

B. MESSNER, Greifswald & J. ADIS, Plön

Atmungsformen bei Plastronatmern am Beispiel der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis* FABRICIUS (Heteroptera)

Zusammenfassung Es wurden 4 Atmungsformen (Normalatmung, einfache Diffusion in stehendem Wasser, Ventilationsatmung und erleichterte Diffusion bzw. Luftblasenfang in fließendem Wasser) für Plastronatmer unter den Arthropoden genannt und ihr Zusammenspiel dargestellt.

Summary **Modes of respiration in plastron-bearing arthropods by way of example of the bug *Aphelocheirus aestivalis* FABRICIUS.** - Four modes of respiration (normal respiration, simple diffusion of oxygen in standing water, submersed ventilation and facilitated diffusion, or capture of air bubbles in running water, respectively) of plastron-bearing arthropods are presented and their interactions shown.

Die Grundwanze ist in Mecklenburg-Vorpommern erfreulicherweise noch in vielen Bächen, Fliesen und Flüssen zahlreich vertreten (MESSNER et al. 1980, ZETTLER 1998).

Diese Wanzenart hat sich unter allen Plastronatmern am perfektesten an eine permanente submerse Lebensweise angepaßt: Eier und Imagines atmen über einen im Wasser mitgeführten Luftmantel (= Plastron) (MESSNER & ADIS 1999, MESSNER et al. 1981), und alle 5 Larvenstadien besitzen eine Hautatmung (MESSNER et al. 1986). – Die meisten anderen in Abb. 1 genannten Plastronatmer haben nur bestimmte Entwicklungsstadien (die Puppe) submers lebend, oder sie müssen bestimmte Situationen als Plastronatmer überstehen; wie z. B. die Antartophthirinae unter den Robbenläusen beim Tauchgang des Wirtes. Die Rüsselkäfer *Eubrychius*, *Bagous* und *Dicranthus* leben als Imagines nur im Sommer submers und gehen im Herbst zur Überwinterung an Land.

Als THORPE & CRISP (1947a, b) an Präparaten der Grundwanzen-Imagines mit der Feststellung der Microtrichien-Dichte pro cm² und deren Stabilität gegen Wasserbenetzung die Grundlagen für die erste Plastron-Definition erarbeiteten, waren noch viele Fragen sowohl zum Vorkommen als auch zur Atmungsphysiologie dieser Art offen.

So lag zwar eine relativ große Anzahl von Einzelangaben zur Biologie aus Laborhaltungen und Beobachtungen im natürlichen Biotop vor (JORDAN 1961, KLAUSNITZER et al. 1978, KNAPP 1975, LARSEN 1924, 1927, 1932, 1955, MESSNER et al. 1980, OHM 1956, SIROTININA 1921, SOUTHWOOD & LESTON 1959, USSING 1910, WESSENBERG-LUND 1943), aber alle diese Daten erlaubten bisher noch keine endgültige und logische Zusammenschau zum Verhalten dieser Tiere. Diese brachten erst die Langzeitbeobachtungen zur jahreszeitlichen Wanderbewegung der Grundwanze in einem stabilen Fließsystem, und zwar im Durchbruchtal der Nebel zwischen Serrahn und Kuchelmiß (MESSNER et al. 1983).

Im Sommer findet man die Imagines in kleinen und großen Stromschnellen bei der Ablage der langovalen plastronatmenden Eier (MESSNER & ADIS 1999, 2000); im Frühsommer bis zum Herbst bei der Aufwärts- bzw. Abwärtswanderung im Kiesbett des Fließgewässers, meist zusammen mit allen 5 Larvenstadien. Im Winter sammeln sich alle Tiere in seichten Buchten mit stehendem Wasser um und unter Steinen oder graben sich in den Sand von Mündungsgebieten anschließender Seen, d. h. in stehendem Wasser. Auch im Experiment graben sich Grundwanzen bei tiefen Temperaturen im Kühlschrank (+ 4°C) flach in den angebotenen Sand ein (MESSNER et al. 1983).

Es lassen sich damit alle Einzelfunde aus schnell fließenden Bachabschnitten bis hin zum Aufenthalt in stehendem Wasser in diese Verhaltensskala unterbringen. Wertvoll bei den Fundortangaben ist die Jahreszeit und die jeweilige Wassertemperatur; denn es scheint so zu sein, daß die Wanderung zum Eiablageplatz erst oberhalb einer Wassertemperatur von + 10° C beginnt. Auch das Aufsuchen der Überwinterungsbuchten scheint temperaturabhängig zu sein, aber wir haben den genauen Zeit- bzw. Temperaturpunkt noch nicht näher untersucht.

