20 Heuschreckenarten auf. Für jede Art wird die Anzahl an Zähnen für die linke (dunkelblau und hellblau) und rechte (orange und grün) Mandibel angegeben, wobei zwischen Incisivi (hellblau und orange) und Molaren (dunkelblau und grün) unterschieden wird (Meghana et al., 2022).

Coleoptera

Die Coleoptera sind mit rund 350.000 Vertretern die artenreichste Gruppe der Insekten (Paululat & Heinisch, 2019). In der Regel haben Käfer beißend-kauende Mundwerkzeuge, also die ursprüngliche Form von Mundwerkzeugen bei Insekten. Die plesiomorphe Ernährungsweise der Coleoptera ist karnivor oder saprovor. Das Fressen von Pflanzen entwickelte sich evolutionär später und wird als abgeleitet angesehen (Schaefer, 2018).

Von Ingerson-Mahar (2014) wurde die Morphologie der Mandibeln von 14 verschiedenen Arten der Carabidae (Coleoptera) untersucht (Abb. 23). Die Ernährungsform vieler Laufkäfer ist noch nicht vollends geklärt. Die in dieser Studie untersuchten Käfer waren herbivor, karnivor oder omnivor. Alle Mandibeln weisen vier Bestandteile auf: Incisivi, Terebralkante und Terebralzähne, Retinakularkante und Retinakularzähne sowie eine Basalregion (Abb. 23 A). Alle untersuchten Carabidae besitzen eine Variation dieses Grundschemas, wobei die größten Unterschiede bei der Basalregion zu finden sind (Abb. 23 B-E).

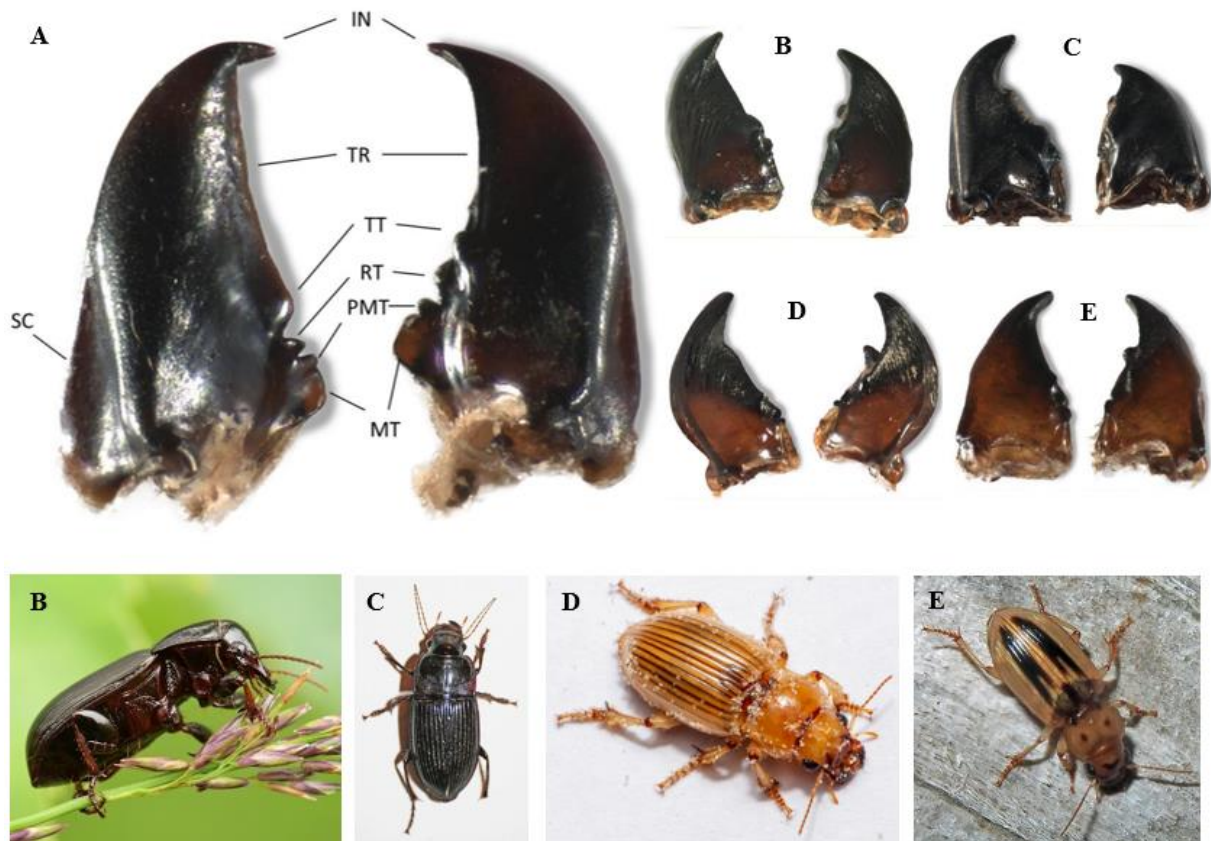


Abb. 23 (A) Allgemeine Darstellung von linker und rechter Mandibel der Laufkäfer (Carabidae). IN Incisivus, TR Terebralkante, TT Terebralzahn, RT Retinacularzahn, PMT Premolar, MT Molar, SC scrobe. (B-E) Weitere Mandibeln in dorsaler Ansicht (Ingerson-Mahar, 2014) und Habitus von (B) *Zabrus tenebroides* (Wyszomirski, 2014), (C) *Harpalus caliginosus* (iNaturalist.org o. D.), (D) *Geopinus incrassatus* (Miller, 2024), (E) *Stenolophus lineola* (Ausubel, 2018).

Die Mandibeln von *Neospondylis uniformis* (Coleoptera: Cerambycidae) waren Gegenstand der Forschung, als Hébert & Dubuc (2018) deren Verlässlichkeit zum Nachweis des Geschlechts untersuchten. Die Familie der Bockkäfer ernährt sich ausschließlich pflanzlich. *Neospondylis uniformis* weist einen Geschlechtsdimorphismus der Mandibeln auf (Abb. 24). Die Mandibeln der Weibchen sind robuster und haben eine schärfere Schneidekante, welche schwächer konkav ist als die der Männchen. Die Mandibeln der Männchen sind zierlicher und haben eine stärker konkave Gestalt. Proximal neben der Schneidekante befindet sich ein Molar mit zwei Höckern. Bei den Männchen ist der Molar tiefer eingeschnitten, was die beiden Höcker deutlicher zum Vorschein kommen lässt. Der Molar ist von der Mandibelbasis eindeutig durch eine große Einbuchtung abgetrennt. Bei den Weibchen sind Molar und Mandibelbasis abgeflacht, was die Mandibel robuster erscheinen lässt. Die weiblichen Individuen vergraben ihre Eier im Humus, was das Auftreten robuster Mandibel erklären könnte.

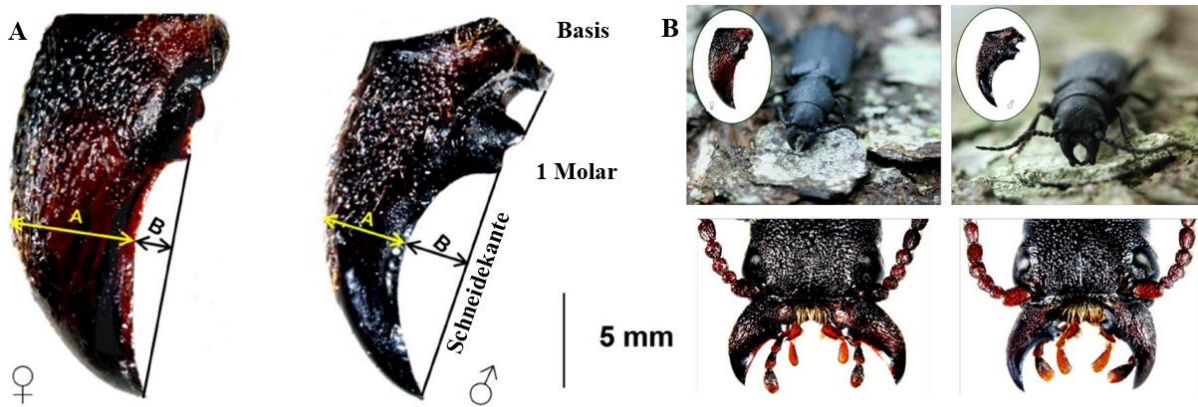


Abb. 24 (A) Weibliche (links) und männliche (rechts) Mandibel von *Neospondylis uniformis* (Cerambycidae). (B) Habitus von Körper und Kopf, Weibchen (links) und Männchen (rechts) (Hébert & Dubuc, 2018).

Psacothaea hilaris (Coleoptera: Cerambycidae) ist ein holzbohrender Bockkäfer, der sich pflanzlich ernährt. Die Morphologie der Mandibeln ist bei beiden Geschlechtern gleich (Abb. 25). Die flachen Mandibeln überlappen sich fast auf halber Länge. Ihre Basis ist breit und der schmale Apex besitzt einen stumpfen Incisivus. Die Schneidekante ist leicht konkav. An der lateralen Seite befinden sich einige Borsten. Beim Fressvorgang durchdringen die kräftigen Mandibeln die Epidermis und zerkleinern das Pflanzengewebe (Liu & Tong, 2023).

