DROSERA | 2000: 113-124 | Oldenburg 2000

Morphologische Strukturen und vergleichende Biologie plastronatmender Arthropoden

Benjamin Messner und Joachim Adis

Abstract: The morphological structures and biology for all arthropods are given which are hitherto known to represent a potential plastron respiration (Amblypygi, Ricinulei, Acari, Diplopoda, Insecta).

Einleitung

Aus der großen Gruppe der primär terrestrisch lebenden Arthropoden sind inzwischen einige Geißel- und Kapuzenspinnen, Milben, Tausendfüßer und zahlreiche Insekten-Arten bekannt geworden, die sich sekundär an das Leben im Wasser angepasst haben, ohne auf die Atmung atmosphärischer Luft verzichten zu müssen.
Eine große Anzahl von Insekten (meist Wanzen und Käfer) trägt submers einen großen Luftvorrat unter der Elytren, der seinen Trägern einen starken Auftrieb verleiht und der durch regelmäßiges Auftauchen (periodisch) erneuert bzw. ergänzt werden muss (physikalische Kieme).
Eine zweite Gruppe von submersen Luftatmern (Milben-, Diplopoden- und Insektenarten), die fast ausschließlich in fließendem oder bewegtem Wasser lebt, atmet über eine extrem dünne Luftschicht, das Plastron, das nicht durch regelmäßiges Auftauchen, sondern kontinierlich unter Wasser erneuert wird.

I. Physikalische Kieme versus Plastron

Der Begriff der physikalischen Kieme gilt ganz allgemein für jede bei Wasserinsekten an Teilen der Körperoberfläche haftende oder auf irgendeine Art festgehaltene Luftschicht, die mit den Stigmen in Verbindung steht. Über sie ist ein Gasaustausch mit dem Wasser und somit ein Ersatz des durch Atmung verbrauchten Sauerstoffs möglich (Jacobs & Renner 1988). Der Unterschied zwischen physikalischer Kieme und Plastron besteht in Folgendem: Bei den normalen Wasserinsekten (meist Käfer und Wanzen) ist das Volumen des mitgeführten Luftvorrates groß und die Tiere erfahren einen starken Auftrieb. Sie müssen zur Lufterneuerung bzw. -ergänzung regelmäßig auftauchen, da sich der mitgeführte Luftvorrat unter Wasser stetig verkleinert und erneuert werden muss (periodische Lufterneuerung der Gasblase). Dies liegt vor allem daran, dass der Stickstoff aus dem mitgeführten Luftvorrat aufgrund einer Partialdruckdifferenz zum umgebenden Wasser nach und nach in das Wasser diffundiert.
Hingegen ist das Volumen des mitgeführten Luftvorrates bei den Plastronatmern so dünn und klein bemessen, dass sich die frei beweglichen Tiere ohne Auftrieb und ohne großen Energieaufwand im Wassser fortbewegen können. Die Ergänzung des Luftvorrates eines Plastrons erfolgt kontinuierlich über Diffusion, erleichterte Diffusion bzw. durch Luftblasenfang meist im hydrostatischen Unterdruckbereich (kontinuierliche Auffüllung der Gasblase; vgl. Messner 1988, Adis & Messner 1997).

II. Plastronhaltende Strukturen

Die Vielzahl der wasserabstoßenden Strukturen, die eine Luftschicht zu halten vermag, macht deutlich, dass die verschiedenen Arthropodengruppen und -arten die Plastronatmung völlig getrennt voneinander entwickelten; d. h., die Plastronstrukturen sind polyphyletisch entstanden und zwar aus Bildungen, die offensichtlich den primär terre-

strisch lebenden Arthropoden als Schutz vor Benetzung durch Regen oder vor Überflutung dienen (vgl. EISENBEIS & WICHARD 1985). Eines von vielen Beispielen repräsentieren zwei sympatrische Kapuzenspinnenarten (Ricinulei) zentralamazonischer Festlandwälder, bei denen die erste mit plastronhaltenden Papillen auch den mineralischen Unterboden bewohnen kann, wohingegen die zweite Art ohne diese Strukturen ausschließlich an der Waldbodenoberfläche lebt (ADIS et al. 1999). Für den Gedanken des primären Benetzungsschutzes spricht auch die Tatsache, dass bei terrestrischen Arthropoden eine größere Anzahl von hydrophoben Strukturen ausgebildet wurde als submers tatsächlich zur Wirkung kommen oder genutzt werden (HINTON 1966).

Man unterteilt die plastronhaltenden Strukturen von der Bildung her in drei große Gruppen (MESSNER & ADIS 1992a, 1994):

1. Kutikuläre Bildungen

Trichien (= Borsten oder echte Haare), die als verklebtes Netzwerk normaler, dichtstehender Borsten (*Macroplea*, *Elmis*- und *Hydraena*-Arten (Coleopt.), als büschel- bzw. pilzförmige Borsten oder Schuppen, zwischen und unter denen ein Luftraum gehalten werden kann (*Eubrychius*, *Bagous*, *Dicranthus* (Coleopt.), Echinophthiriidae (Phtirapt.) und das ♀ von *Acentria* (Lepidopt.))oder als luftblasenfangendes Borstenfeld auf der ein- und ausziehbaren 2. abdominalen Tergitplatte bei *Hydroscapha* (Coleopt.) in fließendem Wasser dienen.

Mikrotrichien (= unechte Haare) sind kurze, ca. 5 µm lange Härchen, die den ganzen Körper samtartig bedecken (*Aphelocheirus*-Imagines (Heteropt.; THORPE & CRISP 1947a, b), den Stigmalbereich einiger Diplopoden ausfüllen (ADIS & MESSNER 1997, MESSNER et al. 1996) oder auch den Micropylarbereich zahlreicher Insekteneier umgeben (HINTON 1981).

Papillen und Mikrostrukturen diverser Form halten bei der Blattlaus *Aspidaphium cuspidati* (Homopt.) das Plastron auf Teilen des Körpers (MESSNER 1985), auf *Liponeura*-Eiern (Dipt.) und bei *Osmylus*-Larven (Neuropt.) am ganzen Körper (WICHARD et al. 1995).

2- bis 6-kantige Kegel und Schneiden umstehen die Stigmen der Letztlarve des Kleinschmetterlings *Acentria ephemerella* (vorm. *A. nivea*; vgl. PASSOA 1988). Sie haben eine Doppelfunktion: zum einen halten sie ein ventrolaterales Plastron für die Atmung der Letztlarve, zum anderen werden die so bewehrten Stigmenfelder beim Spinnen des Puppenkokons von Zeit zu Zeit in die Kokonwand gedrückt, wobei kleine Luftblasen aus dem larvalen Tracheensystem in die hydrophilen Gespinstlücken gepresst werden. Am Ende dieses Spinnvorganges ist eine silbrigweiße, d. h. lufthaltige Kokonwand entstanden, aus der die Puppe mit den stempelartig vorstehenden Stigmen die Atemluft entnehmen kann (MESSNER et al. 1987).

Die wabenartige **Wulstbildung (auf) der Kutikula** von Grundwanzeneiern (*Aphelocheirus*) erkennt man erst dann als plastrondienlich, wenn der Luftblasenfang im Unterdruckbereich angeströmter Körper berücksichtigt wird (MESSNER et al. 1983). Hinter jeder Wulstkante liegen in einem vertieften Feld Öffnungen (= Aeropylen), die zu dem Luftraum des Endochorions führen. Wird eine solche Wabenkante angeströmt, entsteht dahinter ein Unterdruck (= Totwassergebiet), in dem sich Luftblasen halten und durch die vorhandenen Atemöffnungen, die netzförmige Strukturen (? verwachsene Mikrotrichien) im Eingangsbereich tragen (Abb. 1-4), im Bedarfsfall aufgenommen werden können. Da HINTON (1981) die atmungsphysiologische Bedeutung des fließenden Wassers für die Plastronatmung offenbar nicht erkannt hat, fehlt das morphologisch interessante Ei von *Aphelocheirus* in seinem dreibändigen Werk über die Insekteneier.

