download unter www.biologiezentrum.at

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien.)

Beiträge zur Atmungsphysiologie und Biologie von *Calliophrys* und *Atherix* (Ins., Dipt.).*)

Erster Teil.

Bau und Funktion der Atmungsorgane.

Von

K. Russ.

Mit 24 Textabbildungen.

I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde als Dissertation am Zoologischen Institut der Universität Wien durchgeführt. Die Untersuchungen befassen sich mit dem Bau der Atmungsorgane, der Atmungsphysiologie und der Ökologie der Untersuchungstiere. Der erste Teil der Arbeit bringt die Ergebnisse der Untersuchungen über die Atmungsorgane. Die Beiträge zur Atmungsphysiologie und Ökologie folgen in einem der nächsten Hefte dieser Zeitschrift.

Untersucht wurden: Larve und Puppe von *Calliophrys pulchripes (Muscidae, Anthomyinae)* und die Larve von *Atherix spec. (Leptididae).*

Über diese Formen liegen bisher nur wenige und zum Teil ungenaue Beschreibungen und Untersuchungen vor. Die Unvollständigkeit in den Beschreibungen des äußeren Habitus der Larven und Puppen in Brauer (1909) und Karny (1934) veranlaßten mich vorerst, den Stigmenbau dieser Tiere näher zu untersuchen. Die zufällige Beobachtung, daß die Larve von *Calliophrys* mit ihren Hinterstigmen unter Wasser feinste Luftbläschen aufzunehmen vermag, ließ ein offenes Hinterstigma vermuten.

Obwohl die Literatur über den Stigmenbau sehr umfangreich ist, herrschen über das Vorhandensein von offenen Stigmen bei wasserbewohnenden Insekten vielfach widersprechende Meinun-

*) Herrn Professor Dr. Franz Ruttner zu seinem 70. Geburtstage gewidmet.

download unter www.biologiezentrum.at

gen. De Meijere (1917) sagt über den Bau der Stigmen aquatischer Insekten folgendes: „Das Stigma ist entweder, wenn es sich an der Wasserobfläche befindet und das Tier atmet, direkt der Luft ausgesetzt, oder, wenn das Tier untertaucht, wird es durch Einziehen geschützt .... Ob hier" (beim Stigma) „eine wirkliche Öffnung vorhanden ist, fällt meist schwer zu entscheiden."

Da normalerweise die primären Öffnungen der Stigmen aquatischer Insekten durch sogenannte Stigmennarben verschlossen sind, ist es interessant, daß es doch einige Arten gibt, bei denen man vermutet, daß ein Spalt der primären Öffnung erhalten bleibt. So gibt de Meijere (1917) als Vertreter dieser Stigmenform *Chrysopilus atratus* an. Es zeigt sich hier ein Spalt in der Stigmennarbe. Krancher (1881) gibt an, bei *Hammomyia*-Larven *(Muscidae)* eine oder mehrere Spalten im Stigma gefunden zu haben. Er schreibt: „... mit 625 facher Vergrößerung erscheint sie kaum erkennbar." Diese Feststellung ist hier wichtig, da sie bei einer *Calliophrys* sehr nahestehenden Art gemacht wurde. Bei anderen Dipterenlarven, die im Wasser leben, kommen nach de Meijere (1917) meist keine offenen Stigmen vor. Nach seinen Angaben sind auch die Stigmen der *Anthomyinae*, denen *Calliophrys* angehört, geschlossen.

Aus der vorliegenden Literatur ersieht man, daß es oft schwierig ist, festzustellen, ob nun ein Stigma offen oder geschlossen ist. Daher war eine genaue anatomische Untersuchung von *Calliophrys* und *Atherix* für eine solche Feststellung notwendig.

Gleichzeitig drängte sich aber auch die Frage auf, welchen Zweck offene Stigmen für Wasserinsekten haben sollen. Da bisher keine Erklärung für solche Stigmenformen gegeben wurde, war es angezeigt, die Atmungsphysiologie einer solchen Tierart mit offenen Stigmen einer genauen Bearbeitung zu unterwerfen.

Der Bau der Stigmen und die Atmungsphysiologie allein können aber noch keine befriedigende Einsicht in die Atmungsbiologie eines Tieres geben. Es sollten dazu möglichst alle Faktoren, die auf die Tiere einwirken, erfaßt werden, vor allem auch die chemisch-physikalische Beschaffenheit des Wohnortes der Untersuchungstiere. Diese war daher auch Gegenstand meiner Untersuchungen.

Von *Calliophrys* und ihrer Puppe wußte man durch Karny (1934), daß sie ausschließlich stark fließendes Wasser und dort vor

download unter www.biologiezentrum.at

allem die Kaskaden als Wohnort bevorzugen. *Atherix* hingegen ist nach Wesenberg-Lund (1949) außer in den Kaskaden auch in langsameren Fluß- und Bachstrecken gefunden worden. Da *Atherix* Tracheenkiemen besitzt und *Calliophrys* nicht, war zu vermuten, daß erstens die Atmung beider Tiere verschieden sein und zweitens, daß die Wohnorte der Larven verschiedene atmungsphysiologische Bedingungen bieten könnten. Daher wurde ein atmungsphysiologischer Vergleich beider Larvenarten durchgeführt.

Ein anderes Problem bietet die Frage nach noch anderen Atmungsorganen bei aquatischen Dipterenlarven außer den Tracheenkiemen und den Stigmen. Krawany (1935) hat sich gerade damit bei *Trichopterenlarven* beschäftigt. So weist er an *Synagapetus*-Larven, die außer den Analkiemen keine äußerlich sichtbaren Atmungsorgane besitzen, eine starke Verminderung der Sauerstoffaufnahme im Bereich des Abdomens nach. Er findet aber zahlreiche Hautstellen, die er als Sauerstoffaufnahmeorte deutet. Die Analkiemen sind nach Krawany (1935) typische Sauerstoffaufnahmestellen. Hingegen sieht Wigglesworth (1950) in den Analkiemen nur Organe, die der Regulation des Salzgehaltes innerhalb des Insektenkörpers dienen. Ähnlich wie die Analkiemen soll nach Stammer (1924) auch das Afterfeld vieler *Dipterenlarven* als Sauerstoffaufnahmeorgan dienen. Stammer (1924) und Koennemann (1924) fassen das Afterfeld sowie die Analkiemen als Teile des Enddarmes auf. Prey (1940) konnte bei *Calliophrys* das Afterfeld mit Hilfe von Vitalfärbungen erkennen. Bei der Puppe von *Calliophrys* fällt es schon ohne Anwendung von Färbemethoden sehr deutlich auf. Über das Vorhandensein eines Afterfeldes bei *Atherix* ist in der mir zugänglichen Literatur keine Angabe zu finden. Bei anderen Larven der *Leptididae* wurde das Afterfeld schon mehrfach beschrieben (Stammer 1924). Die Form des letzten Abdominalsegmentes der *Atherix*-Larve deutete auf das Vorhandensein dieses Organes auch bei dieser Form hin und so war es also notwendig, sollte ein solches Organ wirklich vorhanden sein, seinen Bau zu studieren und seine physiologischen Eigenschaften zu untersuchen.

