

Metamorphose der Respirationsorgane bei *Nepa cinerea*.

Von Walter Dogs.

Mit 2 Tafeln.

✓

Aus dem Zoologischen Institut zu Greifswald.

Einleitung.

Literarischer Überblick.

Allgemeines über die Atmung der Hydrocores.

I. Teil.

A. Technik.

B. Atmung der Larve.

Zahl der Stigmen.

Lage der Stigmen. Atemrinne. Lage der abdominalen und des metathoracalen Stigmas. Abdominalschaukel. Lage des mesothoracalen Stigmas.

Bau der Stigmen.

Tracheen.

Atmungsweise mit kurzem Ausblick auf andere Hydrocores.

II. Teil.

C. Atmung der Imago.

Allgemeines.

Zahl der Stigmen.

Lage und Bau der Stigmen. Einiges über die Metamorphose des Abdomens. Atemröhre. Letztes Abdominalstigma. Zweites, drittes und siebentes Abdominalstigma. Viertes, fünftes und sechstes Abdominalstigma: Lage und Bau, Function als Sinnesorgan. Erstes abdominales Stigma. Thoracale Stigmen.

Tracheen. Tubuläre Tracheen. Vesiculäre Tracheen und Tracheenlungen.

Atmungsweise der Imago.

III. Teil.

D. Atmung von *Nepa* unter Wasser.

E. Kurze Zusammenfassung der Umwandlungen im Respirations-system bei der letzten Häutung.

W. Dogs: Metamorphose der Respirationsorgane bei Nepa cinerea.

Obwohl die Literatur über Wasserwanzen (Hydrocores) eine ziemlich umfangreiche ist, so gibt es doch nur wenige Arbeiten, die sich eingehender mit den respiratorischen Organen und mit der Atmung der Wasserwanzen überhaupt befassen. Bei dem Studium der bisher erschienenen Literatur treffen wir allerlei zum Teil sich widersprechende Angaben, nirgends aber eine auch nur halbwegs erschöpfende Behandlung dieses Themas. Infolgedessen sind unsere Kenntnisse über die Respiration der Wasserwanzen trotz ihrer doch recht mannigfachen und interessanten morphologischen und biologischen Verhältnisse, vielleicht aber auch gerade infolge derselben, noch sehr lückenhaft.

Literarischer Überblick.

Schon im 18. Jahrhundert haben sich einige Forscher mit den Wasserwanzen beschäftigt. Da ist in erster Linie Swammerdam zu nennen, der in seiner *Biblia naturae* (1737) *Nepa* und *Ranatra* behandelt; doch stellt er sie, verleitet durch ihren äusseren Habitus, vor allem aber durch die Fangbeine, zu den Scorpionen und nennt sie „Wasserscorpione“. Rösel von Rosenhof (1755) fasst dann *Nepa*, *Ranatra*, *Notonecta*, *Corisa*, *Naucoris* und eine exotische zu den Nepiden gehörige Wasserwanze aus Surinam (*Belostoma*) zusammen unter dem Namen „Wasserwanzen“ und gruppiert diese wieder nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Atemröhre. Seine Arbeit besitzt in der Hauptsache biologischen Wert. Diesen Forschern reihen sich C. Fr. Fallén (1818, 1829), C. W. Hahn und Herich Schäffer (1831—1846) und Oken (1836) an, deren Werke lediglich für die Systematik von Bedeutung sind. Den reichsten Beitrag zur Kenntnis der Wasserwanzen, sowohl in morphologischer wie physiologischer Hinsicht, hat uns entschieden Léon Dufour (1833) in seinen: „*Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères*“ geliefert. Er hat hier auch der Respiration ein besonderes Kapitel gewidmet und dabei in erster Linie *Nepa* berücksichtigt. Auch erläutert er seinen Text durch einige

Abbildungen, die mir auch bei der vorliegenden Arbeit manchen Anhalt geboten haben. So hoch wir aber auch, zumal mit Rücksicht auf die dem Verfasser zu seinen anatomischen Untersuchungen zu Gebote stehenden mangelhaften Apparate und Hilfsmittel seiner Zeit, diese Arbeit anschlagen müssen, so lassen sich doch mancherlei Irrtümer nicht wegleugnen. Z. B. schreibt Dufour in der oben erwähnten Abhandlung p. 373: „C'est un fait incontestable que la Nèpe et la Ranatre n'offrent aucune trace de l'existence de stigmates thoraciques.“ Einige dieser Irrtümer sind später von Burmeister (1839), Schiödte (1870) und Paul Mayer (1875) ausgemerzt worden. Jedoch sind diese Fortschritte in einer späteren Arbeit über die Nepiden von Locy (1884) seltsamerweise vollkommen unberücksichtigt geblieben. Dieser Autor kommt in Bezug auf die Respiration über Dufours Errungenschaften nicht hinaus. Berechtigt ist aber vor allen Dingen der Vorwurf, den Joanny Martin (1892) nicht nur Dufour, sondern auch allen seinen Nachfolgern macht, dass sie nämlich das Larvenstadium unberücksichtigt gelassen haben. Doch ist dieser Vorwurf auch der einzige Fortschritt, den Martins Bericht bringt, denn seine eigenen Ausführungen sind nur recht knapp und vollkommen belanglos. Wie mangelhaft unsere Kenntnisse über die Atmungsverhältnisse der Wasserwanzen aber noch sind, geht schon daraus hervor, dass selbst bis in die neueste Zeit sich die Forscher nicht einmal über Lage und Zahl der Stigmen bei den einzelnen Gattungen der Wasserwanzen einig sind. An der Lösung dieser Frage haben in erster Linie A. Handlirsch (1899) und R. Heymons (1899) gearbeitet, deren Abhandlungen vor allen Dingen morphologischen Wert besitzen. Besonders gewinnt die Arbeit von Heymons dadurch an Bedeutung, dass auch die embryonale Entwicklung verschiedener Hydrocores in Betracht gezogen wird. Zu meinen systematischen Orientierungen habe ich Fiebers Werk (1861): „Die europäischen Hemiptera (Rhynchota heteroptera)“ benutzt.

Auf einzelne der hier angeführten Arbeiten werde ich

4 *W. Dogs: Metamorphose der Respirationsorgane bei Nepa cinerea.*

noch im Laufe meiner Abhandlung näher eingehen und auch noch andere bei diesem knappen historischen Überblick unerwähnt gelassene an den entsprechenden Stellen anführen.

Allgemeines über die Atmung der Hydrocores.

Bei meinen Untersuchungen an *Nepa* habe ich auch einige Beobachtungen und kurze Vergleiche angestellt mit *Corisa*, *Plea*, *Notonecta*, *Naucoris* und *Ranatra*. Dieses Material haben mir die Tümpel in der Umgebung von Greifswald in hinreichender Masse geliefert. Von allen diesen Hydrocores habe ich postembryonale Entwicklungsstadien beobachten können, nur Larven von *Plea* und Imagines von *Ranatra* habe ich nicht gefunden. Von letzteren habe ich Larven aus Eiern gezogen, Imagines vermochte ich aber selbst in den Tümpeln nicht zu finden, denen die Eier entstammten. Doch stand mir konserviertes Material zur Verfügung.

Betrachten wir nun zunächst ganz allgemein die Atmung der Wasserwanzen. Was haben wir hier für ein Respirationssystem? Die Wasserwanzen, sowohl Larven wie Imagines besitzen, abgesehen von dem ersten Stadium der *Corisa*-Larve, bei der wir ein geschlossenes Tracheensystem und Hautatmung vorfinden, genau wie ihre Vettern auf dem Lande ein offenes Tracheensystem. Doch hat der Aufenthalt im Wasser mancherlei Modifikationen desselben hervorgerufen. Aber alle besitzen offene Stigmen und nehmen demgemäss in der Hauptsache ihren Sauerstoff aus der atmosphärischen Luft, müssen also zum Atmen an die Wasseroberfläche kommen. Dies geschieht nun bei den einzelnen Gattungen in der verschiedensten Weise und ist meist abhängig von der Lage der beim Atmen vorzugsweise in Function tretenden Stigmen. *Nepa* und *Ranatra* besorgen die Luftzufuhr durch ihre Atemröhren resp. Abdominalschaukeln. *Naucoris*, *Notonecta* und *Plea* stecken das Hinterleibsende aus dem

Wasser, wobei erstere den Rücken der Oberfläche zuwendet, die beiden anderen aber ihrer Schwimmart entsprechend die Bauchfläche. Corisa hinwiederum bringt zur Atmung den Oberkörper an die Oberfläche des Wassers und saugt die Luft zwischen Kopf und Vorderbrust oder Vorder- und Mittelbrust ein, die dabei voneinander gebogen werden. Ich werde mich aber nur darauf beschränken, Nepa einer eingehenderen Besprechung zu unterziehen.

I. Teil.

Technik.

In erster Linie habe ich meine Untersuchungen an frischem Material vorgenommen, das in physiologischer Kochsalzlösung nach vorangegangener Ätherisierung der Objekte mit Messer und Nadel präpariert wurde. Aufgehellt habe ich die Präparate meistens in Glycerin, seltener in Creosot, denn hierin zeigten sich die Gewebe meistens derart hell und durchsichtig, dass die Beobachtung in hohem Masse beeinträchtigt wurde. Zum Fixieren habe ich für Larven und Imagines Pikrinschwefelsäure, salzsauren Alkohol (auf 97 ccm Alkohol 96 % 3 ccm H Cl), Pikrinessigsäure und 96 %igen Alkohol verwandt. Damit die Fixierungsflüssigkeit möglichst gut wirken konnte, habe ich den in Äther betäubten Objekten nach dem Entfernen der Beine und Flügel die Rückendecke der Länge nach aufgeschnitten oder die Tiere quer durchgetrennt. Zur Präparation der Tracheen und Stigmen eignete sich besonders die Fixierung mit Pikrinschwefelsäure. Bei diesen Objekten liess sich bequem die Chitinhaut des Rückens entfernen, ohne auch nur ein Organ im geringsten zu verletzen. Darauf legte ich die so präparierten Exemplare ca. 24 Stunden, nach Bedarf auch länger, in 30—40 %ige Kalilauge, durch die alle Gewebe zerstört wurden, nur die Körperdecke mit den Stigmen und Tracheen, ja selbst den feinsten, blieb tadellos erhalten. Zur Einbettung verwandte ich dann Kanadabalsam oder Glyceringelatine. Letzterer habe ich insofern den Vorzug gegeben, als die Tracheen

deutlicher in ihr hervortraten. Auch bei anderen Isolationspräparaten erwies sich die Fixierung mit Pikrinschwefelsäure als am vorteilhaftesten. Für Schnitte hat sich Alkoholmaterial am besten bewährt. Trotz der harten Chitindecke gelangen selbst Querschnitte durch den ganzen Körper recht gut. Ich nahm dazu stets Individuen, vor allem Imagines, die sich eben gehäutet hatten. Mit salzsaurem Alkohol und Pikrinessigsäure habe ich keine Erfolge erzielt.

Für Färbungen in toto wandte ich Haematoxylin (Delafield) an. Doch habe ich, so weit irgend möglich, Schnittfärbungen vorgenommen, wobei ich dann meistens Doppelfärbung mit Haematoxylin und Eosin bewerkstelligte.

Atmung der Larve.

Gleicht auch sonst bei *Nepa cinerea* als einem hemimetabolen Insekt die Larve in ihrem äusseren Habitus, abgesehen von dem Fehlen der Flügel, der Imago, so zeichnet sie sich vor dieser doch sofort auffällig dadurch aus, dass ihr die lange Atemröhre fehlt. Auch andere grosse Unterschiede in den Atmungsorganen veranlassen mich, diese einzelnen Entwicklungszustände getrennt zu behandeln. Die Larve selbst behält aber während ihres ganzen Entwicklungsganges bis zum geschlechtsreifen Insekt dieselbe Körperform bei, so dass ich die einzelnen Stadien des Larvenzustandes nicht weiter auseinanderzuhalten brauche.

Zahl der Stigmen.

Wir finden bei der Larve zehn Paar offene Stigmen, die ihrer Lage nach eingeteilt werden können in drei Paar thoracale und sieben Paar abdominale. Diese Einteilung wendet auch Schiödte (1869) an. Er bezeichnet die drei Paar thoracalen Stigmen als „spiracula prothoracica“ resp. „mesothoracica“, resp. „metathoracica“. Was Schiödte zu dieser Einteilung und Bezeichnung veranlasst hat, ist eben die Lage der Stigmen in den einzelnen thoracalen

Abschnitten. Wie Fig. 1 zeigt, liegen bei der *Nepa*-Larve die „spiracula prothoracica“ und „metathoracica“ am Hinterrande des Pro- resp. Metathorax, die „spiracula mesothoracica“ aber direkt in dem Segment, nach dem sie benannt sind. Die „spiracula metathoracica“ hat er auch wohl aus dem Grunde zu den thoracalen gerechnet, weil von ihnen aus je ein neuer Tracheenhauptast in den Thorax hineinverläuft, der in der Lateralregion entlang parallel zu den vom Abdomen eintretenden Hauptlängsästen nach dem Kopfe zu verläuft und nur durch Queranastomosen mit diesen verbunden ist. Nicht recht erklärlich ist es mir, wie Palmén (1877) zu der Auffassung kommt, Schiödte habe in der erwähnten Arbeit nachgewiesen, „dass alle Heteroptera zwei + acht Stigmenpaare besitzen“, wo doch Schiödte (p. 241) ausdrücklich sagt: „There are consequently seven pair of abdominal spiracles.“ In morphologischer Hinsicht sind allerdings, wie spätere Forschungen von Paul Mayer (1876), Handlirsch (1899) und vor allen Dingen von R. Heymons (1899) dargetan haben, zwei Paar thoracale und acht Paar abdominale Stigmen anzunehmen, indem das seiner Lage nach von Schiödte als metathoracales benannte Stigmenpaar zu den abdominalen zu rechnen ist und das als pro- resp. mesothoracales aufgeführte als meso- resp. metathoracales angesehen werden muss. Heymons gibt hierzu folgende Begründung (p. 372): „Die im Thorax zur Entwicklung gekommenen Stigmen erleiden in der Folge eine Verschiebung. Das dem Mesothorax angehörende Paar nimmt nämlich eine intersegmentale Lage zwischen Meso- und Prothorax ein und gelangt schliesslich noch während der Embryonalzeit vollkommen in den hinteren Abschnitt des letzteren. In ähnlicher Weise tritt das dem Metathorax zuzurechnende Paar in den Mesothorax hinüber. Gewissermassen als Ersatz dafür schliesst sich das erste abdominale Stigmenpaar dem hintern Rande des Mesothorax an. (Soll wohl heissen Metathorax. Der Verf.). Die Thoraxsegmente sind durch diese Vorgänge in den Besitz von Stigmen gelangt, die ihnen ursprünglich nicht angehören. Natürlich erfolgt

bei diesen Wachstumsprozessen nicht nur eine Verschiebung der eigentlichen Stigmen selbst, sondern mit diesen tritt gleichzeitig auch die das Stigmenpaar unmittelbar umgebende Hypodermispartie hinüber. Die letztere bezeichne ich als Stigmenträger oder als Pleurit.

Ich werde mich derselben Einteilung der Stigmen wie Heymons bedienen, nur werde ich der Deutlichkeit halber bei Erwähnung der einzelnen Stigmen des Thorax die von Schiödte gewählten Bezeichnungen, die der postembryonalen Lage entsprechen, in Klammern (-) beifügen. Als erstes abdominales Stigmenpaar zähle ich dann das von Schiödte als metathoracales angeführte, und die folgenden abdominalen als zweites bis achtens abdominales Stigmenpaar (s. Fig. 1).

Lage der Stigmen.

Eine eingehende Beschreibung von der Lage und vor allem von dem Bau der Stigmen von *Nepa* habe ich in der ganzen Literatur nicht finden können. Und doch bieten sich uns hier recht interessante Bilder dar, so dass es sich verlohnte, selbst bedeutende Schwierigkeiten mit in Kauf zu nehmen, die meistens in der Härte und Undurchsichtigkeit des Chitinpanzers ihren Grund hatten. Vielfach habe ich Quer- und Längsschnitte machen müssen, um den Bau der Stigmen ergründen zu können.

Die Atemrinne.

Um ein möglichst klares Bild von der Lage der Stigmen der *Nepa*-Larve zu bekommen, ist es erforderlich, den Körperbau einer näheren Betrachtung zu unterziehen, und zwar wird dabei in erster Linie die Bauchseite unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen, da sämtliche Stigmen der *Nepa*-Larve ventral gelegen sind. Betrachtet man dieses Insekt von der ventralen Seite, so bietet sich uns folgendes Bild: Der Körper ist medial stark gewölbt, aber ohne scharfen Kiel in der Mitte. Lateralwärts fällt er ziemlich stark ab, so dass sich an manchen Stellen, namentlich in der thoracalen Region, sogar ein scharfer

Knick bildet. Ein solcher ist in der abdominalen Region weniger zu beobachten. Aber hier ist, wie Fig. 2 erkennen lässt, die einen Querschnitt durch das Abdomen einer Nepa-Larve darstellt, die Bauchseite vor dem lateralen Rande parallel zu demselben noch einmal nach aussen gefaltet, und da diese Falte medialwärts gerichtet ist, so überdeckt sie einen Teil der Einsenkung des Abdomens. Es entsteht so eine Rinne am Abdomen mit scharf hervortretendem lateralem aber nicht deutlich abgegrenztem medialem Rande. Diese Rinne will ich als Atemrinne bezeichnen. Der freie Rand der lateralen Falte ist wellig gebuchtet, derart, dass an der Grenze zweier Segmente tiefe, spitze Einschnürungen entstehen, in der Mitte der Segmente dagegen weniger tiefe und stumpfe. An letzterer Stelle sehen wir aber an dem dritten bis sechsten Abdominalsegment den dem Körper zugewendeten Teil der Falte noch einmal eingebuchtet, wie ein Querschnitt durch dieses Gebiet (Fig. 3) zeigt. Heymons (1899) bezeichnet diese „weite, mit Haaren ausgekleidete Grube“ als „Sinnesgrube“. Leider gibt er für diese seine Bezeichnung keine Erklärung. Dass dieses Gebilde irgendwie als Sinnesorgan functionieren sollte, dafür habe ich keinerlei Anhaltspunkte finden können. Bei Besprechung der Imago werde ich noch einmal auf diese „Sinnesgrube“ zurückkommen. Ich bin eher geneigt, dieser sonderbaren Bauart der Falte lediglich den Zweck einer Stütze und eines festeren Haltes für die Falte selbst zuzuschreiben, wobei durch diese Einbuchtung dann der Charakter der Falte erhalten bleibt.