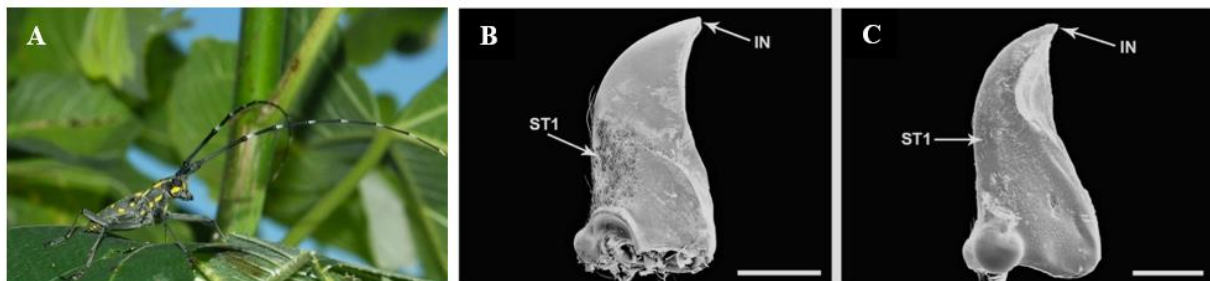


Abb. 25 (A) Habitus von *Psacothaea hilaris* (Maspero, o. D.), (B) dorsale und (C) ventral Ansicht der Mandibel eines Adultus. IN Incisivus, ST1 Borsten (Liu & Tong, 2023).

Raupen

Die meisten adulten Schmetterlinge ernähren sich mit ihrem Saugrüssel von flüssigem Nektar. Die Larven der Schmetterlinge, die Raupen, haben hingegen beißend-kauende Mundwerkzeuge (Paululat & Heinisch, 2019) und fressen meist feste, pflanzliche Nahrung (Schaefer, 2018).

Die beißend-kauenden Mandibeln der Raupen der Pfauenspinner (Saturniidae) und der Schwärmer (Sphingidae) wurden von Bernays & Janzen (1988) untersucht (Abb. 26). Die Mandibeln beider Arten weisen beträchtliche Unterschiede auf. Jene von Saturniidae sind einfach gebaut und kürzer, während die Mandibeln der untersuchten Sphingidae länger, gezähnt und auf

unterschiedliche Weise gerillt sind. Die Generalisten innerhalb beider Gruppen haben in der Regel sehr ähnliche Mandibeln. Die Spezialisten, die meistens unter den Sphingidae zu finden waren, weisen charakteristischere Mandibeln auf. Die Mandibeln der Saturniidae sind kurz, haben eine breite Basis und keine offensichtlichen Zähne. Linke und rechte Mandibel sind asymmetrisch. Die Larven der Sphingidae haben längere Mandibeln mit schmaler Basis. In mesialer Ansicht befinden sich am distalen Teil mehrere Reihen scharfkantiger Zähne. Am inneren mesialen Teil sind irreguläre Anordnungen von Kämmen und Furchen zu finden (Bernays & Janzen, 1988).

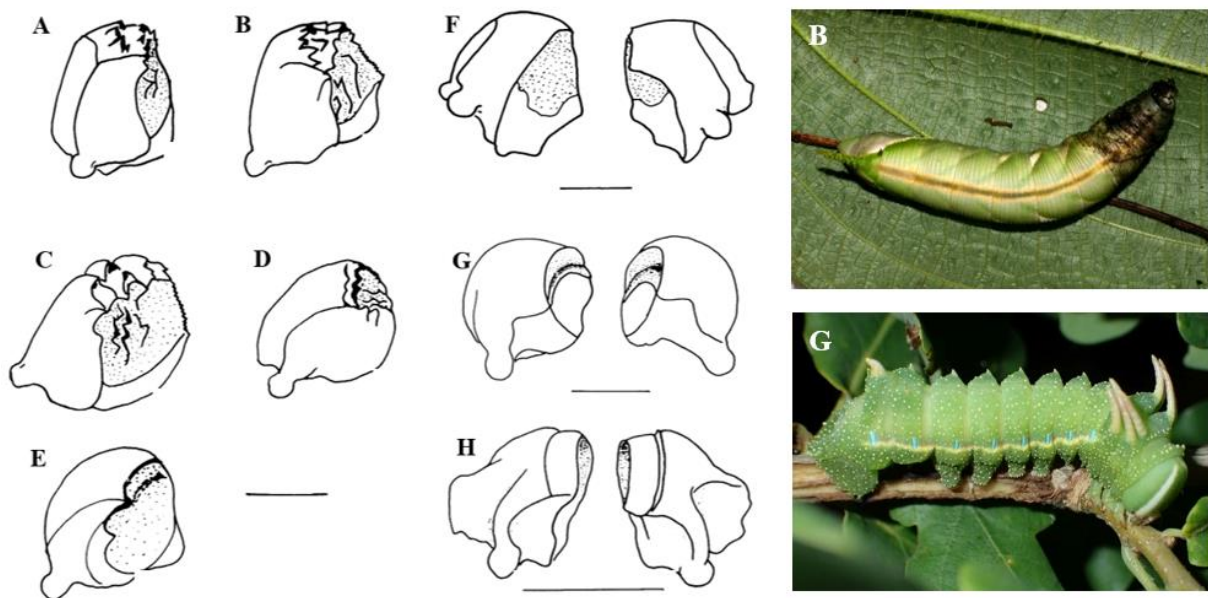


Abb. 26 (A-E) Linke Mandibeln der Raupen von Sphingidae, aus verschiedenen Winkeln: (A) *Manduca lanuginosa*, (B) *Cocytius duponchel* mit Habitus (Roland, 2006), (C) *Pachylloides resumens*, (D) *Protaetia strigilis*, (E) *Enyo ocypte* sowie (F-H) linke und rechte Mandibeln der Raupen von Saturniidae: (F) *Rothschildia lebeau*, (G) *Othorene purpurascens* mit Habitus (Vogel, 2021), (H) *Arsenura amida*, alle Maßstäbe: 1 mm (Bernays & Janzen, 1988).

6.1.2 Überlappungszustand der Mandibeln

Bei allen Stadien von *Peruphasma schultei* überlappt die Spitze der linken Mandibel die Spitze der rechten Mandibel. Überlappungszustände der Mandibeln wurden auch bei anderen Arten untersucht. Studien über Mantodea und Eremiaphilidae, beide Teil der Mantodea, haben ergeben, dass bei den untersuchten Tieren ebenso die linke Mandibel die rechte überlappt (Khokhar & Soomro, 2009). Bei *Tetrix tenuicornis* (Orthoptera) (Kuřavová et al., 2014) und *Phyllium siccifolium* (Phasmatodea) (Friedemann et al., 2012) liegt derselbe Überlappungszustand vor. Der von Liu & Tong (2012) untersuchte Bockkäfer *Psacothoe hilaris* hat Mandibeln, welche sich fast zur Hälfte überlappen. Die Autoren machen keine Angabe, welche Mandibel oben und

welche unten liegt. Bei den Raupen der Saturniidae und Sphingidae (beide Lepidoptera) können beide Fälle vorliegen: linke über rechter oder rechte über linker Mandibel (Bernays & Janzen, 1988).

6.1.3 Abnützungserscheinungen der Mandibeln

Das REM-Foto einer linken Mandibel des Stadiums S1 der Samtschrecke zeigte auf der dorsalen Schneidekante Abnützungserscheinungen (Abb. 8 B). Die drei Zähne im hinteren dorsalen Bereich sind hier nicht mehr zu erkennen. Abnützungserscheinungen sind auch bei anderen Insekten bekannt. Verschleiß der Mandibeln wurden laut Kuřavová (2014) etwa bei fünf grasfressenden Arten der Orthoptera beobachtet: *Pezotettix giornae*, *Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria*, *Nomadacris septemfasciata* und *Chorthippus parallelus*. Auch bei *Tetrix tenuicornis* (Orthoptera), die sich von Detritus, Moosen, Flechten und Algen ernährt, wurden Abnützungserscheinungen nachgewiesen (Abb. 27). Die Abnutzung der Schneidekante stieg mit dem Alter der Heuschrecke. Sie ist für beide Geschlechter auffällig, jedoch fiel sie bei den Weibchen deutlicher aus als bei den Männchen. Im Fall von *Tetrix tenuicornis* ist die linke Mandibel, welche über der rechten liegt, stärker von Abnutzung betroffen, als die rechte Mandibel. Aufgrund der äußeren Lage ist die linke Mandibel mit der Nahrung während dem Fressvorgang länger in Kontakt als die rechte. Dies wird als mögliche Ursache für die stärkere Abnutzung der linken Mandibel betrachtet (Kuřavová et al., 2014).

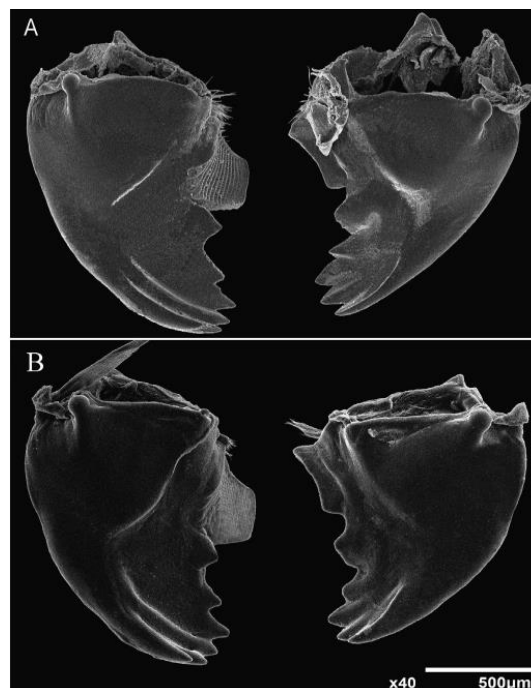


Abb. 27 Ventrale Ansicht von (A) nicht abgenützten Mandibeln und (B) abgenützten Mandibeln eines Weibchens von *Tetrix tenuicornis*, REM, (Kuřavová et al., 2014).

6.2 Fressvorgänge bei verwandten Taxa

6.2.1 Orthoptera

Gangwere (1966) untersuchte das Fressverhalten von 21 ausgewählten Acrididae (Orthoptera), die sich von Gräsern oder Kräutern ernähren und hypognathe Mundwerkzeuge besitzen. Alle untersuchten Feldheuschrecken beginnen stets am Blattrand zu nagen. Beim Fressen steht das Blatt vertikal zum Kopf des Insekts (Abb. 28). Die Bewegung des Kopfes während des Beißvorgangs ist von oben nach unten, diese Richtung variiert niemals. Die Ursache dieser Fressrichtung liegt an der Morphologie der Mandibeln. Die apikal gelegenen Incisivi der Mandibeln müssen erst kleine Bissen von der Nahrung entnehmen, danach zerkleinert der Molarteil die abgebissenen Nahrungspartikel. Würde die Fressbewegung von unten nach oben verlaufen, würde der Molarteil als erstes mit der Nahrung in Kontakt geraten und dann erst die Incisivi. Die gewöhnliche Reihenfolge von Abbeißen und Zerkauen wäre demnach vertauscht und wenig effizient.

Beim Fressen entsteht zu Beginn eine kleine konkave Einbuchtung am Blattrand. Diese wird durch Abbeißen schrittweise vertieft und verlängert. Wenn die Einbuchtung nicht mehr mühelos erweitert werden kann, bewegt sich die Feldheuschrecke ein Stück am Blattrand nach vor und beginnt erneut den Kopf von oben nach unten zu bewegen und vom Blatt zu essen. Üblicherweise wird bis zur Mittelrippe des Blattes gefressen und dort gestoppt (Gangwere, 1966). Das Fressverhalten von *Peruphasma schultei* gleicht im Wesentlichen dem der Acrididae. Auch bei der Samtschrecke steht die Blattspreite vertikal zum Kopf, es wird ausschließlich vom Blattrand gefressen und die Fressrichtung ist ebenfalls obligat von oben nach unten.

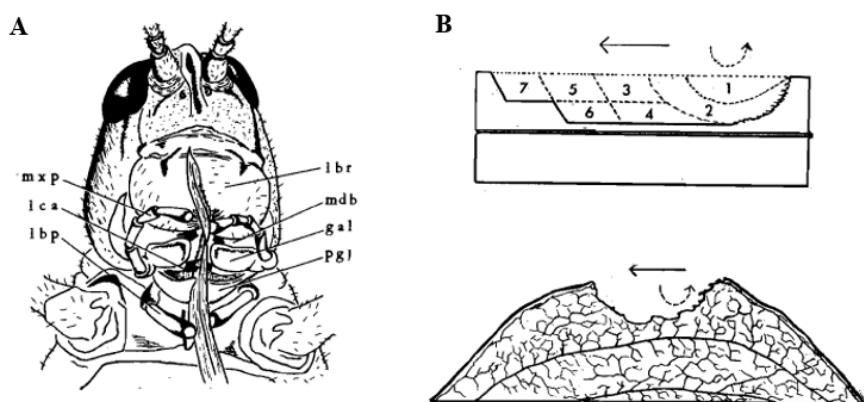


Abb. 28 (A) Heuschrecke beim Fressen. Das Blatt befindet sich vertikal zum Kopf. (B) Schema eines Fressmusters. Durchgängiger Pfeil Bewegungsrichtung der Heuschrecke, punktierter Pfeil Bewegungsrichtung der Mundwerkzeuge, 1-2 konkave Einbuchtungen zu Beginn des Fressvorgangs, 3-7 schrittweise Erweiterungen des Fressmusters (Gangwere, 1966).

6.2.2 Coleoptera

Bieńkowski (2010) erforschte das Fressverhalten von 41 Arten blattfressender, adulter Käfer (Coleoptera), welches sehr divers und in vielen Fällen artspezifisch ist. Es wurden drei grundsätzliche Vorgangsweisen beobachtet: das Fressen eines Blattes vom Blattrand aus, das Fressen mitten in der Blattfläche und das Durchlöchern eingerollter, junger Blätter. Um die Bewegungen des Kopfes beim Fressvorgang zu beschreiben, wurden drei Bewegungsrichtungen definiert: horizontal (links, rechts), vertikal (auf, ab) und die Rotation nach links und rechts (Abb. 29).

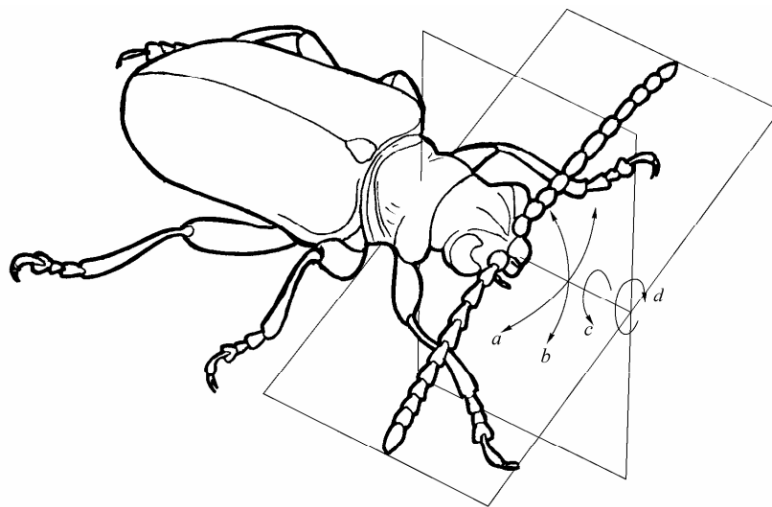


Abb. 29 Bewegungen des Käferkopfes beim Fressvorgang. (a) Neigung nach links und rechts in der Horizontalebene, (b) Neigung nach oben und unten in der Vertikalebene, Rotation nach (c) rechts und (d) links in der Körperlängsachse (Bieńkowski, 2010).

Beim Fressen des Blattrandes wurde zusätzlich nach der Position des Käfers zum Blatt unterschieden. Dieser kann auf der Blattoberfläche (Abb. 30 B) oder am Blattrand (Abb. 30 A) sitzen. Käfer, welche Löcher mitten in die Blattoberfläche nagen, arbeiten meist symmetrisch (Abb. 30 C, D). Das bedeutet, es wird abwechselnd eine Serie von Bissen links und eine Serie von Bissen rechts longitudinal zur Körperachse durchgeführt. Die dadurch gleichmäßig wachsenden Löcher berühren den Blattrand meist nicht. Eine der von Bieńkowski (2010) untersuchten Arten, *Lilioceris merdigera*, ernährte sich von eingerollten Blättern. Am Beginn der Vegetationsperiode werden junge, noch nicht entfaltete Blätter durchlöchert. Der Käfer knabbert tiefe Löcher durch mehrere Lagen des eingerollten Blattes. Später, wenn sich das Blatt entfaltet, ist eine Reihe von Löchern senkrecht zur Längsachse des Blattes zu erkennen (Bieńkowski, 2010).

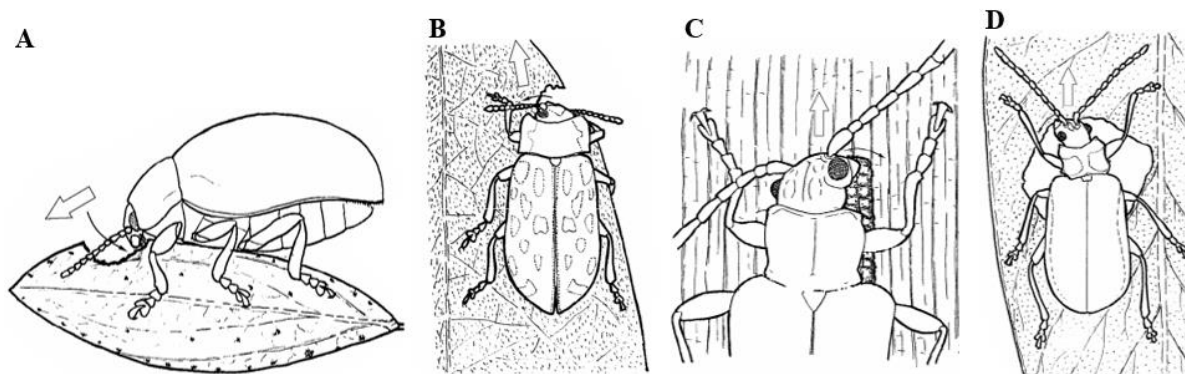


Abb. 30 Unterschiedliche Fressvorgänge der Käfer. (A) *Chysolina varians* sitzend am Blattrand und Blattrand fressend, (B) *Chrysomela vigintipunctata* sitzend auf Blattoberfläche und Blattrand fressend, (C) *Donacia bicolora* beim Abnagen der oberen Schichten der Blattoberfläche, (D) *Galerucella grise-scens* beim vollständigen Durchlöchern der Blattoberfläche (Bieńkowski, 2010).

Für die Bewegungen des Kopfes während des Fressvorgangs ist die Ausrichtung der Mundwerkzeuge von Bedeutung. Es gibt prognathe, opistognathe und hypognathe Käfer, bei denen die Mundwerkzeuge nach vorne, unten oder hinten ausgerichtet sind. Während des Fressens werden die Mundwerkzeuge senkrecht zum Blatt ausgerichtet, was die geeignetste Stellung für effektives Fressen darstellt. Um diese senkrechte Position der Mundwerkzeuge zu erreichen, neigen die prognathen Donaciinae und Criocerinae den Kopf nach unten. Die opistognathen Cassidinae beugen ihren Kopf nach oben. Wie der Fressvorgang abläuft, ist ferner von der Blattaderung und von Größe und Proportionen des Käferkörpers abhängig. Das Durchlöchern der Blattoberfläche ist nur möglich, wenn das Insekt seinen Kopf ausreichend in horizontaler Ebene manövrieren kann, wie es bei allen untersuchten Tieren der Donaciinae, Criocerinae und Zeugophorinae der Fall ist. Jene Individuen, die ein Blatt vom Blattrand aus fressen, waren in der Studien von Bieńkowski (2010) Arten mit großem Körper. Bei diesem Fressmodus sitzt der Käfer auf der Blattoberfläche und beugt seinen Kopf in das Fraßloch hinein. Dabei umschließen seine Mandibeln das Blatt von beiden Seiten. Blattebene und Vertikalebene des Kopfes stehen dabei in einer Linie. Dieses Verhalten tritt bei *Chrysomela*, *Galerucella*, *Phyllobrotica*, *Liliceris*, *Oulema* und *Cassida* auf. Die kleine Käferart *Zeugophora flavicollis* konnte nicht das ganze Blatt durchbeißen. Lediglich eine Epidermis konnte entfernt und das darunter liegende Blattinnere verzehrt werden. Dieses unvollständige Durchlöchern der Blattspreite tritt aber auch bei einigen größeren *Donacia*-Arten auf (Abb. 30 C). Viele Vertreter der Chrysomelinae tragen ihren Kopf tief eingesenkt im Prothorax. Diese Morphologie des Körpers erlaubt den Tieren ein Auf- und Abbewegen des Kopfes, jedoch keine Bewegung nach links und rechts. Durch diese Einschränkung ist das Blattrandfressen die einzige Ernährungsmöglichkeit (Bieńkowski, 2010).

7. Zusammenfassung

Peruphasma schultei, die Samtschrecke, ist ein endemisches Insekt aus den Regenwäldern Perus und wurde 2005 erstmals beschrieben. Es gehört zur Ordnung Phasmatodea, den Stab- und Gespenstschrecken, die hauptsächlich tropische und subtropische Vertreter stellt. Die meisten Phasmiden sind überdurchschnittlich große Insekten und ahmen in ihrem Erscheinungsbild häufig Blätter und Äste nach, weshalb man einige Vertreter als „Wandelnde Blätter“ oder „Wandelnde Äste“ bezeichnet. *Peruphasma schultei* besitzt beißend-kauende Mundwerkzeuge und ernährt sich in freier Natur von Blättern unbekannter Pfefferbäume (*Schinus* sp.) Im Labor eignet sich *Ligustrum vulgare* als Ersatznahrung. Die Samtschrecke durchläuft wahrscheinlich fünf Nymphstadien, bevor sie adult ist. Sie ist anspruchslos und leicht zu halten, was das Insekt zu einem hervorragenden Untersuchungstier für den Schulunterricht machen würde. Soweit uns bekannt ist, ist diese Arbeit die erste, welche Mandibeln und Beißspuren aller Entwicklungsstadien ein und derselben Insektenart untersucht. Sie klärt darüber auf, ob und wie sich diese Merkmale im Laufe des Lebens von *Peruphasma schultei* ändern. Im Labor wurden rund 60 weibliche Individuen, in etwa zehn pro Stadium, gehalten. Die Tiere wurden getrennt nach Entwicklungsstadium in Insektenboxen aufbewahrt und mit Ligusterblättern ernährt. Es wurden primär lebende, ersatzweise aber auch tote Tiere untersucht. Ligusterblätter mit Beißspuren aller Entwicklungsstadien wurden getrocknet und gepresst. Diese Arbeit bediente sich der Lichtmikroskopie, der Rasterelektronenmikroskopie und der Videobeobachtung.

Die Ergebnisse zeigen, dass die mittlere Länge der Mandibeln während der sechs Stadien von $0,84 (\pm 0,05)$ mm auf $2,01 (\pm 0,15)$ mm zunimmt. In absoluten Zahlen haben die adulten Insekten die größten Mandibeln aller sechs Stadien. Als Vergleichswert wurde die mittlere Körperlänge ermittelt, welche von $14 (\pm 2)$ mm auf $58 (\pm 4)$ mm anwächst. Setzt man Mandibellänge und Körperlänge in Relation, so haben die jüngeren Stadien größere Mandibeln als die älteren. Die relative Mandibellänge nimmt mit zunehmendem Alter also ab. *Peruphasma schultei* hat prognathe Mundwerkzeuge, was bedeutet, dass diese an der Kopfkapsel nach vorne ausgerichtet sind. Der Winkel der Prognathie wurde per Festlegung einer Mandibelachse zur Körperlängsachse berechnet und streut bei allen Stadien um 20° . Möglicherweise ist eine Tendenz der Winkelabnahme mit zunehmendem Alter der Samtschrecke zu erkennen. Dies würde bedeuten, dass die Mandibeln bei den jüngeren Tieren deutlicher nach vorne ausgerichtet sind als bei den älteren Individuen. Ferner wurde der Überlappungszustand von linker und rechter Mandibel erforscht. Die Individuen aller Stadien wiesen dasselbe Erscheinungsbild auf, nämlich, dass die linke Mandibel die rechte Mandibel überlappt. Die Spitze der linken Mandibel ragt also über

die Spitze der rechten Mandibel. Die grundsätzliche Morphologie der Mandibeln bleibt bei allen Entwicklungsstadien gleich, jedoch ist eine Größenzunahme der Mandibeln mit fortschreitendem Alter des Insekts auszumachen. Bezüglich der Schneidekante liegt eine Asymmetrie von linker und rechter Mandibel vor. Die linke Mandibel hat in Summe sechs Zähne und unterscheidet sich ventral und dorsal. Ventral befindet sich eine lange, glatte Schneidekante, an deren posterioren Ende ein Zahn ist. An der anterioren Spitze befinden sich zwei Zähne nahe beieinander. Dorsal trägt die linke Mandibel drei Zähne. Der sich am weitesten posterior befindliche Zahn wird im Lauf der Entwicklung von *Peruphasma schultei* deutlich breiter, was die einzige morphologische Veränderung der Mandibeln darstellt. Die rechte Mandibel hat gesamt nur fünf Zähne und ist ventral und dorsal fast gleich aufgebaut. Auf beiden Seiten befinden sich je zwei Zähne. An der anterioren Spitze befindet sich ein Zahn. Beide Mandibeln tragen am dorsalen Ende der Schneidekante eine Ansammlung von Borsten.

Peruphasma schultei beginnt ein Blatt von *Ligustrum vulgare* vom Blattrand her zu essen. Das Blatt befindet sich vertikal zum Kopf der Samtschrecke. Das Tier beugt Kopf und Körper während des Fressvorgangs entlang des Blattrands auf und ab. Gefressen wird jedoch nur, wenn sich das Tier von oben nach unten beugt. Ist es am unteren Blattrand angekommen, tastet es sich wieder nach oben und beginnt dort von Neuem das Blatt nach unten abzunagen. Dadurch entstehen bogenförmige Fressmuster, die von Mal zu Mal größer werden. Die Mundwerkzeuge übernehmen unterschiedliche Aufgaben, wobei die Mandibeln die eigentliche Beißarbeit verrichten. Die Länge der Fressmuster beträgt zwischen 20 und 57 % der Blattlänge. Es ist kein eindeutiger Zuwachs der Fressmusterlänge von Stadium S1 bis S6 erkennbar. Mit einigen Ausnahmen ist jedoch eine Längenzunahme tendenziell auszumachen. Was die Fressmusterlänge beeinflusst, ist nicht bekannt. Auch bei den Beißspuren ist kein kontinuierlicher Anstieg der Größe zu verzeichnen. Die Stadien S1 und S2 haben Beißspuren mit etwa 0,5 mm Länge. Die übrigen Stadien S3 bis S6 rangieren bei rund 0,8 bis 0,9 mm Länge. Zwischen den Stadien S2 und S3 gibt es somit einen sprunghaften Anstieg der Bissweite. Das Ergebnis zweier Niveaus an Bissweiten ist überraschend, da es nicht mit der kontinuierlich zunehmenden Mandibellänge der Stadien korreliert.

Da diese Arbeit unseres Wissens die erste ist, welche Mandibeln und Beißspuren der Entwicklungsstadien einer Insektenart vergleicht, gibt es kein direktes Vergleichsmaterial. Gegenüberstellungen konnten lediglich mit Mandibeln adulter Insekten angestellt werden. Wenig überraschend nehmen die morphologischen Unterschiede zu, je weiter man sich verwandtschaftlich von der Samtschrecke entfernt. Die nahe verwandten Phasmiden *Peruphasma marmoratum*,

Phyllium siccifolium und *Hermarchus leytenis* zeigen einen ähnlichen Mandibelbauplan, wobei die Schneidekante der Letztgenannten bereits grobe Unterschiede zu *Peruphasma schultei* aufweist. Phylogenetisch folgen als nächstes Blattodea, Mantodea und Orthoptera, deren Mandibeln nur mehr gröbere Gemeinsamkeiten zu jenen der Samtschrecke haben. Die Mandibeln der untersuchten Coleoptera beruhen auf einer gänzlich anderen Morphologie, jene der Raupen der Lepidoptera sind wieder etwas ähnlicher zu den Mandibeln von *Peruphasma schultei*.

Der Fressvorgang von einigen Arten der Orthoptera ist dem der Samtschrecke ähnlich. Gemeinsam ist den beiden Taxa die vertikale Stellung des Laubblatts zum Kopf, das Fressen des Blattrands, die Beißrichtung von oben nach unten sowie die Entstehung der Fressmuster. Bei den Coleoptera wurden zwei unterschiedliche Fressvorgänge eruiert. Ersterer ist wie bei *Peruphasma schultei* das Fressen des Blattrandes, zweiterer das Nagen von Löchern direkt in die Blattoberfläche.

Die Untersuchung der Mandibeln von Entwicklungsstadien anderen Insektenarten könnte helfen, die große Lücke in diesem Forschungsfeld zu verringern und aufschlussreiches Vergleichsmaterial zu liefern. Die eingehende Analyse der Fraßspuren von herbivoren Insekten könnte aus ökologischen und landwirtschaftlichen Gründen von Bedeutung sein, um das Auftreten von Arten anhand der hinterlassenen Fraßspuren zu identifizieren.

8. Literaturverzeichnis

- Abbott, J. C., & Abbott, K. (2023). Insects of North America. Princeton University Press *Princeton Field Guides*, 157, 600.
- Baker, E. (2015). The worldwide status of phasmids (Insecta: Phasmida) as pests of agriculture and forestry, with a generalised theory of phasmid outbreaks. *Agriculture & Food Security*, 4(1), 1–19.
- Barcebal, G. M., Coronel, K. H. I., Torres, M. A. J., & Demayo, C. G. (2015). Variability in the shape of the mandibles of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) from selected places in Mindanao, Philippines. *Advances in Environmental Biology*, 9(19), 123–126.
- Beccaloni, G. (2007). Blattodea Species File. <http://blattodea.speciesfile.org/HomePage.aspx> (28.06.2024).
- Bernays, E. A., & Janzen, D. H. (1988). Saturniid and Sphingid Caterpillars. Two Ways to Eat Leaves. *Ecology*, 69(4), 1153–1160.
- Bieńkowski, A. (2010). Feeding behavior of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). *Entomological Review*, 90, 1–10.
- Bradler, S., & Buckley, T. R. (2018). Biodiversity of Phasmatodea. *Insect biodiversity: science and society* 2.1, 280–313.
- Cigliano, M. M., Braun, H., Eades, D. C., & Otte, D. (2024). Orthoptera Species File. <http://orthoptera.archive.speciesfile.org/HomePage/Orthoptera/HomePage.aspx> (28.06.2024).
- Cliquennois, N., & Bradler, S. (2022). Phasmatodea, Stick and Leaf Insects. In S. M. Goodman (Hrsg.), *The new natural history of Madagascar*, Princeton University Press, Princeton/Oxford 57, 2246, 1189–1244).
- Conle, O., & Hennemann, F. (2005). Studies on neotropical Phasmatodea I: A remarkable new species of *Peruphasma* Conle & Hennemann, 2002 from Northern Peru (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae). *Zootaxa*, 1068, 59–68.
- Dossey, A. T., Walse, S. S., Rocca, J. R., & Edison, A. S. (2006). Single-Insect NMR: A New Tool To Probe Chemical Biodiversity. *ACS Chemical Biology*, 1(8), 511–514.
- Friedemann, K., Wipfler, B., Bradler, S., & Beutel, R. G. (2012). On the head morphology of Phyllium and the phylogenetic relationships of Phasmatodea (Insecta). *Acta Zoologica*, 93(2), 184–199.
- Gangwere, S. K. (1966). Relationships between the Mandibles, Feeding Behavior, and Damage Inflicted on Plants by the Feeding of Certain Acridids (Orthoptera). *The Great Lakes Entomologist*, Vol. 1(1), 13–16.
- Gottardo, M., & Valotto, D. (2014). External macro- and micromorphology of the male of the stick insect *Hermarchus leytensis* (Insecta: Phasmatodea) with phylogenetic considerations. *Comptes Rendus. Biologies*, 337(4), 258–268.
- Hébert, C., & Dubuc, Y. (2018). Sexual Dimorphism in the Mandible Shape of *Neospondylis upiformis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Advances in Entomology*, 6(04), 226–234.
- Ingerson-Mahar, J. M. (2014). Relating diet and morphology of the head, mandibles and proventriculus in adult carabid beetles. Dissertation, The State University of New Jersey, School of Graduate Studies.
- Khokhar, J. A., & Soomro, N. M. (2009). A Comparative Study of Structural Adaptations of Mouthparts in Mantodea From Sindh. *Pakistan Journal of Zoology*, 41(1), 21–27.

- Krenn, H. W. (2019). Form and Function of Insect Mouthparts. In H. W. Krenn (Hrsg.), Insect mouthparts. Form, function, development and performance. *Zoological Monograph* 5, 683, Springer Nature Switzerland AG, 9–46.
- Kuřavová, K., Hajduková, L., & Kočárek, P. (2014). Age-related mandible abrasion in the groundhopper *Tetrix tenuicornis* (Tetrigidae, Orthoptera). *Arthropod Structure & Development*, 43(3), 187–192.
- Liu, C. T., & Tong, X. (2023). Functional morphology of the mouthparts of longhorn beetle adult *Psacotha hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae) and sensilla comparisons between the sexes. *Arthropod Structure & Development*, 77, 1–11.
- Maurer, D. L., Kohl, T., & Gebhardt, M. J. (2017). Cuticular microstructures turn specular black into matt black in a stick insect. *Arthropod Structure & Development*, 46(2), 147–155.
- McLeod, M. P., Dossey, A. T., & Ahmed, M. K. (2007). Application of attenuated total reflection infrared spectroscopy in the study of *Peruphasma schultei* defensive secretion. *Journal of Spectroscopy*, 21(3), 169–176.
- Meghana, A., D'souza, A., Shakunthala, V., & H, C. (2022). Mandibles of twenty species of short horned grasshoppers (Orthoptera: Caelifera) have variations among different species. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 10(4), 140–150.
- Murányi, D. (2007). *Peruphasma marmoratum*, a remarkable new species of high montane Phasmatodea (Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae) from the Venezuelan Andes. *Zootaxa*, 1398, 57–67.
- Paululat, A., & Heinisch, J. J. (Hrsg.) (2019). Campbell Biologie (11., aktualisierte). Pearson Deutschland GmbH, Hallbergmoos, 1764.
- Robinson, W. H. (2005). Urban Insects and Arachnids. Handbook of Urban Entomology. Cambridge University Press, Cambridge, 472.
- Schaefer, M. (2018). Brohmer. Fauna von Deutschland. Ein Bestimmungsbuch unserer heimischen Tierwelt (25., durchgesehene Auflage), Quelle & Meyer Verlag, Wiebelsheim, 765.
- Strauß, J. (2023). The neuronal innervation pattern of the subgenual organ complex in *Peruphasma schultei* (Insecta: Phasmatodea), *Arthropod Structure & Development*, 74, 1–7.
- Wipfler, B., Letsch, H., Frandsen, P. B. et al. (2019). Evolutionary history of Polyneoptera and its implications for our understanding of early winged insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(8), 3024–3029.
- Wipfler, B., Triesch, F., Evangelista, D., & Weihmann, T. (2022). Morphological, functional, and phylogenetic aspects of the head capsule of the cockroach *Ergaula capucina* (Insecta/Blattodea). *PeerJ*, 1–43.

9. Abbildungsverzeichnis

Alle nicht aufgelisteten Abbildungen stammen vom Autor selbst.

Abb. 1: (A) (Wipfler et al., 2019), (B) [www.wikipedia.org](https://de.wikipedia.org/wiki/Gespenstschrecken), <https://de.wikipedia.org/wiki/Gespenstschrecken> (30.06.2024).

Abb. 2: (Murányi, 2007)

Abb. 4: (II) (Friedemann et al., 2012)

Abb. 17: (Murányi, 2007)

Abb. 18: (A) (Friedemann et al., 2012), (B) Chang, K. (2015). *Phyllium Siccifolium*. Koh Chang Nature. <https://www.kohchangnature.com/koh-chang-animals/koh-chang-invertebrates/koh-chang-insects/phyllium-siccifolium/> (28.06.2024).

Abb. 19: (Gottardo & Vallotto, 2014)

Abb. 20: (A) Reebig, F. (o. D.). *Ergaula capucina*. Insektenliebe.com. <https://insektenliebe.com/de/produkt/ergaula-capucina/> (28.06.2024), (B) (Wipfler et al., 2022)

Abb. 21: (1) (Khokhar & Soomro, 2009), (2) Friedrich, M. (2008). [Arthropodafotos.de](https://arthropodafotos.de/dbsp.php?lang=deu&sc=1&ta=t_87_mant_0_empus&sci=Blepharopsis&scisp=mendica). https://arthropodafotos.de/dbsp.php?lang=deu&sc=1&ta=t_87_mant_0_empus&sci=Blepharopsis&scisp=mendica (28.06.2024), (3) [wikipedia.org](https://de.wikipedia.org/wiki/Europ%C3%A4ische_Gottesanbeterin), https://de.wikipedia.org/wiki/Europ%C3%A4ische_Gottesanbeterin (28.06.2024).

Abb. 22: (A) (Kuřavová et al., 2014), (B) Loboda, B. (2008). Ukrainian Biodiversity Information Network. https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=13450 (28.06.2024).

Abb. 23: (A) (Ingerson-Mahar, 2014), (B) Wyszomirski, M. (2014, November 5). Insektarium. [Insektarium.net](https://insektarium.net/coleoptera-2/carabidae-biegaczowate/zabrus-tenebrioides-lokas-garbatek/). <https://insektarium.net/coleoptera-2/carabidae-biegaczowate/zabrus-tenebrioides-lokas-garbatek/> (28.06.2024), (C) iNaturalist.org, <https://www.inaturalist.org/taxa/157760-Harpalus-caliginosus> (28.06.2024), (D) Miller, R. (2024). *Geopinus incrassatus* (Dejean, 1829). GBIF | Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org/occurrence/4599907307> (28.06.2024), (E) Ausubel, S. (2018, August 5). *Stenolophus lineola* [Iowa State University]. [bugguide.net](https://bugguide.net/node/view/1570769). <https://bugguide.net/node/view/1570769> (28.06.2024).

Abb. 24: (Hébert & Dubuc, 2018)

Abb. 25: (A) Maspero, M. (o. D.). *Psacotha hilaris*. EPPO Global Database. <https://gd.eppo.int/taxon/PSACHI/photos> (28.06.2024), (B) (Liu & Tong, 2023).

Abb. 26: (Bernays & Janzen, 1988), (B) Habitus: Roland, W.-A. (2006, Oktober 22). *Cocytius duponchel* (Poey, 1832). Lepiforum e.V. https://lepiforum.org/wiki/page/Cocytius_duponchel#Lebendfotos-Raupe (28.06.2024), (G) Habitus: Vogel, H. (2021). *Othorene purpurascens* (Schaus, 1905). Lepiforum e.V. https://lepiforum.org/wiki/page/Othorene_purpurascens#Lebendfotos-Raupe (28.06.2024).

Abb. 27: (Kuřavová et al., 2014)

Abb. 28: (Gangwere, 1966)

Abb. 29: (Bieńkowski, 2010)

Abb. 30: (Bieńkowski, 2010)

10. Anhang



Abb. I Linke Mandibeln der Stadien S1-S6 in Leserichtung, mesiale Ansicht, Maßstäbe: S1 und S2 = 100 µm, S3 und S4 = 200 µm, S5 und S6 = 500 µm.

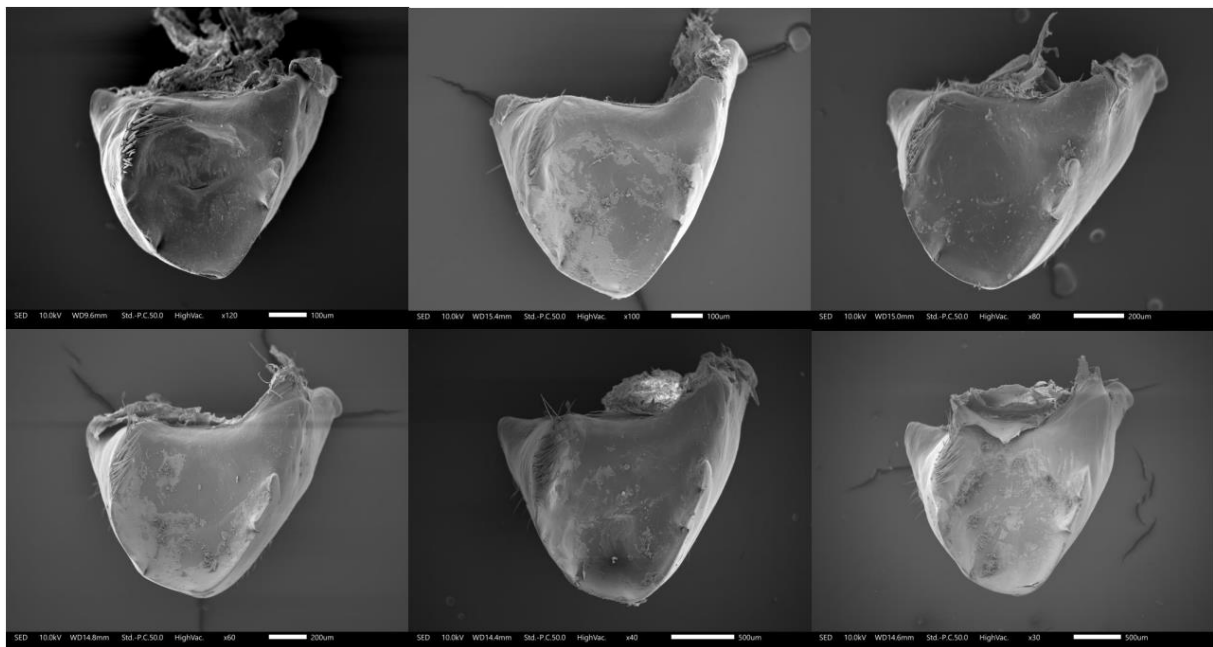


Abb. II Rechte Mandibeln der Stadien S1-S6 in Leserichtung, mesiale Ansicht, Maßstäbe: S1 und S2 = 100 µm, S3 und S4 = 200 µm, S5 und S6 = 500 µm.

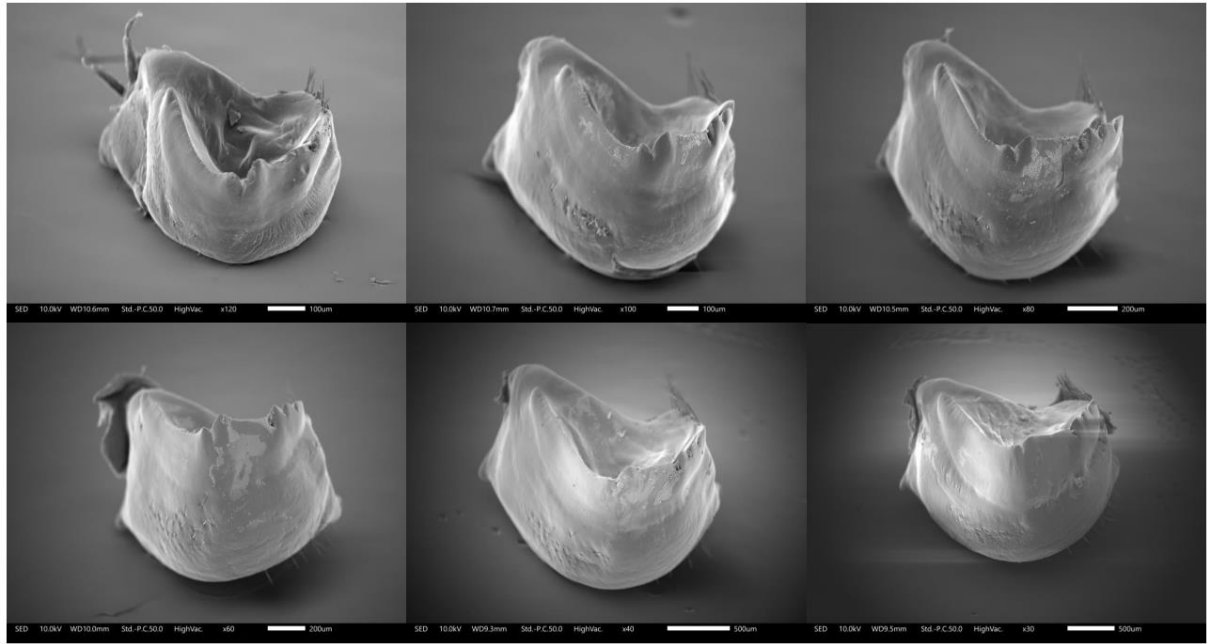


Abb. III Linke Mandibeln der Stadien S1-S6 in Leserichtung, anteriore Ansicht, Maßstäbe: S1 und S2 = 100 µm, S3 und S4 = 200 µm, S5 und S6 = 500 µm.

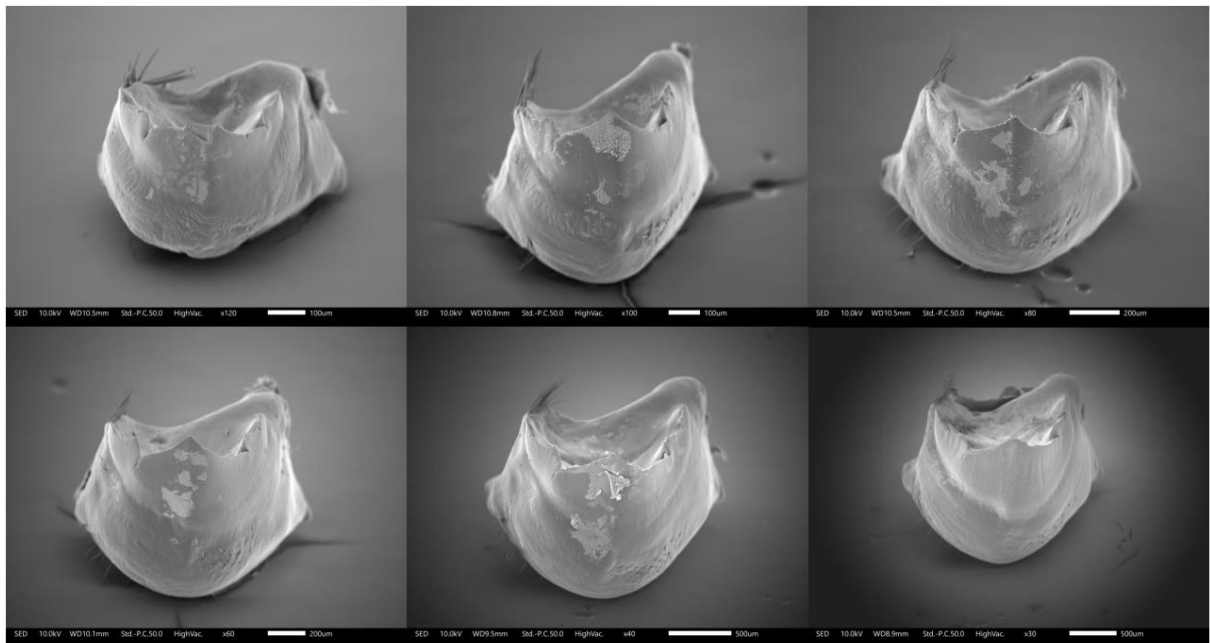


Abb. IV Rechte Mandibeln der Stadien S1-S6 in Leserichtung, anteriore Ansicht, Maßstäbe: S1 und S2 = 100 µm, S3 und S4 = 200 µm, S5 und S6 = 500 µm.

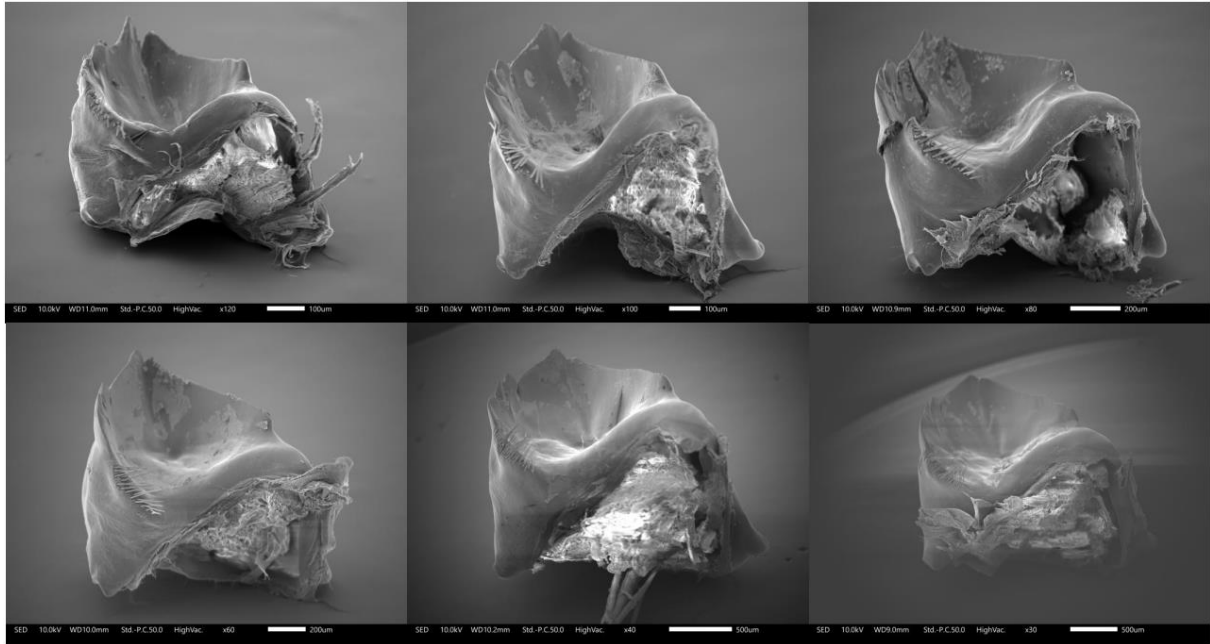


Abb. V Linke Mandibeln der Stadien S1-S6 in Leserichtung, posteriore Ansicht, Maßstäbe: S1 und S2 = 100 µm, S3 und S4 = 200 µm, S5 und S6 = 500 µm.

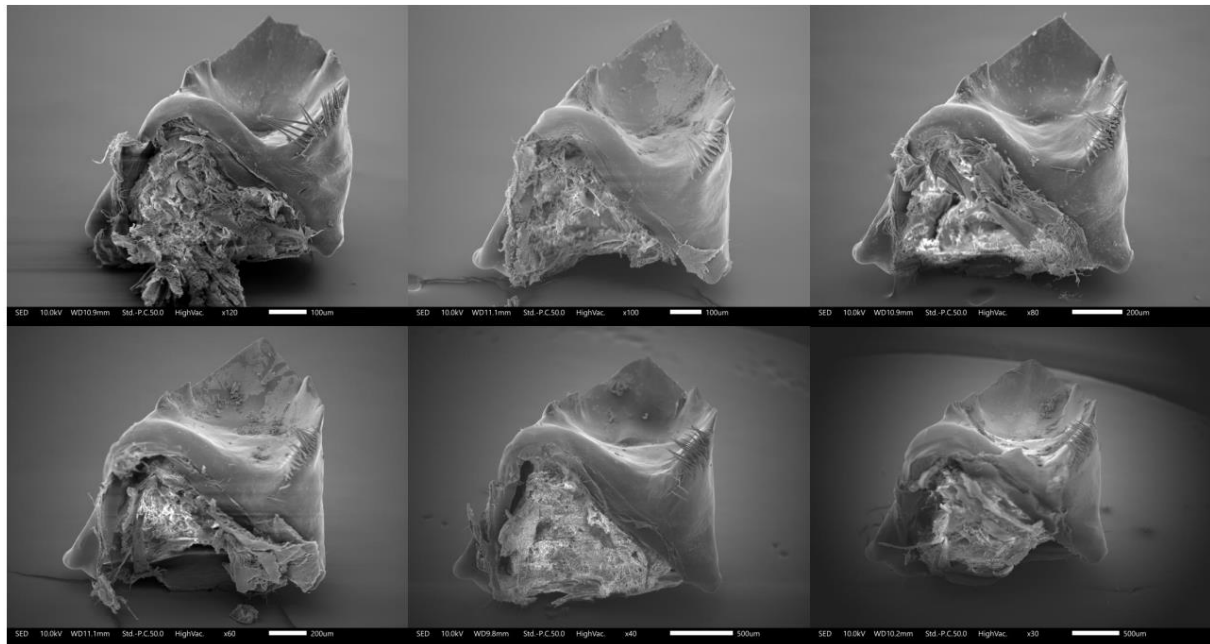


Abb. VI Rechte Mandibeln der Stadien S1-S6 in Leserichtung, posteriore Ansicht, Maßstäbe: S1 und S2 = 100 µm, S3 und S4 = 200 µm, S5 und S6 = 500 µm.

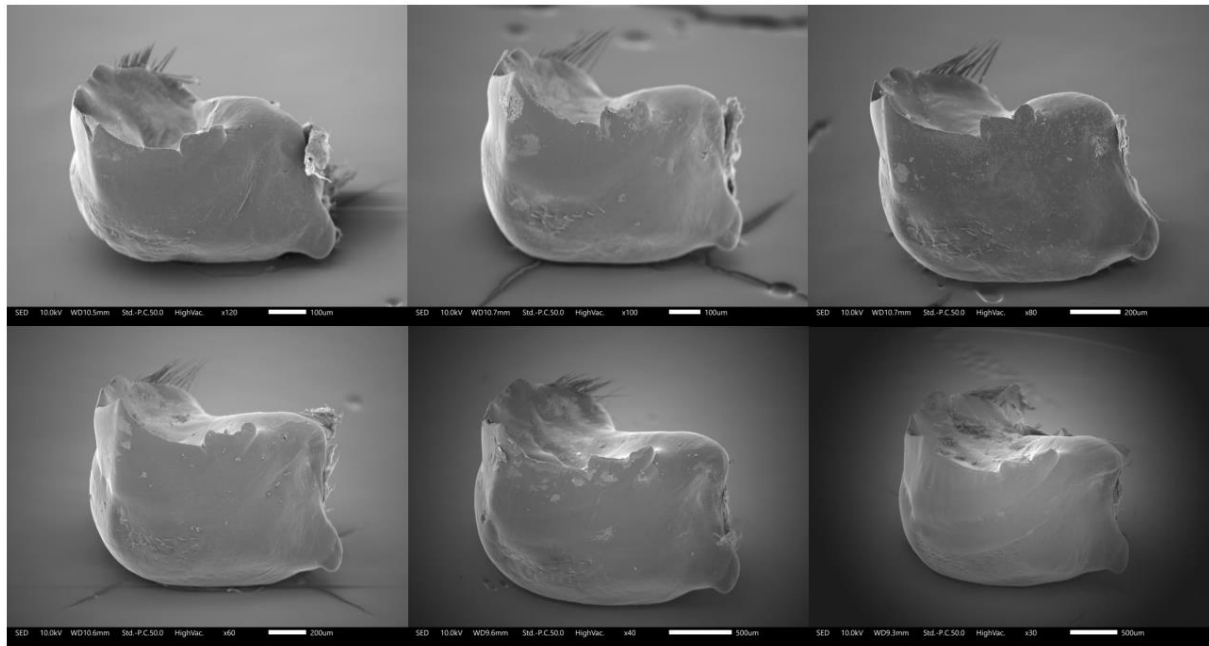


Abb. VII Rechte Mandibeln der Stadien S1-S6 in Leserichtung, ventrale Ansicht, Maßstäbe: S1 und S2 = 100 µm, S3 und S4 = 200 µm, S5 und S6 = 500 µm.

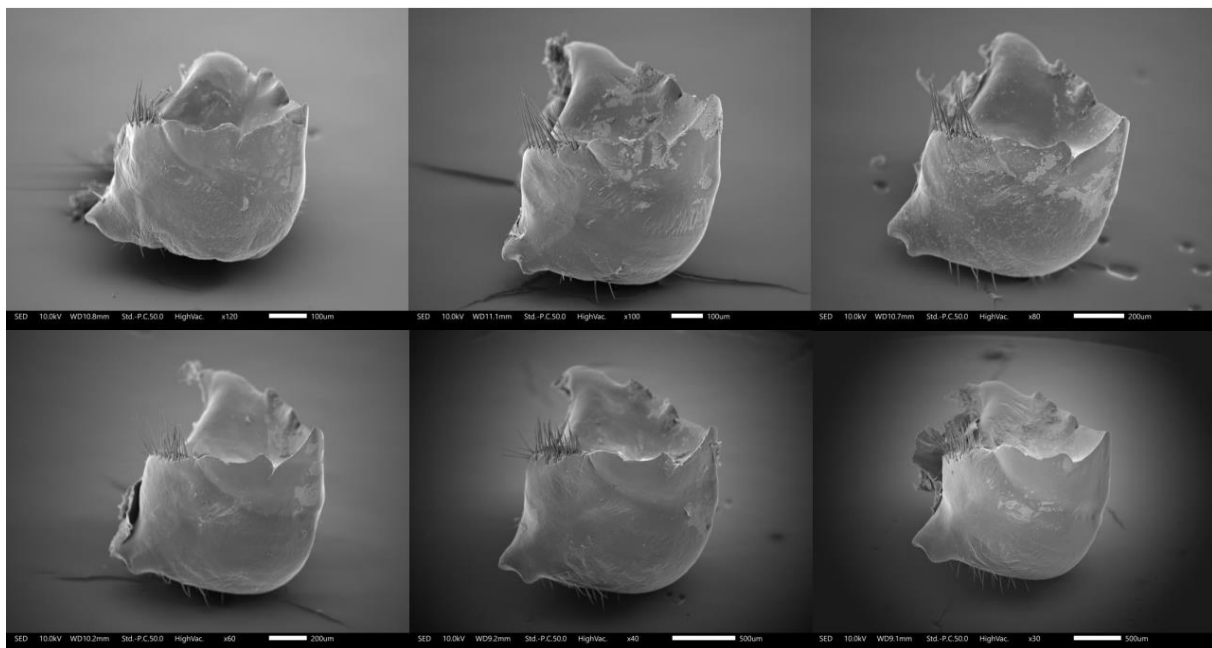


Abb. VIII Rechte Mandibeln der Stadien S1-S6 in Leserichtung, dorsale Ansicht, Maßstäbe: S1 und S2 = 100 µm, S3 und S4 = 200 µm, S5 und S6 = 500 µm.

11. Abstract (DE)

Diese Arbeit untersuchte die beißend-kauenden Mundwerkzeuge sowie das Fressverhalten von *Peruphasma schultei* CONLE & HENNEMANN, 2005 (Phasmatodea), einer herbivoren, neotropischen Gespenstschreckenart. Der Fokus lag auf dem Vergleich von Größe und Morphologie der Mandibeln bei den unterschiedlichen Entwicklungsstadien. Zusätzlich wurden die Fraßspuren an Blättern aller fünf Nymphstadien und der Adulten analysiert und verglichen. Ungefähr 60 Individuen von *Peruphasma schultei*, rund zehn pro Stadium, wurden getrennt nach Entwicklungsstadium in Insektenboxen gehalten. Die Insekten wurden mit Blättern von *Ligustrum vulgare* ernährt und bei hoher Luftfeuchtigkeit und Zimmertemperatur im Labor gehalten. Für die morphologischen und biometrischen Untersuchungen wurden Lichtmikroskopie und Rasterelektronenmikroskopie verwendet. Die Fraßspuren der verschiedenen Stadien wurden an gepressten, getrockneten Blättern untersucht. Das Fressverhalten wurde mit dem Handy gefilmt.

Die Ergebnisse zeigen eine Größenzunahme der Mandibeln von Stadium zu Stadium. Die Morphologie der Mandibeln bleibt nahezu unverändert. Bei allen untersuchten Individuen überlappt die linke Mandibel die rechte Mandibel. Die Prognathie der Mandibeln ist bei den frühen Stadien deutlicher ausgeprägt als bei den späteren Stadien. Bei der Nahrungsaufnahme wird das Laubblatt vertikal zum Kopf zwischen den Mundwerkzeugen gehalten. Die Fressbewegung ist von dorsal nach ventral. Am Ende einer Fressbewegung wird der Kopf rasch gehoben und die nächste Fressbewegung startet erneut dorsal. Dabei stehen die Maxillar- und Labialpalpen stets mit dem Laubblatt in Kontakt. Die Fraßspuren werden von Stadium zu Stadium länger, die Form bleibt jedoch bei allen Stadien gleich.

Diese Arbeit bietet erstmals einen Vergleich der Mandibeln und Fraßspuren aller Stadien eines herbivoren Insekts. Die Morphologie der Mandibeln und die Fraßspuren von *Peruphasma schultei* wurden mit anderen Arten der Phasmatodea und weiteren herbivoren, omnivoren und karnivoren Polyneoptera sowie Käfern und Raupen verglichen.