Die Problemstellung der vorliegenden Untersuchung war also folgende: Es sollte eine möglichst vollständige Beschreibung aller vorhandenen Atmungsorgane der Untersuchungstiere gegeben wer-

download unter www.biologiezentrum.at

den, ihre Funktion geklärt und die Unterschiede zwischen den beiden Larvenarten in atmungsbiologischer Hinsicht aufgezeigt werden. Die Puppe von *Calliophrys* sollte, da über sie keinerlei Einzelheiten bekannt waren, genauestens untersucht werden, und dabei besonderer Wert auf den Ablauf ihrer Atmung gelegt werden. Einige diesbezügliche Beobachtungen im Laufe von Voruntersuchungen ließen wertvolle Ergebnisse erwarten.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. Wilhelm Marinelli für die Überlassung eines Arbeitsplatzes am Zoologischen Institut der Universität Wien und für die Vermittlung eines Arbeitsplatzes im Chemischen Laboratorium der Volkshochschule Ottakring meinen Dank aussprechen.

Besonders danke ich auch der Assistentin am Zoologischen Institut der Universität Wien, Frau Dr. Gertrud Pleskot, für ihre überaus wertvolle Hilfe.

Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Ruttner und Herrn Dr. Berger von der Biologischen Station in Lunz am See für wissenschaftliche Hinweise und für die gütige Einführung in die Hydrochemie.

Nicht zuletzt gilt der Dank des Verfassers auch Fräulein Maria Wimmer, wissenschaftliche Zeichnerin am Zoologischen Institut der Universität Wien, für die Herstellung der für die vorliegende Arbeit notwendigen Habituszeichnungen, Fotokopien und Mikrofotografien.

II. Arbeitsmethoden.

Der Transport der Tiere vom Freiland ins Laboratorium erfolgte in feuchten Fontinalisbüscheln, also nicht unmittelbar im Wasser. Es zeigte sich nämlich, daß die Tiere bei einem Transport im Wasser immer wieder Schädigungen in Form einer typischen Asphyxie erlitten. Ein großer Teil der Larven und Puppen ging dadurch zu Grunde. Dieser Schädigung gegenüber zeigte sich vor allem die Larve von *Calliophrys* und deren Puppe als sehr anfällig. *Atherix* überdauerte den Transport immer in gutem Zustand.

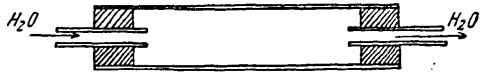

Abb. 1. Strömungsrohr.

Die Unterbringung der Tiere erfolgte ebenfalls in Fontinalisbüscheln, die in Petrischalen mit nur wenig Wasser eingelegt waren. *Calliophrys* gelangte so auch zur Verpuppung und zum Schlüpfen.

Um die Tiere unter möglichst natürlichen Lebensbedingungen zu beobachten, baute ich ein Strömungsrohr (s. Abb. 1).

Wie schon einleitend erwähnt, sollten alle Atmungsorte, also sowohl Sauerstoffaufnahmeorte als auch Kohlensäureabgabeorte der Untersuchungstiere aufgefunden werden. Zu diesem Zweck gibt es einige schon vielfach erprobte Vitalfärbemethoden. Ich verwendete die Silbernitrat- und Kaliumpermanganatmethode nach Gicklhorn (1931) und die, wie ich sie nennen möchte, „Entfärbungsmethode" zum Nachweis von Kohlendioxydabgabestellen, wie sie erstmalig Krawany (1935) bei Trichopterenlarven und später Metzky (1950) bei Käferlarven mit Erfolg verwendet haben.

download unter www.biologiezentrum.at

Krawany (1935) stellte mit Hilfe der Silbernitratmethode an Trichopterenlarven Sauerstoffaufnahmestellen fest. Nach Kühnelt (1949) ist aber die Silbernitratmethode kein absolut sicheres Verfahren zur Feststellung von Sauerstoffaufnahmeorten, sondern sie zeigt uns nur die Orte der Insektenkutikula, an denen ein Gasaustausch erleichtert wird. Da Krawany (1935) vielfach mit Silbernitrat gefärbte Muskelansatzstellen fälschlich als Sauerstoffaufnahmeorte gedeutet hat, kommen somit Zweifel an der Verwendbarkeit dieser Methode auf. Kühnelt (1949) sagt aber, daß, obwohl dieser Zweifel besteht, Körperstellen der Insekten, die deutlich mit Tracheen versorgt sind und die sich mit Silbernitrat färben, der Atmung dienen. Die Kaliumpermanganatmethode kann nur ergänzend zur Silbernitratmethode verwendet werden.

Meiner Ansicht nach darf die Silbernitratmethode niemals allein für derartige Untersuchungen verwendet werden, sondern es muß zu ihrer Überprüfung eine zweite Methode herangezogen werden. Diese Methode, die stets dann angewendet werden muß, wenn man mit Sicherheit die Stellen der Sauerstoffaufnahme und der Kohlendioxydabgabe erkennen will, ist die von Krawany (1935) und Metzky (1950) angegebene Entfärbungsmethode. Sie gibt sehr klare Bilder der Kohlensäureabgabestellen. Erst durch die Anwendung dieser beiden Methoden erhält man Einblick in den Ablauf der äußeren Atmung. Die Entfärbungsmethode beruht auf der Eigenschaft des Phenolphtalein, in alkalischer Lösung rot und in saurer Lösung farblos zu reagieren. Daher wird beim Vorhandensein von Kohlensäure im Wasser die Lösung farblos. Krawany (1935) schloß Trichopterenlarven zwischen Agar-Platten ein, die mit alkoholischer Phenolphtaleinlösung getränkt waren. Diese Methode wurde wegen der starken Beweglichkeit von *Calliophrys* dahingehend abgeändert, daß ich die Tiere in feine gleichgroße Glasröhrchen, die mit Phenolphtaleinlösung gefüllt waren und deren Durchmesser etwas größer als der der Tiere war, einsetzte. Bei *Atherix* fand die Methode, wie sie Krawany (1935) angewendet hat, Verwertung.

Die Schnittpräparate wurden durch Fixieren der Tiere in Carnoy, deren Einbettung in hartes Paraffin und Schneiden mit einem Serienmikrotom (Marke Reichert) auf eine Dicke von 7 μ bis 10 μ sowie durch Färben mit Hämalaun-Eosin, Hämatoxylin-Eosin und Mallory hergestellt.

Zur Betrachtung der Totalpräparate verwendete ich ein Präpariermikroskop (Marke Reichert) und zum Studium der Schnittpräparate ein Mikroskop der Firma Leitz. Genauere Untersuchungen erfolgten mit einem $^1/_{12}$ Oelimmersionsobjektiv.

III. Eigene Untersuchungen.

1. Die Atmungsorgane der Larve von *Calliophrys*.

a) *Stigmenbau.*

Die Frage, ob ein Stigma offen oder geschlossen ist, läßt sich oft schwer entscheiden. Bei der Larve von *Calliophrys* war diese Frage verhältnismäßig leicht zu beantworten, und zwar durch die Feststellung einer Aufnahme von Luftbläschen durch die Stigmen. Auf diese Luftbläschenaufnahme wird im II. Teil der Arbeit noch

download unter www.biologiezentrum.at

genau eingegangen werden. Es kann sich also hier nur um offene Stigmen handeln, denn sowohl durch das Hinterstigma als auch

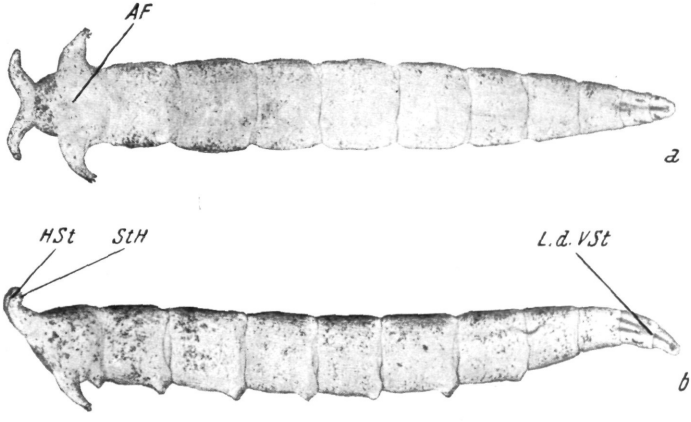

Abb. 2 *a, b. Calliophrys pulchripes: a* Ventralansicht, *b* Lateralansicht der Larve (Zeichnung Wimmer).

durch das Vorderstigma kann Luft aufgenommen werden. Der anatomische Befund bestätigt diese Beobachtung.