Den Faltenrand sehen wir besetzt mit einer dichten Reihe längerer, ebenfalls medialwärts gerichteter Haare, die an ihrem Grunde noch durch kurze, schuppenförmige Haargebilde verstärkt wird. Und auf etwa halber Höhe der Bauchwölbung bemerken wir ebenfalls eine Reihe wenn auch kürzerer Haare, die lateralwärts gerichtet der vorhin erwähnten Haarreihe entgegenstehen und mit dieser und der Falte zusammen die Atemrinne überdecken. Auf diese Weise entsteht ein geschlossener Kanal, der kaudal in die später zu besprechende Abdominalschaukel ausmündet.

Auch in die Thoracalregion wird dieser Luftkanal bis zum Prothorax fortgesetzt, doch treten hier an die Stelle der Haarreihen Fortsätze des Meso- resp. Metathorax, auf die ich bei der Besprechung der betreffenden thoracalen Stigmen noch näher eingehen werde.

Was die morphologische Deutung der einzelnen Teile anbetrifft, so schliesse ich mich den Darlegungen von R. Heymons (1899) an. Demgemäss betrachte ich am Abdomen die gewölbte Bauchpartie bis zum Grunde der Falte als die Bauchplatten, Sternite (Fig. 1 Ster.), die Falte und den anschliessenden lateralen Körperteil als die ventralwärts umgeklappten Seitenteile der Tergite, die Paratergite (Fig. 1 Pt), die am Körperende ohne scharfe Grenze in die zugehörigen Tergite übergehen. Am Thorax sind die Paratergite nicht ventralwärts umgeklappt, so dass die Sternite hier bis zum Körperende reichen.

Die Lage der Stigmen mit Ausschluss des mesothoracalen.

Abgesehen von dem ersten abdominalen (metathoracalen) Stigmenpaar liegen nun die einzelnen abdominalen Stigmen paarweise auf die einzelnen Segmente des Abdomens verteilt unter der Falte verborgen an dem lateralen Rande der Bauchplatten, kopfwärts von den einzelnen „Sinnesgruben“ (Fig. 1 St₂—St₈). Nur das zweite, siebente und achte abdominale Stigmenpaar nehmen insofern eine kleine Ausnahmestellung ein, als sie etwas weiter von dem lateralen Rande der Bauchplatten abgerückt sind, wie aus Fig. 1 ersichtlich ist. Dieselbe Figur zeigt uns das erste abdominale (metathoracale) Stigmenpaar (Fig. 1 St₁) in seiner Lage am Hinterrande des Metathorax, dicht an der lateralen Seite der „Subkoxalplatten“ (Fig. 1 Sbp). Als solche bezeichne ich mit Heymons die den proximalen Teil der Koxae bedeckenden Stücke der Sternite, von denen sie noch deutlich durch Nähte abgegrenzt sind. Das Stigma selbst liegt nicht in dem eigentlichen Sternit des Metathorax, sondern in der Metathorax und Abdomen

verbindenden Membran, die nach innen zu eingefaltet ist und von dem Metathorax bedeckt wird. An dem lateralen Rande der Subkoxalplatten zeigt das Sternit eine spitz zulaufende Verlängerung (Fig. 1 V), die noch über das angrenzende Abdominalsegment etwa bis zur Hälfte hinwegragt. Unter der Bucht dieser Verlängerung hat das Stigma seine Lage. Da aber der Fortsatz des Metathorax an seiner dem Körper zugewandten Seite etwas ausgehöhlt, das Abdomen hingegen eingesenkt ist, so entsteht auf diese Weise ein Luftkanal, der mit der Atemrinne des Abdomens kommuniziert, wie auch schon oben gesagt ist. Ausgekleidet ist dieser ganze Kanal in seinem Innern mit kurzen aber steifen Haaren, die analwärts gerichtet sind und eine Wehr gegen eindringende Fremdkörper, wie Wasserteilchen, Staub u. a. bilden.

Das metathoracale (mesothoracale) Stigmenpaar (Fig. 1 St₂) sehen wir lateralwärts des Subkoxalstückes im Mesothorax. Es liegt unter der Bucht einer langen sichelförmigen Lamelle (Fig. 1 Pl.), die sich nicht nur über den Metathorax, sondern selbst noch über das erste und zweite Abdominalsegment hinweg erstreckt. Nach Heymons bezeichne ich diesen Fortsatz als „Stigmenträger“ oder „Pleurit“, und zwar ist er nach den Forschungen dieses Autors als Pleurit des Metathorax anzusehen, das mit dem Stigma auf den Mesothorax gerückt ist. Fig. 5 zeigt uns Querschnitte aus einer Serie durch das Seitenteil einer älteren *Nepa*-Larve. In Fig. 5a legt sich das Pleurit in seinem unteren Teile mit seinen Rändern derart dem Thorax an, dass sich eine Röhre bildet. Im Bereich des Mesothorax wird diese Röhre noch insofern vervollkommnet, als die Ränder des Pleurites mit dem Körperintegument verwachsen, wie in b und c derselben Figur ersichtlich ist. In c sehen wir ausserdem, wie sich diese Röhre kopfwärts verjüngt und das Stigma aufnimmt. Auf diese Weise sehen wir die Atemrinne des Abdomens nicht nur bis zum ersten abdominalen (metathoracalen), sondern selbst bis zum metathoracalen (mesothoracalen) Stigmenpaar fortgeführt. Das Innere dieses von Pleurit

und Thorax gebildeten Kanals ist ebenfalls ausgerüstet mit kurzen Haaren, deren Zweck ich schon beim ersten abdominalen Stigmenpaar erklärt habe.

Die Abdominalschaukel.

Die Atemrinnen erfahren analwärts noch wieder ihrerseits eine Verlängerung dadurch, dass die letzten Körpersegmente zu einem rinnenförmigen Gebilde auswachsen, in das die beiderseitigen Atemrinnen ausmünden. Nach Heymons bezeichne ich diese Rinne als „Abdominalschaukel“. Sie ist bisher von den meisten Autoren nur wenig berücksichtigt worden. Siebold (1848) weist nur kurz auf ihre Bedeutung hin und bezeichnet sie (p. 618) als die „rinnenförmig ausgehöhlte Schwanzspitze der Larven“. Auch Joanny Martin (1892) schenkt ihr fast gar keine Beachtung. Heymons (1899) aber verdanken wir genauere Kenntnisse von der Morphologie der Abdominalschaukel. Mit knappen Worten gesagt, ist die Abdominalschaukel aus den in beträchtlicher Weise nach hinten verlängerten Paratergiten des achten Segmentes und dem Tergit sowie den Paratergiten des neunten Segmentes zusammengesetzt, und zwar gestaltet sich diese Zusammensetzung folgendermassen (p. 383): „Ein medianer Streifen, der vorn breiter ist, hinten sich verschmälert, entspricht dem verlängerten hinteren Abschnitt des neunten Abdominaltergites. Durch zwei helle Nahtlinien davon getrennt, erscheinen die zu seinen Seiten liegenden bandförmigen Paratergiten desselben Segmentes. Am vorderen Ende dorsal vereinigen sich diese drei Stücke zur Bildung des neunten Tergites s. Str. Die beiden ventralwärts umgebogenen Lateralteile der Abdominalschaukel werden von den Paratergiten des achten Abdominalsegmentes gebildet. Letztere sind durch helle Linien von den neunten Paratergiten abgesetzt und gehen vorn in ein deutlich differenziertes bogenförmiges Tergit über. Die Paratergite des siebenten Abdominalsegmentes stellen den Übergang der Abdominalschaukel zum Rumpfteil dar.“ Wie hier schon Heymons sagt, sind die verlängerten Paratergite

des achten Segmentes ventralwärts umgebogen und die Abdominalschaukel, die etwa ein Fünftel der Gesamtlänge des Körpers hat, bietet sich un als ventral offene Halbröhre dar. e Ihre biderseitigen freien Ränder sind mit einer doppelten Reihe längerer Haare besetzt, die sich über die ventrale Öffnung legen und so die Halbröhre zu einer Röhre ergänzen. Die Abdominalschaukel ist ferner in ihrem Innern mit kurzen, aber steifen, nach hinten gerichteten Haaren ausgestattet, die den Zweck haben, als Schutzvorrichtung gegen das Eindringen von Fremdkörpern zu dienen. Gegen ihr äusseres Ende hin spitzt die Atemröhre sich konisch zu und ihre Mündung ist umsäumt von einer dichten Reihe ca. 0,1 mm langer Haare (Figur 9 Hs), die sich unter Wasser wie ein Deckel vor die Öffnung legen und sie verschliessen. Die Haare werden nicht vom Wasser benetzt, während dies bei der Atemrinne selbst, wie an dem ganzen übrigen Körperintegument der Fall ist. Hierdurch wird es dem Insekt erleichtert, die Oberflächenspannung zu überwinden. Wird die Spitze der Abdominalschaukel zum Atmen an die Oberfläche des Wassers gesteckt, dann wird auch der Haarbesatz aufgerichtet, und die Luft hat freien Zutritt zu der Atemrinne. Der Haarsaum funktioniert in ähnlicher Weise, wie der Borstenkranz am Hinterleibsende einer Larve vom *Stratiomys*. Von der Bedeutung des Haarsaumes an der Abdominalschaukel legt auch folgendes Experiment Zeugnis ab: Mehreren Larven wurde die äusserste Spitze der Abdominalschaukel abgeschnitten. Diese Exemplare schwammen zunächst recht unruhig umher, kletterten dann an den Pflanzen, die zum Teil aus dem Wasser herausragten, empor bis über die Wasseroberfläche, wo sie still sitzen blieben. Diese Erscheinung hängt aber nicht mit der Atmung zusammen, ist vielmehr dem Bestreben der Tiere zuzuschreiben, den reichlichen Ausfluss der Blutflüssigkeit aus der Wunde zu stillen; denn als ich einer anderen Larve ein Beinpaar abschchnitt, tat sie dasselbe. Auch der Tod einiger Versuchsobjekte ist übermässigem Blutverluste zuzuschreiben. Als nach Verlauf einiger Stunden die Blutung aufgehört hatte,

gingen die Tiere wieder ins Wasser zurück. Sie zeigten dann aber in ihrer Atmungsweise insofern eine starke Beeinträchtigung, als sie fast die ganze Atemröhre, ja bisweilen sogar noch das hintere Ende des Abdomens über Wasser streckten. Auch legten die Tiere, des Ruhelagers für die Abdominalschaukel beraubt, in ihrem sonstigen Verhalten grössere Unruhe an den Tag, die sich in häufigerem Platzwechsel äusserte (vgl. auch die Atemröhre der Imago).

Die Lage des mesothoracalen Stigmas.

Das mesothoracale (prothoracale) Stigmenpaar liegt, wie aus Figur 1 (St₁) ersichtlich ist, an dem Hinterrande des Prothorax, und zwar in der Pro- und Mesothorax verbindenden Membran, die wie beim Metathorax nach innen eingefaltet ist und von dem überragenden Prothorax bedeckt wird. Die Membranfalte weist ebenfalls einen kurzen Haarbesatz auf, wie die Luftkanäle. Dieses Stigmenpaar ist von vielen früheren Forschern überhaupt nicht gefunden worden. Schuld daran war wohl einmal die geringe Grösse des Stigmas, dann aber auch seine Lage, denn die harte und undurchsichtige Chitindecke des Prothorax entzieht es vollkommen unsern Blicken. Versuchen wir aber den Prothorax zu entfernen, so zerreisst die zarte Verbindungshaut sehr leicht und mit ihr meistens auch das Stigma, ein Übelstand, auf den auch schon Schiödte (1869) hinweist. Am bequemsten hat sich das Stigma an Exuvien und an Kalilaugepräparaten finden lassen.

Bau der Stigmen.

Bei der Betrachtung des Baues der einzelnen Stigmen kann ich wieder das zweite bis achte abdominale Stigmenpaar zusammen behandeln. Sie zeigen nicht nur die gleichen Grössenverhältnisse, sondern auch den gleichen Bau. Fig. 4 zeigt uns einen Längsschnitt durch ein abdominales Stigma. Es besteht aus einer fast kreisrunden Öffnung mit einem Durchmesser von 0,036 mm, die ich

als das eigentliche Stigma bezeichne (Fig. 4 St). Ausgekleidet ist die Öffnung von einem dicken Chitinring. Auf diesem erhebt sich ein etwa 0,05 mm hoher Hohlkegel, dessen Wandung von einer Membran gebildet wird. Diesen von dem Hohlkegel umschlossenen Raum nenne ich den Vorraum des Stigmas. Die Membran ist durch Chitinleisten verdickt, die von dem Grunde des Hohlkegels nach seiner offenen Spitze zu verlaufen, sich auch reich verzweigen und an der Öffnung zu einem dickeren Chitinring verschmelzen. Beim ersten Blick auf das Stigma erscheinen die Chitinleisten als steife, vielfach verzweigte Haargebilde, die sich um die Stigmenöffnung herum gruppieren. Diese Ansicht drängte sich mir zuerst auch auf, bis mich eingehendere Untersuchungen über den wirklichen Bau des Stigmas aufklärten. Die Öffnung des Vorraumes zeigt nur einen Durchmesser von ca. 0,009 mm. Das ganze Stigma mitsamt dem Vorraum liegt in einer etwa 0,07 mm tiefen zylindrischen Einsenkung des Integumentes, die zum Schutze gegen das Eindringen fester Körper mit steifen auswärts gerichteten Haaren besetzt ist. In der Aufsicht bietet sich uns ein Bild des Stigmas, wie es Fig. 6 darstellt. Das Stigma ist nicht senkrecht abwärts zum Körper gestellt, sondern schräg lateralwärts gerichtet, so dass bei der Einmündung der Trachee kein scharfer Knick entsteht, sondern nur ein schwacher Bogen. Die abdominalen Stigmen des zweiten bis achten Segmentes repräsentieren unter allen Stigmen von *Nepa* den einfachsten Typus. Fig. 7 a stellt uns einen schematischen Querschnitt durch ein solches abdominales Stigma dar. Über dem Stigma (St) erhebt sich der von der Membran (M) gebildete Hohlkegel und umschliesst den Vorraum (V). Die Öffnung (O) zum Vorraum liegt hier über der Mitte des Stigmas an der Spitze des Hohlkegels.

Das erste abdominale (metathoracale) und das metathoracale (mesothoracale) Stigmenpaar unterscheiden sich in ihrem Bau nicht wesentlich von den eben besprochenen abdominalen Stigmen. Denken wir uns die eine Seite der

Membran beträchtlich verlängert, die ihr gegenüber liegende hinwiederum verkürzt, so überdeckt die verlängerte Seite das Stigma und die Öffnung zum Vorraum zeigt sich dann seitwärts gelegen. Wir bekommen dann im Querschnitt ein Bild, wie es Fig. 7 b darbietet, das wir als schematischen Querschnitt durch das erste abdominale (metathoracale) oder das metathoracale (mesothoracale) Stigma ansehen können (vgl. Fig. 5 c u. 8). Ein nur flacher Chitinring, der im Durchmesser ca. 0,06 mm hat, bildet das Stigma (St). Auf seinem Rande erhebt sich die Membran (M), die sich über das Lumen der Öffnung hinweglegt und der Luft durch die seitlich gelegene recht kleine Öffnung (O) Zutritt zum Vorraum gewährt. Die Membran selbst ist in derselben Weise wie die der abdominalen Stigmen durch Chitinleisten verdickt, die ihr besondere Festigkeit verleihen. Es ragen kleine Chitinbäumchen, wie wir sie später bei den am Thorax liegenden Stigmen der Imago grösser ausgebildet finden werden, von diesen Leisten aus in das Innere des Stigmas. Da aber die Membran nicht flach dem Stigma aufliegt, so bildet sich unter ihr eine Luftkammer, der Vorraum (V). In der Flächenansicht bietet uns das Stigma ein Bild, wie es ungefähr Fig. 8 zeigt, die zwar das mesothoracale (prothoracale) Stigma der Imago darstellt, doch auch sehr wohl geeignet ist, den Bau der in Rede stehenden larvalen Stigmen zu erläutern, da wesentliche Unterschiede nicht bestehen. Die Stigmenäste, die zum Haupttracheenstamm (Tr) führen, sind nur recht kurz. Der Stigmenast des metathoracalen (mesothoracalen) Stigmas hat bei einer Weite von ca. 0,09 mm nur eine Länge von ebenfalls 0,09 mm. Bei dem ersten abdominalen (metathoracalen) Stigma lässt sich die Grenze zwischen Stigmenast und Tracheenstamm nicht sicher bestimmen, da hier ein Tracheenhauptstamm in den Thorax hinein seinen Ursprung nimmt. Ich rechne als Stigmenast die Trachee vom Stigma bis zur Einmündung der vom abdominalen Hauptstamm kommenden Queranastomosen (s. Fig. 1).

Bei dem mesothoracalen (prothoracalen) Stigma ist es mir leider nicht geglückt, geeignete Schnitte zu bekommen. Sie waren alle so zerrissen, dass ich mir daraus kein klares Bild zu machen vermochte. Schuld daran war einmal die überaus spröde Chitindecke gerade des Prothorax und andererseits die sehr zarte Pro- und Mesothorax verbindende Membran. Doch gewährt das Stigma in der Flächenansicht dasselbe Bild, wie das zweite bis achte abdominale Stigma, dem es auch an Grösse gleicht. Es misst bei einer vor der letzten Häutung stehenden Larve nur 0,03 mm im Durchmesser.

Tracheen.

Bei der Nepa-Larve finden wir ausschliesslich tubuläre Tracheen. Ihr Respirationssystem besteht aus zwei lateralen Hauptstämmen, die caudal bei dem letzten abdominalen Stigmenpaar ihren Anfang nehmen und von hier aus oralwärts verlaufen. In jedem abdominalen Segment empfangen sie von den betreffenden Stigmen aus je einen Seitenast und geben eine Anzahl von kleineren Zweigen an die inneren Organe ab. Besondere Beachtung verdient aber eine in der Insektenanatomie bisher kaum bekannte Tatsache, dass die meisten Verzweigungen nicht von den Hauptstämmen, sondern von den Stigmenästen ausgehen. Von diesen entspringen die umfangreicheren Äste, die zu dem Darm und den anderen inneren Organen verlaufen und den ganzen Körper wie ein Netz feiner und feinsten Kapillaren durchziehen. Im Thorax beginnt, wie schon früher erwähnt, von dem ersten abdominalen (metathoracalen) Stigmenpaar aus noch jederseits ein neuer Tracheenhauptstamm, der parallel zu den anderen Hauptstämmen verläuft und mit diesen durch Querstämmen in Verbindung steht. Er verbindet die Stigmen des Thorax untereinander. Im Mesothorax verläuft ein ziemlich umfangreicher Tracheenast medialwärts, und diese beiderseitigen Äste treffen sich in der Körpermitte nahe dem prothoracalen Rande. Und da von ihrem Kreuzungspunkt wieder lateralwärts Tracheen zu den Hauptstämmen im Prothorax zurücklaufen,

so entsteht ein Tracheenkreuz, das gerade auf einem Ganglienpaar lagert. Oralwärts erfolgt dann im Prothorax eine Spaltung der Hauptstämme, sodass jederseits vier Äste in den Kopf eintreten, die sich hier auch noch weiter auflösen und alle Organe des Kopfes netzartig umstricken.