Thorakal- oder Spirakularkiemen: Zur Vergrößerung des Tracheensystems werden bei vielen wasserlebenden Dipteren- und einigen Käferpuppen (z. B. *Psephenoides*) die Stigemnöffnungen mit meist röhrenförmigen, lufthaltigen kutikularen Hohlräumen überbaut. Diese haben über netzförmige oder lokalisierte Öffnungen Kontakt zum umgebenden Wasser (u. a. Simuliidae, Blepharoceridae; HINTON 1967, 1968; MESSNER 1986, MESSNER & GRÄFNER 1983; WICHARD et al. 1995). Ähnliche Bildungen findet man als Atemröhre von *Nepa*- und *Ranatra*-Eiern (WICHARD et al. 1995).

2. Sekrete der Kutikula

Derartige Sekrete werden unmittelbar nach oder während der Häutung als rasch härtende, hydrophobe Beläge auf Teilen oder auf der gesamten Kutikula als Cerotegument

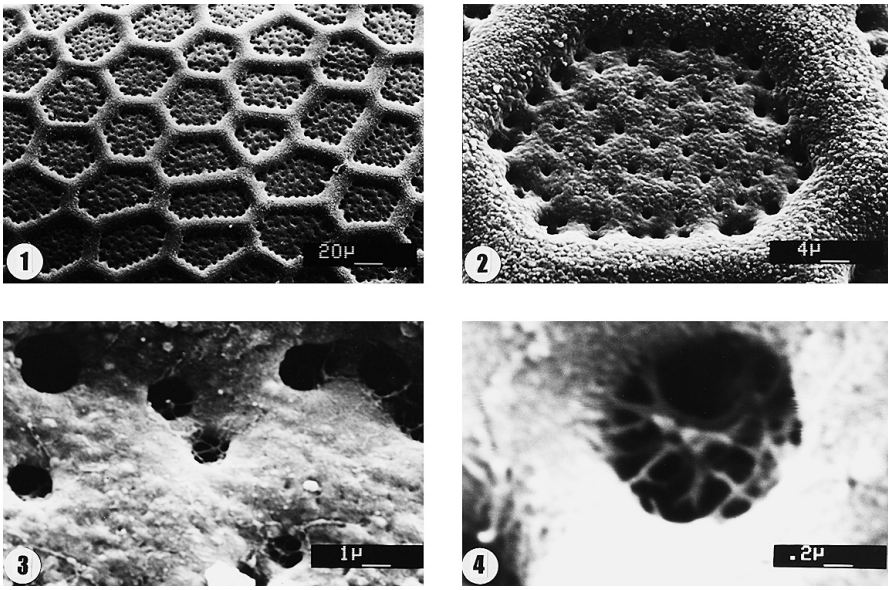

Abb. 1-4: Eioberfläche (SEM) von *Aphelocheirus aestivalis* (F.).
1: Wulstbildung als Kutikularstruktur; 2: Atemöffnungen (Aeropylen) in einem tiefer liegenden Wabenfeld; 3 und 4: Netzförmige Strukturen im Eingangsbereich der Atemöffnungen (2 µ = 50.000-fache Vergrößerung).

sezerniert (bei vielen Hornmilben (Raspotnig & Krisper 1998)) und als grobschollige Sekretschicht bei diversen Diplopoden (Adis et al. 1998, Messner & Adis 1988, Messner et al. 1996) oder als Wachsschicht (bei Singzikaden (Cicadidae) sowie amazonischen Pseudococciden (Adis & Messner 1991, Messner & Adis 1992b). Bei den eigenwilligsten sekundären „Wasserinsekten", den Schaumzikaden-Larven (Cercopidae), die von ihrer eigenen aufgeschäumten Kotflüssigkeit umhüllt sind, wird der Atemraum durch einen flocken- und schließlich netzartigen Wachsüberzug hydrophob gehalten (Messner & Adis 1992b).

3. Drüsensekrete
Als Produkte eigener Seidendrüsen muss das lufthaltige Puppengespinst des Pyraliden *Acentria ephemerella* (Messner et al. 1987) und das Atemband der an bestimmten Trichopterenlarven parasitierenden Wespe *Agriotypus armatus* angesehen werden (Messner 1965, Messner & Taschenberger 1981).

III. Grundlage der Unbenetzbarkeit

Als unbenetzbar gelten bei Insekten oder Arthropoden Kutikulastellen, die gegenüber Wasser einen Kontaktwinkel von über 90° besitzen (Crisp 1963, Pal 1950).
Für die Ursachen der Unbenetzbarkeit der Insektenkutikula gelten einerseits senkrecht und sehr dicht stehende Mikrotrichien oder horizontal dichtliegende Trichien (Crisp 1963) und andererseits Wachsschichten in oder auf der Epikutikula. Wo die Wachsschichten von der Zementschicht überlagert sind, kommt es oft zur Mischung von Zement und Wachs, so dass die Zementschicht einen lipoiden Charakter erhält (Noble-Nesbitt 1963). Es gibt aber auch Fälle, wo eine Wachsschicht über dem Zement liegt, entweder in solider Lage (Noble-Nesbitt 1963) oder als vernetzte Flocken (Messner & Adis 1992b). Diese Wachse lassen sich aus bzw. von der Kutikula relativ leicht durch entsprechende Fettlösungsmittel ablösen (Messner & Adis 1992b, Noble-Nesbitt 1963, Pal 1950).
Über die chemische Zusammensetzung des Cerotegumentes bei den Diplopoden kann man noch keine Aussage machen, da die Untersuchungen dazu noch ausstehen. Von

RASPOTNIG & KRISPER (1998) liegt die erste Untersuchung zur Lipidzusammensetzung des Cerotegumentes bei Oribatiden vor. Bei Arten mit gut entwickeltem Cerotegument beginnt die außen liegende Zementschicht zu bersten und sich in Bruchstücken von der Kutikula zu lösen, sobald die Tiere in organische Lösungsmittel (besonders Chlorophorm) gebracht werden. Unter der unlöslichen Zementschicht liegt nach Meinung der Autoren eine Lipidschicht, die die Zementschicht mit der Epikutikula verbindet und die u. E. die Hydrophobie des inneren Cerotegumentes bedingen könnte.
Das Plastron im Puppenkokon von *Acentria ephemerella* wird nicht von hydrophoben Strukturen getragen, da die Letztlarve zunächst ein Netz von hydrophilen Seidenfäden spinnt, in das sie dann über die Stigmen tracheeneigene Luft hineinpresst (MESSNER et al. 1987). Dieser so eingesponnene Luftmantel übernimmt aus dem umgebenden Wasser die notwendigen Atemgase.