An Hand von Längsschnitten durch die Larve von *Calliophrys* kann eine genaue Beschreibung der Stigmen gegeben werden.

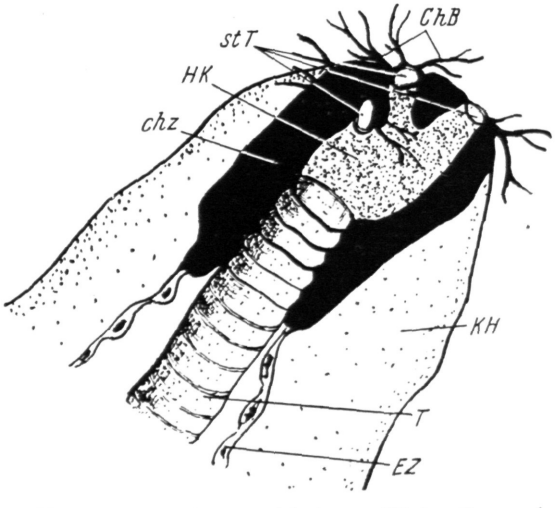

Abb. 3. *Calliophrys pulchripes:* Hinterstigma der Larve (aus mehreren Schnittpräparaten kombiniert).

Das Hinterstigma der Larve von *Calliophrys.* Vom Hinterstigma sitz je ein Stigma auf einem der beiden Stigmenhörnern (Abb. 2). In den Stigmenhörnern selbst sind keine Muskel vorhanden. Ein kleiner chitiniger Hohlzylinder ist in das Stigmenhorn eingesenkt und

download unter www.biologiezentrum.at

trägt die drei Öffnungen (Abb. 3). Jede der drei Stigmenöffnungen hat einen Durchmesser von 7,2 μ und jede Stigmenöffnung ist unregelmäßig mit feinen Borsten besetzt. Im Lumen dieses „Hohlkegels" befindet sich die Hornfilzkammer, die sehr kurz ist.

Das Stigma kann unter Wasser nicht verschlossen werden, da im Stigmenhorn und am Stigma kein Muskel ansetzt. Ein Eindringen von Wasser in das Stigma wird aber wohl schon allein durch die Kleinheit der Stigmenöffnung verhindert.

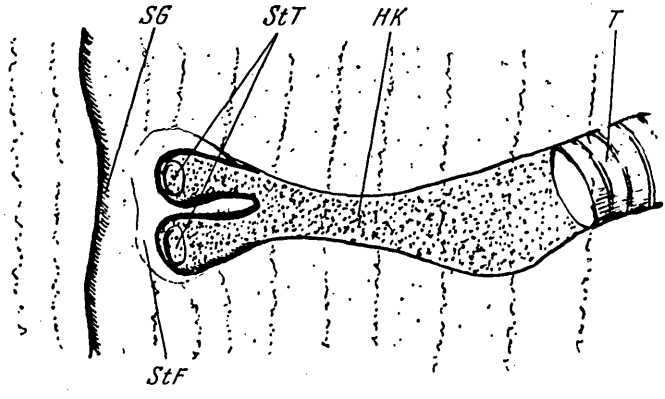

Abb. 4. *Calliophrys pulchripes:* Vorderstigma der Larve.

Das Vorderstigma der Larve von *Calliophrys.* Das Vorderstigma liegt dorsolateral am Prothorax (Abb. 2). Es besitzt nur zwei Öffnungen, die aber größer sind als die der Hinterstigmen. Der Borstenkranz, der die Hinterstigmen umgibt, fehlt ihm. Die Chitinisierung des Stigmenfeldes ist nicht besonders stark. Beide Stigmenöffnungen führen in eine sehr lange Hornfilzkammer, die in die Trachee übergeht, ohne abzusetzen (Abb. 4). Welche Bedeutung der Hornfilzkammer zukommt, die, ebenso wie die des Hinterstigmas, durch besonders zarte Härchen auffällt, konnte nicht nachgewiesen werden. Möglicherweise übt sie eine Art kapillare Anziehungskraft auf die Luftbläschen aus.

b) *Sonstige Atmungsorgane.*

Atmungsorgane sind nicht nur die Sauerstoffaufnahmestellen, sondern auch die Kohlendioxydabgabestellen. Dementsprechend wurden hier beide Gasaustauschorte berücksichtigt.

download unter www.biologiezentrum.at

Calliophrys besitzt keinerlei Tracheenkiemen.

Mit Hilfe der Kaliumpermanganatmethode läßt sich eine geringe Hautatmung feststellen: alle Körperteile mit Ausnahme des Kopfes färben sich zart braun.

Viel genauere Bilder über die Lage der Sauerstoffaufnahmestellen gibt die Silbernitratmethode. Mit Silbernitrat färbt sich am letzten Segment des Abdomens sehr auffällig eine achterförmige Figur, in deren Mitte der Anus liegt. Diese Erscheinung wurde von Prey (1940) schon beobachtet. Die anatomische Untersuchung ergab, daß es sich hiebei um das von Stammer (1924) bei Tabaniden-Larven so benannte „Afterfeld" handelt, das sich bei den verschiedensten Dipterenlarven findet. So konnte es von Koennemann (1924) bei Limnobiiden-Larven und von Gerbig (1913) bei Tipuliden-Larven nachgewiesen werden.

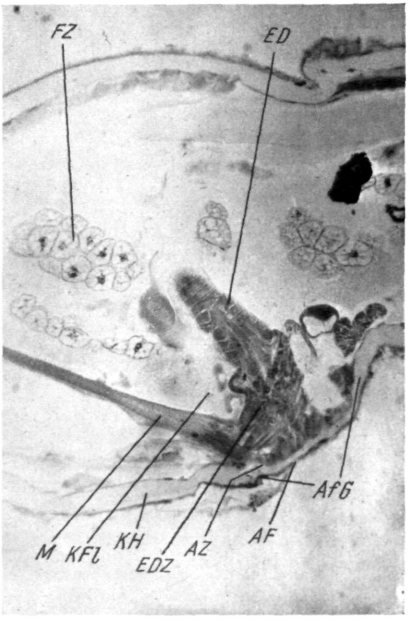

Abb. 5. *Calliophrys pulchripes:* Sagittalschnitt durch das Afterfeld der Larve. Der Übergang der Enddarmzellen in die Afterfeldzellen (Photo Wimmer).

Für *Calliophrys* konnte ich sicher nachweisen, daß es sich beim Afterfeld um ein Atmungsorgan handelt. Darauf weist einerseits die Färbung durch Silbernitrat, andererseits die starke Tracheenversorgung dieses Organes hin.

Stammer (1924) und Koennemann (1924) haben sich eingehend mit dem Bau dieses Organes und mit dessen eindeutigem Zusammenhang mit dem Enddarm beschäftigt.