Zur Vielfalt der Physiologie dieser Plastronatmung gaben THORPE & CRISP (1947a, b) durch die Arbeiten an den Imagines der Grundwanze die erste Grundlage für eine Plastron-Definition. Ihre Berechnung der Haardichte pro cm² einerseits und die Feststellung einer relativen Unbenetzbarkeit der hydrophoben Haarstrukturen andererseits führten die Autoren zu der Aussage, daß ein Gasaustausch zwischen einer dünnen Luftschicht (= Plastron) und dem umgebenden Wasser über eine einfache Diffusion um so besser erfolgen kann, je größer die Plastronfläche ist; eine Definition, die nur für eine Plastronatmung im stehenden Wasser gilt (MESSNER & ADIS 1994).

Zur gleichen Aussage kommt HINTON (zusammenfass. 1968, 1969) bei seinen Untersuchungen der filigranen Plastronstrukturen an diversen Insekten-Eiern und den Stigmal- und Thorakal-Kiemern bei Puppen zweier Käfer- und acht Fliegen-Familien. Die optimale Wirkung einer Plastronfläche berechnet HINTON – ganz im Sinne von THORPE & CRISP – als das Größenverhältnis der Wasser-Luft-Grenzfläche im Lückensystem der Stigmalkiemern zum jeweiligen Körpergewicht.

Allen drei Autoren war sehr wohl bekannt, daß ihre Untersuchungsobjekte in mehr oder weniger stark fließenden Gewässern leben (HINTON 1953, THORPE 1966), aber sie sahen die Bedeutung der Fließgeschwindigkeit lediglich darin, daß sie zu einer optimalen normalen Diffusion durch ständige Zufuhr sauerstoffgesättigten Wassers beiträgt.

Die Untersuchungen von THORPE & CRISP (1947a, b) zur Definition einer Plastronatmung der Grundwanze waren nicht nur beispielhaft für alle Plastron-Arbeiten von HINTON, sondern auch dominant für viele Autoren bis in die Gegenwart hinein (DETTNER & PETERS 1999, GEWECKE 1995, SIEWING 1980, WICHARD et al. 1995); für sie gibt es als Plastronatmung nur die einfache Diffusion in stehendem Wasser, obgleich gerade die Biologie der Grundwanze das ganze Gegenteil zeigt und auch erfordert.

In den Jahren 1953–58 zeigte STRIDE experimentell am Käfer *Potamodytes tuberosus*, daß zur Plastronatmung in schnell fließendem Wasser nicht nur eine Ventilationsatmung gehört, sondern daß auf der Leeseite eines angeströmten Tieres nach der Bernoullischen Gleichung ein Unterdruck entsteht, der eine Sauerstoffdiffu-

sion in ein vorhandenes Plastron stark erleichtert oder in dessen Bereich sogar die im Wasser mitgeführten Luftblasen von einem Plastron gehalten und in dieses aufgenommen werden können (STRIDE 1953, 1955, 1958, MESSNER & TASCHENBERGER 1981). Diese weit aus effektivere Atemtechnik wird von allen Plastronatmern genutzt, ganz gleichgültig, ob sie ein großflächiges Plastron, wie bei der Grundwanze (MESSNER et al. 1981) oder ein extrem kleinflächiges wie beim Käfer *Hydroscapha* (MESSNER & JOOST 1984) besitzen.

Inzwischen sind zahlreiche neue plastronhaltende Strukturen nicht nur bei Insekten, sondern auch bei Milben, Kapuzenspinnen und Diplopoden gefunden worden (MESSNER & ADIS 1994, 2000b), so daß es notwendig wurde, die auf den klassischen Untersuchungen von THORPE & CRISP (1947a, b) beruhende Plastron-Definition (SCHAEFER & TISCHLER 1983) durch eine Neufassung zu ersetzen (MESSNER 1988).