IV. Stabilität der Unbenetzbarkeit

THORPE (1950) sowie THORPE & CRISP (1949) haben an verschiedenen haartragenden, aquatisch und semiaquatisch lebenden Insektenarten überprüft, welchen Druckverhältnissen ihre Plastronstrukturen widerstehen können. Nach der festgestellten Haardichte lassen sich drei Gruppen unterscheiden.
Die **erste Gruppe** mit *Stenelmis*, *Phytobius* (Coleopt.) und *Aphelocheirus* (Heteropt.) enthält nach THORPE (1950), THORPE & CRISP (1949) die perfektesten Plastronatmer. Diese Gattungen widerstehen einem Druck von etwas mehr als 2 atm, ohne zu benetzen.
Die **zweite Gruppe** mit *Elmis*, *Riolus* und *Haemonia* (Copleopt.), in die MESSNER & ADIS (1999) auch alle Robbenläuse stellen, widersteht Drücken von 0.5 bis 2 atm.
Die **dritte Gruppe** mit *Potamodytes*, *Dryops*, *Hydrophilus*, *Hydraena* (Coleopt.) u. a. widersteht kaum einem Druck von 0.5 atm.
Das von einem Cerotegument gehaltene Plastron bei Adulti der Wassermilbe *Hydrozetes lacustris* bleibt in einem Druckbereich von -97,7 k Pa (= 0,022 atm) bis zu 555,5 k Pa (= 5,5 atm) mindestens für 2-4 h hydrophob (MESSNER et al. 1992).
Für alle anderen Plastronträger unter den Arthropoden liegen noch keine Stabilitätsuntersuchungen bei Unter- oder Überdruck vor. Allerdings lässt sich hier schon sagen, dass es „inkompressible Gaskiemen“ im Sinne von EISENBEIS & WICHARD (1999), RAHN & PAGANELLI (1968) sowie WICHARD et al. (1995) nicht geben kann, weil bestimmt Plastronatmer (Robbenläuse, vgl. Kap. IX) in ihrem natürlichen Milieu höheren Drücken ausgesetzt werden als ein Plastron überhaupt aushalten kann.

V. Die Wirkung von Plastronstrukturen im terrestrischen Bereich

Da die Tracheata primär terrestrisch lebende Arthropoden sind (DETTNER & PETERS 1999, MESSNER 1988), kann man davon ausgehen, dass plastronhaltende Strukturen auch an Land entstanden sind. In erster Linie dienen derartige hydrophobe Strukturen dem Schutz vor Benetzung und Überflutung. Viele Insekten-Eier haben im oberen Polbereich ein unterschiedlich großes Feld von dichtstehenden Mikrotrichien, die neben dem Schutz vor Benetzung auch dem Transpirationsschutz nützen können (HINTON 1981).
Von den terrestrisch lebenden Insekten, die ihre Eier durch lufthaltige Schaumsekrete schützen, ist der kapillare Schaum des Blattkäfers *Galeruca tanaceti* besonders interessant. Das Weibchen bedeckt das durchschnittlich 60 Eier umfassende Paket mit einem zunächst leuchtend orangefarbenen, glatt und glänzend erscheinenden Sekret, das nach 30-60 Minuten oberflächlich stumpf wird und sich allmählich grau-braun verfärbt. Eine Phenoloxidase katalysiert eine Melaninbildung und einen Härtungsprozess, bei dem ein jedes an der Peripherie liegende Ei von einer Kalotte facetten- oder wabenförmiger Becher bedeckt wird. Da die wabenartig zusammenstehenden Becher untereinander und zur angrenzenden Ei-Oberfläche durch Öffnungen in Verbindung stehen, wird über dem jeweiligen Ei ein Luftraum gehalten, der auch bei Regen oder experimentellen Überflutungen bestehen bleibt und offenbar der Atmung dient (MESSNER 1983).

Von den bisher untersuchten Arthropoden dienen als hydrophobe Strukturen bei Larven und Adulti dicht und senkrecht stehende Mikrotrichien, Trichien (= Haare) und Schuppen, Cerotegumente sowie diverse Papillen (MESSNER & ADIS 1994).
Im semiaquatisch-subterranen Bereich schützen Papillen sowohl die Ricinulei (vgl. Kap. II), als auch die Collembolen (ADIS & MESSNER 1991, NOBLE-NESBITT 1963). Die Überflutungstoleranz der Geiselspinne *Phrynus marginemaculata* (Amblypygi) wird durch Mikrotrichien im Buchlungen-Bereich ermöglicht (HEBETS 1998, HEBETS & CHAPMAN 2000).
Im supraaquatischen Bereich schützen sich die amphibiocorisen Wanzen mit dichtstehenden Mikrotrichien auf der gesamten Körperoberfläche vor Benetzung und vor einem Absinken.
Unter den Käfern tragen Sägekäfer (Heteroceridae) und in Wassernähe lebende Rüsselkäfer (z. B. *Bagous*-Arten) dicht und senkrechtstehende Haare bzw. pilzförmige Haare.
Viele flugfähige Insekten haben für den Schutz ihrer Flügel auf folgende Weise gesorgt: Bei kleinflügligen Insekten liegen die Hinterflügel in einem Luftraum unter den stärker chitinisierten Vorderflügeln (= Elytren). Bei großflügligen Insekten (u. a. Ephemeriden, Pleocopteren) sind Vorder- und Hinterflügel mit dicht stehenden Pusteln oder Haaren besetzt, die wie bei Pflanzen nach dem „Lotus Effekt“ neben einem Benetzungsschutz auch eine Selbstreinigung durchführen können (WAGNER et al. 1996).

VI. Die Wirkung von Plastronstrukturen im aquatischen Bereich

a) In stehendem Wasser

Von den bisher bekannt gewordenen Plastronatmern unter den Arthropoden sind es nur wenige Insektenarten, die in stehendem Wasser vorkommen (MESSNER & ADIS 1994). Es sind dies die kleinen und wenig beweglichen Aphiden (z. B. *Aspidaphium cuspidati*), die Käfer-Arten *Macroplea mutica* (Chrysomelidae), *Eubrychius velutus* und *Bagous binodulus* (Curculionidae; LANGER & MESSNER 1984, MESSNER 1982), die Schmetterlingslarven des Wasserzünslers *Cataclysta lemnata* (Pyralidae; PETRISCHAK 2000) und des neotropischen Bärenspinners *Palustra laboulbeni* (Arctiidae; MESSNER & ADIS 1987).
Die im Küstenbereich vorkommenden Aphidenarten *Staticobium limonii* an Strandflieder (MESSNER 1985) und *Pemphigus trehernei* an der Meerstrandaster (FOSTER & TREHERNE 1976) haben zwar einen Trichombesatz, der neben Fühler und Extremitäten auch den ganzen Körper bedeckt, aber nur einen zeitlich begrenzten Schutz vor Überflutung bietet. Bei Freilandversuchen starben 50 % der Tiere nach 35-40 h Tauchzeit und ebenso viele Tiere nach 210-230 h Tauchzeit in sauerstoffgesättigtem Wasser im Labor (FOSTER & TREHERNE 1976). Beide Aphiden-Arten wandern nicht freiwillig unter die Wasseroberfläche, was echte Plastronatmer in der Regel tun.
Die an überflutetem Moos *Acrocladium cuspidatum* saugenden Blattlaus-Weibchen von *Aspidaphium cuspidati* tragen dank hydrophober perlförmiger Einzelpapillen oder vielgestaltiger Gruppenpapillen ein Plastron an Kopf, Prothorax, in der dorsalen Medianplatte und auf der Ventrolateralseite des Körpers. Die Tiere sind meist untergetaucht oder sie wandern beim Trockenfallen der Futterpflanzen sehr bald wieder unter die Wasseroberfläche (MÜLLER 1973). Einige Tiere drücken aus dem plastrontragenden Analfeld eine Luftblase, die längere Zeit zwischen den Siphonen und der Abdominalspitze gehalten wird. Möglicherweise liegt hier eine Form der Ventilationsatmung vor (MESSNER 1985) wie man sie auch bei einer Cicindelidenart im Amazonasgebiet nachweisen konnte (ADIS & MESSNER 1997).
Wie die vorhergenannten Aphiden, so sind auch die Plastronatmer unter den Rüsselkäfern monophag. Sie leben von bestimmten Wasserpflanzen: *Eubrychius velutus* an *Myriophyllum*-Arten und *Bagous binodulus* an *Stratiotes aloides*. Obwohl die Imagines als Plastronatmer in stehendem Wasser hervorragend ausgerüstet sind, leben sie nur im Sommer untergetaucht an ihren Nahrungspflanzen. Im Spätherbst (Oktober bis November) gehen sie an Land und überwintern unter Genist und Moos (DIECKMANN 1972, LANGER & MESSNER 1984). Die Imagines beider Gattungen sind dorsal und ventral von mehr oder weniger dichtstehenden, pilzförmigen Borsten bedeckt, unter denen das Plastron gehalten wird. Das Plastron der Flügeldecke hat über hydrophobe Rinnensysteme oder über Haarstraßen vom ventralen Bereich direkte Verbindungen zum subelytralen Luftraum, in dem die offenen Stigmen liegen. Während das eigentliche Plastron (auf den