Bei *Calliophrys* konnte ich an Hand von Schnitten durch das Afterfeld feststellen, daß es histologisch von der übrigen Körperhaut sehr deutlich abgegrenzt ist. Seine Kutikula ist fast um die Hälfte dünner als die der Körperhaut. Die Exokutikula behält aber ihre Stärke auch über dem Afterfeld bei. Sie erscheint höch-

download unter www.biologiezentrum.at

stens etwas durchsichtiger, was ein leichteres Diffundieren der Atemgase ermöglichen dürfte. Besonders auffällig an der Kutikula des Afterfeldes ist das Fehlen von chitinigen Oberflächenstrukturen, wie man sie sonst am ganzen Körper finden kann. Sehr auffällig ist ferner der Unterschied zwischen dem Plattenepithel der Körperhaut und dem mehrstufigen Epithel des Afterfeldes. Während die flachen Epidermiszellen sehr klein sind und ihre Kerne weit voneinander entfernt liegen, fallen die des Afterfeldes sofort durch ihre kubische bis kegelförmige Gestalt und den stark färbbaren Kern auf. An der Grenzlinie zwischen Afterfeld und

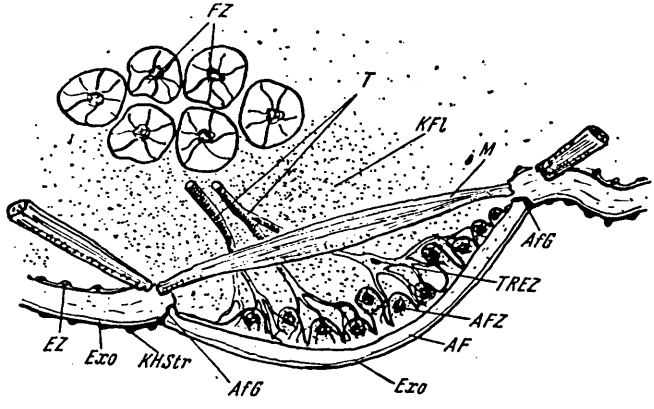

Abb. 6. *Calliophrys pulchripes:* Sagittalschnitt durch das Afterfeld. Der Unterschied zwischen Afterfeldzellen und Epidermiszellen deutlich sichtbar.

Körperhaut hören die Plattenepithelzellen der Haut plötzlich auf, und ohne Übergang beginnen die dicht aneinandergepackten kubischen Zellen des Afterfeldes (Abb. 6). Dagegen sind die Epithelzellen des Afterfeldes denen des Enddarmes gleich und gehen kontinuierlich in diese über (Abb. 5).

Das Afterfeld stellt zwei schalenförmige Teile dar, in denen eng aneinandergepackt die kubischen bis zylindrischen Zellen liegen. Diese werden von feinsten Tracheenverzweigungen umsponnen, die sich zu je einer Haupttrachee vereinigen (Abb. 6 und 7). Diese mündet in die Längstrachee derselben Seite.

Stammer (1924) beschäftigt sich eingehend mit dem Afterfeld der Tabanidenlarven. Bei den Tabaniden reicht die Darmmuskulatur nicht bis zur Afteröffnung. Die Muskulatur löst sich vom Darm ab, und setzt sich an den Rändern des Afterfeldes an.

download unter www.biologiezentrum.at

Dieselben Feststellungen machte Koennemann (1924) bei Limnobiidenlarven. Diese Befunde bestätigen, daß es sich beim Afterfeld tatsächlich um einen Teil des Enddarmes handelt.

Bei *Calliophrys* löst sich ebenfalls die Längsmuskulatur vom Enddarm ab und heftet sich an den Seiten des Afterfeldes an. Der Raum zwischen Afterfeld und Muskulatur wird von Körperflüssigkeit ausgefüllt (Abb. 8).

Das Afterfeld der *Calliophrys*-Larve ist also nach meinen Untersuchungen ebenfalls ein Teil des Enddarmes. Dieser leistet als Atmungsorgan neben der Haut und den offenen Stigmen den Hauptteil der Atmung und dient fast ausschließlich der Sauerstoffaufnahme.

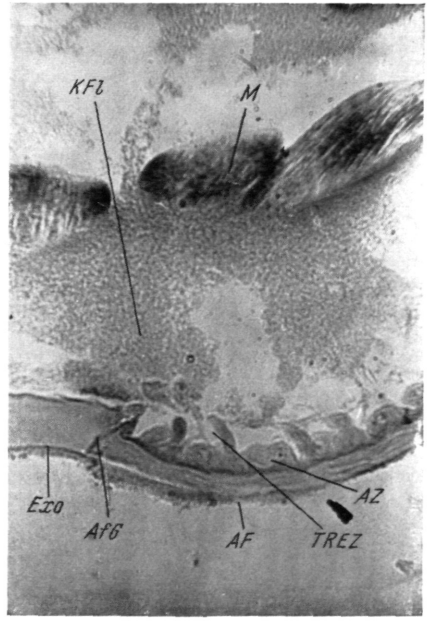

Abb. 7. *Calliophrys pulchripes:* Sagittalschnitt durch das Afterfeld der Larve. Tracheenendverzweigungen strahlen in die Afterzellen ein (Photo Wimmer).

Kohlensäureabgabestellen der Larve von *Calliophrys*. Über die Wege zur Abgabe von Kohlensäure bei den Insekten herrschen noch sehr verschiedene Meinungen. Krogh (1920 konnte nachweisen, daß Kohlensäure nicht durch die Tracheen abtransportiert wird, sondern daß sie vom Blut weggespült wird und auf irgendeinem, uns noch unbekannten Weg, vielleicht durch die Haut, den Körper verläßt. Dasselbe behauptet Frankenberg (1915). Demgegenüber steht die Ansicht von v. Buddenbrock (1922), daß die Kohlensäure durch die Tracheen abgegeben wird.

Die Auffassung der einzelnen Autoren über den Abtransport der Kohlensäure stimmen also nicht überein. Das ist aber durchaus nicht verwunderlich, da noch zu wenige Einzelheiten untersucht wurden, als daß jetzt schon eine allgemeingültige Aussage gemacht werden könnte. Es wäre ebenso denkbar, daß in verschiedenen Fällen einmal die eine und einmal die andere Meinung richtig ist.

download unter www.biologiezentrum.at

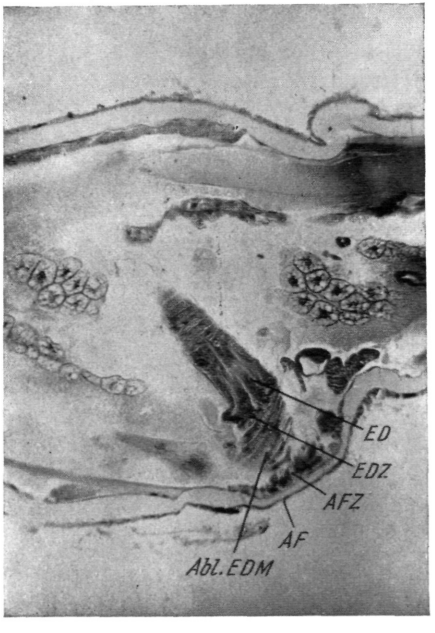

Abb. 8. *Calliophrys pulchripes:* Sagittalschnitt durch das Afterfeld der Larve. Die Muskulatur des Enddarmes löst sich ab und heftet sich an den Seiten des Afterfeldes fest (Photo Wimmer).

Auf Grund meiner Untersuchungen möchte ich mich der Meinung von Krogh (1920) anschließen.