Die lateralen Hauptstämme zeigen nahezu in allen Segmenten den gleichen Umfang (ca. 0,14 mm bei einer ausgewachsenen Larve), analwärts jedoch verengern sie sich ein wenig. Den grössten Umfang haben die dem Thorax entspringenden Tracheenhauptstämme (ca. 0,18 mm). Bei der Häutung reisst die Chitinintima der Hauptstämme stets dicht vor der Einmündung der Stigmenäste in die Hauptstämme. An dieser Stelle sieht man bei den Larven, die kurz vor der Häutung stehen, wie die normalen Matrixzellen auseinander gewichen sind und zwei grossen Zellen Platz gemacht haben, die ringförmig in das Epithel eingeschaltet sind und das Zerreißen der Chitinintima vorbereiten. Dieser Ring zeigte an einem Lateralstamm des Abdomens von 0,14 mm Dicke eine Breite von 0,017 mm.

Atmungsweise mit kurzem Ausblick auf andere Hydrocores.

Den zur Atmung erforderlichen Sauerstoff bezieht die Nepa-Larve aus der atmosphärischen Luft. Zu diesem Zwecke steckt sie die äusserste Spitze der Abdominalschaufel an die Oberfläche des Wassers, während der übrige Körper im Moraste oder an Pflanzen verborgen unter Wasser bleibt. Man wird sie daher auch meist dicht am Ufer sitzend antreffen. Mit Ausnahme des mesothoracalen (prothoracalen) Stigmas werden alle Stigmen von dem durch Abdominalschaufel, Atemrinne und Pleurit gebildeten Luftkanal aus mit Luft versorgt. Das mesothoracale (prothoracale) Stigmenpaar steht mit diesen Luftzufuhrwegen nicht in Verbindung. Daraus erklärt sich auch sein geringer Umfang gegen die übrigen thoracalen Stigmen. Es tritt wohl nur in Funktion bei der Atmung ausserhalb des Wassers. Vielleicht fällt ihm aber auch in

erster Linie die Ausatmung der Kohlensäure zu. Doch hat sich ein sicherer Beweis für diese Behauptung nicht erbringen lassen. Durch die Stigmen tritt dann die Luft in die Tracheen ein.

Das Respirationssystem der Nepa-Larve zeigt eine weitgehende Anpassung an das Wasserleben. Diese Anpassung beruht in erster Linie in der Atemrinne und dem Ausbau der letzten Abdominalsegmente zu der Abdominalschaufel. Auf diese Weise können sich sämtliche Stigmen bei der Atmung betätigen, ohne dass das Insekt sie direkt mit der atmosphärischen Luft in Berührung zu bringen braucht. Ich habe auch einen scheinbar überflüssigen Versuch darüber angestellt, ob die Larven unter Wasser fortzuleben vermögen, ohne zum Atmen an die Oberfläche zu kommen. Vermittelst eines Drahtnetzes hielt ich die Versuchsobjekte unter Wasser, und es zeigte sich, dass sie bereits nach etwa einer Stunde tot waren (Vgl. denselben Versuch mit der Imago).

Ähnliche Anpassungen an das Wasserleben wie bei der Nepa-Larve finden wir auch bei den anderen Wasserwanzen, ohne von der Larve von *Ranatra* sprechen zu wollen, die in Bezug auf die Respiration überhaupt vollkommen der Nepa-Larve gleicht. So bilden bei *Notonecta*, der Larve sowohl wie der Imago, die kantig gekielte Bauchmitte einerseits und die erhabenen lateralen Körperländer andererseits ebenfalls zwei flache Rinnen am Abdomen, die wie bei der Nepa-Larve auch von dichten Haarreihen überdeckt werden. Eine luftzuführende Abdominalschaufel fehlt allerdings. Die Luft tritt hier am Ende der rinnenartigen Vertiefung unter das Haardach ein. Dieser Apparat hat aber noch insofern eine weitere Modification erfahren, als *Notonecta*, wenn sie an der Wasseroberfläche ruht, um Luft zu holen, durch besondere Muskeln die Haarreihen nicht nur in allen Segmenten gleichzeitig, sondern auch in den einzelnen Segmenten besonders zurückzuklappen und so die einzelnen abdominalen Stigmen direkt der Luft zugänglich zu machen vermag. Die Luftversorgung der thoracalen Stigmen, die

wohl hauptsächlich für die Atmung bei Notonecta in Betracht kommen, da die abdominalen nur klein und unbedeutend sind, weicht insofern ab, als Pleurite nicht vorhanden sind. Die Thoracalstigmen erhalten ihren Sauerstoff aus dem Luftüberzug, der festgehalten durch einen kurzen Haarfilz dem nicht benetzbaren Thorax anhaftet und von dem abdominalen Luftkanal aus ergänzt wird. Bei Naucoris und Plea finden wir diesen Luftüberzug und den dichten Haarfilz auch auf das Abdomen ausgedehnt, ein Luftkanal fehlt vollkommen. Dasselbe Bild bietet uns auch Corisa. Während aber, wie schon in der Einleitung gesagt, die beiden ersteren den Luftüberzug von der Spitze des Abdomens aus ergänzen, geschieht dies bei Corisa vom Thorax aus. Eine Verlängerung der letzten Körpersegmente zu einer Abdominalschaukel finden wir aber weder bei Notonecta noch bei Naucoris, Plea und Corisa. Aber bei dem trefflichen Schwimmvermögen dieser Wasserwanzen wäre eine solche auch zwecklos. Der Nepa-Larve aber und der ihr so nahe verwandten Ranatra-Larve, die recht ungeschickte Schwimmer sind, bieten ihre Abdominalschaukeln den Vorteil, sich etwas unter der Oberfläche des Wassers bewegen zu können, ohne die Verbindung mit der Atmosphäre aufgeben zu müssen. Natürlich können sie, wie alle andern Wasserwanzen mit der unter dem Haardach ihrem Körper anhaftenden Luft längere Zeit, wie wir vorhin gesehen haben, selbst über eine Stunde, unter Wasser auskommen. Auch erleichtert ihnen der Auftrieb dieser anhaftenden Luft das Emporsteigen an die Oberfläche.

II. Teil.

Atmung der Imago.

Allgemeines.

Bei Nepa vollziehen sich mit der letzten Häutung, die zum Imaginalstadium führt, wesentliche Änderungen in den Atmungsorganen. Wenn diese Änderungen bisher nicht in ihrem vollen Umfange gewürdigt worden sind, so

liegt dies wohl in erster Linie daran, dass dem Larvenstadium zu wenig Beachtung geschenkt ist. Die Mehrzahl der Forscher hat sich fast ausschliesslich mit der Respiration des fertigen Insektes beschäftigt. Bot sich hier doch auch ein ausgedehntes Arbeitsfeld, auf dem es manche interessante Frage zu lösen gab und noch gibt, wie eine nähere Betrachtung der Atmungsorgane und der Art und Weise der Atmung bei der Imago von *Nepa* zeigen wird. Wie bei der Larve, so will ich auch bei der Imago wiederum von Zahl und Lage der Stigmen ausgehen.

Zahl der Stigmen.

In Bezug auf die Zahl der Stigmen hat L. Dufour (1833) eine Abweichung von den übrigen Rhynchoten konstatiert. Er schreibt (p. 374): „l'article des Généralités nous avons dit que le nombre des paires de stigmates de l'abdomen était ordinairement en rapport direct avec celui des segments essentiellement constitutifs de la paroi ventrale. Les Nèpides font une exception à cette règle; elles n'ont que trois de ces stigmates de chaque côté du ventre quoique celui-ci compte six segments distincts. Nous n'y comprenons pas les stigmates du siphon respiratoire, qui est indépendant des segments propres de l'abdomen. Le premier, second et le sixième (ou dernier des segments ventraux) n'offrent ni en dehors ni en dedans aucun vestige de l'existence des stigmates. Le troisième, le quatrième et le cinquième sont les seuls.“ Diese drei Stigmenpaare nennt Dufour „faux stigmates“, da er sie für geschlossen hält. Zur weiteren Erklärung muss ich hier anführen, dass diese Stigmen nach unserer jetzigen Anschauung dem vierten, fünften und sechsten abdominalen Segment zuzuschreiben sind, indem wir die Chitinspangen, die vor dem von Dufour als erstes Segment bezeichneten Körperabschnitt liegen, als erstes abdominales Segment anzusehen haben, wie auch Untersuchungen vor allen Dingen von Verhoeff (1893) und Heymons (1895) dargetan haben. Natürlich ist auch das siebente Abdominalsegment, nach Dufour das sechste, nicht als letztes Körper-

segment aufzufassen. Wie Dufour aber schon in der Zahl der Segmente irrt, so entspricht auch seine Beobachtung über die Zahl der Stigmen nicht den Tatsachen, wie wir später sehen werden. Thoracale Stigmen leugnet er überhaupt, wie schon am Anfang dieser Abhandlung gesagt ist. Die Schuld hierfür ist wohl in erster Linie darin zu erblicken, dass die thoracalen Stigmen ausserordentlich versteckt und verborgen liegen. Auch erschwert der spröde und undurchsichtige Chitinpanzer des Thorax eine Untersuchung in hohem Masse. Gleichwohl gelang es Burmeister (1839) ein thoracales Stigmenpaar aufzufinden, das „am Hinterrücken und der ersten Rückenschiene des Hinterleibes“ gelegen ist. „Auch muss ich darauf aufmerksam machen“, schreibt derselbe Autor weiter, „dass das Insekt fliegt, mithin Bruststigmen besitzen muss, da nur durch diese während des Fluges die Atmung vonstatten geht“. Am Abdomen gibt Burmeister dieselben Stigmen an wie Dufour.

Auch v. Siebold (1848) spricht in seinem „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere“ von Stigmen des Thorax, ohne aber deren Zahl oder Lage näher zu bezeichnen.

Von besonderem Werte sind die Untersuchungen von Schiödte (1869), der bei allen Rhynchota heteroptera, Nepa nicht ausgenommen, drei Paar thoracale Stigmen, ein pro-, ein meso- und ein metathoracales, nachweist und ihre Lage beschreibt unter besonderer Berücksichtigung gerade von Nepa. Was die Abdominalstigmen anbelangt, so nimmt er deren sieben Paar an, von denen aber die ersten sechs geschlossen sind. Er schreibt darüber folgendes (p. 242): „In Nepae the first two and the penultimate pairs are exceedingly small apparently closed; the third, fourth and fifth pairs very large, but closed by a plate presenting the appearance of a sieve. Whilst the seventh is prolonged into a pair of air-tubes.“ Es scheinen mir aber die Beobachtungen Schiödtes bisweilen auf Kombination von Imaginal- und Larvenstadium zu beruhen. Wenn er z. B. von dem lamellenförmigen Fortsatz des

Mesothorax, dem Pleurit, behauptet, dass er über den Metathorax und die Basis des Abdomens hinwegreiche; so kann er damit nur das Pleurit der Larve meinen, denn das der Imago erstreckt sich nur, wie wir später sehen werden, bis etwa auf die Mitte des Metathorax.

Von den Errungenschaften Schiödtes nehmen wunderbarerweise zwei spätere Forscher, Locy (1884) und Ioanny Martin (1892) keine Notiz. Wie könnte sonst letzterer z. B. schreiben: „On sait que l'appareil trachéen de la Népe ne communique avec extérieur que par deux orifices placés chacun à la base d'une longue soie garnie de poils et creusée en forme de gouttière.“

Meine Untersuchungen haben nun zu folgendem Resultat geführt: Die Thoracalstigmen sind in derselben Zahl vorhanden wie bei der Larve. Von den abdominalen ist jedoch nur das erste (metathoracale) und letzte Paar offen, während alle übrigen geschlossen sind. Während wir also bei der Larve einen holopneustischen Formentypus des Tracheensystems haben, weist die Imago einen hemipneustischen auf. In der Bezeichnung des Tracheensystems schliesse ich mich Palmén (1877) an, bezeichne also als „holopneustisch“ den Formentypus eines Tracheennetzes, bei dem der Meso- und Metathorax, sowie die ersten acht Abdominalsegmente offene Stigmenäste haben. „Hemipneustisch“ dagegen nenne ich den Formentypus, wo zwar die Stigmenäste wie bei dem holopneustischen Typus vorhanden, jedoch einige derselben geschlossen sind. In seinem Schema der Formentypen des Tracheensystems führt er als „formae hemipneusticae“ zwar nur folgende drei Typen an:

- 1) die beiden thoracalen Stigmen sind offen, die übrigen Stigmen geschlossen.
- 2) die beiden thoracalen und das letzte abdominale sind offen, die übrigen geschlossen.
- 3) ausser dem zweiten thoracalen sind alle Stigmen offen.

Ich füge nun zwischen zwei und drei den Formentypus der Imago von *Nepa* ein, bei dem die beiden thoracalen und das erste und das letzte abdominale Stigmenpaar offen sind. Wir haben dann hier den Palmén

unbekannten Fall, dass aus einer holopneustischen Form eine hemipneustische hervorgeht. Es tritt somit ein bei den Insekten bisher m. W. nirgends erwähnter Fall ein, dass ein Insekt während seiner Metamorphose eine Reduktion in der Zahl seiner offenen Stigmen erfährt. Bei *Nepa* tritt diese Reduktion erst recht spät ein, nämlich bei der letzten Häutung. Einen Grund für die Reduktion der Stigmen bei der Imago habe ich nicht zu finden vermocht, zumal die Imago in demselben Medium lebt wie die Larve.

Lage und Bau der Stigmen.

Einiges über die Metamorphose des Abdomens.

Bei der Imago von *Nepa* stellen mit Ausnahme des ersten (metathoracalen) und letzten abdominalen Stigmenpaares die übrigen abdominalen Stigmen, wie schon gesagt, ihre Funktion ein. Es ist daher auch die bei der Larve vorhandene Atemrinne nicht nötig, wir sehen sie vollkommen rückgebildet. Die Imago besitzt an der Ventralseite des Abdomens weder den breiten Faltensaum noch die Haarreihen der Larve. Ob nun, wie Heymons annimmt, mit der Umbildung zur Imago auch die bisher ventralwärts umgeklappten Seitenteile der Tergite grösstenteils rückgebildet werden, so dass mit Ausnahme des sechsten Abdominalsegmentes die Parasternite bis zum Körperende reichen, oder ob eine derartige Rückbildung unterbleibt, so dass das abgesetzte Randstück der Imago wenigstens in der Hauptsache noch als Paratergit aufzufassen wäre, dies hat sich nicht einwandfrei feststellen lassen. Jedoch habe ich aus Querschnitten durch eine Larve, die unmittelbar vor der letzten Häutung stand, und deren imaginale Haut schon so weit ausgebildet war, dass sie sich beim Schneiden vollkommen von der Larvenhaut trennte, folgende Tatsache konstatieren können: Der Körperende der Imago fiel genau mit dem der Larve zusammen, ein Umstand, der gegen die Rückbildung im Sinne von Heymons spricht. Die Grenze der Ventralseite bei der Imago liess sich deutlich und leicht feststellen an den schuppenförmigen Haargebilden, mit denen die Unterseite

der Imago bis zum Körperrande hin bedeckt ist, während die Dorsalseite vollkommen frei davon ist. Ob nun aber auch bei der Imago die kleine Falte des Integumentes, die nahe dem Körperrande parallel zu diesem verläuft, identisch ist mit dem breiten Faltensaum der Larve, das bedarf noch näherer Untersuchungen. M. E. ist es nicht der Fall. Ich neige vielmehr zu der Annahme, dass eine an manchen Stellen schwächer, an anderen wieder stärker hervortretende, bisweilen sogar durch flache Faltung gekennzeichnete Linie, die etwa auf der Mitte des Randstreifens parallel zu der Falte verläuft, dem Rande des larvalen Faltensaumes entspricht. Für diese Annahme spricht auch die Lage der Stigmen.

Atemröhre.