Elytren und auf der Ventralseite) nicht sogleich sichtbar ist, sind untergetauchte Tiere auf der Kopfunterseite, auf den Coxen und zwischen Pro- und Mesothorax mit einer silbrigweißen Lufthülle bedeckt, die von büschelförmigen Haaren gehalten wird. Die vordere Lufthülle seitlich und ventral am Kopf wird unterschiedlich schnell ventiliert, d. h., herausgedrückt und wieder eingesogen (Ventilationsatmung). *Eubrychius* und auch *Bagous* schwimmen bzw. laufen submers hydrostatisch ausgeglichen und sehr lebhaft umher. Ein hydrophiles Drüsensekret, das über die sonst hydrophoben pilzförmigen Borsten ausgebreitet worden ist, sorgt offenbar dafür, dass die Käfer mühelos ab- und auftauchen können (Langer & Messner 1984, Messner & Langer 1984).

Macroplea mutica kommt sowohl in pflanzenreichem stehenden wie auch in bewegtem Süß- oder Brackwasser vor (Messner 1982).

Die aus den aquatischen Eigelegen schlüpfenden hydrophilen Erstlarven des aquatischen Schmetterlings *Cataclysta lemnata* bauen wassergefüllte Köcher, vorzugsweise aus Wasser- (Teich-) linsen (*Lemna trisulca*, Lemnaceae), und betreiben Hautatmung. Vom 2. Stadium an leben sie in luftgefüllten Köchern und atmen über ein offenes Tracheensystem. Die Atemluft stammt aus dem Aerenchym der als Nahrung dienenden Wasserlinsen. Ab dem 3. Stadium sind an großen Bereichen des Thorax und am Abdomen der jetzt hydrophoben Larven in fädenförmige Spitzen ausgezogene Rippenkegel als kutikulare Plastronstrukturen ausgebildet. Sie stellen vermutlich basal verbreiterte Mikrotrichien mit einer tuberkelartigen Struktur dar und ähneln denen von hydrophoben Raupen des aquatischen Seerosenzünslers *Nymphula nymphaceae* (vgl. Wichard et al. 1995). Beim 2. Larvenstadium sind die Plastronstrukturen noch nicht vollständig ausgebildet. Es kann deshalb noch keine zusammenhängende Luftschicht halten und stellt somit ein Übergangsstadium dar (Petrischak 2000).

b) In fließendem Wasser

Die meisten Plastronatmer unter den Arthropoden leben in fließendem Wasser (Messner & Adis 1994). Seit den Untersuchungen von Stride (1953, 1955, 1958) am Elmitiden *Potamodytes tuberosus* wissen wir, dass in fließendem Wasser im Leebereich eines angeströmten Körpers oder Tieres nach der Bernoullischen Gleichung ein Unterdruck entsteht, der eine Sauerstoff-Diffusion in einen vorhandenen Luftraum erleichtert oder in dessen Totwasserbereich (Statzner & Holm 1989) sogar die im Wasser mitgeführten Luftblasen gehalten und in das Plastron übernommen werden können (Luftblasenfang).

Den Vorteil einer kontinuierlichen Auffüllung des Plastrons mit Sauerstoff nutzen bestimmte Arthropoden schon in schwach fließenden Gewässern, so z. B. der im Sommer im Schilf lebende Rüsselkäfer *Dicranthus elegans*, die an *Potamogeton pectinatus* lebende Zünsler-Art *Acentria ephemerella* und auch der Blattkäfer *Haemonia mutica*. Alle diese Arten kommen im Brandungsgebiet von Seen oder im Ein- und Ausstrombereich von Seen und Seebuchten vor (Messner & Dieckmann 1987).

Bei den Ruderwanzen sind es *Micronecta*-Arten, die als Plastronatmer mit sonst periodischer Lufterneuerung derartige Fließbereiche nutzen, um über lange Zeit bzw. permanent submers zu leben. Zu den Plastronatmern, die langsamere Fließgeschwindigkeiten zur kontinuierlichen Lufterneuerung nutzen können, gehören auch die Milben *Hydrozetes lacustris* und *Rostrozetes foveolatus* (vgl. Messner et al. 1992) sowie die bisher bekannt gewordenen plastronatmenden Diplopoden (Adis & Messner 1997, Adis et al. 1997, 1998, Messner & Adis 1988, Messner et al. 1996).

Aus schnell fließenden Gewässern sind bisher nur Insekten gemeldet worden. Es sind dies die Grundwanze (*Aphelocheirus aestivalis*) in allen Stadien (Messner et al. 1980, 1983, Messner & Adis 2000b), die Käfer-Imagines von *Hydraena*- und *Elmis*-Arten (Messner 1982) sowie *Hydroscapha granulum* (Hinton 1970, Messner & Joost 1984), die Wespenlarve und -puppe von *Agriotypus armatus* (Messner 1965, Messner & Taschenberger 1981) sowie zahlreiche Dipteren-Arten (u. a. Puppen von Blepharoceriden und Simuliiden; Messner & Gräfner 1983).

Die Grundwanzen-Imagines haben es im schnell fließenden Wasser mit ihrem großflächigem Plastron besonders dann schwer, wenn sie bei ihrer Frühjahrswanderung zur Kopulation und Eiablage in Stromschnellen einwandern (Messner et al. 1983). Nach unseren Beobachtungen stirbt ein großer Teil der Imagines nach der Eiablage, denn man findet unterhalb von Stromschnellen viele ausgefaulte Tiere (Messner et al. 1981).

Die Lufterneuerung eines Plastrons, das einer starken Fließgeschwindigkeit ausgesetzt wird, ist so effektiv, dass sich die Tiere einem Luftüberschuss sogar erwehren müssen:

Elmis- und *Hydraena*-Arten halten sich mit ihren vergrößerten Klauengliedern an Steinen fest und haben ihre Plastronfläche stark verkleinert. *Hydroscapha granulum* beschränkt die Plastronfläche auf das 2. Abdominaltergit, das er bei Luftbedarf ausfahren, aber auch unter die Elytren einziehen und damit abschalten kann (MESSNER & JOOST 1984).
Die Imagines der Grundwanze weichen einem zu großen passivem Luftblasenfang dadurch aus, dass sie sich z. T. oder ganz in den Schwemmsand flach eingraben. Im Winter, wenn der Sauerstoffgehalt des kalten Wassers besonders hoch ist, findet man die erwachsenen Grundwanzen in flachen Buchten mit langsam fließendem Wasser mit den Larven eng zusammengedrängt hinter Steinen im Sand eingegraben.
Bei fallender Fließgeschwindigkeit gehen *Elmis*-Arten zur Ventilationsatmung über (STRIDE 1953) oder sie steigen bei noch weiter fallender Fließgeschwindigkeit – wie auch die Grundwanzen-Imagines im Experiment – aus dem Wasser (Messner, unveröff.).
Festsitzende Plastronträger wie die Puppen von *Liponeura*, *Simulium* und *Agriotypus* sterben in angestautem und nahezu stehendem Wasser ab.

VII. Zur primären Füllung eines submersen Plastrons

Bei Arten, die ihr Plastron während der an Land oder auf der Wasseroberfläche erfolgenden Häutung bilden (z. B. *Eubrychius*, *Bagous*, *Dicranthus* und *Acentria*), ist die Erstfüllung mit Luft einfach. Anders dagegen bei den Arten, die in allen Stadien untergetaucht leben (*Aphelocheirus*) oder bei denen einzelne submers lebende Stadien eine Luftfüllung benötigen (*Agriotypus* und *Acentria*). Es liegen nur in wenigen Fällen eigene Beobachtungen vor.

a) *Aphelocheirus aestivalis*
Das lufthaltige Endochorion wird noch im Muttertier über die Follikelzellen gebildet (DETTNER & PETERS 1999) und erhält nach der Eiablage in stark fließenden Bachabschnitten eine kontinuierliche Erneuerung durch den Luftblasenfang (vgl. Kap. II). Nach einer Embryonalzeit von 49 Tagen bei einer Wassertemperatur von 19 °C im Labor schlüpft die Grundwanzenlarve. Noch vor dem Platzen der Serosa-Kutikula füllen sich die larvalen Tracheen mit Luft aus dem Chorion (MESSNER et al. 1980). Alle 5 Larvenstadien der Grundwanze haben eine Hautatmung.
Im Frühsommer wandern neben den Imagines vor allem Larven des 5. Stadiums in schnell fließende Bachabschnitte auf, wo sie sich bald zu Imagines häuten. Unmittelbar vor dem Schlüpfen füllt sich der hydrophobe Trichombesatz der Imago mit Luft aus dem larvalen Tracheensystem.

b) *Acentria ephemerella*
Die verpuppungsbereite Letztlarve trägt eine sternale und peristigmale hydrophobe Kutikularstruktur, die aus der larvalen Tracheenluft gespeist wird. Zwischen *Potamogeton pectinatus*-Blättern spinnt die Larve ein Gespinst aus hydrophilen Seidenfäden, zwischen die sie mit aufgedunsenen Abdominalsegmenten mit dem lufthaltigen Peristigmalbereich kleine Luftblasen hineinpresst, zunächst im Mittelteil und später auch in den Polbereichen des Kokons (MESSNER et al. 1987).

VIII. Submers lebende Arthropoden ohne Plastronstrukturen

Auf der Suche nach potentiellen Plastronatmern unter den Pseudoskorpionen, von denen der Literatur nach einige Arten (*Neobisium maritimum* und *Pachyolpium atlanticum*) submers leben (BEIER 1963, MAHNERT & SCHUSTER 1981), stießen wir auf eine gemischte Lebensgemeinschaft plastrontragender und plastronloser Arthropoden, die in mehr oder weniger großen, submersen kontinuierlichen Lufträumen (HARTGE & HORN 1991), aber auch in terrestrischen Bereichen vorkommen.
An der französischen Atlantikküste bei St. Pol de Leon am Ufer des Penzé-Flusses im oberen Flutungsbereich der Gezeiten fanden wir unter Steinen eine große Anzahl der plastrontragenden Collembolen-Art *Anurida maritima* mit umfangreichen orangefarbenen Eigelegen sowie die Spinnenarten *Erigone longipalpus* (1 ♂), *Halorates reprobus* (1 ♀) und *Lepthyphonus tenuis* (1 ♀). Diese drei Arten der Baldachinspinnen (Linyphii-

dae) sind Bewohner von feuchten, terrestrischen Standorten. GABBUTT (1962, 1966) fand am gleichen Standort und offenbar auch in Lufträumen des Ufergesteins *Neobisium maritimum*. Diese Art übersteht eine Tauchzeit im Meereswasser bis zu 37 h (GABBUTT, schriftl. Mitt.). Eigene rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zeigten, dass fast der gesamte Körper glänzend glatt und hydrophil ist. Nur die relativ kleinen abdominalen Pleuralmembranen erscheinen bei *Pachyolpium atlanticum* stumpf durch dichtstehende Kutikularstreifen und bei *Neobisium maritimum* durch entsprechend dichte Pusteln. Diese Flächen reichen offenbar für eine stabile Plastronatmung nicht aus. Ob Pseudoskorpione hämoglobinhaltige Zellen oder Lakunen im Abdomen besitzen die, wie bei Vertretern der Wasserwanzen *Anisops* und *Buenoa* (Notonectidae) eventuell als Sauerstoff-Vorrat dienen, der während des Tauchens verbraucht wird (MILLER 1964), ist nicht bekannt.
Von der in Lufträumen der Uferregion lebenden Insekten-Gemeinschaft fanden wir am Penzé-Ufer noch die Käfer *Dyschirius salinus*, *Bledius frisius* und *Bledius unicornis* sowie *Heterocerus flexuosus* (Imagines und Larven).
Keine der bisher untersuchten Spinnenarten der Uferregion ist ein permanent submerser Plastronatmer. Hierzu gehört auch die Wasserspinne *Argyroneta aquatica* (vgl. MESSNER & ADIS 1995).

IX. An der Grenze der Plastronatmung (Robbenläuse)

Die taxonomische Familie der Robbenläuse umfasst zwei morphologisch, ökologisch und ethologisch recht verschiedene Unterfamilien. Die **Echinophthiriinae** tragen auf ihrem Körper einen dichten Besatz an Borsten, die alle nach hinten gerichtet sind und mit denen sich die Tiere im lufthaltigen Wollhaar von Robben mit ausschließlich üppigem Fell festhalten können, beim Seehund (*Phoca vitulina*) im Kopf- und Halsbereich. Geraten diese Läuse in freies Wasser, so fallen sie in einen Starrezustand, der sich erst wieder löst, wenn die Tiere auf eine trockene Unterlage geraten (MESSNER et al. 1998).
Die **Antarctophthirinae** haben auf ihrer Kutikula außer einem normalen Borstenbesatz vor allem auf dem Thorax und auf der Dorsalseite des Abdomens eine dichte Bedekkung übereinandergreifender Schuppenhaare (SCHERF 1963, 1999, MESSNER et al. 1998). Die Gattungen der Antarctophthirinae kommen nur bei den Robbenarten (N = 9) vor, die ein dünnes Fell mit geringem oder fehlendem Wollhaar besitzen. Die Läuse bewegen sich unter Wasser hydrostatisch ausgeglichen, wie echte Plastronatmer und bevorzugen als Mikrohabitat am Wirt nur haararme oder haarlose Stellen, wie z. B. Hinterflossen, Schwanz und Augenlider (KIM 1975, MURRAY & NICHOLLS 1965).
Die Vertreter beider Unterfamilien der Robbenläuse haben trotz der genannten Unterschiede eines gemeinsam: einen überaus starken Verschlussapparat zwischen dem Atrium und der Segmentaltrachee eines jeden Stigmas (WEBB 1946), der zur Erhaltung eines begrenzt komprimierbaren Luftvolumens im Tracheensystem bei enorm gestiegenen Druckverhältnissen dient (MESSNER & ADIS 2000a; vgl. Tab. 1).

Tab. 1: Tauchtiefen, Tauchdauer und Druckverhältnisse bei ausgewählten Robbenarten (nach SEDLAG 1988, NIETHAMMER & KRAPP 1992, SCHUMANN 1989).