Mit Hilfe der Entfärbungsmethode gelang es, die Orte der Kohlendioxydabgabe an meinen Tieren genau nachzuweisen. Die Stigmen und das Afterfeld zeigen keine Entfärbung (Abb. 9). Es wird also trotz offener Stigmen keine Kohlensäure durch die Stigmen abgegeben. Die Kohlensäureabgabe erfolgt lediglich durch die Haut. Vor allem scheiden die beiden vorletzten Abdominalsegmente sehr stark Kohlensäure ab. Dies zeigt sich sehr schön durch die Entfärbung, die zeitlich gesehen zuerst an diesen Segmenten auftritt.

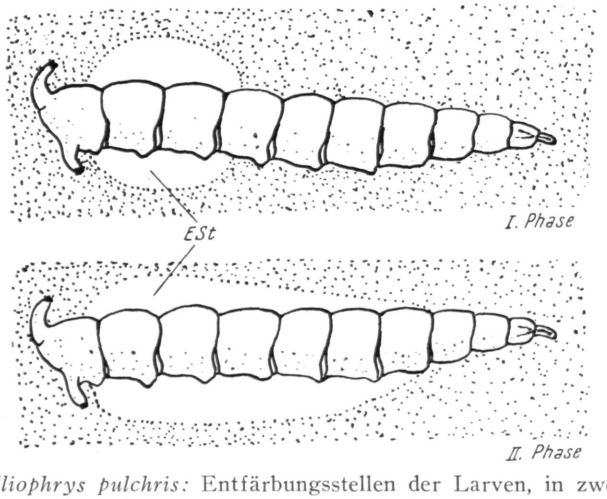

Abb. 9. *Calliophrys pulchris:* Entfärbungsstellen der Larven, in zwei Phasen. *I. Phase* zeigt den Beginn der Entfärbung, die *II. Phase* das Endergebnis der Entfärbung.

download unter www.biologiezentrum.at

2. Die Atmungsorgane der Puppe von *Calliophrys*.

a) *Stigmenbau.*

Die Stigmen der Larven bleiben auch bei der Puppe erhalten, sind aber hier funktionslos. Die Trachee ist durch die letzte Häutung kollabiert und steht in keiner Verbindung zur eigentlichen Puppe. Die Annahme vieler Autoren, daß die Larvenstigmen von wasserbewohnenden Insekten erst im Puppenstadium in Funktion treten, ist hier nicht berechtigt.

b) *Das eigentliche Atmungsorgan der Puppe von Calliophrys.*

Das spezifische Atmungsorgan der Puppe ist nach einem vollkommen anderen Prinzip gebaut, als das der Larve. Es handelt sich dabei um eine sogenannte physikalische Kieme, das heißt um eine Gasansammlung zwischen der letzten Larvenhaut und der eigentlichen Puppenhaut. Dieses Gasvolumen, dessen Sauerstoffgehalt prozentuell niedriger und dessen Kohlensäuregehalt prozentuell höher als der des umgebenden Wassers ist, bewirkt die Diffusion der Atemgase. Dabei müssen die Atemgase vier Chitinmembranen (Abb. 10) durchwandern. Die Versuche zur Analyse der Gaszusammensetzung sollen im Kapitel über die Atmungsbiologie noch näher behandelt werden.

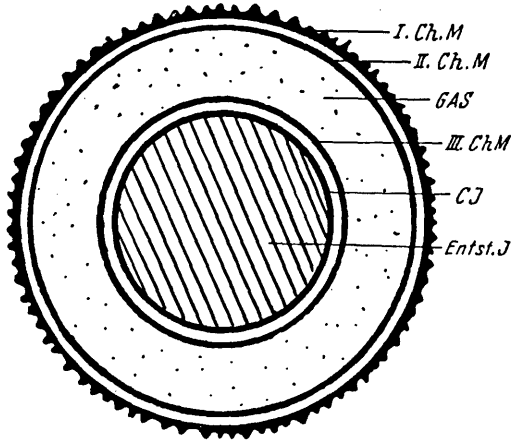

Abb. 10. *Calliophrys pulchripes:* Schematischer Querschnitt durch die Puppe.

Das Afterfeld, das bei der Puppe deutlich hervortritt (Abb. 11), ist gerade in diesem Stadium bedeutungslos. In Längsschnitten durch die Puppe zeigt sich, daß dem Afterfeld die wabenförmige Struktur der Puppe fehlt. Der rohrähnliche Enddarm, der mit der Puppe nicht in Verbindung steht, ist durch starke Faltenbildung

download unter www.biologiezentrum.at

der zweiten Puppenhülle gegen das Eindringen von Wasser abgedichtet (Abb. 12).

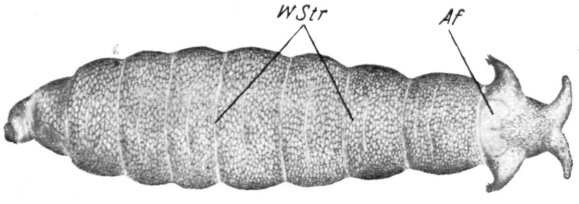

Abb. 11. *Calliophrys pulchripes:* Ventralansicht der Puppe, mit deutlich sichtbarem Afterfeld (Zeichnung Wimmer).

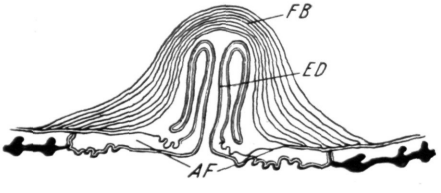

Abb. 12. *Caliophrys pulchripes:* Sagittalschnitt durch das Afterfeld der Puppe mit deutlich sichtbarer Faltenbildung über dem Enddarm (Photo Wimmer).

c) *Die Kohlensäureabgabestellen der Puppe von Calliophrys.*

Die Bestimmung der Kohlensäureabgabestellen der Puppe erfolgte auf dieselbe Weise wie bei der Larve. Es zeigte sich eine auffallende Übereinstimmung mit den Entfärbungsbildern bei der Larve. Die Entfärbung erfolgte auch hier, zeitlich gesehen, zuerst an den letzten Abdominalsegmenten und breitete sich langsam nach vorne aus. So wie bei der Larve entfärbt auch hier vor allem das vorletzte und das vorvorletzte Segment (Abb. 13).

Nach der Tatsache, daß das vorletzte und das vorvorletzte Abdominalsegment stark entfärbt, können wir annehmen, daß in diesem Körperbereich die Hauptarbeit der äußeren Atmung geleistet wird. Hier ist auch die Gasansammlung innerhalb der Puppenhülle am größten. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist diese Körperregion durch eine besonders diffusionserleichternde Kutikula ausgezeichnet. Es gelang aber nicht, morphologisch einen Unterschied im Bau der Kutikula nachzuweisen.