Die Untersuchungen zur Plastronatmung sind bis zum heutigen Zeitpunkt so weit gediehen, daß man die Fülle der polyphyletisch entstandenen Plastronstrukturen und auch deren Ausfall oder Fehlen (z. B. Antartophtiridae) in ein sinnvolles Funktionsschema einordnen kann (Abb. 1). Plastronatmer sind in der Lage, vier verschiedene Atmungsformen durchzuführen:

- die Normalatmung außerhalb des Wassers;
- die einfache Diffusionsatmung in stehendem Wasser;
- die Ventilationsatmung in stehendem und schwach fließendem Wasser;
- die erleichterte Diffusionsatmung oder der Luftblasenfang in stark fließendem Wasser.

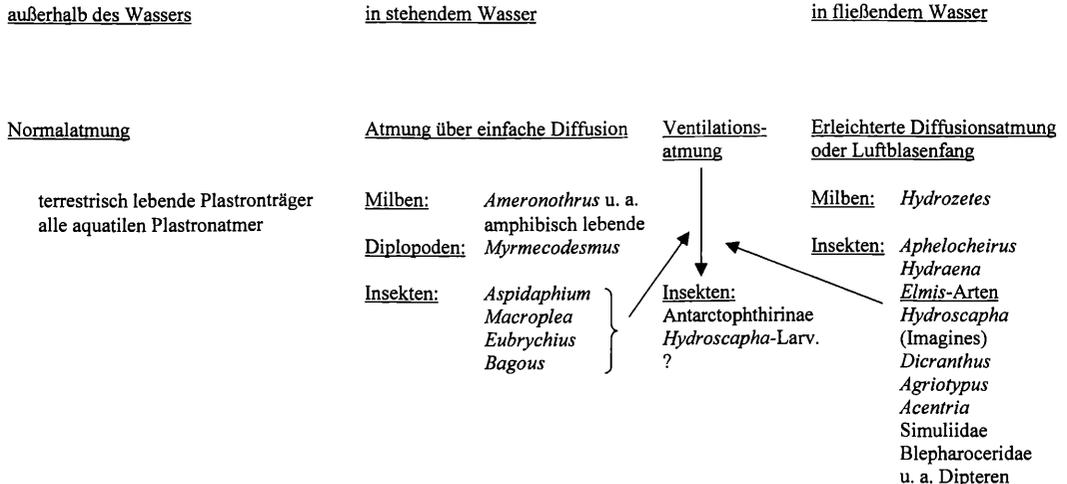


Abb. 1: Atmungsformen der Plastronatmer: im terrestrischen Bereich, in stehendem, in fließendem Wasser und die Ventilationsatmung.

a) Normalatmung im terrestrischen Bereich.

Bei terrestrisch lebenden Arthropoden dienen hydrophobe Plastronstrukturen dem Schutz vor Benetzung oder Überflutung (vgl. MESSNER & ADIS 2000 b) und erlauben gleichzeitig eine ganz normale Atmung, wie man sie von den Insekten her kennt. – Nach HINTON (1969) gibt es unter den Insekten eine größere Anzahl von terrestrisch lebenden Plastronträgern, die diese Strukturen submers überhaupt nicht nutzen.

b) Einfache Diffusionsatmung in stehendem Wasser

Von den eigentlichen oder echten Plastronatmern nehmen nur wenige Arten die einfache Diffusion wahr, so die Blattläuse *Aspidaphium*, die Käfer *Eubrychius*, *Bagous* und *Haemonia* sowie einige Milben und der Diplopede *Myrmecodesmus (Gonographis) adisi*.

c) Ventilationsatmung in stehendem und schwach fließendem Wasser

Soweit man es bisher beobachten konnte, sind echte Plastronatmer z. T. in der Lage, bei eintretender Atemnot (Abfall des O₂-Gehaltes des umgebenden Wassers) aus ihrem eigenen Tracheensystem eine Luftblase herauszudrücken, um die Diffusionsfläche zu vergrößern. Von Zeit zu Zeit ziehen die Tiere die Blase ein und drücken sie wieder heraus, so daß man wohl von einer Ventilationsatmung sprechen kann.

Diese Ventilationsatmung läßt sich allgemein als Notatmung verstehen, die sowohl die Plastronträger in stehendem wie auch in sonst schnell fließendem Wasser in entsprechender Situation anzeigen und durchführen.

Auch in das Wasser flüchtende Käfer (Cicindelidae) können in stehendem Wasser eine Ventilationsatmung durchführen, um die Tauchzeit zu verlängern (ADIS & MESSNER 1997).