Recht augenfällige Veränderungen gegenüber der Larve zeigen sich bei der Imago dadurch, dass die doch immerhin nur kurze Abdominalschaukel der Larve sich nach der letzten Häutung in zwei lange halbröhrenförmige Gebilde umwandelt, die sich mit ihren Höhlungen aneinander legen und so eine Röhre bilden, deren Bedeutung als Atemröhre leicht einzusehen ist. Die Halbröhren sind seitlich ausgehöhlt, so dass man von einer linken und rechten, nicht von einer dorsalen und ventralen sprechen kann. Die Atemröhre erreicht etwa die Länge des ganzen Abdomens. Fig. 10 zeigt uns eine der beiden Halbröhren. Es treten daran zwei Abschnitte deutlich hervor: die breitere Basis (a), die dem Körper anliegt und die auch das Stigma (St) trägt, und die schmalere eigentliche Halbröhre (b), die sich mit der anderen zu der Atemröhre aneinander legt. An der Grenze der beiden Abschnitte a und b zeigt sich die sonst recht derbe Chitincuticula der Atemröhre wesentlich zartwandiger, jedoch verleihen verdickte Chitinhalbringe auch dieser Stelle hinreichende Festigkeit. Es entsteht auf diese Weise ein Gelenk (Fig. 10 G), das dem Abschnitt b Beweglichkeit verleiht. Die Ränder der Halbröhre sind mit steifen, namentlich am basalen Abschnitt ziemlich langen Haaren besetzt, die beim Anlegen der Halbröhre

an den Körper, resp. an die andere Halbröhre einen vollkommenen Verschluss bewirken, wie es Fig. 11 zeigt. Beachtenswert aber ist der Haarsaum (Fig. 11 Hs), der den Rand der äussersten Spitze der Atemröhre umgibt und der ebenso funktioniert, wie der Haarsaum an der Abdominalschaufel der Larve (s. Fig. 9 Hs). Auch mit der Imago habe ich dasselbe Experiment angestellt wie mit der Larve. Mehreren Imagines habe ich die äusserste Spitze der Atemröhre abgeschnitten. Es zeigten sich alle darnach recht unruhig. Bei einigen konnte ich nun beobachten, wie sie die beiden Halbröhren gegeneinander hin und her schoben und Luftblasen aus der Atemröhre hervorstiessen, um das an der nunmehr offenen Spitze der Atemröhre eintretende Wasser zurückzudrängen. Zum Atmen steckten sie zwar auch die Spitze der Atemröhre an die Oberfläche, jedoch bedeutend weiter wie sonst. Auch ruhte die Röhre, ihres Haarsaumes beraubt, nicht an der Oberfläche, sondern musste von den Tieren immer wieder aufs neue herausgestreckt werden, sobald sie Luft schöpfen mussten. Andere Exemplare wiederum liessen sogar anfangs die beiden Halbröhren auseinander klaffen und brachten zum Atmen das Hinterleibsende an die Wasseroberfläche, so dass die Luft direkt zu den Abdominalstigmen treten konnte. Jedoch nach einiger Zeit sah ich auch bei diesen die Halbröhren wieder aneinander gelegt und die Atmung vollzog sich wie bei den vorhin geschilderten. Die Atemröhre ist in ihrem Innern mit kurzen steifen nach hinten gerichteten Haaren besetzt, die wiederum das Eindringen von Fremdkörpern in die Atemröhre verhindern. Über den morphologischen Aufbau der Atemröhre und über die Umwandlung der Abdominalschaufel der Larve zur Atemröhre des geschlechtsreifen Insektes hat Heymons (1899) eingehende Studien gemacht, deren Ergebnis kurz folgendes ist: Vor der letzten Häutung verödet die Hypodermis im mittleren Teile der Abdominalschaufel, der als verlängertes neuntes Tergit anzusehen war. Es kommt daselbst nicht mehr zur Bildung einer Chitinhaut, so dass nach der letzten Häutung die Abdo-

minalschaukel in zwei laterale Hälften, die die Atemröhre bildenden Halbröhren des geschlechtsreifen Insektes, zerlegt ist. Diese sind aufzufassen als die verlängerten Paratergite des achten Abdominalsegmentes. Auch in den Paratergiten des neunten Abdominalsegmentes ist die Hypodermis grösstenteils zugrunde gegangen, nur erhält sie sich an dem dorsalen Rande der breiten Basis der Atemröhre. Möglicherweise ist auch ein schmaler, dorsaler Streifen, der sich längs des achten Paratergites erstreckt, auf das neunte Paratergit zurückzuführen. Für die Richtigkeit dieser Beobachtungen spricht auch ein Vergleich von zwei Querschnitten durch Abdominalschaukeln von *Nepa*-Larven verschiedener Altersstadien. Fig. 12A zeigt einen solchen Querschnitt durch die Abdominalschaukel einer Larve nach der ersten Häutung, Fig. 12B einen solchen kurz vor der letzten Häutung. Wir sehen bei B in dem mittleren Teil (T_9), der dem neunten Tergit entspricht, die Hypodermis verödet, während sie bei A noch wohl ausgebildet ist. Die Hyperdomis der bei B zu beiden Seiten des neunten Tergites liegenden Stücke (Pt_9), die als neunte Paratergite zu betrachten sind, ist ebenfalls bei B grösstenteils geschwunden.

Über die Bedeutung dieses röhrenförmigen Gebildes, das wir Atemröhre nennen, sind sich selbst ältere Naturforscher wie Swammerdam, Rösel von Rosenhof, Frisch u. a. klar gewesen. Seltsam mutet es da an, wenn nun Fieber (1861) bei Beschreibung der Anhänge am After der Rhynchoten schreibt: „Anhängsel anderer Art, welche dem äusseren After angehören, sind zwei fadenförmige Halbröhren, welche bei beiden Geschlechtern der Gattungen *Nepa* und *Ranatra* vorkommen; ihr Zweck ist nicht ermittelt“. Rösel von Rosenhof gibt auch eine sehr naive aber recht interessante Erklärung dafür, dass die Atemröhre aus zwei Halbröhren und nicht aus einer geschlossenen Röhre besteht. „Ob selbige gleich so verwahret ist“, sagt er, „dass an den Seiten nichts hineinkommen kann, so ist sie doch alle Zeit an ihrem Ende offen, und also ist es wohl möglich, dass sie von etwas verstopfet werden könnte; eben deswegen aber glaube ich,

seye selbige gespalten: dann sonst würde es dem Insekt nicht wohl möglich sein, solche, wann etwas hinein kommt, wieder zu reinigen“. Worin der eigentliche Vorteil der Zweiteilung der Atemröhre liegt, das hat sich nicht mit Sicherheit feststellen lassen. Ich bin zu folgender Annahme gekommen: Einmal wird hierdurch die Beweglichkeit der Atemröhre bedeutend erhöht. Dann scheint mir aber die Teilung der Atemröhre in erster Linie bei dem Akte der Kopulation von grösster Bedeutung zu sein, denn ich konnte beobachten, wie die Atemröhre bei der Kopulation an ihrem Grunde weit auseinander klaffte, um den Weg für die Geschlechtsorgane frei zu machen. Nicht unerwähnt lassen will ich an dieser Stelle auch noch, dass Burmeister (1834-1835), und auf seine Autorität hin auch andere Forscher, behaupten, bei manchen *Nepae*, besonders bei Männchen, fehle die Atemröhre. Ich vermag mich dieser Ansicht nicht anzuschliessen, denn unter allen von mir beobachteten geschlechtsreifen Exemplaren, die sicher die Zahl 1000 weit übersteigen, habe ich auch nicht ein einziges ohne Atemröhre gefunden. Burmeister ist wohl durch Individuen, die zufällig ihre Atemröhre nachträglich auf irgend eine Weise eingebüsst hatten, zu seiner Anschauung gekommen.

Letztes Abdominalstigma.

In der Lage und in dem Bau der Stigmen bei der Imago treten uns mannigfaltige Umwandlungen gegenüber den larvalen Stigmen entgegen. Das letzte abdominale Stigma liegt, wie schon oben gesagt (s. auch Fig. 10 St), an der Innenseite, der breiteren Basis der Atemröhre, und zwar nahe dem ventralen Rande derselben. Es bietet sich uns als ein ovaler Spalt in der Chitincuticula dar, der an seinem nach aussen gelegenen Rande von einem wulstartig verdickten Chitinring eingefasst wird. Der Spalt selbst ist aber nicht in der Ebene des Körperintegumentes gelegen, sondern in einem Winkel von etwa 45° zu ihr gestellt. Es muss daher die Öffnung in eine von dem Chitinring aus nach hinten zu sich allmählich verflachende

Rinne auslaufen. Die Spaltöffnung des Stigmas besitzt bei einem Durchmesser von ca. 0,17 mm eine Tiefe von ca. 0,09 mm und ist in ihrem Innern vollkommen mit Chitinwärtchen bedeckt. Der äussere Rand des Chittringes ist besetzt mit einem dichten Kranze längerer Haare (ca. 0,24 mm lang), die dem Stigma einen derartig wirksamen Schutz gegen das Eindringen fester und flüssiger Körper bieten, dass jede weitere Schutzvorrichtung überflüssig wird. Und in der Tat fehlt eine solche auch gänzlich.

Das zweite bis siebente abdominale Stigmenpaar.

Das zweite, dritte und siebente abdominale Stigmenpaar nehmen bei der Imago noch dieselbe Lage ein wie bei der Larve. Jedoch sind sie vollkommen geschlossen und kennzeichnen sich nur durch wulstige kreisförmige Chitinverdickungen in der Körperdecke. Ihre Stigmenäste sind an ihrem distalen Ende collabiert, die Stigmen sind also vollständig funktionslos. Das vierte, fünfte und sechste Stigmenpaar des Abdomens zeigen insofern gegen die betreffenden larvalen Stigmen abweichende Lageverhältnisse, als wir sie nicht medial von der Falte treffen, sondern lateral und zwar mitten auf dem von dieser Falte abgegrenzten Randfelde. Bei genauerer Untersuchung zeigt es sich, dass die Stigmen in der Linie liegen, die ich vorhin als identisch mit dem Rande des larvalen Faltensaumes ansprach, und die hier, was allerdings nur an Querschnitten zu ersehen ist, sich durch eine Einfaltung des Integumentes kennzeichnet. Das ganze Gebilde der Stigmen erstreckt sich dann aber über diese Linie hinweg nach dem Körperande zu, indem später noch zu besprechende Modifikationen im Bau der Stigmen eintreten. Diese drei Stigmenpaare haben schon von jeher, sowohl in morphologischer wie physiologischer Hinsicht, das Interesse der Zoologen auf sich gelenkt, ohne dass es aber gelungen wäre, ihre wahre Natur zu erkennen. Dufour (1833) hat sich ziemlich eingehend mit ihnen beschäftigt. Aber obwohl sie eine beträchtliche Grösse besitzen,

„condition avantageuse pour l'anatomiste“, sieht er sich doch genötigt, hinzuzufügen, dass sie ihm die grössten Schwierigkeiten bei Ergründung ihres Baues bereitet haben. Seine Untersuchungen haben zu folgendem ziemlich belanglosem Ergebnis geführt: Die Stigmen sind verschlossen durch eine punktierte Membran. Diese Punkte sind durchscheinend („demi-transparent“). Von innen gesehen bietet sich kein wesentlich anderes Bild. Nur wird an dem lateralen Rande des Stigmas ein ziemlich breites Stück verdeckt von einem hornig-häutigen Saum, der als der Rest und die Spur einer zweiten Stigmenmembran (vestige d'un second diaphragme stigmatique) von Dufour bezeichnet wird, während er in Wirklichkeit nur eine Verdickung der eigentlichen Körpercuticula darstellt. Jedes dieser „falschen Stigmen“ erhält nun nach Dufour an seinem vorderen Rande, ein wenig innwärts, einen beträchtlichen Tracheenast. Auch hier irrt Dufour insofern, als die Einmündung der Tracheen in die Stigmen nicht „à son bord antérieur et un peu interne“ stattfindet, sondern direkt an ihrem medialen Rande. Seine diesbezügliche Abbildung weist natürlich denselben Fehler auf. Wahrscheinlich ist die Tracheenmündung vollständig seinen Beobachtungen entgangen. Irgendwelche Funktion schreibt Dufour diesen Stigmen nicht zu, doch bezeichnet er diese blinde Ausmündung der Tracheen als „un fait anatomique très significatif“ mit folgender Begründung: „C'est une de ces preuves ajoutées à cent autres, que la nature, dans l'immense série de ses productions ne procède point par des transitions brusques, ne fait pas de saut, pour me servir du terme consacré. Ce n'est que graduellement qu'elle passe d'un mode d'organisation à un autre“.

Nach Burmeister (1839) sind die in Rede stehenden Stigmen ebenfalls mit einer „feinen punktierten Membran“ geschlossen und von einem dickwulstigen Rande umgeben. Die Punkte in der Haut hält er aber nicht etwa für Poren, sondern für Vertiefungen, in denen ein „kleines kegelförmiges Wärzchen“ sitzt. Und er kommt zu der

Annahme, dass diese Stigmen wie Kiemen agieren, wofür auch ihr Bau spräche. Diese Ansicht wird auch von vielen andern Forschern geteilt. Wenn Amyot (1845) diese abdominalen Stigmen für nicht ganz untauglich erklärt „à un autre mode de respiration“, so denkt er dabei auch wohl nur an eine Funktion als Kiemen. Ferner schreibt Gerstäcker (1863): „Von den Hinterleibsstigmen sind nur die des dritten bis fünften Ringes entwickelt, aber nicht spaltförmig sondern von einer siebartigen Membran geschlossen, so dass sie die Funktion von Tracheenkiemen zu haben scheinen“. Auf seine Autorität hin kommt Locy (1884) zu demselben Schluss. Andererseits haben aber auch andere Forscher wie Siebold (1848) und Martin (1892) diesen Stigmen jegliche Funktion bei der Atmung abgesprochen.

Die bemerkenswerten Gebilde auf dem vierten, fünften und sechsten Abdominalsegment, die im Zusammenhang mit den Stigmen sich zeigen, heben sich schon durch ihre hellere Färbung äusserlich von dem sie umgebenden Integument ab. Sie haben eine ovale Form, wobei der grösste Durchmesser in der Längsrichtung des Körpers gelegen ist und 0,57 mm misst, während der kleinste Durchmesser vom medialen zum lateralen Rande nur 0,42 mm beträgt. In ihrer Flächenansicht bieten uns diese Gebilde ein Bild, wie es Fig. 13 darstellt. Eingefasst werden sie von einem dicken Chitinring (R), der um so deutlicher gegen das übrige Integument hervortritt, als sich an seiner Aussen-seite ein heller Ring um ihn herumzieht, der dadurch zustande kommt, dass hier die sonst das ganze Integument dicht bedeckenden schuppenförmigen Haargebilde fehlen. Der Chitinring selbst ist mit längeren Haaren besetzt und über seine Öffnung ist eine Membran (M) ausgespannt. Diese ist an ihrem Rande allseitig mit dem Chitinringe verwachsen bis auf eine kleine Fläche am lateralen Rande (Fig. 13 O), wo eine ellipsoide Verdickung darauf schliessen lässt, dass die Membran hier nur eng dem Chitinring anliegt. Von einer wirklichen Öffnung kann auch an dieser Stelle nicht die Rede sein. Auch muss ich bemerken, dass

ich nicht bei allen Stigmen diese ellipsoide Verdickung oder scheinbare Öffnung habe wahrnehmen können. Die Membran weist eine eigenartige Punktierung auf. Wir sehen hier hellere grössere Punkte und in deren Mitte je einen kleinen dunkleren Punkt, den Burmeister wohl für das „kleine kegelförmige Wärzchen“ gehalten hat, der aber in Wirklichkeit nur durch eine trichterförmige Vertiefung in der Membran zustande kommt. Die in Rede stehenden abdominalen Gebilde liefern uns im Querschnitt ein Bild, wie es Fig. 14 zeigt. An dem medialen Rande (MR) ist die Chitincuticula (C) gefaltet, ja am Grunde der Falte sogar durchbrochen. Hier liegt die Spaltöffnung im Körperintegument, das eigentliche Stigma (Fig. 14 St). Da die Faltenwände sich eng aneinander legen, so verschliessen sie das Stigma. Von dem medialen Rande (MR) aus sehen wir dann die Membran (M) sich lateralwärts erstrecken und über eine kleine Fläche der mit kleinen Chitinhöckerchen besetzten Cuticula hinweg legen bis zum lateralen Rande (LR) des Gebildes, mit dem sie wieder verwachsen ist. Am medialen Rande erstreckt sich die Membran auch noch zwischen den Faltenwänden hindurch bis zum Stigma. Ob sie mit den Faltenwänden selbst verwachsen ist, lässt sich nicht mit Sicherheit feststellen. In Fig. 14 hat es den Anschein, als ob die Membran mehrschichtig wäre, sie ist jedoch nur einschichtig, wie die schematische Fig. 15 (M) zeigt. Diese scheinbare Aufeinandererschichtung ist auf Verschiebungen und Zerreissungen der sehr zartwandigen Membran beim Schneiden und den Manipulationen des Färbens zurückzuführen. Über die morphologische Bedeutung der einzelnen Teile können wir nicht im Unklaren sein, wenn wir den Bau der Stigmen bei der Larve in Betracht ziehen. Diese drei Stigmenpaare haben eine Umwandlung in dem Sinne erfahren, wie das erste abdominale (metathoracale) und metathoracale (mesothoracale) Stigmenpaar der Larve, die sich aus den zweiten bis achten Abdominalstigmen herleiten liessen (Vgl. Fig. 7 a und b). Nur ist hier der Umwandlungsprozess noch bedeutend weiter geschritten. Die Stigmenränder (Fig. 7 c St) sind

näher aneinander gerückt, die Membran hat sich ausserordentlich viel weiter einseitig verlängert und über eine kleine Fläche der angrenzenden Körpercicula hinweggelegt, wie die schematische Fig. 7 c zeigt. Und indem nun die eine Seite der Membran vollkommen schwindet, verwächst die gegenüberliegende an ihren Rändern mit der Körperhaut im Bereiche des Chitinringes. Auf diese Weise entsteht zwischen Membran und Körperhaut ein Raum, der als Vorraum des Stigmas (Fig. 7 c, V) anzusehen ist. Die bei manchen Gebilden noch wahrnehmbare vorhin erwähnte Stelle, wo sich die Membran der Cuticula nur eng anlegt, ohne mit ihr zu verwachsen, ist danach aufzufassen als die Öffnung des Vorrums (vgl. Fig. 7 a, O—b, O—c, O).

Betrachten wir die Membran näher, so sehen wir in derselben Poren, die bei der Aufsicht auf das Stigma als helle Punkte erscheinen, Fig. 15 zeigt in vergrössertem Massstabe zwei derartige Poren. Wir sehen hier die Membran sich trichterförmig einsenken. Diese Vertiefungen laufen in einen soliden Stempel (Fig. 15 Sp) aus, der sich bis in die Körpercicula (Fig. 15 C) hinein erstreckt, die an diesen Stellen ebenfalls eine Einsenkung und eine glockenförmige Höhlung aufweist, so dass nur noch eine ganz dünne Chitinhaut hier über der Hypodermis lagert. Der Stempel breitet sich nach Eintritt in die Höhlung der Cuticula nach unten wieder aus und setzt sich dann mit seiner breiteren Basis dem dünnen Chitinboden auf, der am peripheren Rande des Stempels radiale Streifung zeigt. Bei Betrachtung des unter der Cuticula liegenden Gewebes konnte ich nun zwischen der Hypodermis namentlich dort, wo der Stempel sich auf die dünne Chitinhaut aufsetzt, Nervenstränge (Fig. 14 N) wahrnehmen, die unter der Hypodermis sich vereinigten und dann in der Richtung des Stigmas hin verliefen. Auch zeigte sich an Totalpräparaten, nachdem ich von der Rückenseite des Insektes aus alle übrigen Gewebselemente abgetragen hatte, deutlich ein Nervenstrang, der zu dem sonderbar modifizierten Stigma hin verlief und sich über dasselbe ausbreitete. Diese Tatsachen, sowie der ganze Bau des Stigmas lassen

mich zu dem Schluss kommen, dass die drei Paar Stigmen auf dem vierten, fünften und sechsten Abdominalsegment zu Sinnesorganen umgewandelt sind.

Es fragt sich nun, welcher Art diese Sinnesorgane sind. Auf diese Frage eine einwandsfreie Antwort zu finden, ist mir leider nicht gelungen. Ich vermute unter diesen merkwürdig modifizierten Stigmen Gehörorgane. Schallschwingungen, die an die über dem Chitinring ausgespannte Membran gelangen, versetzen diese in Schwingungen. Diese Schwingungen werden von der Membran weiter auf die Stempel übertragen, von denen sie dann durch die dünne Haut der Körpercuticula hindurch den Nerven mitgeteilt werden und so zur Wahrnehmung gelangen. Leider ist es mir nicht gelungen, an den Nervenfasern den typischen Nervenendapparat der tympanalen Organe zu entdecken.

Was für Schallschwingungen vermag *Nepa* wahrzunehmen? Es liegt zunächst die Möglichkeit vor, dass Tonschwingungen in Wasser oder auf das Wasser übertragen direkt an die Membran der Organe gelangen und diese in Schwingungen versetzen. Andererseits können die Schallschwingungen aber auch von ausserhalb des Wassers durch die Luft in der Atemröhre und den Tracheen bis zu dem Stigmenast gelangen und von diesem aus der Membran mitgeteilt werden. Mit dieser Annahme wäre dann auch eine Erklärung dafür gegeben, dass bei diesen drei modifizierten Stigmenpaaren die distalen Enden der Stigmenäste nicht kollabiert sind, während es bei den übrigen geschlossenen abdominalen Stigmen der Fall ist, obwohl diese sowohl wie jene keinerlei respiratorische Funktion ausüben. Gegen letztere Annahme der Tonübermittlung sprechen aber folgende Überlegungen: Einmal würde die innere Behaarung der Atemröhre der Fortpflanzung der Schallschwingungen im Wege stehen. Dann lässt sich aber auch keine befriedigende Antwort auf die Frage finden, wie denn eigentlich die Schallschwingungen von dem Stigmenast aus zu der Membran gelangen. Mir scheint die erste Art der Tonempfindung die wahrscheinlichste zu sein.

Nicht unerwähnt lassen will ich auch einige Versuche, die ich mit *Nepa* über Schallempfindung angestellt habe. Um das Wahrnehmungsvermögen von Tönen ausserhalb des Wassers zu prüfen, liess ich neben dem Aquarium, nicht direkt darüber, eine Geige in den verschiedensten Tonlagen anstreichen. Als ich hiermit keinerlei Resultate erzielte, wurden die Töne direkt über dem Becken erzeugt, auch liess ich die verschiedensten Stimmgabeln anschlagen. Doch sichere Erfolge blieben auch hier aus. Ich ging dann dazu über, die Töne in dem Wasser selbst hervorzubringen oder die Tonschwingungen auf das Wasser zu übertragen. Hierzu setzte ich *Nepa*, Imagines wie auch Larven, in ein grösseres Aquarium und liess einmal unter Wasser eine kleine Glocke erklingen, dann brachte ich das Wasser auf folgende Weise zum Mitschwingen: Ich stellte einen Glasstab, an den ich unten mit Siegellack eine Glasplatte befestigt hatte, senkrecht ins Wasser und setzte dann die Stimmgabel, nachdem ich sie angeschlagen hatte, auf den Glasstab. Oder ich rieb den Glasstab mit beharztem Finger. Es zeigten sich aber auch bei diesen Versuchen keinerlei Erscheinungen an den Tieren, die mit Sicherheit auf irgendwelche Tonwahrnehmungen schliessen liessen. Hieraus lässt sich aber in keiner Weise der Schluss ziehen, dass nun *Nepa* keine Gehörorgane besitzt. Sie ist ein sehr ungeeignetes Objekt für derartige Versuche. Beunruhigt man sie in irgend einer Weise, dann reagiert sie in den meisten Fällen derart, dass sie ganz bewegungslos bleibt. Und da sie schon für gewöhnlich ruhig an Wasserpflanzen etc. sitzt, so fehlt ein scharfes Kriterium für Wahrnehmung von Tonschwingungen. Auch ist es sehr wohl möglich, dass *Nepa* nur Töne empfindet, die ausserhalb des Bereiches der menschlichen Wahrnehmung liegen. Auf die Unzulänglichkeit meiner Versuche will ich nicht weiter eingehen. Schliesslich muss ich auch noch die Frage offen lassen, ob und wie weit diese „falschen Stigmen“ mit den bei der Larve erwähnten und von Heymons als „Sinnesgruben“ bezeichneten Gebilden in Zusammenhang stehen.

Erstes abdominales Stigma.

Das erste abdominale (metathoracale) Stigmenpaar nimmt in Bezug auf seine Lage eine gesonderte Stellung nicht nur zu den übrigen abdominalen, sondern überhaupt zu allen Stigmen bei *Nepa* ein. Es findet sich nämlich auf der dorsalen Körperseite. Da das betreffende Stigma bei der Larve auch ventral gelegen ist, wie ich im ersten Teil dieser Abhandlung dargetan habe, so ist hier mit dem Abwerfen der letzten Haut eine Verschiebung des Stigmas auf die Rückenseite eingetreten. Wir sehen es hier gelegen an der lateralen Körpergrenze in der Thorax und Abdomen verbindenden Membran und zwar dicht an dem hinteren Rande des Metathorax in einem von Chitinspangen gebildeten Dreieck, wie aus Fig. 16 (St) zu ersehen ist. Diese gibt uns ein Bild von der Rückenseite des Thorax mit einem Stück des Abdomens von innen gesehen. Die Membran zwischen Thorax und Abdomen, die in Wirklichkeit gefaltet ist und unter dem überragenden Metathorax verborgen liegt, ist hier der Klarheit wegen ein wenig ausgebreitet. Während diese Figur aber in erster Linie nur die Lage des Stigmas am Körper zeigt, bietet uns Fig. 17 ein genaueres Bild von dem das Stigma (St) tragenden dreieckigen Körperabschnitt. Diese Figur macht eine weitere Beschreibung von der Lage des Stigmas wohl überflüssig. Die Zweckmässigkeit der Chitinspangen ist leicht einzusehen, wenn man bedenkt, dass das Stigma bei einem beträchtlichen Umfange in einer nur zarten Membran gelegen leicht zusammengedrückt werden könnte. In seinem Bau weist das erste abdominale (metathorakale) Stigmenpaar der Imago gegenüber dem der Larve, abgesehen von den Grössenverhältnissen, keinen wesentlichen Unterschied auf. Auch hier finden wir das eigentliche Stigma (Fig. 18 St) umrandet von einem festeren Chitinring, den wir bei Fig. 18, die einen Querschnitt durch den lateralen Teil des Metathorax in der Stigmengegend darstellt, in R im Querschnitt getroffen sehen. Dieser Chitinring hat einen Durchmesser von ca. 0,3 mm. Über seine Öffnung hinweg wölbt sich wieder-

um eine Membran (Fig. 18 M), die durch zahlreiche Chitinleisten verdickt ist, von denen einige sogar zu recht beträchtlicher Stärke angewachsen sind. Diese will ich daher als Stützbalken (Fig. 18 Sb) bezeichnen. Ausserdem ragen noch kräftige Chitinbäumchen von ca. 0,008 mm Länge, wie sie Fig. 19 zeigt, von den Chitinleisten und Stützbalken aus in das Innere hinein. Die Öffnung der Membran liegt vor dem dem Thorax zugekehrten Rande (Fig. 17 O). Auf dem Querschnitt Fig. 18 ist sie nicht getroffen, da derselbe etwa durch die Mitte des Stigmas geführt ist; daher schliesst hier auch die Membran das Stigma vollkommen ab. Unter der Membran dehnt sich nun wieder der umfangreiche Vorraum zum Stigma (Fig. 18V) aus, von dem ein Stigmenast (Fig. 18 Sta) von beträchtlicher Weite, ca. 0,2 mm im Durchmesser, in das Körperinnere führt. Der Stigmenast ist nur recht kurz, schon nach einer Länge von ca. 0,19 mm mündet er in die Tracheenstämme (Fig. 18 Tr). Unterziehen wir die Wandung des Vorraums einer genaueren Betrachtung, so sehen wir die ganze Wandung bedeckt mit recht dicken Chitinwülsten (Fig. 20 Chw), die noch ihrerseits wieder mit Chitinborsten besetzt sind. Und verfolgen wir den Stigmenast nach der Trachee zu, so sehen wir, wie allmählich diese baumartigen Chitinwülste ersetzt werden durch einfache Chitinborsten (Fig. 20 Chb), an deren Stelle weiterhin dann die Chitinspiralen der Tracheen treten.

Thoracale Stigmen.

Wenden wir uns nun den thoracalen Stigmen zu. Beide Paare finden wir an derselben Stelle, wo sie auch bei der Larve lagen. Das metathoracale (mesothoracale) Stigmenpaar wird auch bei dem geschlechtsreifen Insekt genau wie bei der Larve verdeckt von dem Pleurit, das hier allerdings bedeutend kürzer ist. Es reicht nur bis an die Subcoxalplatten des Metathorax heran und liegt dem Thorax eng angeschmiegt, da es ja nicht mehr als Luftkanal zu fungieren hat. Seine Bedeutung bei der Imago beruht darauf, das metathoracale (mesothoracale) Stigma

vor dem Eindringen des Wassers zu schützen. Da es auch dieselbe Färbung wie die Unterseite des Thorax trägt, ist es vielfach den Beobachtungen der Forscher entgangen und mit ihm auch das Stigma, das unter dem innersten Teile seiner Bucht versteckt liegt. Näher noch auf den Bau des Stigmas einzugehen ist insofern nicht erforderlich, als er genau derselbe geblieben ist, wie bei dem larvalen Stigma, nur hat sich sein Durchmesser auf 0,35 mm vergrößert. Das mesothoracale (prothoracale) Stigmenpaar, das bei der Larve nur recht klein und unbedeutend war, zeigt sich bei der Imago erheblich erweitert. Es erlangt hier einen Durchmesser von ca. 0,4 mm. Auch in seinem Bau tritt insofern eine wesentliche Änderung ein, als es denselben Typus zeigt, wie das metathoracale und erste abdominale Stigmenpaar (s. Fig. 8). Die Öffnung in der Membran zum Vorraum (Fig. 8 O) hat dieselbe Grösse wie das ganze larvale Stigma, nämlich 0,04 mm im Durchmesser. Sie ist, wie auch aus der Figur ersichtlich, seitlich gelegen und zwar an dem dem Prothorax zugewendeten Rande.

Tracheen.

Tubuläre Tracheen.

Schliesslich bleibt noch zu untersuchen, ob und inwiefern das Tracheennetz nach dem Abwerfen der Larvenhaut Änderungen aufweist. Im Abdomen sind, wie schon erwähnt, die Stigmenäste, die zu den zweiten, dritten und siebenten abdominalen Stigmenpaaren führen, an ihren distalen Enden bis dorthin, wo die erste Abzweigung beginnt, collabiert. Der noch tätige Teil des Stigmenastes mitsamt seinen zahlreichen Zweigen erscheint nun als Seitenzweig des lateralen Hauptstammes, von dem aus er auch lediglich mit Luft gespeist wird. Dasselbe gilt auch von den Stigmenästen des vierten, fünften und sechsten Segmentes, nur mit dem Unterschiede, dass der Stigmenast noch in seiner ganzen Länge offen bleibt, um vielleicht als schalleitender Apparat zu fungieren, wie ich bei der Besprechung der betreffenden Stigmen dargetan habe.

Vesiculäre Tracheen.

Wesentliche Umwandlungen des Tracheennetzes treten uns aber im Thorax entgegen, die wohl in erster Linie bedingt werden durch die Ausbildung des Flugvermögens. Wir finden hier umfangreiche Tracheenblasen und andere respiratorische Organe, die ich als Tracheenlungen bezeichnen will. Zu dieser Bezeichnung veranlasst mich lediglich die Bedeutung dieser Organe, die in morphologischer Hinsicht mit den Tracheenlungen der Arachnoideen nichts gemein haben.

Als erster beschreibt Dufour (1833) bei *Nepa* vier Tracheenlungen und sechs Tracheenblasen, von denen aber vier mit zwei Tracheenlungen in Zusammenhang erscheinen. Auch wendet er nicht den Ausdruck „Tracheenlunge“ an, sondern spricht von „Sachets sous-scutellaires“ und „sachets metathoraciques“. Zu der Benennung „sachets“ hat ihn wohl seine Anschauung über den morphologischen Aufbau dieser Organe gebracht. Seine Untersuchungen haben nämlich zu dem Ergebnis geführt, dass wir es hier mit sackartigen Gebilden zu tun haben, deren Oberfläche aus Muskelgewebe besteht; und dieser muskulöse Sack ist erfüllt mit „une espèce de bourre ou de parenchyme que le microscope démontre formé par des ramuscules trachéens: on dirait un sachet rempli d'un tissu parenchymateux“. Dufours Auffassung über den Aufbau der Tracheenlungen nähert sich, wie in erster Linie seine Zeichnungen erkennen lassen, den Befunden, die sich aus meinen Untersuchungen ergeben haben. Wie weit seine Angaben richtig sind, darauf will ich an dieser Stelle nicht weiter eingehen. Aber nicht unerwähnt lassen will ich den Unterschied, den er zwischen den „sachets sous-scutellaires“ und den „sachets metathoraciques“ feststellt, dass erstere nämlich von je einer Trachee aus die zahlreichen Tracheenäste empfangen, während bei letzteren diese Haupttracheen durch je zwei Tracheenblasen ersetzt werden. Er schreibt diesen Organen folgende Bedeutung zu: „ce sachet peut servir à la Nèpe ou pour favoriser le vol ou pour gagner la surface de l'eau.“ Nach Dufour ist in der gesamten

Literatur so gut wie nichts von diesen Organen erwähnt worden. Bei Siebold (1848) finden wir eine recht kurze und unzureichende Notiz darüber. Er erwähnt im Thorax „einige grosse Luftblasen, zwischen welchen rechts und links sich zwei andere Tracheenstämme hinziehen, die nach beiden Seiten eine zahllose Menge zarter und äusserst dicht stehender Luftgefässe in die Thoraxmuskeln hineinsenden.“ Andere, wie z. B. Locy (1884), verweisen nur auf Dufour.

Das Ergebnis meiner Untersuchungen war folgendes: Wir haben bei *Nepa* drei Paar Tracheenlungen, die gleichmässig auf die linke und rechte Körperhälfte verteilt sind. Das umfangreichste Paar von Tracheenlungen liegt auf der Rückenseite unter dem Schildchen zu beiden Seiten des Herzschlauches (Fig. 16 L₁ und Fig. 26 L₁). Es erstreckt sich von dem Vorderrande des Mesothorax unter der Rückendecke entlang bis zum Hinterrande des Mesothorax. Das zweite Paar der Tracheenlungen (Fig. 16 L₂ und Fig. 26 L₂) liegt ein wenig lateralwärts von den eben erwähnten und dehnt sich in der Hauptsache im Metathorax aus, greift aber auch noch in den Mesothorax hinüber. Dies Organ ist identisch mit dem von Dufour angeführten Paar Tracheenblasen im Metathorax. Das dritte Paar Tracheenlungen findet sich an der Ventralseite des Mesothorax, diametral gegenüber dem ersten Paar. Es sind dies die „sachets metathoraciques“ Dufours. Doch wenn Dufour sie im Metathorax gelegen annimmt, so irrt er hierin.

Wenden wir uns nun zu dem Bau der Tracheenlungen. Die diesbezüglichen Untersuchungen habe ich in erster Linie an den beiden unter dem Rückenschild gelegenen grossen Tracheenlungen vorgenommen. Fig. 21 stellt eine derselben dar. Es ist ein länglich wurstförmiges Gebilde, das sich schon durch seine milchweisse Färbung von dem übrigen Gewebe abhebt und auch mit diesem in keinem festen Zusammenhang steht, so dass es sich leicht isolieren lässt. An seinen äusseren Enden legt es sich zwar fester dem Integument an, ist aber nicht mit ihm verwachsen, wie Dufour annimmt. An der lateralen Seite dieses Ge-

bildes sehen wir einen Tracheenstamm (Fig. 21 Tr) sich entlang ziehen, und von ihm entspringen nicht an seiner ganzen Peripherie, sondern nur an einer Seite — in diesem Falle an der medialen — zahlreiche Tracheenäste, die in das Innere der Tracheenlunge verlaufen. Der Tracheenstamm verläuft, wie aus Fig. 16 ersichtlich ist, einerseits nach dem ersten abdominalen (metathoracalen), andererseits nach dem mesothoracalen (prothoracalen) Stigma hin, steht aber auch mit dem abdominalen Tracheennetz in Verbindung. Um den anatomischen Aufbau der Tracheenlunge selbst zu erforschen, habe ich zunächst Querschnitte durch dieselbe gemacht (s. Fig. 26 L₁), doch zeigten diese nur das von dem Tracheenstamm ausgehende Tracheengeäder und dazwischen liegende Zellcomplexe, deren Struktur hieraus aber nicht zu erkennen war. Ich ging daher dazu über, Zupfpräparate herzustellen. Hierzu verwandte ich sowohl konserviertes und gefärbtes, wie auch frisches Material. Beim Zerzupfen konnte ich das ganze Gebilde in lange in der Längsrichtung der Tracheenlunge gelegene Fasern auflösen, so dass nur noch die in grosser Zahl dem Tracheenstamm ansitzenden Äste übrig blieben. Diese Fasern sind es wohl auch gewesen, die Dufour als Muskulatur angesprochen hat. Aber trotz eingehendster Beobachtungen konnte ich daran von irgendwelchen contractilen Elementen, die die Annahme von Muskelgewebe gerechtfertigt hätten, nichts entdecken. Es erwiesen sich vielmehr diese Fasern zusammengesetzt aus spindelförmigen Zellen, die zu Strängen aneinander gereiht sind (Fig. 23). Und die amitotische Kernteilung, die ich bei diesen Zellen wahrnehmen konnte, brachte mich zu der Anschauung, dass wir es hier mit Zellen zu tun haben, deren Ähnlichkeit mit Perikardialzellen unverkennbar ist. Diese Zellreihen, die der ganzen Lunge eine faserige Struktur verleihen, breiten sich in der Hauptsache nur an der Oberfläche aus. Das ganze Innere ist fast ausschliesslich erfüllt mit den zahllosen Tracheenästen, denen nur geringe Zellcomplexe zwischengelagert sind. Die von dem Tracheenstamm ausgehenden Äste verzweigen sich dann weitgehend bis zu

ganz dünnen Capillaren. Diese dringen zwischen die Zellreihen ein, die sie vielfach umstricken, bis zur Lungenoberfläche. Hier breiten sie sich dann weithin aus und bringen auf diese Weise an der Oberfläche ein sehr ausgedehntes Tracheennetz von ausserordentlicher Zartheit der Tracheencapillaren zustande. Auch anastomosieren die feinen Tracheencapillaren miteinander.

Die übrigen Tracheenlungen gleichen der eben besprochenen in allen Teilen. Nur tritt bei diesen Tracheenlungen, abgesehen von der Ausdehnung des Lungengewebes, insofern ein Unterschied auf, als anstelle des Tracheenstammes ein Luftsäck tritt, der seine Tracheenäste in die Lunge hinein entsendet (Fig. 25). Wir erhalten auf diese Weise Luftsäcke in Verbindung mit Tracheenlungen. Bei dem zweiten Tracheenlungenpaar (Fig. 16 L₂, 21 L₂, und 26 L₂) sehen wir eine Tracheenblase, die vermittels eines kurzen Tracheenastes mit dem von dem ersten Lungenpaar zum ersten abdominalen (metathoracalen) Stigma hin verlaufenden Tracheenstamm in Verbindung steht. An der medialen Seite der Tracheenblase sitzt die nicht gerade mächtige Lunge an. Dieses Tracheenlungenpaar bleibt an Grösse weit hinter dem ersten zurück, es erreicht nur ca. ein Drittel von dessen Ausdehnung. Umfangreicher sind wieder die ventral gelegenen Tracheenlungen, die ihre Luftzufuhr von dem mesothoracalen (prothoracalen) Stigma aus erhalten. In Fig. 24 sehen wir von dem Stigma (St) aus einen Tracheenstamm sich nach dem Abdomen zu erstrecken, der sich nach kurzem Verlauf gabelt. Zwei dieser Äste münden gleich nach ihrer Gabelung in Tracheenblasen (Lb). Der eine Ast trägt nur eine Tracheenblase, der andere aber drei hintereinander liegende, die durch Einschnürungen von einander getrennt sind. Der ventralen Seite dieser Tracheenblasen ist nun wieder die Tracheenlunge als einheitliches Gebilde angelagert und empfängt von ihnen die Tracheenäste. Nur die letzte und grösste der Tracheenblasen besitzt keine derartige Lunge und entsendet auch keine Tracheenäste, sondern funktioniert lediglich als Luftsack.

Erwähnen will ich hier noch, dass die Tracheenlunge unterhalb des Rückenschildes (Fig. 16, 26 L₁) schon bei der Larve nach der ersten Häutung sich in ihrer Anlage zeigt. Doch erscheint hier nur das parenchymatische Gewebe der Trachee angelagert und zwar in derselben Gestalt wie später, doch erheblich kleiner. Auch entsendet die Trachee noch keinerlei Äste in das Gewebe hinein, so dass das Gebilde noch keinerlei respiratorische Funktion besitzt. Mit dem Alter der Larve nimmt auch die Tracheenlunge an Umfang zu, tritt jedoch erst nach dem Abwerfen der letzten Larvenhaut in Funktion. Kurz vor der letzten Häutung zeigen sich auch die Tracheensäcke angelegt, die durch beträchtliche Erweiterung einer Trachee entstehen.

Die Aufgabe der Tracheenlungen ist offenbar die, ein Tracheennetz von möglichst grosser Ausdehnung und ausserordentlicher Zartheit der Tracheenkapillaren zu liefern, die sich namentlich an der Oberfläche ausbreiten. Wie gelangt aber der Sauerstoff von den Tracheenlungen aus zu den Gewebselementen? An diesen Organen vorbei strömt die Blutflüssigkeit und nimmt aus den Tracheen den Sauerstoff auf, während sie Kohlensäure abgibt. Die mit Sauerstoff beladene Blutflüssigkeit führt dann den Sauerstoff den einzelnen Organen zu, und wir haben hier einen Fall vor uns, der Palméns Ansicht bestätigt, dass die Tracheen nicht direkt den Gewebselementen den Sauerstoff abgeben, sondern indirekt durch Vermittelung der Blutflüssigkeit. Andererseits kann man aber nicht in Abrede stellen, dass bei *Nepa* auch direkte Luftzufuhr zu den Gewebselementen durch die Tracheen unmittelbar stattfindet. Denn andere Tracheen sehen wir im Körper, namentlich im Abdomen, sich in zahllose Äste spalten und als feinste Röhren die einzelnen Organe netzartig umspinnen, so dass diese den Sauerstoff direkt den Tracheen entnehmen können.

Die Luft für die Tracheenlungen wird durch die Stigmen des Thorax aufgenommen. Es liegt somit die Vermutung nahe, dass in erster Linie während des Aufenthaltes ausserhalb des Wassers, also hauptsächlich

während des Fluges, diese Lungenatmung, wenn ich so sagen darf, stattfindet. M. E. atmet das geschlechtsreife Insekt ausserhalb des Wassers fast ausschliesslich durch die thorakalen Stigmen, zumal auch, namentlich bei den Flugbewegungen, die Luftversorgung durch das abdominale Stigmenpaar unzulänglich wird. Ob unter Wasser die thorakalen Stigmen hauptsächlich der Ausatmung dienen, das hat sich nicht mit Sicherheit feststellen lassen. Doch häufig sah ich unter den Flügeln hervor, also vornehmlich von dem abdominalen (metathoracalen) Stigmenpaar her, Gasbläschen austreten. Eine andere Funktion der Thoracalstigmen bei der Atmung unter Wasser werden wir noch später kennen lernen. Die mit Luft erfüllten Bläschen im Thorax dienen aber auch einerseits als Schwimmblasen und begünstigen so das Emporsteigen des Insektes zur Oberfläche. Andererseits erspart die in den Tracheensäcken aufgespeicherte Reserveluft ihm die Atembewegungen während des Fluges. Beachtenswert ist auch eine Beobachtung, die ich wiederholt machen konnte: Beunruhigt man plötzlich eine Imago von *Nepa*, die ruhig an der Wasseroberfläche sitzt, so sucht sie eilig in die Tiefe des Wassers zu kommen. Dabei konnte ich nun bemerken, wie unter den Flügeln hervor und aus der Atemröhre Luftblasen in grosser Zahl aufstiegen. Dies lässt sich so erklären, dass das Insekt aus den Tracheensäcken die Luft auspresst, um den Luftauftrieb zu vermindern.

III. Teil.

Atmung unter Wasser.

Das ganze Respirationssystem bei *Nepa* berechtigt zu der Annahme, dass dies Insekt lediglich atmosphärische Luft atmet, und dass es nach kurzer Zeit zugrunde gehen muss, wenn man ihm die Möglichkeit nimmt, zum Atmen an die Wasseroberfläche zu kommen, wie es auch der Versuch mit der Larve bestätigt hat. Gleichwohl habe ich doch noch mit der Imago denselben Versuch vorgenommen,

wie mit der Larve. Und hier zeigte sich nun die überraschende Tatsache, dass die Imago genau unter denselben Bedingungen wie die Larve über drei Stunden zu leben vermochte (vgl. Tabelle S. 52 Versuch 1 und 2). Hierdurch wurde ich veranlasst, eine Reihe weiterer Versuche mit der Larve und der Imago von *Nepa* anzustellen, deren Resultate die Tabelle vorführt. Es drängte sich mir zunächst die Vermutung auf, dass bei der Imago die in ihren Luftsäcken aufgespeicherte Luft den Unterschied in der Lebensdauer bewirkt habe. Um nun möglichst einwandfrei zu prüfen, wie lange Larve sowohl wie Imago mit der an und in ihrem Körper befindlichen Luft ohne neue Sauerstoffzufuhr zu leben vermögen, brachte ich drei Larven und ebensoviele Imagines in nahezu sauerstofffreies Wasser, das ich durch längeres Kochen erhielt (es genügt ein Kochen von 15 Minuten). Damit das Wasser während des Erkaltes keinen Sauerstoff aus der Luft aufnehmen konnte, füllte ich damit sofort nach dem Kochen einen Glaskolben bis zum Rande hin. Auf die nun schon an und für sich recht kleine Oberfläche goss ich dann noch eine dünne Oelschicht, die jeglichen Luftzutritt abschloss. Nach dem Erkalten wurde dann das Oel abgegossen, schnell die Versuchsobjekte hineingetan und der Kolben durch einen Reusenapparat derart verschlossen, dass die Tiere nur bis zum Kolbenhals dringen konnten. Auf die Oberfläche wurde dann wieder eine Oelschicht gegossen. Schon nach 15 Minuten zeigten die Tiere Atemnot und nach einer halben Stunde lebte keines mehr, wie Versuch 11 und 12 der Tabelle zeigt. Aus diesen beiden Versuchen konnte ich die Schlussfolgerung ziehen, dass *Nepa*, vor allem die Imago, in sauerstoffreicherem Wasser bedeutend länger zu leben vermag als in sauerstoffarmem. Da drängt sich nun die weitere Frage auf: Ist es möglich, dieses Insekt unter Wasser am Leben zu erhalten, wenn dafür gesorgt wird, dass stets genügend Sauerstoff im Wasser vorhanden ist? Zur Lösung dieser Frage stellte ich folgende Versuche an: Einmal setzte ich mehrere Exemplare, Larven und Imagines, jedoch beide getrennt,

in hinreichend weite Bechergläser, die oben durch ein Drahtnetz abgeschlossen wurden, und diese Gläser dann wieder in ein grösseres mit Wasser gefülltes Gefäss, so dass sie vollkommen unter Wasser standen. Das Wasser in dem grösseren Gefäss wurde nun dauernd gut durchlüftet. Dadurch, dass ich die Tiere in den kleineren Gefässen einschloss, konnten sie einmal nicht an die Oberfläche, andererseits kamen sie auch nicht direkt in Berührung mit den Luftblasen aus dem Durchlüftungsapparat. Dagegen drang das mit Luft geschwängerte Wasser bequem in die kleineren Gefässe. Auf diese Weise erzielte ich dann die auf der Tabelle unter 5—10 aufgeführten Resultate. Diese beweisen, dass bei hinreichendem Sauerstoffgehalt des Wassers die Imago von *Nepa* tagelang zu leben vermag, ohne an die Oberfläche zum Atmen zu kommen, die Larve dagegen nicht. Die Erklärung für diese überraschende Thatsache werde ich später geben. Die Verluste bei diesen Versuchen erklären sich daraus, dass die Tiere, zumal bei völligem Mangel an Lebensunterhalt, sich gegenseitig angriffen.

Bei anderen Versuchen habe ich dem Wasser durch die Assimilation von Pflanzen den genügenden Sauerstoffgehalt zu geben versucht. Zu diesem Zwecke brachte ich wiederum Larven und Imagines einzeln in hinreichend weite Reagensgläser, die ich mit Wasser füllte und mit einem losen Pfropfen von Confervaceen verschloss. Dann stellte ich diese Gläser aufrecht mit dem mit Pflanzen verschlossenen Ende nach unten in Schalen mit Wasser, dabei das Eindringen von Luft in die Gläser vermeidend. Diesen Versuch setzte ich dann dem Tageslicht und der Sonnenwärme, nicht dem direkten Sonnenlicht aus. Während des Tages entwickelten nun die Pflanzen immerhin, wie die Beobachtungen, Versuch 3 und 4, zeigen, hinreichend Sauerstoff, um die Imago am Leben zu erhalten. Die Larven starben aber, wie auch bei den vorhergehenden Versuchen, bereits nach einer Stunde ab. Als aber am Abend die Assimilation der Pflanzen aufhörte, ging auch das Leben der Imagines zu Ende, und ich fand sie am nächsten Morgen leblos vor.

Wie entnimmt nun die Imago von *Nepa* dem Wasser den darin gelösten Sauerstoff, um ihn zur Atmung zu verwenden? Bei allen vorhin angestellten Versuchen konnte ich beobachten, wie die Imago häufig das Abdomen senkte und wieder hob und so das Wasser zwischen die Rücken- decke des Abdomens und die Unterseite der Flügel treten liess. An diesen beiden Körperflächen adhäriert das Wasser nicht. In der Bucht unter den Flügeln, dem ersten abdominalen (metathoracalen) Stigmenpaar vorgelagert, sah ich eine Luftschicht, die sich auch über die Wurzeln der Alae hinweg bis unter die Hemielytren erstreckt und von hier aus in Verbindung tritt mit dem unter dem Pleurit gelegenen metathoracalen (mesothoracalen) Stigma. Auch den Spalt auf der Dorsalseite zwischen Pro- und Mesothorax, den das Insekt noch durch Auseinanderbiegen der angrenzenden Körperabschnitte zu vergrössern vermag, sah ich mit Luft erfüllt, die bis zum mesothoracalen (prothoracalen) Stigma sich ausdehnt. Diese Luftschichten vermitteln die Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser, wie folgende Versuche bestätigen. Bei vier Imagines habe ich die Flügel entfernt und dann zweien davon die Rückenseite des Abdomens mit verdünntem Alkohol (35 %) angefeuchtet. Diese vier Versuchsobjekte setzte ich wie bei Versuch 5—10 in gut durchlüftetes Wasser. Es ergab sich folgendes: Bei den beiden Exemplaren mit nicht befeuchtetem Rücken blieb die Luftschicht am Abdomen erhalten und ein Unterschied von Versuch 8—10 ergab sich nicht. Ich habe diese Imagines so fünf Tage lang am Leben erhalten und dann den Versuch abgebrochen (s. Versuch 13). Die beiden anderen Imagines bogen möglichst weit Pro- und Mesothorax auseinander, so dass dazwischen eine ziemlich breite Luftschicht hervortrat. Doch schon nach 6 Stunden zeigten sie nur noch schwache Lebenszeichen, sie erhielten sich aber in diesem Zustande noch etwa 20 Stunden lang. Dann trat vollständiger Tod ein (s. Versuch 14). Ich ging nun noch einen Schritt weiter und feuchtete bei einer Imago ausser der Rückenseite des Abdomens auch den Raum zwischen Pro- und Mesothorax an. Doch gelang

diese letztere Befeuchtung nicht vollständig. Gleichwohl gab diese Imago schon nach zwei Stunden nur noch geringe Lebenszeichen von sich. Nach 4 Stunden konnte ich irgendwelche Bewegungen nicht mehr wahrnehmen (s. Versuch 15).

Wie vollzieht sich nun die Atmung unter Wasser? Es findet ein Gasaustausch zwischen Wasser und Luftschicht am Insekt statt. Die ausgeatmete Kohlensäure tritt aus der Luftschicht in das Wasser hinüber, dieses wiederum gibt Sauerstoff an die Luftschicht ab, der dann zum Atmen verwendet wird. Die Tatsache, dass auch die Larve von *Nepa* bei Abschluss von der Oberfläche in sauerstoffreicherem Wasser länger leben kann als in sauerstoffarmem, erkläre ich damit, dass die Luft in der Atemrinne einigen Sauerstoff aus dem Wasser zu entnehmen vermag. Doch für eine dauernde Erhaltung reicht dieser Sauerstoff nicht aus. In engstem Zusammenhang mit dieser Art der Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser steht die Verschiebung des ersten abdominalen (metathoracalen) Stigmas von der Ventralseite, wo es bei der Larve gelegen ist, auf die Dorsalseite unter die Flügel (vgl. S. 40). Nach der Rückbildung der Atemrinne wäre seine Lage an der ventralen Seite zwecklos. Auch zwischen der Vergrößerung des mesothoracalen (prothoracalen) Stigmas der Imago gegenüber dem der Larve und der eben besprochenen Atmungsweise unter Wasser besteht ein unverkennbarer Kausalkonnex.

Da *Nepa* gewöhnlich durch die Atemröhre atmosphärische Luft atmet, so drängt sich uns die Frage auf, wann denn eigentlich in der Natur die Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser stattfindet. Eine Antwort hierauf vermag ich nicht zu geben. Denn *Nepa* hält sich stets am Rande der Gewässer auf und geht wohl kaum in grössere Tiefen, kann also ohne viele Mühe immer bald die Oberfläche erreichen, von der sie die Natur nur in einem Falle abschliesst: im Winter durch die Eisdecke. Es drängte sich mir nun die Vermutung auf, dass *Nepa* unter der Eisdecke den zum Atmen erforderlichen Sauerstoff dem Wasser entnimmt. Ich stellte daher in dieser Richtung folgende Versuche an: Wiederholt wurden Imagines in geeigneten

Glasgefäßen schwachem Frost ausgesetzt. Auf diese Weise vermochte ich die Tiere unter der Eisdecke zu beobachten. Aber irgendein Senken oder Heben des Abdomens, oder ein Auseinanderbiegen der ersten Thoraxsegmente habe ich an dem Insekt nicht wahrnehmen können. Es kroch nur selten langsam ein wenig umher, und zeigte eine stark verminderte Lebenstätigkeit. Meine vorhin ausgesprochene Vermutung fand sich also nicht bestätigt. Doch muss ich hierzu bemerken, dass es mir nicht gelungen ist, einen dieser Versuche über die Dauer von zwei Tagen hinaus auszudehnen, da inzwischen immer wieder Tauwetter eingetreten war.

Kurze Zusammenfassung der Umwandlungen im Respirationssystem bei der letzten Häutung.

Überblicken wir noch einmal kurz die bei der letzten Häutung von *Nepa* im Respirationssystem auftretenden Umwandlungen, so ergeben sich folgende Punkte:

- 1) Die Abdominalschaukel der Larve ist kurz und rinnenförmig (S. 16 ff.); — die Atemröhre der Imago ist bedeutend länger und zweiteilig (S. 29 ff.).
- 2) Bei der Larve sind sämtliche Stigmen offen (S. 10 ff.); — bei der Imago sind nur die thoracalen und das erste (metathoracale) und letzte abdominale Stigmenpaar offen, die übrigen sind geschlossen (S. 25 ff.).
- 3) Die Stigmen der Larve liegen in der Atemrinne, die bis zum Mesothorax durch die Pleurite fortgeführt wird (S. 12 ff.); — bei der Imago fehlt die Atemrinne und die Pleurite sind bedeutend kürzer (S. 28 ff.).
- 4) Das vierte, fünfte und sechste abdominale Stigmenpaar sind bei der Imago zu Sinnesorganen umgewandelt (S. 37 ff.).
- 5) Das erste abdominale (metathoracale) Stigmenpaar ist bei der Larve ventral gelegen (S. 12 ff.); — bei der Imago ist es auf die Dorsalseite verschoben (S. 40).

- 6) Das mesothoracale (prothoracale) Stigma der Larve ist nur klein und unbedeutend (S. 21) — bei der Imago ist es beträchtlich vergrößert (S. 42).
- 7) Bei der Imago finden wir Tracheenlungen und Tracheenblasen, die der Larve fehlen (S. 43 ff).

Bemerkenswert ist noch, dass alle diese Änderungen bei der letzten Häutung sprungweise eintreten und nicht allmählich, wie es namentlich bei den Änderungen zu erwarten wäre, die nur eine bessere Anpassung an das Wasserleben bezwecken, wie die Verlängerung der Abdominalschaukel zur Atemröhre. Wie weit diese ganzen Umwandlungen mit der Ausbildung des Flugvermögens und der Geschlechtsreife in Zusammenhang stehen, oder als bessere Anpassung an das Wasserleben anzusehen sind, das ist bei der Besprechung der betreffenden Organe selbst hervorgehoben worden (vgl. S. 28, 31, 38, 41/42, 47/48, 49, 52).

Literaturverzeichnis.

- Amyot, C. J. B., Entomologie française. Rhynchotes in: Ann. Soc. ent. Franc. 1845, 1846, 1847.
- Burmeister, H., Handbuch der Entomologie I p. 183—196, II. p. 196—198. Berlin 1835.
- Dufour, L., 1. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, in Mém. des Savants étrang. à l'Acad. d. Sc. 4. Bd. Paris 1833 p. 129—462.
- — 2. Résumé des recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, in: Ann. Sci. nat. Zool. 2^e sér. 1. Bd. p. 232—239. Paris 1834.
- Fallén, C. Fr., Hemiptera Sueciae. 1828.
- Fieber, F. X., 1. Genera Hydrocorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, in: Abh. Böhm. Ges. 7. Bd. Folge 5. p. 181—212. Prag 1851.
- — 2. Rhynchographien, ibid. p. 426—486.
- — 3. Die europäischen Hemiptera 1861.
- Gerstäcker, Klassen und Ordnungen des Tierreiches V. p. 124. 1867.
- Hahn, C. W., Die wanzenartigen Insekten, abgebildet und beschrieben; fortgesetzt von Herrich-Schäffer. Nürnberg 1831—1846.
- Handlirsch, A., Wie viele Stigmen haben die Rhynchoten? Ein morphologischer Beitrag, in: Verh. Ges. Wien. 49. Bd. p. 499 bis 510. 1899.
- Heymons, R., 1. Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten, in: Acta Acad. Leop. 74. Bd. p. 349 bis 456.
- — 2. Der morphologische Bau des Insektenabdomens, in: Zool. Centralbl. 6. Jahrg. p. 537—556.
- Locy, Will., Anatomy and Physiology of the Family Nepidae, in: Amer. Natural. 18. Bd. p. 250—255, 353—367.
- Mayer, Paul, Ontogenie und Phylogenie der Insekten. in: Jenaische Zeitschrift 10. Bd. 1876 p. 216.
- Martin, Joanny, 1. Les trachées et la respiration trachéenne, in: C. R. Soc. Philom. Paris 1893 Nr. 5 p. 3—4.

- Martin, Joanny, 2. Modification de l'appareil respiratoire de la Nèpe cendrée pendant son développement, in: Bull. Soc. Philom. Paris, 5. Bd. p. 57—58.
- Palmén, Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors 1877.
- Rösel von Rosenhof, Insektenbelustigungen. III. 1755.
- Schiödte, On some new fundamental Principles in the Morphologie and Classification of Rhynchota, in: Ann. Nat. Hist. 6. Bd. 4. Sér. 1870 (Translated from: Naturhistorik Tidskrift, 3. Ser. 6. Bd. 1869. Copenhagen).
- v. Siebold, C. Th., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin 1848 p. 620.
- Swammerdam, Biblia naturae 1752.
-

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen (für sämtliche Figuren gültig).

- | | | |
|--|--|--|
| <p>C. Cuticula.
 Chb. Chitinborsten.
 Chw. Chitinwülste.
 G. Gelenk.
 Hs. Haarsaum.
 L Tracheenlunge.
 L₁—L₃ 1.—3. Paar Tracheenlungen.
 Lb. Tracheenblase.
 L R. Lateraler Rand.
 M Membran.
 M R. Medialer Rand.
 N. Nervenstrang.
 O. Öffnung z. Vorraum des Stigmas.
 Pl. Pleurit.</p> | | <p>Pt. Paratergit.
 R. Chitinring des Stigmas.
 S. Sinnesgrube. (?)
 Sb. Stützbalken.
 Sbp. Subkoxalplatte.
 St. Stigma.
 St_{1, 2}, St_{1—8} thoracale u. abdominale Stigmen.
 Sta. Stigmenast.
 Ster. Sternit.
 T. Tergit.
 Tr. Trachee.
 V. Vorraum des Stigmas, in Fig. 1 Verlängerung des Metathorax.</p> |
|--|--|--|
- Fig. 1. Larve von der Ventralseite gesehen, Tracheen rot. 9:1.
 Fig. 2. Querschnitt durch das Abdomen der Nepa-Larve. 22:1.
 Fig. 3. Querschnitt durch den Seitenteil des Abdomens der Larve in der Region der Sinnesgrube. 70:1.
 Fig. 4. Querschnitte durch den Seitenteil des Abdomens der Larve, a und b durch das zweite Abdominalstigma, c durch das vierte Abdominalstigma. a und c 40:1, b 450:1.
 Fig. 5. Querschnitte durch den Seitenteil des Thorax der Larve, a im Bereich des Metathorax, b und c im Bereich des Mesothorax, c durch das Stigma. 20:1.
 Fig. 6. Achstes Abdominalstigma der Larve. 200:1.
 Fig. 7. Schematischer Querschnitt durch Stigmen, a abdominales, b thoracales der Larve, c viertes bis sechstes abdominales Stigma der Imago.
 Fig. 8. Mesothoracales (prothoracales) Stigma der Imago. 115:1.
 Fig. 9. Spitze der larvalen Abdominalschaukel. 40:1.
 Fig. 10. Linke Halbröhre der imaginalen Atemröhre. 13:1.
 Fig. 11. Spitze der zweiteiligen imaginalen Atemröhre. 70:1.

Fig. 1.



Fig. 11.

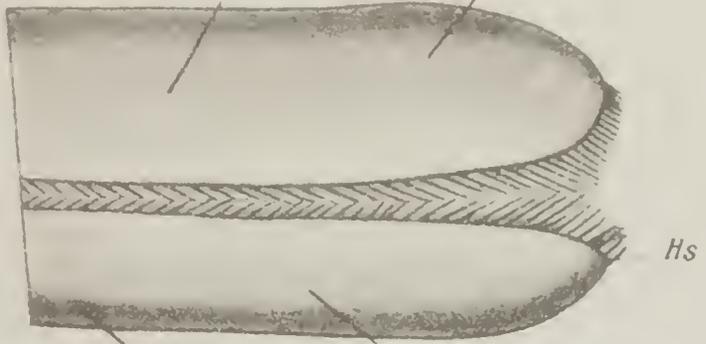


Fig. 12a

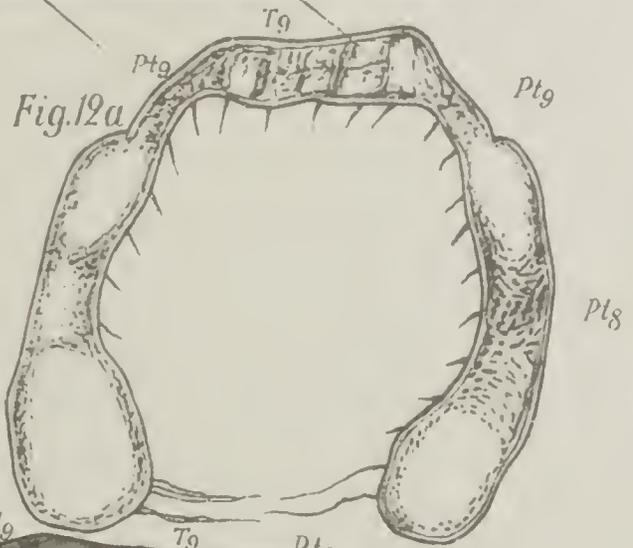
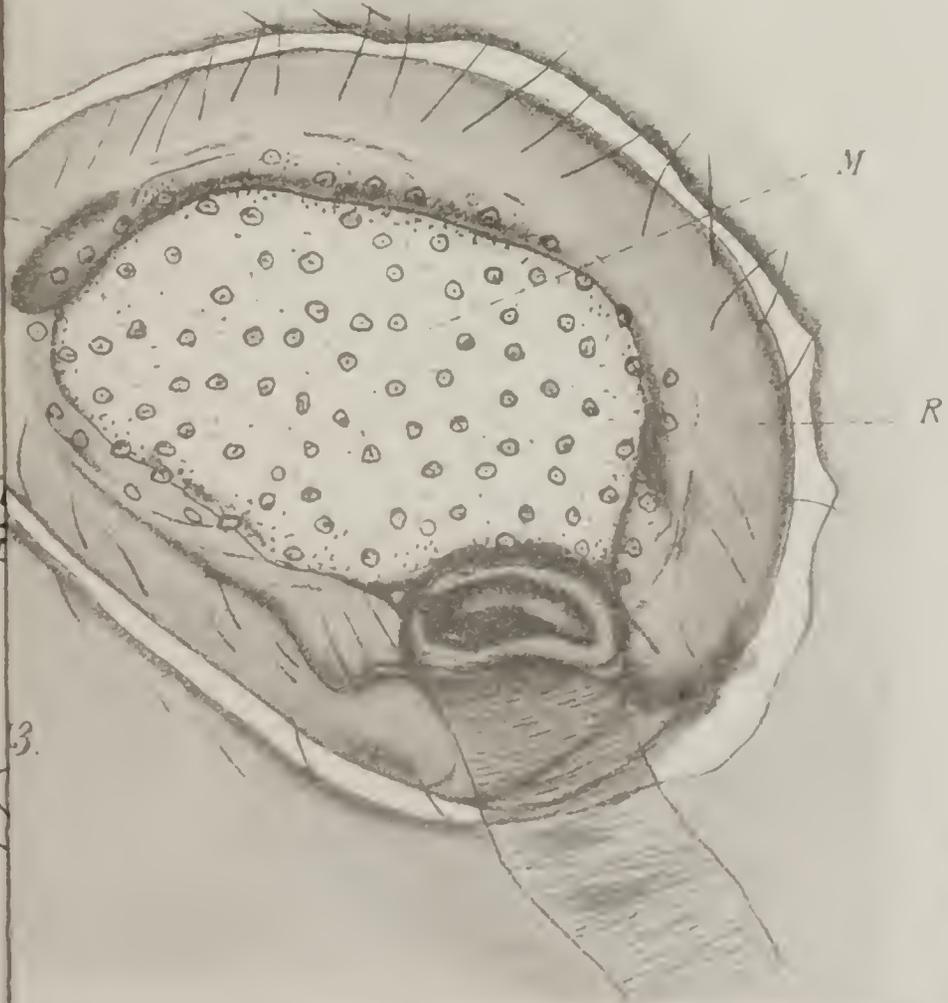
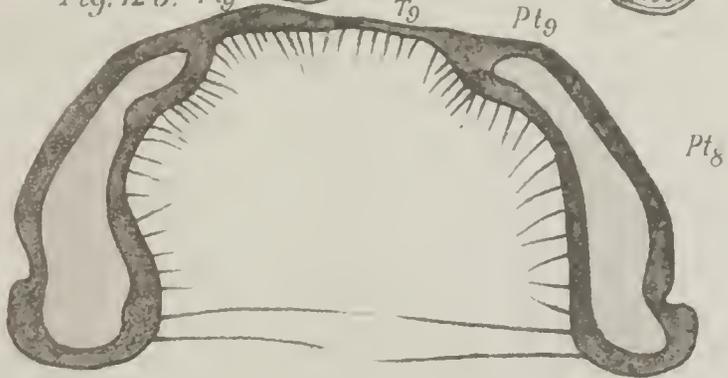


Fig. 12b.



3.

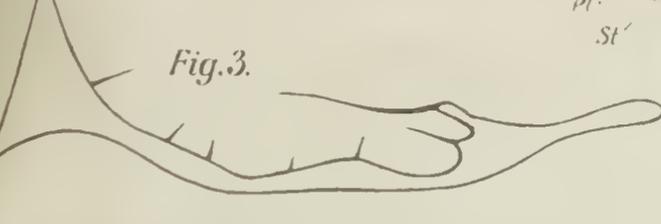
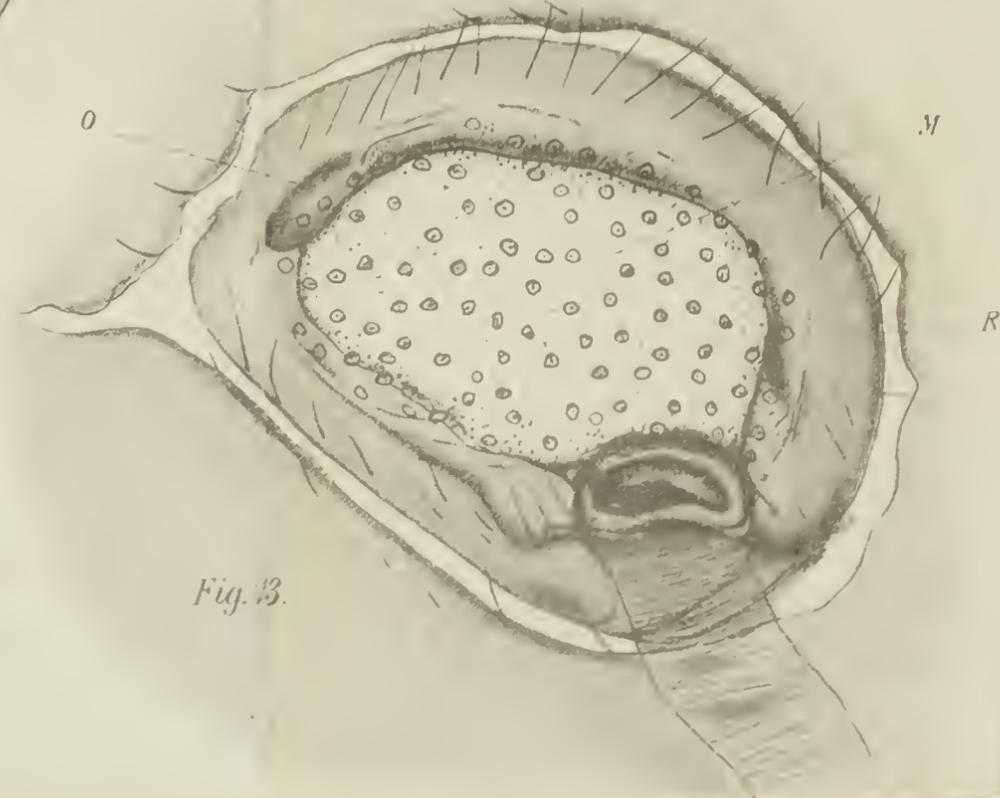
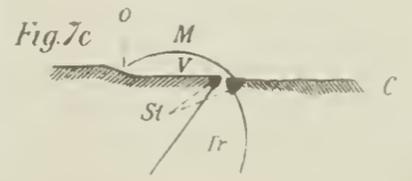
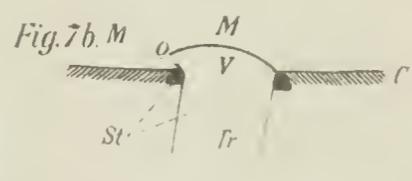
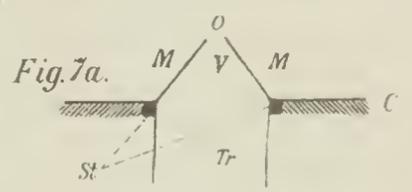
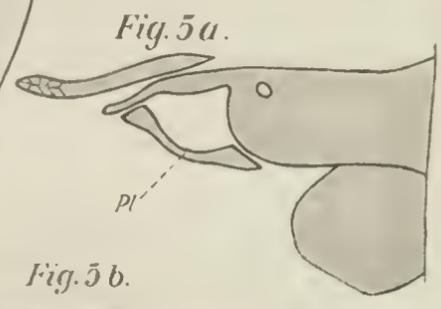
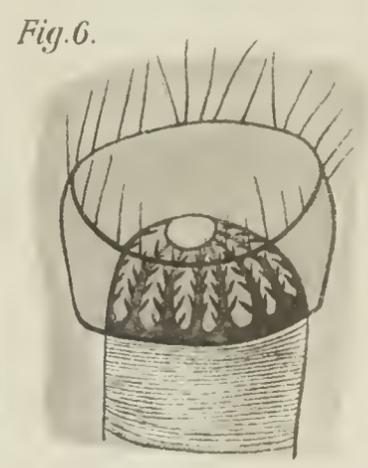
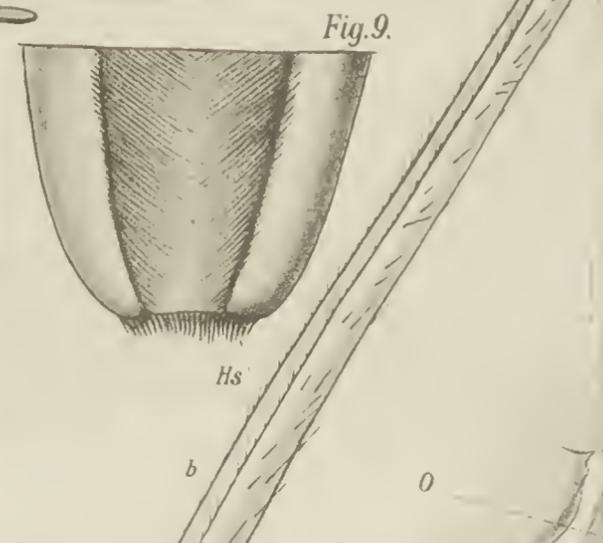
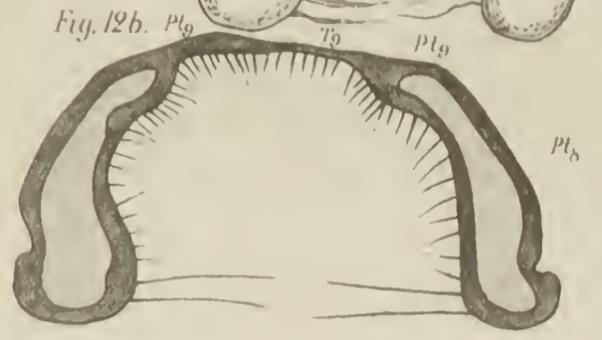
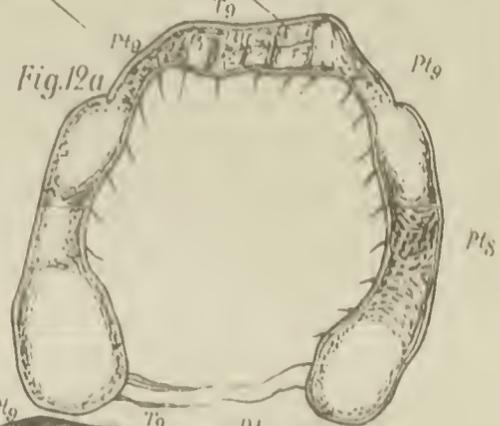
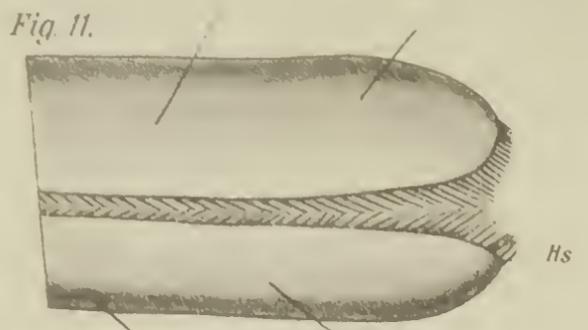
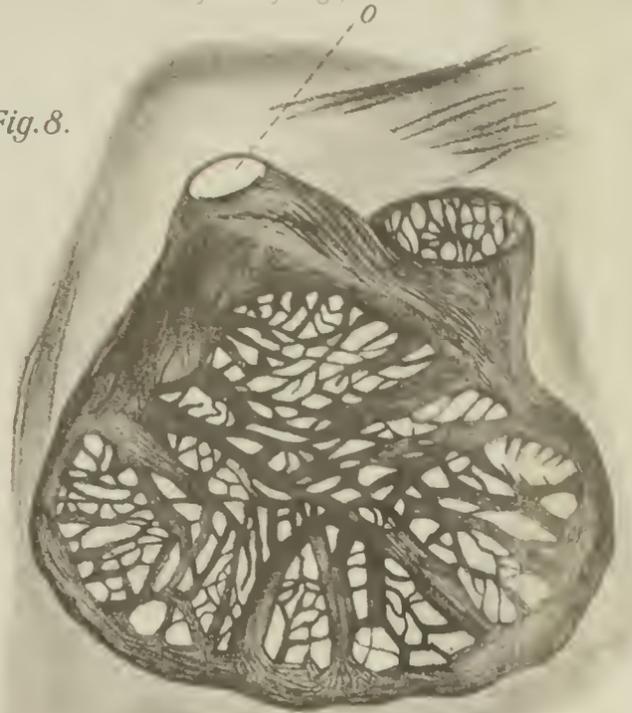
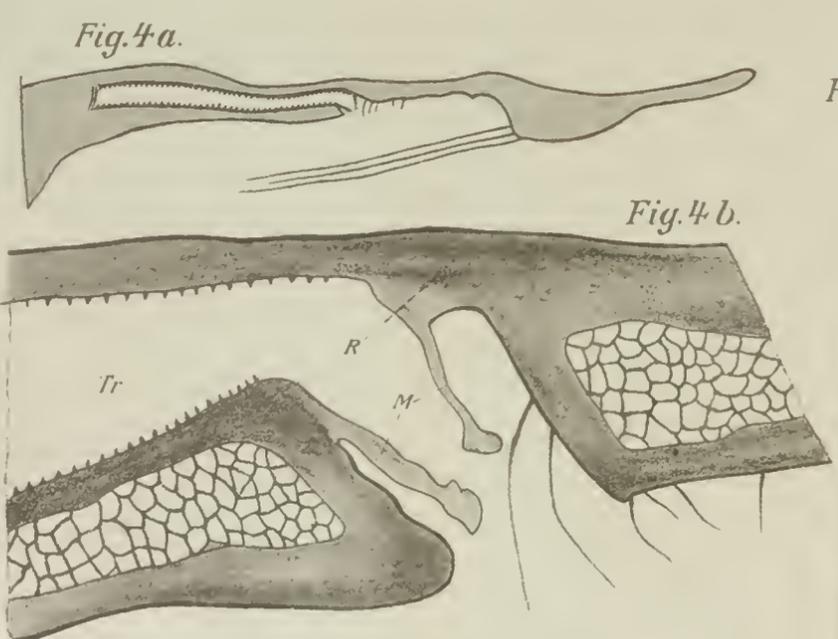
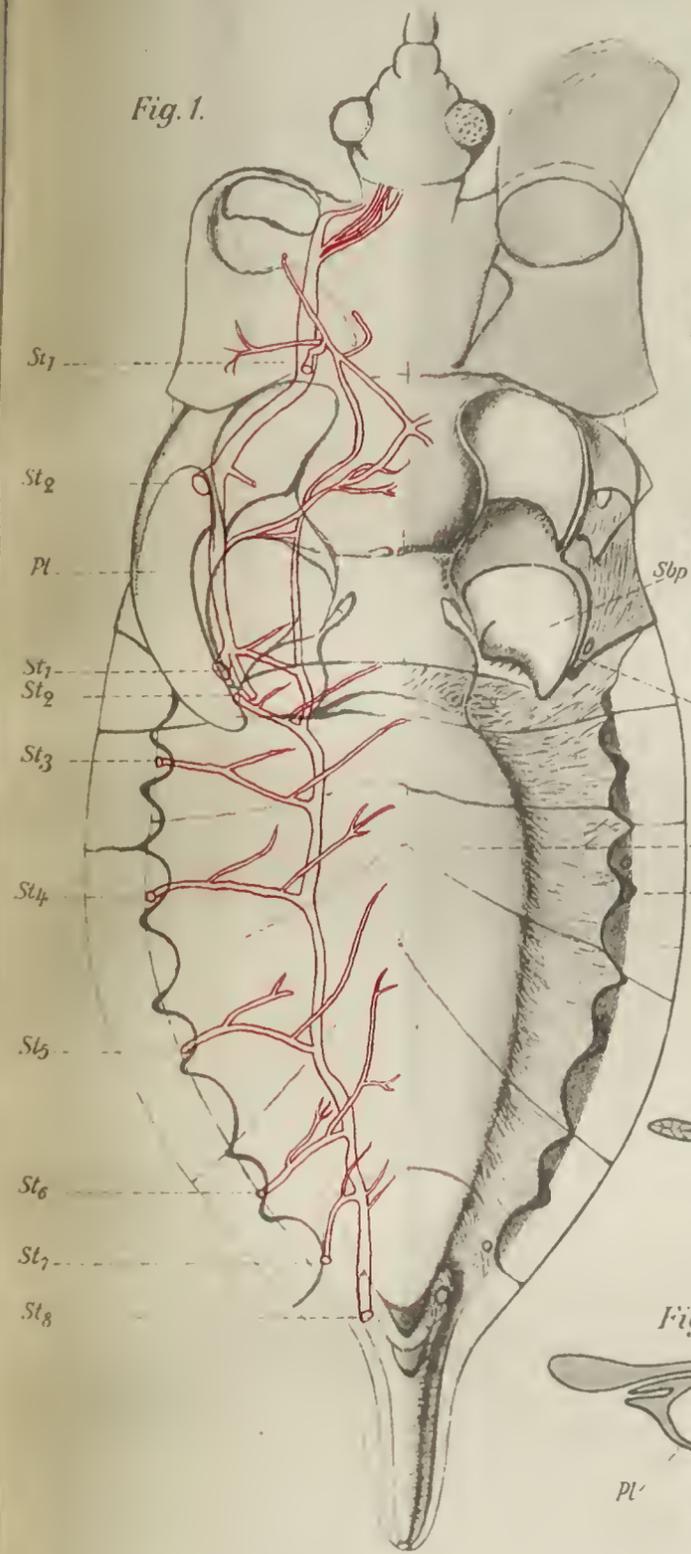


Fig. 15.



Fig. 25.

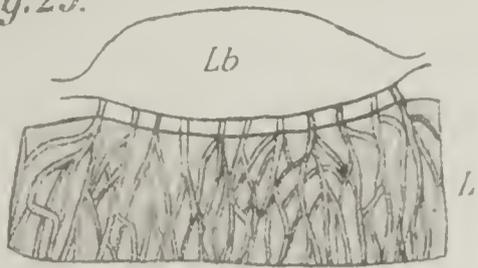


Fig. 16.



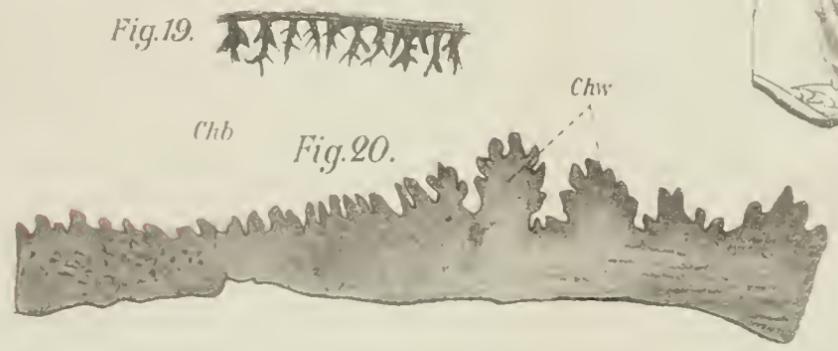
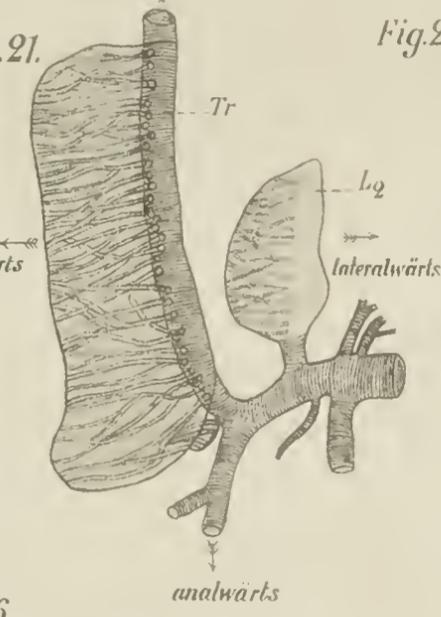
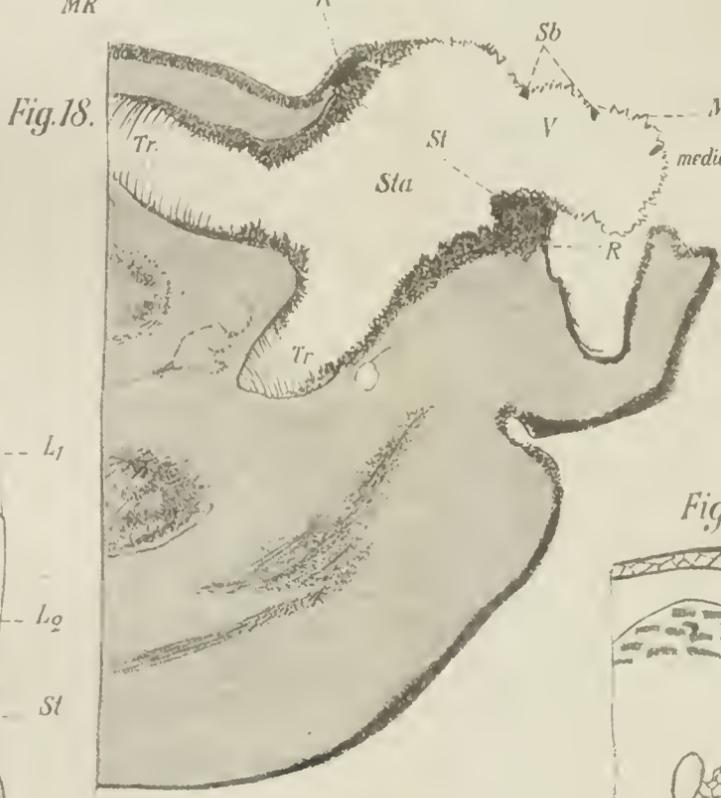
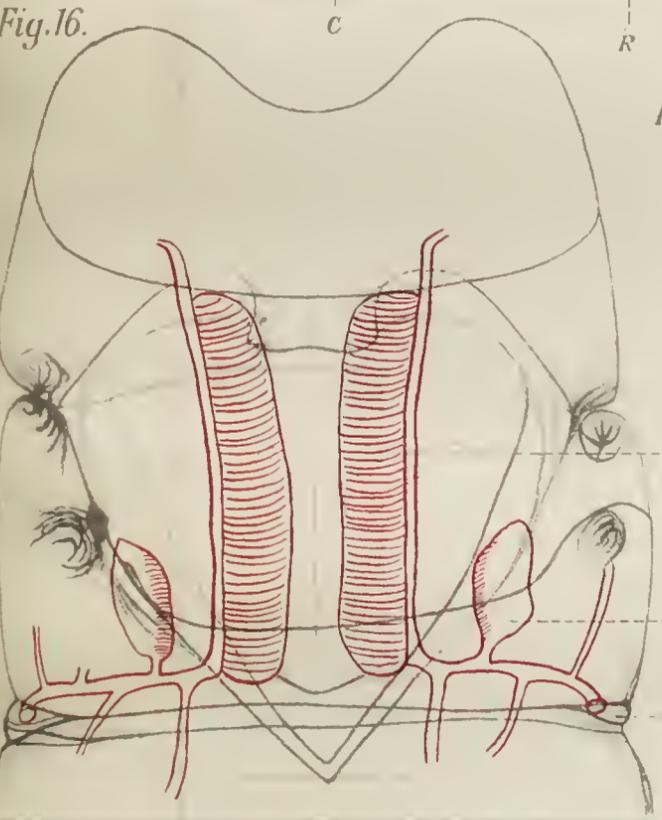
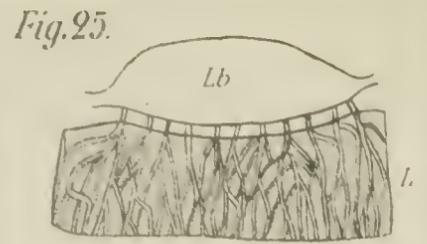
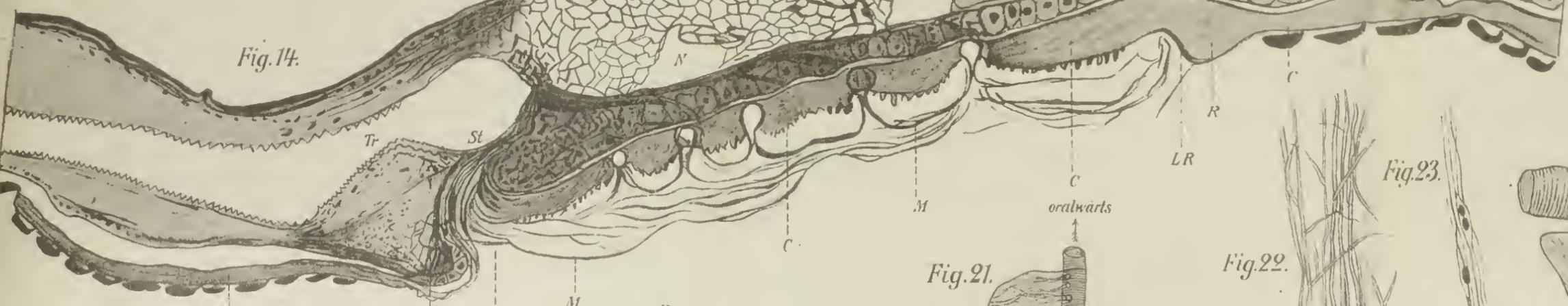
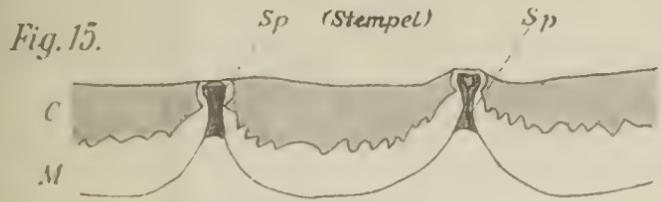
Fig. 17.

Fig. 23.



Fig. 24.





- Fig. 12. Querschnitt durch Abdominalschaufeln der Larve, A nach der ersten Häutung, B kurz vor der letzten Häutung. 45 : 1.
- Fig. 13. Viertes Abdominalstigma der Imago. 450 : 1.
- Fig. 14. Querschnitt durch das Abdomen der Imago mit dem fünften Stigma. 300 : 1.
- Fig. 15. Schematischer Querschnitt durch das siebartige Abdominalstigma der Imago. 475 : 1.
- Fig. 16. Dorsum einer Imago von innen gesehen, mit 2 Paar Tracheenlungen. 10 : 1.
- Fig. 17. Flächenansicht eines Randausschnittes am Hinterrande des Metathorax der Imago mit dem ersten (metathorakalen) Stigma. 18 : 1.
- Fig. 18. Querschnitt durch den Seitenteil einer Imago im Bereiche des Metathorax (erstes abdominales Stigma). 115 : 1.
- Fig. 19. Teil der Stigmenmembran (Schnitt). 450 : 1.
- Fig. 20. Teil der Wandung des Stigmenastes (Schnitt). 450 : 1.
- Fig. 21. Erstes und zweites Tracheenlungenpaar (L_1 und L_2). 10 : 1.
- Fig. 22. Tracheennetz an der Oberfläche der Tracheenlunge (Zupfpräparat). Freihändig, starke Vergrößerung.
- Fig. 23. Zellen des faserigen Lungengewebes (Zupfpräparat). Freihändig, starke Vergrößerung.
- Fig. 24. Drittes Tracheenlungenpaar mit Tracheenblase. 20 : 1.
- Fig. 25. Tracheenblase mit anliegender Lunge. 55 : 1.
- Fig. 26. Querschnitt durch den Thorax einer Imago. 40 : 1.
-

- Fig. 12. Querschnitt durch Abdominalschaufeln der Larve, A nach der ersten Häutung, B kurz vor der letzten Häutung. 45 : 1.
- Fig. 13. Viertes Abdominalstigma der Imago. 450 : 1.
- Fig. 14. Querschnitt durch das Abdomen der Imago mit dem fünften Stigma. 300 : 1.
- Fig. 15. Schematischer Querschnitt durch das siebartige Abdominalstigma der Imago. 475 : 1.
- Fig. 16. Dorsum einer Imago von innen gesehen, mit 2 Paar Tracheenlungen. 10 : 1.
- Fig. 17. Flächenansicht eines Randausschnittes am Hinterrande des Metathorax der Imago mit dem ersten (metathorakalen) Stigma. 18 : 1.
- Fig. 18. Querschnitt durch den Seitenteil einer Imago im Bereiche des Metathorax (erstes abdominales Stigma). 115 : 1.
- Fig. 19. Teil der Stigmenmembran (Schnitt). 450 : 1.
- Fig. 20. Teil der Wandung des Stigmenastes (Schnitt). 450 : 1.
- Fig. 21. Erstes und zweites Tracheenlungenpaar (L_1 und L_2). 10 : 1.
- Fig. 22. Tracheennetz an der Oberfläche der Tracheenlunge (Zupfpräparat). Freihändig, starke Vergrößerung.
- Fig. 23. Zellen des faserigen Lungengewebes (Zupfpräparat). Freihändig, starke Vergrößerung.
- Fig. 24. Drittes Tracheenlungenpaar mit Tracheenblase. 20 : 1.
- Fig. 25. Tracheenblase mit anliegender Lunge. 55 : 1.
- Fig. 26. Querschnitt durch den Thorax einer Imago. 40 : 1.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus dem naturwissenschaftlichen Vereine von Neu-Vorpommern und Rügen](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Dogs Walter

Artikel/Article: [Metamorphose der Respirationsorgane bei Nepa cinerea 1-55](#)