Keine Entfärbung und damit auch keine Kohlensäureabgabe zeigen, ebenso wie bei der Larve, der Kopf und die Stigmenhörner,

download unter www.biologiezentrum.at

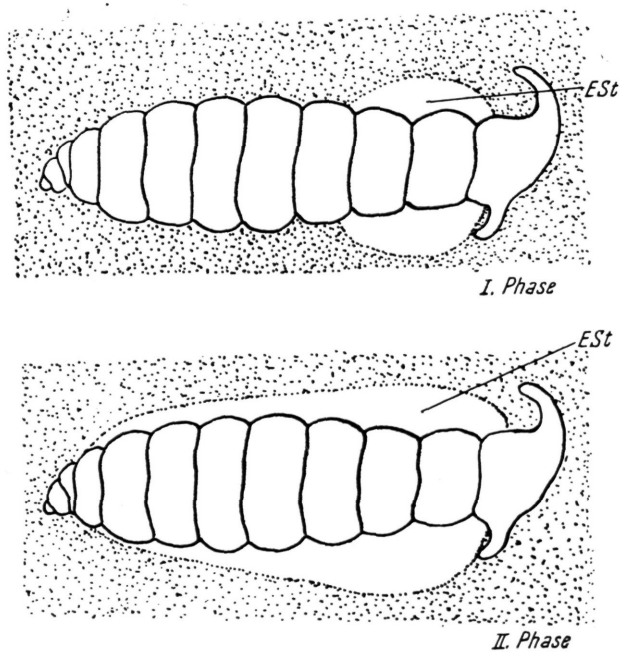

Abb. 13. *Calliophrys pulchripes:* Entfärbungsstellen der Puppe, in zwei Phasen. Die *I. Phase* zeigt den Beginn der Kohlensäureabgabe, die *II. Phase* das Endergebnis der Entfärbung.

3. Die Atmungsorgane der Larve von *Atherix*.

a) *Stigmenbau.*

Die Frage, ob *Atherix* überhaupt Stigmen besitzt oder nicht, ist bis jetzt unbeantwortet geblieben. Das liegt aber sicherlich nur

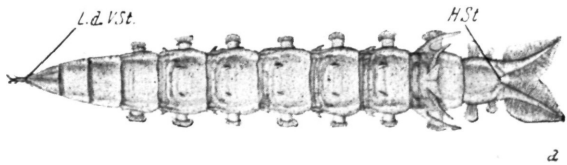

Abb. 14. *Atherix:* Dorsalansicht der Larve, Stigmenlage eingezeichnet. (Zeichnung Wimmer).

daran, daß das Tier noch nicht eingehender untersucht wurde. Ich stellte Längs- und Querschnitte durch die Larve her, um diese

download unter www.biologiezentrum.at

Frage zu klären. Es ergab sich, daß *Atherix* (Abb. 14 und 15) ein paariges Vorderstigma und ein unpaares Hinterstigma besitzt. Beide Stigmen sind geschlossen.

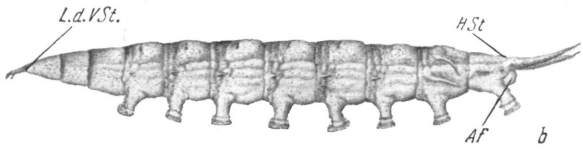

Abb. 15. *Atherix:* Lateralansicht der Larve, Stigmenlage und Afterfeld eingezeichnet (Zeichnung Wimmer).

Das Vorderstigma der Larve von *Atherix*. Das Vorderstigma befindet sich am Prothorax und fällt bei makroskopischer Betrachtung nicht auf. Erst die Schnittserien lassen das sehr kleine Gebilde sichtbar werden. Es ist geschlossen und bildet eine

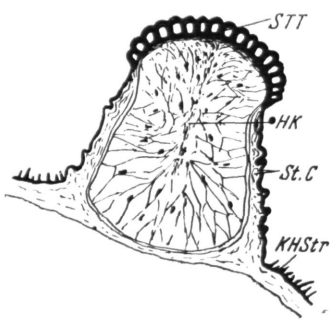

Abb. 16. *Atherix:* Querschnitt durch das Vorderstigma; läßt deutlich die große Anzahl der verschlossenen Stigmentüpfel erkennen.

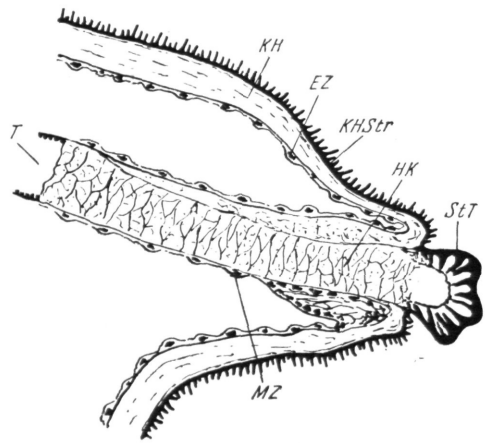

Abb. 17. *Atherix:* Sagittalschnitt durch das Hinterstigma, mit Hornfilzkammer und Stigmentüpfel. Die dornige Struktur der Kutikula ist gut sichtbar.

deutliche Stigmennarbe. Die eigentliche Stigmennarbe trägt etwa achtzig Tüpfel (Abb. 16). Die Hornfilzkammer verbreitert sich gegen die Körperoberfläche und geht etwa 0,09 mm unter der Haut weiter, wo sie schließlich, ohne abzusetzen, in die Trachee mündet. Die Körperhaut reicht bis zur Stigmennarbe. Das Stigma ist vollkommen geschlossen, weshalb von einer Atmungsfunktion keine

download unter www.biologiezentrum.at

Rede sein kann. Stammer (1924) wies bei Tabaniden-Larven einen ähnlichen Bau des Vorderstigmas nach. Aber das Stigma der Tabaniden ist tief in der Haut, während es bei *Atherix* an der Oberfläche liegt.

Das Hinterstigma der Larve von *Atherix*. Das Stigma ist unpaar und stellt nur eine Vereinigung der ursprünglich paarigen Hinterstigmen dar. In den letzten Abdominalsegmenten nähern sich die beiden Tracheenstämme immer mehr einander, bis sie schließlich am Ende des letzten Abdominalsegmentes nach dorsal steigen und sich vereinigen (Abb. 17). Durch diese Vereinigung

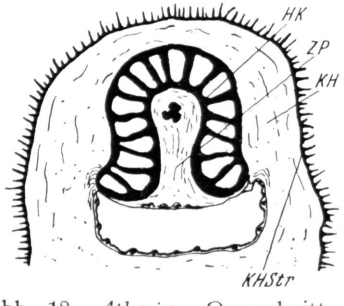

Abb. 18. *Atherix:* Querschnitt durch die Hornfilzkammer des Hinterstigmas. Charakteristisch die Radspeichenstruktur.

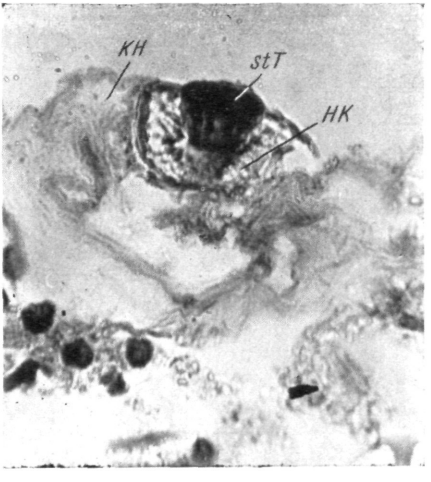

Abb. 19. *Atherix:* Querschnitt durch das Hinterstigma mit den Stigmentüpfeln (Photo Wimmer).

entsteht im Stigma eine radspeichenartige Struktur, die der Hornfilzkammer des Vorderstigmas zu entsprechen scheint und wohl auch als eine solche anzusehen ist (Abb. 18). Die Vereinigung der Tracheen erfolgt eine kurze Strecke vor dem eigentlichen Stigma. Die Verschmelzung erfolgt erst dorsal, so daß ein hufeisenförmiges Bild entsteht. Die Innenseite dieses Gebildes ruht auf einem Gewebspolster, der aus den Matrixzellen entstanden sein dürfte (Abb. 18). Erst am Ende des Segmentes wird die Vereinigung auch ventral vollzogen. Es bildet sich ein stark chitinisierter Teil, der die Stigmennarbe darstellt und zahlreiche verschlossene Tüpfel trägt (Abb. 19).

download unter www.biologiezentrum.at

Man findet nach Stammer (1924) bei *Tabanus* dieselben Erscheinungen, obwohl der Autor behauptet, daß die Stigmen der Leptiden anders gebaut wären, als die der Tabaniden. Die gleiche Bauart der Stigmen von *Atherix* und von *Tabanus* läßt die Verwandtschaft der beiden Familien klar erkennbar werden.

b) *Tracheenkiemen und Afterfeld der Larve von Atherix.*

Atherix unterscheidet sich von *Calliophrys* durch das Vorhandensein von Tracheenkiemen an den ersten sieben Abdominalsegmenten, und zwar von lateral und dorsal je einem Paar pro Segment. Die Kiemenfäden des siebenten Abdominalsegmentes sind besonders lang (Abb. 14 und 15).

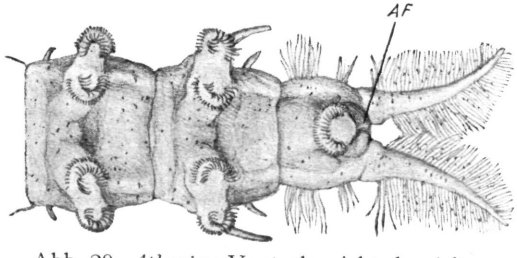

Abb. 20. *Atherix:* Ventralansicht des Afterfeldes. (Zeichnung Wimmer).

Das Afterfeld ist deutlich sichtbar. Es tritt in Form von zwei Papillen sehr stark hervor (Abb. 20).

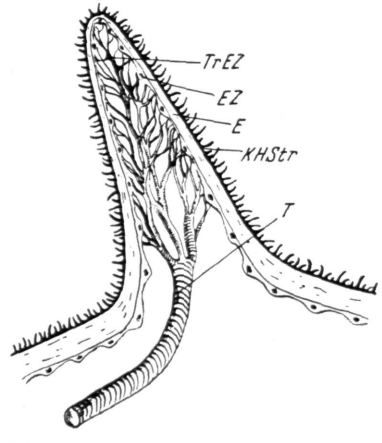

Abb. 21. *Atherix:* Querschnitt durch eine Tracheenkieme.

Die Färbung mit Silbernitrat gibt auch hier sehr klare Bilder der Sauerstoffaufnahmestellen. Das Afterfeld färbt sich dunkel, fast schwarz. Die Kiemenfäden färben sich nur in ihrem distalen Teil. Anatomisch betrachtet, sind es nur die Stellen der Kiemenfäden, in denen sich die Trachee bereits zu den Endverzweigungen aufgespalten hat und die demgemäß nur Tracheoli enthalten (Abb. 21). Der basale Teil der Kiemenfäden bleibt ungefärbt. Wir können also annehmen, daß nur die distalen Teile der Kiemenfäden Sauerstoffaufnahmeorte sind und daß das Afterfeld ebenfalls Sauerstoff aufnimmt. Außer den bereits erwähnten Färbestellen

download unter www.biologiezentrum.at

zeigt der übrige Körper keinerlei Sauerstoffaufnahmestellen. Eine geringe Hautatmung ist selbstverständlich vorhanden, wie uns die Kaliumpermanganatmethode erkennen läßt. Doch ist bei *Atherix* die Sauerstoffaufnahme durch die Körperhaut nicht so stark wie bei *Calliophrys*.

Kohlensäureabgabestellen der Larve von *Atherix*. *Atherix* wurde, wie bei Krawany (1935) die Trichopterenlarven, zwischen Agarplatten, die mit Reaktionsflüssigkeit getränkt waren, eingeschlossen. Dabei stellte sich heraus, daß es vor

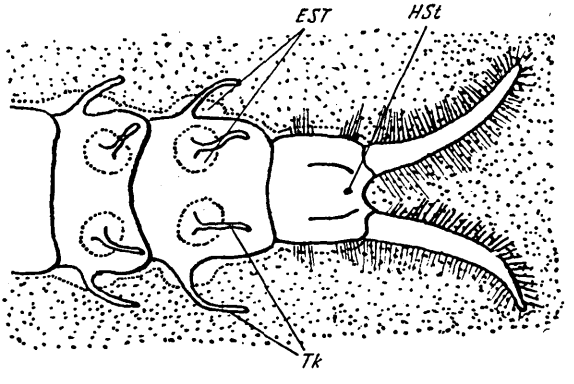

Abb. 22. *Atherix:* Entfärbungsbild der Larve (Dorsalansicht).

allem die basalen Teile der Kiemenfäden sind, die entfärben. Außerdem kommt der Körperfläche des Abdomens, mit Ausnahme des Afterfeldes und der beiden Anhänge des letzten Segmentes, entfärbende Eigenschaft zu.

Das heißt also, mit den Ergebnissen der Silbernitratmethode verglichen, daß die distalen Teile der Kiemen und das Afterfeld der Sauerstoffaufnahme dienen und daß der basale Teil der Tracheenkiemen und die Körperhaut des Abdomens Kohlendioxyd abgeben. (Die entsprechenden Bilder der Entfärbungsstellen siehe Abb. 22).

Diese Feststellung scheint mir besonders wichtig, weil dadurch die moderne Auffassung (Krawany 1935 und Metzky 1950), daß die Sauerstoffaufnahme und die Kohlensäureabgabe an örtlich verschiedenen Punkten erfolgt, eine Bestätigung findet. Metzky (1950) konnte am Branchialapparat von Käferlarven dieselben

download unter www.biologiezentrum.at

Feststellungen machen. Auch hier entfärben nur die basalen Teile der Kiemenbüschel. Man darf auf Grund dieser Ergebnisse annehmen, daß zumindest bei einem Teil der uns bekannten Tracheenkiemen eine Differenzierung in Sauerstoffaufnahme- und Kohlendioxydabgabestellen stattfindet und daß solche Organe als typische Atmungsorgane gewertet werden können. Es ergibt sich aber auch die unbedingte Notwendigkeit, noch viele solcher Untersuchungen an anderen Tracheenkiemen vorzunehmen.

Das Afterfeld der Larve von *Atherix*. Es ergaben sich weitgehende Übereinstimmungen mit *Calliophrys*. Bei *Atherix* fällt der Unterschied zwischen der Kutikula des Afterfeldes und der Körperhaut noch mehr auf. Denn die gesamte Hautoberfläche von *Atherix*, auch die der Kiemenfäden, zeigt eine dornige Struktur. Die Dicke seiner Kutikula ist dagegen nicht wesentlich geringer als die der Kutikula der Körperhaut. Der Enddarm ist aber wesentlich anders gestaltet als bei *Calliophrys*. Bei *Calliophrys* ist er in seinem Endabschnitt ein glattes Rohr, bei *Atherix* erweitert er sich aber zu einem blasig aufgetriebenen und gefurchten Endteil, der in den Anus übergeht. Die Falten dieses Endabschnittes drängen sich zwischen die Epidermiszellen des Afterfeldes, die auch hier durch ihre Größe sehr auffallen (Abb. 23). An Längsschnitten durch *Atherix* wird durch die Faltenbildung des Enddarmes der Nachweis des Überganges der Darmzellen in die Afterzellen erschwert. In den Querschnittserien läßt sich aber die histologische Gleichheit beider Zellgruppen eindeutig feststellen.

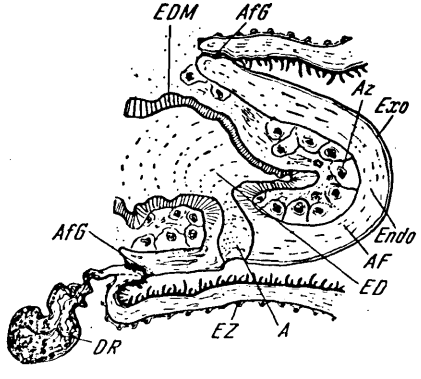

Abb. 23. *Atherix:* Sagittalschnitt durch das Afterfeld. Die Afterfeldzellen fallen durch ihre Größe auf.

Die Tracheenzellen und die Tracheoli strahlen auch hier sowie bei *Calliophrys* in die Epidermiszellen des Afterfeldes ein und umspinnen sie (Abb. 24).

download unter www.biologiezentrum.at

Sowohl bei *Calliophrys* als auch bei *Atherix* liegt am vorderen Rand des Afterfeldes eine mehrzellige Drüse, deren Funktion mir nicht bekannt ist. Sie mündet am Vorderrand des Afterfeldes nach außen.

Bei *Atherix* herrschen also in bezug auf das Afterfeld die gleichen anatomischen Verhältnisse wie bei *Calliophrys*. Wir können daher auch hier das Afterfeld als einen ausgebreiteten Teil des Enddarmes ansehen. Seine Kiemenfunktion geht sowohl aus der Tracheenversorgung als auch aus seinen atmungsphysiologischen Eigenschaften, die durch die Färbemethoden nachgewiesen wurden, hervor.

Auf Grund der Feststellungen, daß das Afterfeld ein Teil des Enddarmes ist, ergibt sich die Folgerung, daß sowohl *Calliophrys* als auch *Atherix* eine indirekte Darmatmung besitzen. Es wird nicht das Wasser in den Enddarm aufgenommen und wieder ausgestoßen, wie es bei vielen Insektenlarven stehender Gewässer geschieht, sondern der Enddarm verbreitert sich nach außen und erhält so auf viel einfachere Weise das Atemwasser zugeführt, Eine derartige Atemtechnik kann nur bei Insektenlarven des Fließwassers zum Ziele führen, denn das Fließwasser schafft — auch ohne Ventilationsbewegungen des Tieres — stets frisches Atemwasser zu den Atmungsorganen. Das Prinzip der Darmatmung, das ja bei vielen Insektenlarven verwirklicht ist, tritt uns hier in einer den Biotopverhältnissen angepaßten Art und Weise entgegen.

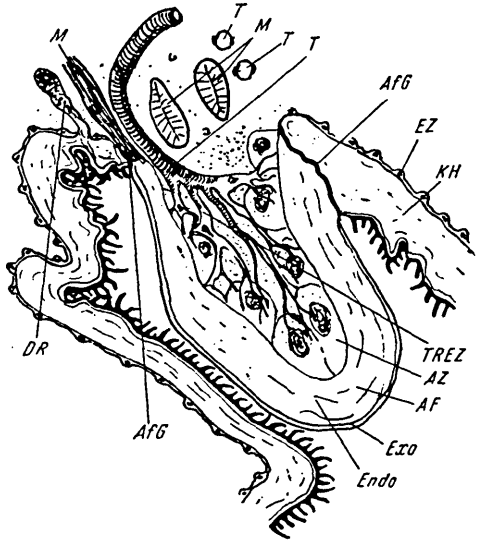

Abb. 24. *Atherix:* Sagittalschnitt durch das Afterfeld, mit den Tracheenendverzweigungen, die in die Afterfeldzellen einstrahlen.

download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung.

Zusammenfassend können folgende Ergebnisse dieser Arbeit besonders hervorgehoben werden.

1. Bei der Larve von *Calliophrys* konnte erstmalig der Bau und die Funktion der Stigmen beschrieben werden. Sowohl das Vorder- als auch die Hinterstigmen sind offen. Die Hinterstigmen dienen der sekundären Stigmenatmung (s. II. Teil der Arbeit).

2. Die Stigmen der Puppe von *Calliophrys* sind geschlossen und funktionslos.

3. Das Atmungsorgan der Puppe von *Calliophrys* ist eine Gasansammlung innerhalb der Puppenhäute, die durch ihre bestimmte Gaszusammensetzung als physikalische Kieme wirkt (s. auch II. Teil der Arbeit).

4. Die Kohlensäureabgabestellen der *Calliophrys*-Larve und Puppe konnten an den zwei vorletzten Abdominalsegmenten nachgewiesen werden.

5. Bei der Larve von *Atherix* konnte erstmalig sowohl das Vorder- als auch das Hinterstigma gefunden und beschrieben werden. Beide Stigmen sind geschlossen.

6. Die umstrittene Funktion der Tracheenkiemen konnte zumindest für die Larve von *Atherix* aufgeklärt werden. Die Tracheenkiemen dienen hier — ebenso wie die Tracheenkiemen der Trichopteren- (Krawany 1935) und der Helminen-(Coleoptera)-larven (Metzky 1950) — in ihrem distalen Teil der Sauerstoffaufnahme und in ihrem basalen Teil der Kohlendioxydabgabe.

7. Die Kohlensäureabgabestellen der Larve von *Atherix* konnten genau bestimmt und dabei viele Übereinstimmungen mit denen der *Calliophrys*-Larve gefunden werden.

8. Als wichtiges Atmungsorgan der Larve von *Calliophrys* und *Atherix* konnte das Afterfeld erkannt werden. Diese Larven verfügen somit über eine indirekte Darmatmung (Enddarmatmung).

Literatur.

Beier, M. 1948, Zur Kenntnis von Körperbau und Lebensweise d. Helminen (Col.) Revista Espan. Entomol. XXIV. 1948. Madrid. — Ders., 1949, Körperbau und Lebensweise d. Larve von *Helodes Hausmanni* Gredler (Col.) Revista Espan. Entomol. XXV. 1949. Madrid. — Buddenbrock, W. v. 1922,

download unter www.biologiezentrum.at

Über die Ausatmung d. Kohlensäure bei luftatmenden Wasserinsekten. Pflüg. Arch. 194. 1922. — De Meijere, J. C. 1917, Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven u. Puppen. Zool. Jb. Abt. Syst. XL. 1917. — Enderlein, G. 1938, Die Respirationsorgane der Gastriden. S. B. Akd. Wiss. Wien. math. nat. Kl. 108. Abt. 1. 1938. — Frankenberg, G. 1915, Die Schwimmblasen von *Corethra*. Zool. J. B. Abt. allg. Zool. u. Physiol. XXXV. 1915. — Gerbig, F. 1913, Über die Tipulidenlarven, mit besonderer Berücksichtigung der Respirationsorgane. Zool. Jb. Syst. 35. 1913. — Gicklhorn, J. 1931, Über spezifische und lokale Reduktion von Silbernitrat u. anderen Metallsalzen in den Kiemensäckchen v. *Daphnia max*. Lotos 73. — Ders., 1931, Elektive Vitalfärbung. Erg. Biol. 1931. — Karny, H. 1934, Biologie d. Wasserinsekten. Wien 1934. — Koennemann, R. 1924, Über den Darm einiger Limnobiidenlarven. Zool. J. B. Anat. XLVI. 1924. — Krancher, 1881, Der Bau der Stigmen bei Insekten. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881. — Krawany, H. 1935, Die Atmungsorgane d. Trichopterenlarven. Int. