

SPIXIANA	Supplement 14	17–24	München, 15. Juli 1988	ISSN 0177–7424
----------	---------------	-------	------------------------	----------------

# Die weiblichen Gonodukte in normalen und parasitierten *Chironomus Imagines*\*

(Diptera, Chironomidae)

Von Wolfgang Wülker und Iris Herrmann

## Abstract

The histological and functional differences of the four sections of female *Chironomus* gonoducts are characterized by light- and ultramicroscopical techniques. The foremost part of the oviductus communis with its high (possibly glandular) epithelium may produce secretions with importance for egg transport or sperm activation. The second broad part with flat epithelium is able to store eggs after deliberation from the ovary. The third part, characterized by a muscular valve, restricts the egg passage to only one egg at a time. The genital chamber (vagina) is responsible for guiding the penis to the „Spermathekenmündungsplatte“, insemination of ripe eggs, addition of mucus from the gluten gland and extrusion of the inseminated eggs. With regard to these functions, the actions of the „Spermathekenmündungsplatte“, the attached coxosternapodemes and their musculature, and the processes protruding into the genital chamber from the lateral and ventral sides are discussed. Effects of mermithid worms (Nematoda) on *Chironomus* gonoducts are variable. Nevertheless, as a rule, the parasitogenic deficiencies begin from the oral components (oviduct, spermathecae). The „Spermathekenmündungsplatten“ are often misshaped and restricted to the caudal part. In consequence, the coxosternapodemes have a rigid median connection and can not be moved in the normal way. Histologically, inhibition of development (e. g. oviduct), excess growth (e. g. intima) and disintegration (e. g. musculature) can be observed. Thus, the sterility of parasitized females is not only a matter of undeveloped ovaries, but also of the incompleteness, aberrant histological structure and functional incompetence of the gonoducts.

## Einleitung

Die Änderung des Geschlechtsapparates von *Chironomus* durch parasitäre Mermithiden (Nematoda) ist lange bekannt (REMPER 1940, WÜLKER 1961, REMPEL et al. 1962). Die weiblichen Imagines werden „kastriert“, d. h. ihre Gonaden werden gar nicht ausgebildet (REMPER 1940) oder erreichen nur etwa  $\frac{1}{300}$  der normalen Größe und enthalten unentwickelte oder degenerierende Keimzellen (WÜLKER 1961; 1971). Das 8. Abdominalsternit, in dem die weiblichen Gonodukte ausmünden, verliert im parasitierten ♀ mehr oder minder die typischen Strukturen (z. B. geteiltes Borstenfeld, Subgenitalbucht, Notum, Öffnungen der Gonodukte) und wird damit scheibenartig wie beim ♂ (WÜLKER 1961, GÖTZ 1964); die zugehörige Genitalimaginalscheibe des 8. Segmentes der Larve ist dementsprechend unvollständig (WÜLKER 1975).

Über die innen liegenden sekundären Geschlechtsmerkmale ist weniger bekannt. Die aus dem 9. Abdominalsegment des ♀ hervorgehende Schleimdrüse fehlt der parasitierten weiblichen Imago

\* Der größte Teil der Untersuchungen wurde vom Erstautor bei der 64. Jahrestagung der Central States (Kansas) Entomological Society in Lincoln/Nebraska April 1985 vorgetragen.

oder ist winzig ( $1/1000$  der normalen Größe, GÖTZ 1964), ihre Anlage ist bei parasitierten Larven nur in Form eines ziemlich ungeordneten Zellhaufens vorhanden (WÜLKER 1961, 1975, 1976). Spermatheken, die aus der Genitalimaginalscheibe des 8. Segmentes hervorgehen, fehlen im parasitierten Tier (REMPEL 1940, WÜLKER 1961, 1978, GÖTZ 1964). Von den Geschlechtsausführgängen sagt WÜLKER (1961), daß sie meist nur in Andeutungen vorhanden sind, „die aber nur kurz verfolgt werden können und beim weiblichen Intersex keine Verbindung zum rudimentären Ovar haben“. Nach boraxkarmingefärbten Totalpräparaten sind sie auf eine Zellmasse am Hinterrand des 8. Segmentes der Imago beschränkt (WÜLKER 1978), einige zugehörige Muskeln (M. dilatator vaginae, M. dil. oviducti) können identifiziert werden, sind aber unvollständig. Histologische und funktionelle Betrachtungen sind bei normalen Imagines selten (z. B. WENSLER & REMPEL 1962, Photographien in SAETHER 1977), für parasitierte fehlen sie völlig.

Wir haben bei histologischen Untersuchungen an *C. anthracinus* Zett und *C. riparius* K. gefunden, daß schon die Gonodukte normaler weiblicher Imagines unbekannte Strukturen bieten, die der morphologischen und funktionellen Betrachtung wert sind. Bei Parasitierung von *C. anthracinus* durch *Limnomermis anthracini* Kaiser, Wülker & Skofitch 1987 wollten wir feststellen, welche der Gonoduktabschnitte und Strukturen im parasitierten ♀ zumindest fragmentarisch gebildet werden, ob sie typische oder aberrante Form haben, und wie weit die Gonodukte noch zu ihrer normalen Funktion geeignet erscheinen.

### Material und Methoden

Es wurde hauptsächlich an Imagines von *Chironomus anthracinus* Zett. aus Freilandfängen vom Schluchsee/Hochschwarzwald (930 m über NN) gearbeitet. Zur Ergänzung ist der leicht im Labor züchtbare *C. riparius* K. herangezogen worden. Beide Arten unterscheiden sich in den hier betrachteten Strukturen nur unwesentlich.

Zur Analyse des zellulären Aufbaus bestimmter Strukturen eignet sich alk. Boraxkarminfärbung nach Fixierung in Carnoy (ROMEIS 1968). Selektive Darstellung der chitinierten Teile mit der üblichen KOH-Behandlung (10%). Die mazerierten und gründlich gewässerten Hinterenden können dann zur Untersuchung bestimmter Teile (z. B. Spermathekenmündungsplatte) mit Mikronadeln präpariert und für rasterelektronenmikroskopische Darstellung vorbereitet werden. Dazu werden die Objekte in üblicher Weise in Acetonstufen entwässert, critical point-getrocknet (Balzers Union, CPD 020) und mit Gold beschichtet. Betrachtung in einem Nanolab 7 ZEISS. Die histologischen Schnittserien sind nach Fixierung der Objekte in Glutaraldehyd (6%) in Cacodylatpuffer, Nachfixierung in 1% OsO<sub>4</sub>, Entwässerung über Alkohol/Propylenoxid und Einbettung in Epon mit 1 µm Dicke auf einem Reichert Om U2 Ultramikrotom geschnitten und mit Toluidinblau gefärbt. Lebendbeobachtungen der Imagines nach leichter Betäubung mit Äther. In der Terminologie der beobachteten Strukturen folgen wir SAETHER 1980.

### Ergebnisse und Diskussion

#### Gonodukte normaler Imagines

Am caudalen Ende der beiden Ovarien findet sich in Querschnittserien unreifer ♀♀ der zunächst zweigeteilte, dann einheitliche Zellpfropf, der den Eiern den Eintritt ins Ovar versperrt (vgl. WENSLER & REMPEL 1962, Fig. 45). Es gibt, wie schon ABUL NASR (1950) festgestellt hat, keine paarigen lateralen Ovidukte. Vielmehr beginnt das Lumen des Ovidukts (ode) gleich unpaar und ist von voluminösen Zellen (Abb. 2a) umgeben. Dieser Anfang des ersten Oviduktabschnittes liegt noch im 7. Abdominalsegment und ist durch das große Ganglion (g), in das dasjenige des 8. Segmentes eingeschmolzen ist, von der Ventralwand des Segmentes getrennt. Es gibt Hinweise auf drüsige Zellkomplexe und sekretorische Funktion in diesem Abschnitt, was in Übereinstimmung mit dem Vorhandensein von Drüsen im Ovidukt bei Culiciden (CLEMENS 1963) und der Produktion von Gleitsekreten oder Sekreten zur Spermienaktivierung bei anderen Dipteren (z. B. *Drosophila*, Übersicht SANDER 1985) stünde.

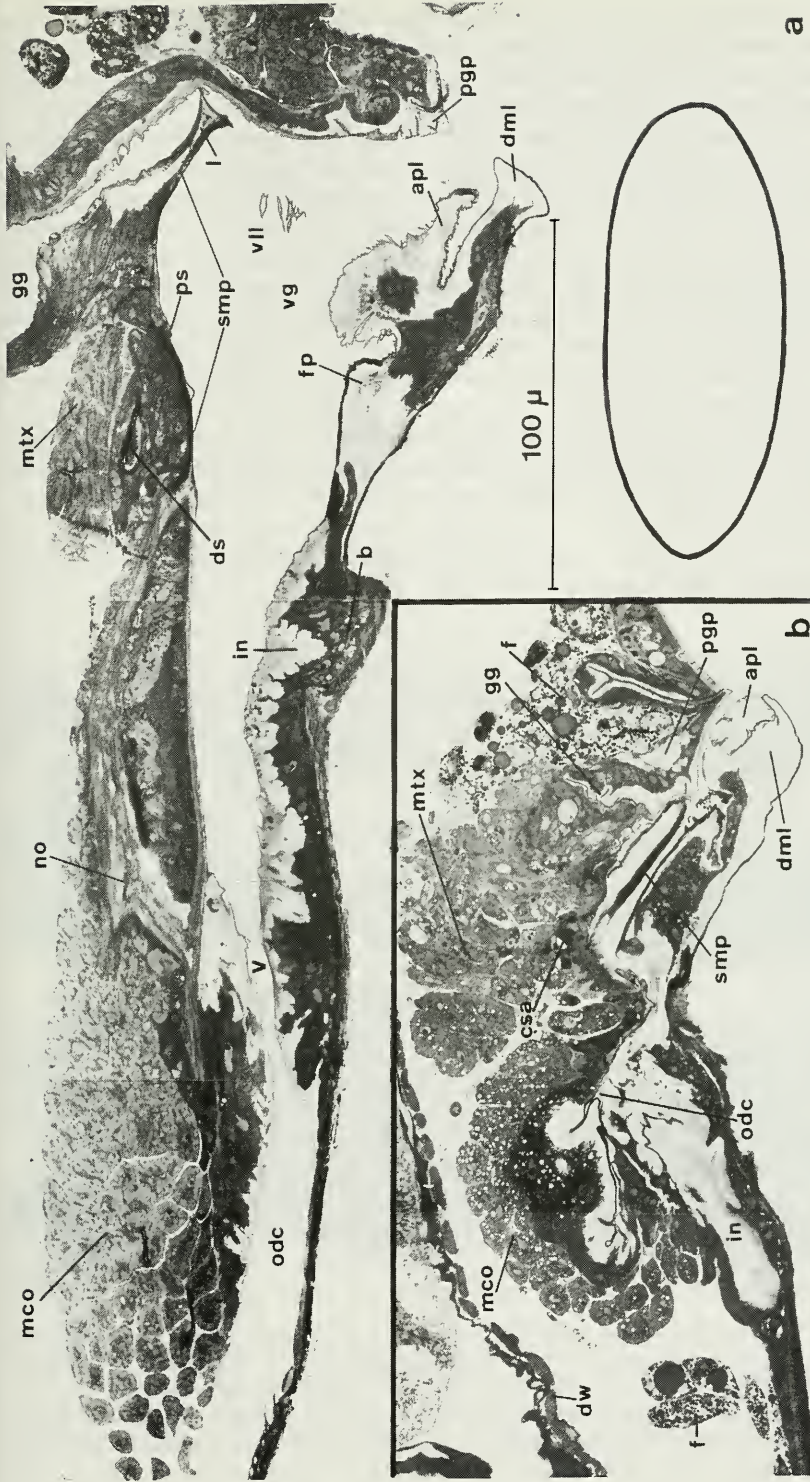


Abb. 1: Parasagittale Längsschnitte durch die weiblichen Gonodukte. a) *Chironomus riparius*, normal. Rechts unten Dimension eines Eies vor der Ablage. b) *C. anthracinus*, parasitiert. Gleiche Vergrößerung wie in a)!

apl = Apodemlobus (Gonapophyse VIII), b = Bogen (Vorderrand d. Subgenitalbucht), dml = Dorsomesallobus, ds = Dorsomesallobus, dw = Darmwand, f = Fettkörper, fp = fingerförmige Fortsätze (finger-like processes), gg = Schleimdrüse (gluten gland), in = Chitintutima, i = Labien, mco = Musculus constrictor oviducti, mtx = M. transversus des Coxosternapodems, no = Notum, odc = Oviductus communis, pgg = Postgenitalplatte, ps = Spermathekenöffnung, smp = Spermathekenmündungsplatte, v = Venail des odc, vg = Vagina, vll = Ventrolaterallobus.



Der zweite Oviduktabschnitt (nicht abgebildet) ist kurz und besteht aus flachen Zellen, die ein ebenfalls sehr flaches Lumen zwischen sich haben und der Außencuticula unmittelbar benachbart sind. Auf rasterelektronenmikroskopischen (REM) Präparationen ist dieser Abschnitt oft auf- oder abgerissen und hinterläßt auf der Cuticula einen etwa rhombenförmigen Abdruck von beträchtlicher Breite (ca. 120  $\mu\text{m}$ ). Vermutlich werden in diesem Abschnitt im reifen Weibchen die aus dem Ovar ausgetretenen Eier gespeichert. Unmittelbar dorsal von ihm liegen die Spermatheken.

Der dritte Oviduktabschnitt (Abb. 1a, 2b) ist durch Vorhandensein der voluminösen Ovidukt-muskulatur (*M. constrictor oviducti*, mco, *M. dilatator oviducti*, mdo) gekennzeichnet, die an einem im Querschnitt T-förmigen Apodem, dem Notum (no, Gabelapodem), ansetzen. Zunehmende Mächtigkeit des Epithels läßt eine Art Ventil (v) entstehen (Abb. 1a), das den Durchtritt einzelner Eier reguliert. Lebendbeobachtungen am narkotisierten Tier machen diese Einzelabgabe von Eiern unmittelbar deutlich. Da der *M. constrictor oviducti* schräg am Notum ansetzt (WENSLER & REMPEL 1962, MORISCH & WÜLKER 1987), wird bei seiner Kontraktion nicht nur der Ovidukt verengt, sondern gleichzeitig das Ei nach hinten gezogen.

Als Vagina (vg, Genitalkammer, Abb. 1a) kann schließlich derjenige Oviduktabschnitt bezeichnet werden, in dem sich die Übertragung des Samens in die Spermathek (evtl. mit Hilfe einer Spermato-phore, NIELSEN 1959, SAETHER 1977), die Besamung der reifen Eier sowie ihre Versorgung mit Schleim und ihre Austreibung abspielt.

Die dorsale Wand der Vagina beginnt mit der Spermathekenmündungsplatte smp (pelvis-like structure NIELSEN 1959, small flat plate WENSLER & REMPEL 1962, zeichnerische Darstellung bei GÖTZ 1964

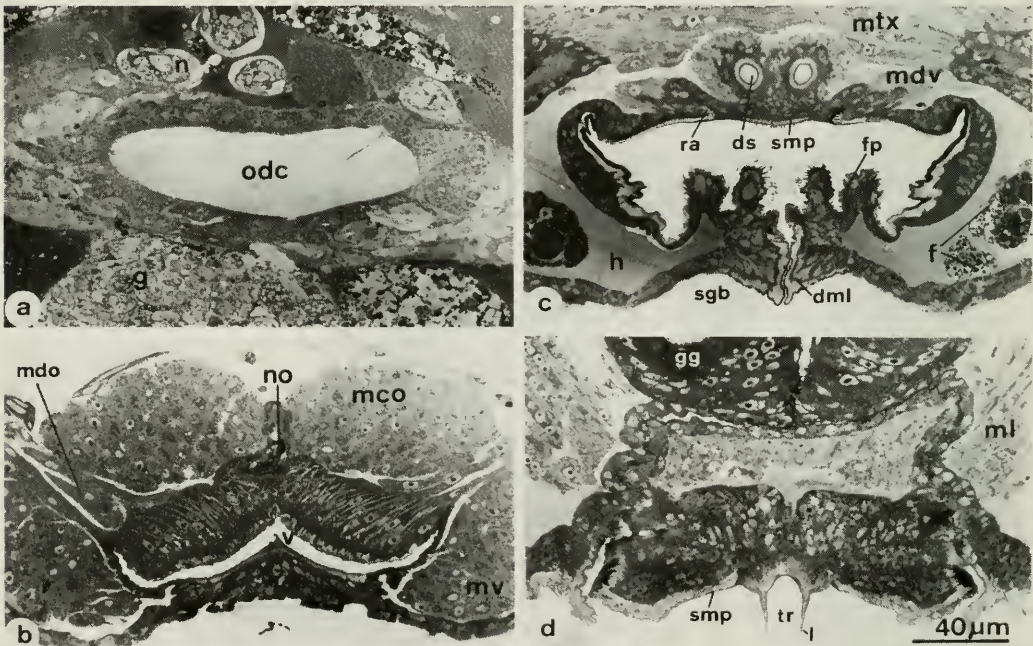


Abb. 2: *C. anthracinus*, Querschnitte durch die weiblichen Gonodukte. a) In Höhe des ersten Oviduktabschnittes, b) in Höhe des dritten Oviduktabschnittes, c) in Höhe der fingerförmigen Fortsätze (Vagina), d) in Höhe des hinteren Teiles der smp (Labien). Schleimdrüse entsprechend ihrem Knick nach hinten zweimal getroffen.

g = Ganglion, h = Hämolymphe, mdo = Musculus dilatator oviducti, mdv = *M. dilatator vaginae*, ml = *M. lateralis*, mv = *M. ventralis*, n = Nerv, ra = Rami des Notums, sgb = Subgenitalbucht, tr = „Trichter“. Andere Abkürzungen wie in Abb. 1.

und SAETHER 1977). Mit der Dorsalfäche der smp sind oral die Rami des Notums (ra, „Äste des Gabelapodems“ GÖTZ 1964), seitlich die Spangen des Coxosternapodems (csa, Lateralspangen bei GÖTZ) fest verbunden (Abb. 3 a) und bilden mit ihr eine sklerotisierte Einheit. Die Vordergrenze der smp ist schwer erkennbar, weil die Stärke des Chitins hier kontinuierlich abnimmt. Stärker chitinisiert ist der beckenähnliche Teil (Abb. 3 c), dessen Vorderrand zur Mitte hin dunkler und hakenartig erscheint (hk, offenbar die „Haken“ bei GÖTZ, die er jedoch der Subgenitalbucht zurechnet). Nach vorn begleitet aber noch eine schwächere, immer mehr verjüngte Chitinplatte den unpaaren Teil des Notums (Abb. 3 a).

In der Mitte der smp findet sich eine ovale Region, die wir als „Spermathekenmündungsfeld“ (smf, Abb. 3 a, c, d) bezeichnen. Das smf erscheint hell, weil es nur von der durchsichtigen Intima ausgefüllt ist. Diese springt etwas in die Genitalkammer vor (se, Abb. 3 b, „Spermathekeneminenz“ SAETHER 1977) und wird vom unpaaren Spermathekengang durchbrochen. Der Hinterrand des smf ist dorsad wulstartig verstärkt (Abb. 3 a, c). Die hintere Fläche der smp liegt unmittelbar vor der Schleimdrüsenöffnung (ggo) und ist räumlich kompliziert gestaltet. Im parasagittalen Längsschnitt (Abb. 1 a) sieht man einen schräg nach unten abgeknickten Teil, der den Ausgang der Schleimdrüse abdeckt. In einem REM-Präparat, in dem mehr oder minder zufällig die Schleimdrüse (und die Verbindungsmembran zur Postgenitalplatte) nach hinten abgerissen war (Abb. 3 b), ist weiterhin erkennbar, daß in der Mitte dieser schrägen Fläche ein nach ventral offener konischer Trichter (tr) liegt, dessen Ränder stellenweise mit kleinen Zähnen bestanden sind.

Die Funktion des Komplexes aus smp, Notum und Coxosternapodem muß in bezug auf die Kopulation einerseits, die Besamung und Austreibung des Eies andererseits analysiert werden. Bei der Begattung wird der Penis dem smf zur Spermien-(oder Spermatophoren-)abgabe nahegebracht (REISS 1966). Von hinten direkt auf das smf gerichtet ist die trichterartige Aussparung im hinteren Teil der smp, sie könnte dem Penis die nötige Führung geben. Da über der Dorsalseite der smp ein starker Muskel (*M. transversus*) die Knickstellen des linken und rechten Coxosternapodems verbindet (WENSLER & REMPEL 1962, MORISCH & WÜLKER 1987) und die schwach chitinisierte smp sicher elastisch ist, dürfte der Trichter im Ventralbereich bei der Kontraktion des Muskels sich weiter öffnen (Abb. 2 b, d). Ein anderer Muskel (*M. dilatator vaginae*, mdv) setzt im wesentlichen an der (nach außen schrägen) Außenfläche der Rami des Notums (ra) an (Abb. 2 c). Bei seiner Kontraktion wird das smf gedehnt und damit vielleicht die Öffnung des Spermathekenganges zur Besamung des Eies freigegeben. Möglich ist außerdem, daß bei der erwähnten Kontraktion des *M. transversus* die Mitte der smp so nach vorne gestoßen wird, daß diese Bewegung zum Ausstoß des Eies beiträgt. Der *M. lateralis* (ml, Abb. 2 d), der vom Coxosternapodem zum Hinterrand des 9. Tergits verläuft (WENSLER & REMPEL 1962, MORISCH & WÜLKER 1987), zieht Coxosternapodem und smp dorsad und macht dementsprechend die Genitalkammer für den Eidurchtritt geräumiger. Lebendbeobachtungen haben gezeigt, daß die Spangen des Coxosternapodems bei der Eiablage lebhaft in deren Rhythmus bewegt werden, ebenso wie die mit ihnen muskulös verbundenen Cerci, die sich beim Eidurchtritt weit öffnen. Vorher wird jedoch das Ei noch mit dem quellbaren Schleim umgeben, der für Gelege von *Chironomus* typisch ist. Das Epithel um die breite Schleimdrüsenöffnung (ggo) ist an der schrägen Hinterfläche der smp gewissermaßen ausgespannt (Abb. 3 d) und wird nur von häutigen Anhängen dieser Hinterfläche, den Labien, median überdeckt. Durch diese Gebilde könnte der in jedem Gelege median verlaufende, helixartig gewundene „Zentralfaden“ (STRENZKE 1959, „twisted fibres“ MIALL & HAMMOND 1900) bei seinem Austreten aus der Schleimdrüse geführt und von den beidseitigen Schleimströmen umgeben werden.

In der ventralen Wand des Ovidukts beginnt am sog. „Bogen“ (GÖTZ 1964, vgl. auch b in Abb. 3 c) ein medianer Spalt, der die beiden Dorsomesalloben (dml) der Gonapophyse VIII voneinander trennt (REM-Darstellung MORISCH & WÜLKER 1987). In diesem Spalt sind zahlreiche fädige Gebilde, wahrscheinlich Sensillen, nachweisbar, deren Funktion wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Begattung wichtig ist. In diesem Spalt wird wahrscheinlich der Steg des T-Träger-artigen processus analis



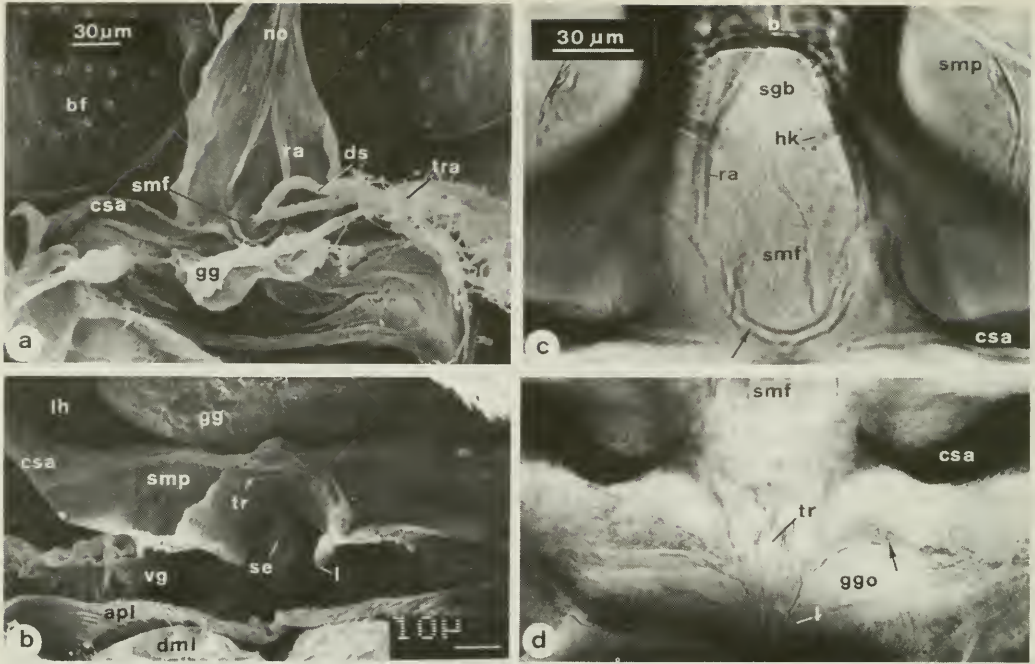


Abb. 3: Spermathekenmündungsplatte. a) *C. anthracinus*, Gesamtansicht mit Blickrichtung auf die dorsale Oberfläche der smp (vom Körperinneren her!). REM nach KOH-Mazeration. Schleimdrüsenrest verdeckt hinteren Teil der smp. b) *C. anthracinus*, Einblick von hinten in die Genitalkammer, Ventralseite unten. Schleimdrüsen und Verbindungsmembran zur Postgenitalplatte nach hinten abgerissen. c) *C. anthracinus*, vorderer Teil der smp in Ventralansicht, KOH-Mazeration. Pfeil = wulstiger Hinterrand des smf. d) *C. riparius*, hinterer Teil der smp mit Trichter und Labien, Ventralansicht. Boraxkarminfärbung. Man beachte, daß das vordere Epithel der Schleimdrüsenöffnung (Pfeil) der Hinterfläche der smp fest anliegt. Gleicher Maßstab wie in c)

bf = Borstenfelder des 8. Abdominalsternites (von innen gesehen), csa = Coxosternapodem, ggo = Schleimdrüsenöffnung, hk = „Haken“, lh = Leibeshöhle, ra = Rami des Notums, se = Spermathekeneminenz, sgb = Subgenitalbucht, smf = Spermathekenmündungsfeld, tr = „Trichter“, tra = Tracheen um Spermathekengänge. Andere Abkürzungen wie in Abb. 1.

des männlichen Hypopygiums geführt, während dieser in die Subgenitalbucht eindringt (REISS 1966). Wenn er sich dem Bogen nähert, ist im Körperinneren der Penis dem smf nahe und der Transfer von Spermien oder Spermatophoren muß eingeleitet werden. Die fädigen Gebilde erstrecken sich nach hinten bis zu den bisher unbeschriebenen, in Abb. 2 c dargestellten „fingerförmigen Anhängern“ (fp), auf denen zahlreiche Borsten stehen. Weiter caudad sind dann auf dem parasagittalen Schnitt der Abb. 1 a zwei Loben der Gonapophyse VIII (Dorsomesal- und Apodemlobus, dml, apl) sichtbar. Da das Ei (Abb. 1 a) größer ist als das Lumen der Genitalkammer, klaffen diese Loben bei Eiaustritt weit auseinander (Lebendbeobachtung). Der dritte Lobus (Ventrolaterallobus, vll) der Gonapophyse, der lange Borsten trägt, ragt von der Seite in die Genitalkammer. Unsere Arbeitshypothese ist, daß das Ei in der Genitalkammer durch diese ventralen und seitlichen Stützen (oder Sensoren) in eine Lage gebracht wird, in der die zum Spermieeintritt geeignete Region der Eihülle (Micropyle?) zur Spermathekenöffnung orientiert ist. Ein solcher Vorgang würde den hohen Besamungsprozentsatz (nahe 100) bei *Chironomus* erklären und auch mit dem bei anderen Dipteren beobachteten Prinzip des „alignment“ der Eier in Genital- oder Besamungskammern übereinstimmen (z. B. *Musca* LEOPOLD, 1980, Übersicht SANDER 1985). Auch WENSLER & REMPEL 1962 haben die Ventrolateralloben als „egg-guides“ angesehen.

Zusammenfassend sind wir der Meinung, daß eine Abschnittsgliederung der Gonodukte von *Chironomus* vor allem nach den aufeinanderfolgenden Funktionen (1. Sekretbeigabe ?, 2. Eispfeicherung, 3. Durchlaß einzelner Eier, 4. Begattung, Besamung, Schleimzugabe) sinnvoll ist. Auch strukturelle Grenzen sind, wie WÜLKER et al. 1979 angedeutet haben, brauchbar, aber eher willkürlich. Die funktionellen Vorstellungen, die wir aus den morphologischen Befunden abgeleitet haben, sind vorwiegend Arbeitshypothesen, die mit weiteren Untersuchungen, vor allem Beobachtungen am lebenden Tier, Klärung der Frage, ob und wo eine Mikropyle vorhanden ist, ultramikroskopische Untersuchung der Borsten an den fingerförmigen Fortsätzen und Ventrolateralloben und Beobachtungen über die zeitliche Reihenfolge von Eireifung, Begattung, Übertritt der Eier in den Oviductus communis und Eiablage geprüft werden müssen.

#### Gonodukte parasitierter Imagines

Schnittserien durch das Abdomenende parasitierter Weibchen führen ebenso wie die äußere Inspektion der 8. Abdominalsternite (WÜLKER 1961, GÖTZ 1964) zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen; kein Tier ist dem anderen gleich. Die Skala reicht von noch guter Erkennbarkeit der Gonoduktteile bis zur Beschränkung auf eine mehr oder weniger undefinierbare Zellmasse am Ende des 8. Abdominalsternites (vgl. WÜLKER 1978). Als Beispiel für unsere Befunde zeigt Abb. 1 b noch relativ gut strukturierte Gonodukte: Der Ovidukt ist verkürzt und erreicht nur etwa die Mitte des 8. Abdominalsegmentes. Ein Oviduktumen ist nur auf manchen Schnitten sichtbar. Der Ovidukt ist in mehrere Ausläufer aufgeteilt, der Musculus constrictor oviducti im Umfang reduziert, jedoch in normaler Position. Weiter caudal sind linkes und rechtes Coxosternapodem durch die hier verstärkte smp in der Mitte starr verbunden. Dorsal ist ein kräftiger M. transversus aufgelagert, der hintere Teil der smp ist meist vorhanden. Bei Betrachtung im REM ist manchmal auch seine trichterförmige Einsenkung (S. 21) noch erkennbar. Der vordere Teil der smp ist dagegen meist mißgestaltet oder fehlt. Die Schleimdrüse ist ein begrenzter Zellkomplex. Ventral der Genitalkammer schließlich liegt eine hypertrophierte Gonapophyse VIII, deren Dorsomesal- und Apodemlobus nicht mehr klar voneinander abgrenzbar sind. Bemerkenswert ist die aberrant starke Entwicklung der Chitinintima.

Trotz der Variabilität der Befunde an parasitierten Weibchen ergibt sich als Regel, daß die morphogenetischen Mängel der Gonodukte oral beginnen (Ovidukt, Spermatheken) und caudal fortschreiten. Ähnlich hat BAUMERT-BEHRISCH (1960) bei Strepsipterenbefall der Zikade *Calligypona* nur bei 7 von 44 Imagines den Ovidukt, aber bei 32 die Vagina ausgebildet gefunden.

Histologisch ist erstens davon auszugehen, daß in den wachstumsgehemmten Bereichen der Zellzyklus verlangsamt ist (WÜLKER 1978). Zweitens scheint das normale entwicklungsphysiologische Programm der Zellen in Richtung auf aberrante hypertrophe Bildungen geändert. Drittens wird der normale Zellverband gelockert und irregulär. Befunde an Totalpräparaten haben gezeigt (unveröff.), daß z. B. die Muskulatur von Ovidukt und Vagina, wenn sie beim Wachstum median eine nur noch unvollständig eingesenkte Subgenitalbucht mit mangelhaft ausgebildeten Gonodukten „antrifft“, sich regellos und ohne nennenswerten Zellverbund von einer Segmentseite zur anderen ausspannt („criss-cross“-Muster der Muskulatur). Zelldegeneration schließlich wurde in unseren Befunden nicht direkt nachgewiesen, ist aber nach Erfahrungen am geschädigten Ovar (WÜLKER 1971) früher oder später auch in den geschädigten Gonodukten zu erwarten.

#### Danksagung

Wir danken Frau R. Rössler für viel technische Hilfe und fruchtbare wissenschaftliche Diskussionen.

## Literatur

- ABUL NASR, S. 1950: Structure and development of the reproductive system of some species of Nematocera (Order Diptera: Suborder Nematocera). — *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **234**: 339–396
- BAUMERT-BEHRISCH, A. 1960: Der Einfluß des Strepsipteren-Parasitismus auf die Geschlechtsorgane einer Homoptere. — *Zool. Beitr. (N. F.)* **6**: 85–126, 291–332
- CLEMENTS, A. N. 1963: *Physiology of mosquitoes*. — Pergamon Press, Oxford
- GÖTZ, P. 1964: Der Einfluß unterschiedlicher Befallsbedingungen auf die mermithogene Intersexualität von *Chironomus* (Dipt.). — *Z. Parasitenkd.* **24**: 484–545
- KAISER, H., WÜLKER, W. & SKOFTSCH, G. 1987: *Limmomermis anthracini* n. sp. and *L. bathophili* n. sp., sympatric species of Mermithidae (Nematoda) in different Chironomid (Diptera) hosts. — *Zool. Jb. Syst.* **114**: 141–156
- LEOPOLD, R. A. 1980: Accessory reproductive gland involvement with the sperm-egg interaction in muscoid flies. In: „Advances in Invertebrate Reproduction“ (H. W. CLARK, Jr. and T. S. ADAMS, eds.) Elsevier-North Holland, Amsterdam, pp. 253–270
- MIALL, L. C. & HAMMOND, A. R. 1900: The structure and life history of the Harlequin fly (*Chironomus*). — Clarendon Press, Oxford
- MORISCH, U. & WÜLKER, W. 1987: Formation of the cerci, abdominal segment X and postgenital plate in the genital imaginal discs of female larvae and pupae in *Chironomus* (Diptera). — *Ent. Scand. Suppl.* **29**: 91–96
- NIELSEN, E. T. 1959: Copulation of *Glyptotendipes (Phytotendipes) paripes* Edwards. — *Nature Lond.* **184**: 1252–1253
- REISS, F. 1966: Zum Kopulationsmechanismus bei Chironomiden (Diptera). *Chironomidenstudien IV*. — *Zool. Anz.* **176**: 440–449.
- REMPEL, J. G. 1940: Intersexuality in Chironomidae induced by nematode parasitism. — *J. exp. Zool.* **84**: 261–289
- NAYLOR, J. M., ROTHFELS, K. & OTTONEN, B. 1962: The sex chromosome constitution of chironomid intersexes parasitized by nematodes. — *Can. J. Gen. Cytol.* **4**: 92–96
- ROMEIS, B. 1968: *Mikroskopische Technik*. R. Oldenbourg-Verlag, München–Wien
- SANDER, K. 1985: Fertilization and cell activation in insects. — In: *Biology of fertilization* (METZ, C. B., MONROY, A. eds) Vol. 2, 409–430
- SAETHER, O. A. 1977: Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogeny, keys. — *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* **197**: 209pp
- 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). — *Ent. Scand. Suppl.* **14**: 1–51
- STRENZKE, K. 1959: Revision der Gattung *Chironomus* Meig. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten. — *Arch. Hydrobiol.* **56**: 1–42
- WENSLER, R. J. D. & REMPEL, J. G. 1962: The morphology of the male and female reproductive system of the midge *Chironomus*. — *Can. J. Zool.* **40**: 199–229
- WÜLKER, W. 1961: Untersuchungen über die Intersexualität der Chironomiden nach *Paramermis*-Infektion. — *Arch. Hydrobiol., Suppl.* **25**: 127–181
- 1971: Untersuchungen über die Ultrastruktur der Gonaden von *Chironomus* (Dipt.) 2. Ovarstruktur nach Schädigung durch parasitäre Mermithiden. — *Z. Parasitenkd.* **36**: 73–94
- 1975: Parasite-induced castration and intersexuality in insects. — In: *Intersexuality in the animal kingdom* (REINBOTH, R. ed.), pp. 121–134. Springer-Verlag Berlin – Heidelberg – New York
- 1976: Influence of mermithids (Nematoda) on insect imaginal discs. — *Proc. 1st Int. Coll. Invertebr. Pathol. Queens Univ. Kingston Ontario*, pp. 255–258
- 1978: Parasitäre Einflüsse auf undifferenzierte Gewebe. — *Z. Parasitenkd.* **57**: 255–267
- RÖSSLER, R. & V. ESSEN, S. 1979: Studies on the development of imaginal discs of *Chironomus* (Diptera). The female imaginal disc in abdominal segment VIII. — *Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere* **101**: 136–153

Prof. Dr. Wolfgang Wülker,  
Iris Herrmann,  
Institut für Biologie I (Zoologie) der Universität  
Albertstr. 21a,  
D-7800 Freiburg i. Br.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Spixiana, Zeitschrift für Zoologie, Supplement](#)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [014](#)

Autor(en)/Author(s): Wülker Wolfgang F., Herrmann Iris

Artikel/Article: [Die weiblichen Gonodukte in normalen und parasitierten Chironomus Imagines \(Diptera, Chironomidae\) 17-24](#)