Aus der Gruppe der Plastronatmer stark fließender Gewässer beschrieb STRIDE (1953) erstmalig an dem Elmitiden *Potamodytes* das Phänomen einer solchen Notatmung (= Respirationblase), die bei verringerter Fließgeschwindigkeit einsetzt.

Eine atmungsphysiologische Besonderheit unter den Plastronatmern schnellfließender Systeme ist bei den Antarctophthirinae unter den Robbenläusen notgedrungen zur Anwendung gekommen: Die ursprünglich vielleicht hydrophoben Plastronstrukturen (Schuppen) sind nach dem ersten tiefen Tauchgang ihres haararmen Wirtes durch den hohen Wasserdruck (bei Weddelrobbe 60 atm!) als plastronhaltend unbrauchbar geworden, so daß die Läuse nunmehr endgültig auf die Ventilationsatmung umschalten mußten, d. h. wenn sie eine Lufterneuerung brauchen, drücken sie aus ihren Stigmen kurzzeitig Luftblasen heraus, die bei entsprechender Tauch- oder Schwimgeschwindigkeit des Wirtstieres durch erleichterte Diffusion oder Luftblasenfänger eine Lufterneuerung möglich machen (MESSNER & ADIS 2000a, MURRAY und NICHOLLS 1965).

Ansonsten sind die Robbenläuse allesamt in der Lage, ihre Stigmen mit besonders stark ausgebildeten Verschlussapparaten (WEBB 1946) abzudichten, um auch in großen Wassertiefen (bis 700 m!) eine gewisse Restluft in den Tracheen zu erhalten (MESSNER & ADIS 2000a).

In diesem Zusammenhang müssen wir unsere im Jahr 2000 getroffene Aussage, die Vertreter der Unterfamilie der Antarctophthirinae wären keine Plastronatmer (MESSNER & ADIS 2000a), revidieren. Wenn wir die Ventilationsatmung als eine besondere Form der Plastronatmung ansehen, so sind diese hydrostatisch extrem lebenden Robbenläuse doch zu den in Atemnot geratenen Plastronatmern zu zählen.

Bei den Larven der Käferart *Hydroscapha granulum* vermuten wir – auch wenn die entsprechende Lebendbeobachtung noch aussteht – eine permanente Ventilationsatmung durch alle tubenartig verlängerten Abdominalstigmen.

d) Erleichterte Diffusionsatmung oder Luftblasenfänger

In mäßig bis stark fließendem Wasser lebt der größte Teil der bisher bekannten Plastronträger: Das sind z. B. unter den Milben: *Hydrozetus lacustris*; unter den Insekten: *Aphelocheirus aestivalis*, *Hydraena riparia* (Imagines), *Elmis*-Arten (Imagines), *Hydroscapha* (Imagines), *Agriotypus armatus* (Letztlarve u. Puppe), *Acentria nivea* (Letztlarve, Puppe, flügelloses Weibchen) und die Puppen von Simuliiden, Blepharoceriden u. a. Dipteren. (MESSNER & ADIS 1994)

Alle diese Arten nutzen den nach der Bernoullischen Gleichung bei umströmten Körpern entstehenden Unterdruck zur ständigen Erneuerung ihres Plastrons über erleichterte Diffusion oder den Luftblasenfänger, der kürzlich auch experimentell an einem Modell nachgewiesen werden konnte (MESSNER 2003).

Fällt bei diesen Plastronträgern die Fließgeschwindigkeit so weit ab, daß sie in Atemnot geraten, gehen einige Arten zur Ventilationsatmung über (z. B. Elmidae). Grundwanzen-Imagines, die ein überdimensioniertes Plastron ausgebildet haben, bilden eine Ventilationsblase aus. In langsam fließenden Bachabschnitten des Durchbruchtales der Nebel zeigten die Grundwanzen ihre Atemnot im Sommer dadurch an, daß sie auf den höchsten Punkt eines umflossenen Steines stiegen und extrem stelzbeinig ihre gesamte Plastronfläche dem anströmenden Wasser darboten (MESSNER, unveröffentlicht). Fällt die Fließgeschwindigkeit weiter ab, so steigen die Tiere, wie alle anderen Plastronatmer, aus dem Wasser aus, um die Normalatmung zu nutzen.

Literatur

- ADIS, J. & B. MESSNER (1997): Adaptations to life under water: Tiger beetles and millipedes. In: JUNK, W. J. (ed.): The Central Amazonian floodplain, 318-330. Ecology of a pulsing system. Ecological Studies 126, Berlin, Springer.
- DETTNER, K. & W. PETERS (Hrsg.) (1999): Lehrbuch der Entomologie. - Stuttgart, Fischer.
- GEWECKE, M. (Hrsg.) (1995): Physiologie der Insekten. - Stuttgart, Fischer.
- HINTON, H. E. (1953): Some adaptations of insects to environments that are alternately dry and flooded, with some notes on the habits of the stratiomyidae. - Transactions of Society of British Entomology 11: 209 - 227.
- HINTON, H. E. (1968): Spiracular gills. - Advances of Insect Physiology 5: 65 - 162.
- HINTON, H. E. (1969): Some structures of insects as seen with the scanning electron microscope. - Micron 1: 84 - 108.
- JORDAN, K. H. C. (1961): Wasserwanzen. - Wittenberg.
- KLAUSNITZER, B., JACOB, U., JARISCH, O., JOOST, W., KLIMA, F. & PETERS, G. (1978): Wasserinsekten. - Berlin.
- KNAPP, F. (1975): *Aphelocheirus aestivalis* in der Schweiz (Heteroptera, Cryptocera). - Mitteilungen der Schweizer Entomologischen Gesellschaft 48: 225 - 227.
- LARSEN, O. (1924): Zur Kenntnis von *Aphelocheirus aestivalis* FABR. - Arkiv for Zoology. 16, 1 - 21.
- LARSEN, O. (1927): Über die Entwicklung und Biologie von *Aphelocheirus aestivalis* FABR. - Entomologisk Tidsskrift 48: 181 - 206.
- LARSEN, O. (1932): Beiträge zur Ökologie und Biologie von *Aphelocheirus aestivalis* FABR. - Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie 26: 1 - 19.
- LARSEN, O. (1955): Spezifische Mechanorezeptoren bei *Aphelocheirus aestivalis* FAB. nebst Bemerkungen über die Respiration dieser Wanze. - Lunds Universitets Årsskrift, Neue Folge, 51: 1 - 58.
- MESSNER, B. (1988): Vorschlag für die Neufassung des Begriffes „Plastron“ bei den Arthropoden. - Deutsche Entomologische Zeitschrift, Neue Folge 35: 379 - 381.
- MESSNER, B. (2003): Erfolgreiche Experimente zur Erstfüllung des Larvenkokons von *Agriotypus armatus* CURTIS, 1832 (Hym.) mit Luft. - Entomologische Nachrichten und Berichte 47: 103 - 105.
- MESSNER, B. & J. ADIS (1994): Funktionsmorphologische Untersuchungen an den Plastronstrukturen der Arthropoden. - Verhandlungen des Westdeutschen Entomologen Tages 1993: 51 - 56.
- MESSNER, B. & J. ADIS (1999): Zur Atmung der Eier von der ständig submers lebenden Grundwanze (*Aphelocheirus aestivalis*) (Hydrocorisidae, Heteroptera). - Naturschutzarbeit in Mecklenburg-Vorpommern 42: 66 - 67.
- MESSNER, B. & J. ADIS (2000a): Die Robbenläuse Echinophthiriinae und Autarchophthiriinae (Anoplura) sind keine Plastronatmer. - Verhandlungen des Westdeutschen Entomologen Tages 1998: 157 - 164.
- MESSNER, B. & J. ADIS (2000b): Morphologische Strukturen und Vergleichende Biologie plastronatmer Arthropoden. *Drosera* 2000: 113 - 124.
- MESSNER, B., I. GROTH & D. TASCHENBERGER (1983): Zum jahreszeitlichen Wanderverhalten der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis*. - Zoologische Jahrbücher, Abteilung Systematik 110: 323 - 331.
- MESSNER, B., I. GROTH, U. GÖLLNER-SCHIEDING, & R. HANSCHKE (1980): Erster Nachweis der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis* (F.) 1803 in Mecklenburg, zugleich ein Beitrag zur Biologie und Verbreitung (Het.). - Entomologische Berichte (1980): 13 - 20.
- MESSNER, B., M. HEGEMANN & M. SCHMIDT (1986): Die Chloridzellen der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis* (Heteroptera, Corixidae) und ihre mögliche Atemhilfsfunktion bei den Larven. - Zoologische Jahrbücher, Abteilung Physiologie 98: 13 - 30.
- MESSNER, B. & W. JOOST (1984): Die Plastronatmung von *Hydroscapha granulatum*-Imagines (Coleoptera, Hydroscaphidae). - Zoologische Jahrbücher, Abteilung Anatomie 112: 269 - 278.
- MESSNER, B., A. LUNK, I. GROTH, H.-J. SUBKLEW & D. TASCHENBERGER (1981): Neue Befunde zum Atmungssystem der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis* (Heteroptera, Hydrocorisidae) I. Imagines. - Zoologische Jahrbücher, Abteilung Anatomie 105: 474 - 496.
- MESSNER, B. & D. TASCHENBERGER (1981): Zur Funktionsmorphologie des Atembandes von *Agriotypus armatus* WALK. (Hym., Agriotypidae). - Deutsche Entomologische Zeitschrift, Neue Folge 28: 7 - 9.
- 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.). - Australian Journal of Zoology 13: 437 - 545.
- OHM, D. (1956): Beiträge zur Biologie der Wasserwanze *Aphelocheirus aestivalis* F. - Zoologische Beiträge, Neue Folge 2: 359 - 386.
- SCHAEFFER, M. & W. TISCHLER (1983): Wörterbücher der Biologie. Ökologie. (2. Aufl.) - Jena, VEB G. Fischer Verlag.
- STEWING, R. (1980): Allgemeine Zoologie. - G. Fischer, Stuttgart, New York.
- SIROTININA, G. (1921): Materialien zur Fauna und Biologie der Wasserwanzen (Rhynchota) des Wolga-Bassins. - Arbeiten der biologischen Wolga-Station 5: 333 - 371.
- SOUTHWOOD, T. R. E. & LESTON, D. (1959): Land and Water bugs of the British Isles. - London.
- STRIDE, G. O. (1953): The respiratory bubble of the aquatic beetle *Potamodytes tuberosus* HINTON. - Nature (London) 171: 885 - 886.
- STRIDE, G. O. (1955): On the respiration of an African beetle, *Potamodytes tuberosus* HINTON. - Annals of Entomological Society of America 48: 344 - 351.
- STRIDE, G. O. (1958): The application of the Bernoulli equation to problem of insect respiration. - Proceedings of 10th International Congress of Entomology 2: 335 - 336.
- THORPE, W. H. (1966): The habitat of *Aphelocheirus aestivalis* (F.) (Hem. Het., Aphelocheiridae). - The Entomologist's Monthly Magazine 101: 251 - 253.
- 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. - Journal of Experimental Biology 24: 227 - 269.
- THORPE, W. H. & D. J. CRISP (1947b): Studies on plastron respiration. II. The respiratory efficiency of the plastron in *Aphelocheirus*. - Journal of Experimental Biology 24: 270 - 303.
- USSING, H. (1910): Beiträge zur Biologie der Wasserwanzen: *Aphelocheirus montandoni* HORVATH. - Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie 3: 115 - 121.
- WEBB, J. E. (1946): Spiracle structure as a guide to the phylogenetic relationships of the Anoplura with notes on the affinities of mammalian hosts. - Proceedings of Zoological Society of London 116: 49 - 119.
- WESENBERG-LUND, G. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. - Berlin, Wien.
- WICHARD, W., W. AHRENS & G. EISENBEIS (1995): Atlas zur Biologie der Wasserinsekten. - Stuttgart, Fischer.
- ZETTLER, M. L. (1998): Zur Verbreitung der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis* FABRICIUS 1803 in Mecklenburg-Vorpommern (Heteroptera: Aphelocheiridae). - Naturschutzarbeit in Mecklenburg-Vorpommern 41: 11 - 13.

Manuskripteingang: 18.4.2003

Anschriften der Verfasser:
 Prof. (em.) Dr. B. Messner
 An den Wurthen 4
 17489 Greifswald

Prof. Dr. J. Adis
 Max-Planck-Inst. f. Limnologie, PF 165
 24306 Plön/Holstein

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologische Nachrichten und Berichte](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Messner B., Adis Joachim

Artikel/Article: [Atmungsformen bei Plastronatmern am Beispiel der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis* Fabricius \(Heteroptera\). 195-198](#)