	Tauchtiefe	Dauer	Druck kPa	atm
Ringelrobbe	10-40 m		100-400	1-4
Walross	80-100 m	2-10 Min.	800-1000	8-10
kalif. Seelöwe	250 m		2500	25
Sattelrobbe	bis 280 m		2800	28
Seehund	bis 100	40 Min.	1000	10
Weddelrobbe	bis 700 m	55 Min.	6000	60

Lange Zeit vertrat man die Meinung, dass die Kutikula der Robbenläuse hydrophob und damit in der Lage wäre, eine Luftschicht zu halten (FREUND 1928). Doch die Lebendbeobachtungen an der südlichen See-Elephantenlaus, der Weddelrobbenlaus (MURRAY & NICHOLLS 1965, MURRAY et al. 1965) und der Seehundlaus (MESSNER et al. 1998)

zeigten, dass die Vertreter beider Unterfamilien mit ihrer durchweg hydrophilen Kutikula-Ausstattung nicht in der Lage sind, ein Plastron zu halten. Zieht man die enormen hydrostatischen Drücke (von 8-60 atm) in Betracht, die bei den Tauchtiefen der jeweiligen Wirtstiere (Seehund bis 100 m, Weddelrobbe bis 700 m) zustande kommen, so wird verständlich, dass sich ein Plastron, das maximal 5 atm aushält, ohne zu benetzen (THORPE 1950, THORPE & CRISP 1949) solchen Drücken überhaupt nicht standhalten kann (MESSNER & ADIS 2000a).
Die Phylogenie der lufthaltenden Strukturen geriet bei den Arctophthirinae an die funktionelle Grenze eines Plastrons, d. h., die morphologischen Voraussetzungen eines optimalen Plastrons, die schuppenförmigen Borsten, wurden ausgebildet, aber nur für Druckverhältnisse im Flachwasser von 10-50 m. In diesem ist, den Lebendbeobachtungen von MURRAY & NICHOLLS (1965) zufolge, die südliche See-Elephantenlaus auch in der Lage, eine Ventilationsatmung durchzuführen. Es ist durchaus denkbar, dass die schuppenförmigen Borsten unmittelbar nach der Häutung hydrophob sind, aber sie verlieren diese Eigenschaft beim ersten Tieftauchen ihres Wirtes (vgl. Nachbetrachtungen).

Nachbetrachtungen

Es ist und bleibt ein Phänomen wissenschaftlicher Nachlässigkeit, dass bis auf wenige Ausnahmen (JACOBS & RENNER 1988, WICHARD et al. 1995) alle Autoren, die sich mit Plastron beschäftigen, bis in die jüngste Gegenwart hinein (u. a. GEWECKE 1995, DETTNER & PETERS 1999) die exakten Untersuchungen von STRIDE (1953, 1955, 1958) und die Bedeutung des fließenden Wassers einfach ignorieren und nur die ebenso exakten Berechnungen von THORPE & CRISP (1947a, b) sowie THORPE (1950) an der Grundwanzen-Imago gelten lassen.
Die Einseitigkeit der Aussage von THORPE & CRISP (1947b) legt u. E. den Verdacht nahe, dass sie ihre Untersuchungen und Berechnungen an totem Tiermaterial durchgeführt haben, und die Grundwanzen nicht in ihrem Lebensraum gesehen und erlebt haben, sonst hätten sie mit Sicherheit die Bedeutung von fließendem Wasser für die Plastronatmung in ihre Betrachtung mit aufgenommen.

Für weiterführende Arbeiten zur Plastronatmung sollen noch folgende offene Fragen genannt werden:

a) Wie erfolgt die Erstfüllung des *Agriotypus*-Kokons im Innern des Trichopterenkokons?
b) Sind die Kutikularstrukturen frisch geschlüpfter Larven und Imagines von Robbenläusen im terrestrischen Bereich noch hydrophob?
c) Haben die Robbenläuse neben den außergewöhnlichen stigmalen Verschlussapparaten auch ein besonders verstärktes Tracheensystem im Sinne einer negativen Kompressibilität (BAUGHMAN et al. 1998)?

Zusammenfassung

Morphologische Strukturen und die Biologie werden für alle Arthropoden dargestellt bei denen bisher eine potentielle Plastronatmung bekannt ist (Amblypygi, Ricinulei, Acari, Diplopoda, Insecta). Zunächst wird auf die polyphyletisch entstandene Vielfalt plastronhaltender Strukturen bei Insekten hingewiesen. Diese haben sowohl im terrestrischen als auch im aquatischen Bereich eine physiologische Funktion. Die bisher vielfach unterschätzte Bedeutung der Fließgeschwindigkeit des umgebenden Wassers für die kontinuierliche Lufterneuerung eines Luftmantels wird hervorgehoben. Am Beispiel der Robbenläuse werden die Grenzen der Unbenetzbarkeit eines Plastrons verdeutlicht.

Danksagung

Für die taxonomische Bestimmung des Materials von der französischen Atlantikküste danken wir Herrn Prof. Dr. A. Palissa (Collembola) und Herrn Dr. M. Moritz (Lyniphiidae; beide Berlin).

ADIS, J. & B. MESSNER (1991): Langzeit-Überflutungsresistenz als Überlebensstrategie bei terrestrischen Arthropoden. – Beispiele aus zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. – Dtsch. Ent. Z., N. F. **38**: 211-223.

ADIS, J. & B. MESSNER (1997): Adaptations to life under water: Tiger beetles and millipedes. In: JUNK, W. J. (ed.): The Central Amazon floodplain, 318-330. Ecology of a pulsing system. Ecological Studies 126. Berlin, Springer.

ADIS, J., G. CAODURO, B. MESSNER & H. ENGHOFF (1997): On the semiaquatic behaviour of a new troglobitic millipede from northern Italy (Diplopoda, Polydesmida: Polydesmidae). – In: ENGHOFF, H. (ed.): Many-legged animals. – A collection of papers on Myriapoda and Onychophora. – Ent. scand. Suppl. **51**: 301-306.

ADIS, J., S. I. GOLOVATCH, R. L. HOFFMAN, D. F. HALES & F. J. BURROWS (1998): Morphological adaptations of the semiaquatic millipede *Aporodesminus wallacei* SILVESTRI 1904 with notes on the taxonomy, distribution, habitats and ecology of this and a related species (Pyrgodesmidae Polydesmida Diplopoda). – Tropical Zoology **11**: 371-387.

ADIS, J., B. MESSNER & N. PLATNICK (1999): Morphological structures and vertical distribution in the soil indicate facultative plastron respiration in *Cryptocellus adisi* (Arachnida, Ricinulei) from Central Amazonia. – Stud. Neotrop. Fauna & Environm. **34**: 1-9.

BAUGHMAN, R. H., S. STAFSTRÖM, C. CUI, & S. O. DANTAS (1998): Materials with negative compressibilities on one or more dimensions. – Science **279**: 1522-1524.

BEIER, M. (1963): Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione). Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas, Bd. 1. Berlin, Akademie-Verlag.

CRISP, D. J. (1963): Waterproofing mechanisms in animals and plants. – In: MOILLIET, J. L. (ed.): Waterproofing and water-repellency, 416-481. Amsterdam, Elsevier.

DETTNER, K. & W. PETERS (Hrsg.) (1999): Lehrbuch der Entomologie. Stuttgart, Fischer.

DIECKMANN, L. (1972): Beiträge zur Insektenfauna der DDR – Coleoptera, Curculionidae. – Beitr. Entomol. **22**: 3-128.

EISENBEIS, G. & W. WICHARD (1985): Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden. Stuttgart, Fischer.

EISENBEIS,G. & W. WICHARD (1999): Wasserhaushalt, Osmo- und Ionenregulation sowie Exkretion. – In: DETTNER, K. & W. PETERS (Hrsg.): Lehrbuch der Entomologie: 129-170. Stuttgart, Fischer.

FOSTER, W. A. & J. E. TREHERNE (1976): The effects of tidal submergence on an intertidal aphid, *Pemphigus trehernei* FOSTER. – J. Animal Ecol. **45**, 291-301.

FREUND, L. (1928): *Anoplura pinnepediorum*. In: GRIMPE, G. & E. WAGLER (Hrsg.): Tierwelt der Nord- und Ostsee 4. XI, 1-36. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft.

GABBUTT, P. D. (1962): 'Nests' of the marine false-scorpion. – Nature **196**: 87-88.

GABBUTT, P. D. (1966): An investigation of the silken chambers of the marine pseudoscorpion *Neobisium maritimum* – J. Zool. Lond. **149**: 337-343.

GEWECKE, M. (Hrsg.) (1995): Physiologie der Insekten. Stuttgart, Fischer.

HARTGE, H. & R. HORN (1991): Einführung in die Bodenphysik. Stuttgart, Enke.

HEBETS, E. A. (1998): Life underwater: a novel model of respiration in the amblypygid *Phrynus marginemaculata* (Arachnida, Amblypygi). – Abstracts XVI Int. Congr. Arachnol., Chicago: 18.

HEBETS, E. A. & R. F. CHAPMAN (2000): Surviving the flood: plastron respiration in the non-tracheate arthropod *Phrynus marginemaculatus* (Amblypygi: Arachnida). – J. Insect Ecol. **46**: 13-19.

HINTON, H. E. (1966): Plastron respiration in marine insects. – Nature **209**: 220-221.

HINTON, H. E. (1967): Plastron respiration in the marine fly *Canace*. – J. mer. biol. Ass. U.K. **47**: 319-327.

HINTON, H. E. (1968): Spiracular gills. – Adv. Insect Physiol. **5**: 65-162.

HINTON, H. E. (1970): Discovery of *Hydroscapha* in Bulgaria (Coleoptera, Mycophaga). – Ikv. Zool. Inst. Sofia **30**: 153-157.

HINTON, H. E. (1981): Biology of insect eggs. Vol. I-III. Oxford, New York, Pergamon Press.

JACOBS, W. & M. RENNER (1988): Biologie und Ökologie der Insekten. Stuttgart, Fischer.

KIM, K. C. (1975): Ecology and morphological adaption of sucking lice (Anoplura, Echinophthiriidae) on the northern fur seal. – Rapp. P. v. Rén. Cons. in Explor. Mer. **169**: 504-515.

LANGER, C. & B. MESSNER (1984): Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen des Plastrons submers lebender Rüsselkäfer der Gattungen *Eubrychinus* und *Bagous* (Coleoptera, Curculionidae). – Zool. Jb. Anat. **111**: 155-174.

MAHNERT, V. & R. SCHUSTER (1981): *Pachyolpium atlanticum* n. sp., ein Pseudoskorpion aus der Gezeitenzone der Bermudas – Morphologie und Ökologie (Pseudoscorpiones: Olpiidae). – Revue suisse Zool. **88**: 265-273.

MESSNER, B. (1965): Bemerkungen zur Biologie von *Agriotypus armatus* WALK. (Hymenoptera, Agriotypidae). – Zool. Anz. **174**: 354-362.

MESSNER, B. (1982): Die Plastronatmung bei den Käfern *Macroplea mutica* (Col., Chrysomelidae) und *Elmis aenea* (Col., Dryopidae). – Zool. Jb. Anat. **107**: 458-464.

MESSNER, B. (1983): DOPA-Oxidase-gehärtete Sekrete schützen das Eigelege von *Galeruca tanaceti* L. (Coleoptera, Chrysomelidae). – Ent. Nachr. Ber. **27**: 221-224.

MESSNER, B. (1985): Die Plastronstrukturen kurzzeitig und permanent submers lebender Blattläuse (Insecta, Aphidina). – Zool. Jb. Anat. **113**: 171-183.

MESSNER, B. (1986): Zur Plastronatmung bei Blepharoceriden-Puppen der Gattung *Liponeura* (Insecta, Diptera). – Zool. Jb. Anat. **114**: 503-510.

MESSNER, B. (1988): Vorschlag für die Neufassung des Begriffes „Plastron" bei den Arthropoden. – Dtsch. ent. Z., N. F. **35**: 379-381.

MESSNER, B. & J. ADIS (1987): Die Plastronstrukturen der submers lebenden neotropischen Bärenraupe von *Palustra laboulbeni* BAR, 1873 (Lepidoptera: Arctiidae). – Zool. Jb. Anat. **115**: 531-538.

MESSNER, B. & J. ADIS (1988): Die Plastronstrukturen der bisher einzigen submers lebenden Diplopodenart *Gonographis adisi* HOFFMAN 1985 (Pyrgodesmidae, Diplopoda). – Zool. Jb. Anat. **117**: 277-290.

MESSNER, B. & J. ADIS (1992a): Die Plastronatmung bei aquatischen und flutresistenten terrestrischen Arthropoden (Acari, Diplopoden und Insekten). – Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. **8**: 325-327.

MESSNER, B. & J. ADIS (1992b): Kutikuläre Wachsausscheidungen als plastronhaltende Strukturen bei Larven von Schaum- und Singzikaden (Auchenorrhyncha: Cercopidae und Cicadidae). – Revue suisse Zool. **99**: 713-720.

MESSNER, B. & J. ADIS (1994): Funktionsmorphologische Untersuchungen an den Plastronstrukturen der Arthropoden. – Verh. Westd. Entom. Tag **1993**: 51-56.

MESSNER, B. & J. ADIS (1995): Es gibt nur fakultative Plastronatmer unter den tauchenden Webespinnen (Araneae). – Dtsch. ent. Z., N. F. **42**: 453-459.

MESSNER, B. & J. ADIS (2000a): Die Robbenläuse Echinophthiriinae und Antarctophthirinae (Anoplura) sind keine Plastronatmer. – Verh. Westd. Entom. Tag **1998**: 157-233.

MESSNER, B. & J. ADIS (2000b): Zur Atmung der Eier von der ständig submers lebenden Grundwanze (*Aphelocheirus aestivalis*) (Hydrocorisa, Heteroptera). – Naturschutzarb. Meckl.: 45-46.

MESSNER, B. & L. DIECKMANN (1987): Die Plastronstrukturen des submers an Schilf lebenden Rüsselkäfers *Dicranthus elegans* (FABRICIUS, 1801) (Coleoptera, Curculionidae). – Zool. Jb. Anat. **115**: 115-125.

MESSNER, B. & G. GRÄFNER (1983): Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zur Plastronatmung der Simuliiden-Puppen (Insekta, Diptera). – Zool. Jb. Anat. **110**: 373-380.

MESSNER, B. & W. JOOST (1984): Die Plastronatmung von *Hydroscapha granulum*-Imagines (Coleoptera, Hydroscaphidae). – Zool. Jb. Anat. **112**: 269-278.

MESSNER, B. & C. LANGER (1984): Atmungsfähige Deckflügel als Anpassung an die submerse Lebensweise bei Käfern. – Zool. Jb. Anat. **111**: 469-484.

MESSNER, B. & D. TASCHENBERGER (1981): Zur Funktionsmorphologie des Atembandes von *Agriatypus armatus* WALK. (Hym., Agriotypidae). – Dtsch. Ent. Z., N. F. **28**: 7-9.

MESSNER, B., J. ADIS & E. F. RIBEIRO (1992): Eine vergleichende Untersuchung über die Plastronstrukturen bei Milben (Acari). – Dtsch. Ent. Z., N. F. **39**: 159-176.

MESSNER, B., J. ADIS & K. P. ZULKA (1996): Stigmale Plastronstrukturen, die einigen Diplopoden-Arten eine submerse Lebensweise in kaltem und fließendem Wasser ermöglichen. – Revue suisse Zool. **103**: 613-622.

MESSNER, B., I. GROTH & D. TASCHENBERGER (1983): Zum jahreszeitlichen Wanderverhalten der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis*. – Zool. Jb. Syst. **110**: 323-331.

MESSNER, B., H. TREI & F. RABENSTEIN (1998): Ist die Seehundlaus ein Plastronatmer? – Zur Atmung der Seehundlaus *Echinophthirius horridus* (OLFERS 1816) (Echinophthiriidae, Anoplura). – Drosera `**98**: 11-18.

MESSNER, B., I. GROTH, U. GÖLLNER-SCHEIDING & R. HANSCHKE (1980): Erster Nachweis der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis* FAB. (Heteroptera) in Mecklenburg, zugleich ein Beitrag zur Biologie und Verbreitung. – Entom. Ber. **1980**: 13-20.

MESSNER, B., I. GROTH, U. MESSNER & T. GEISEL (1987): Die Plastronstrukturen der Larve, der Puppe und des submers lebenden Weibchens von *Acentria nivea* (OLIVIER, 1791) (Lepidoptera, Pyralidae). – Zool. Jb. Anat. **115**: 163-180.

MESSNER, B., A. LUNK, I. GROTH, H. J. SUBKLEW & D. TASCHENBERGER (1981): Neue Befunde zum Atmungssystem der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis* (Heteroptera, Hydrocorisae). I. Imagines. – Zool. Jb. Anat. **105**: 474-496.

MILLER, P. L. (1964): The possible role of haemoglobin in *Anisops* and *Buenoa* (Hemiptera: Notonectidae). – Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond. A **39**: 136-175.

MÜLLER, F. P. (1973): Aphiden an Moosen. – Entomol. Abh. Mus. Tierk. Dresden **39**: 205-242.

MURRAY, M. D. & D. G. NICHOLLS (1965): Studies on the ectoparasites of seals and penguins. I. The ecology of the louse *Lepidophthirus macrorhini* ENDERLEIN on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.). – Austral. J. Zool. **13**: 437-545.

MURRAY, M. D., M. S. R. SMITH & Z. SOUCEK (1965): Studies on the ectoparasites of seals and penguins. II. The ecology of the louse *Antarctophthirus ogmorhini* ENDERLEIN on the weddell seal, *Leptonychotes weddelli* LESSON. – Austral. J. Zool. **13**: 761-771.

NIETHAMMER, J. & F. KRAPP (1992): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 6: Meeressäuger, Teil II: Robben – Pinnipedia. Wiesbaden, Aula-Verlag.

NOBLE-NESBITT, J. (1963): Transpiration in *Podura aquatica* L. (Collembola, Isotomidae) and the wetting properties of its cuticle. – J. Exp. Biol. **40**: 681-700.

PAL, R. (1950): The wetting of insect cuticle. – Bull. ent. Res. **41**: 121-129.

PASSOA, S. (1988): Systematic positions of *Acentria ephemerella* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER) Nymphulinae and Schoenobiinae based on morphology of immature stages (Pyralidae). – J. Lepid. Soc. **42**: 247-262.

PETRISCHAK, H. (2000): Untersuchungen zur Lebensweise von *Cataclysta lemnata* L., 1758 in einem schleswig-holsteinischen Kleingewässer (Lepidoptera: Pyralidae). – Faun.-Ökol. Mitt. **8** (im Druck).

RAHN, H. & C. V. PAGANELLI (1968): Gas exchange in gas gills of diving insects. – Resp. Physiol. **5**: 145-164.

RASPOTNIG, G. & G. KRISPER (1998): Fatty acids as cuticular surface components in oribatid mites (Acari: Oribatida). – In: EBERMANN, E. (ed.): Arthropod Biology: Contributions to Morphology, Ecology and Systematics. – Biosystematics and Ecology Series **14**: 215-243.

SCHERF, H. (1963): Ein Beitrag zur Kenntnis zweier Pinnipedierläuse (*Antarctophthirus trichechi* BOH. und *Echinophthirius horridus* OLF.). – Z. f. Parasitenkunde **32**: 16-44.

SCHERF, H. (1999): Wie atmen Robbenläuse. – Naturw. Rdschau (Kurzbericht) **3**: 113-115.

SCHUMANN, W. (1989): Seehunde im Wattenmeer. Hannover, Landbuch-Verlag.

SEDLAG, U. (1988): Wie leben Säugetiere? Leipzig, Urania-Verlag.

STATZNER, B. & T. F. HOLM (1989): Morphological adaption of shape to flow: Microcurrents around lotic macroinvertebrates with known Reynolds numbers at quasi-natural flow conditions. – Oecologia **78**: 145-157.

STRIDE, G. O. (1953): The respiratory bubble of the aquatic beetle, *Potamodytes tuberosus* HINTON. – Nature **171**: 885-886.

STRIDE, G. O. (1955): On the respiration of a aquatic african beetle *Potamodytes tuberosus* HINTON. – Ann. Ent. Soc. Amer. **48**: 344-351.

STRIDE, G. O. (1958): The application of a Bernoulli equation to problems of insect respiration. – Proc. 10th Int. Congr. Entom. **2**: 335-336.

THORPE, W. H. (1950): Plastron respiration in aquatic insects. – Biol. Rev. **25**: 344-390.

THORPE, W. H. & D. J. CRISP (1947a): Studies on plastron respiration. I. The biology of *Aphelocheirus* (Hemiptera, Aphelocheiridae (Naucoridae)) and the mechanism of plastron retention. – J. exp. Biol. **24**: 227-269.

THORPE, W. H. & D. J. CRISP (1947b): Studies on plastron respiration. II. The respiratory efficiency of the plastron in *Aphelocheirus*. – J. exp. Biol. **24**: 270-303.

THORPE, W. H. & D. J. CRISP (1949): Studies on plastron respiration. IV. Plastron respiration in the Coleoptera. – J. exp. Biol. **26**: 219-260.

WAGNER, TH., CH. NEINHUIS & W. BARTHLOTT (1996): Wettability and contaminability of insect wings as a function of their surface sculptures. – Acta Zool. **77**: 213-225.

WEBB, J. E. (1946): Spiracle structure as a guide to the phylogenetic relationships of the Anoplura, with notes on the affinities of mammalian hosts. – Proc. Zool. Soc. Lond. **116**: 49-119.

WICHARD, W., W. AHRENS & G. EISENBEIS (1995): Atlas zur Biologie der Wasserinsekten. Stuttgart, Fischer.

Anschrift der Verfasser:

Prof. em. Dr. Benjamin Messner, Zool. Institut und Museum der E.-M.-Arndt-Universität, J. S. Bachstr. 11/12 (privat: Friedrich-Loeffler-Straße 13c), D-17489 Greifswald.

Prof. Dr. Joachim Adis, AG Tropenökologie, Max-Planck-Institut für Limnologie, Postfach 165, D-24302 Plön.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Drosera

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 2000

Autor(en)/Author(s): Messner [Meßner] Benjamin, Adis Joachim

Artikel/Article: Morphologische Strukturen und vergleichende Biologie plastronatmender Arthropoden 113-124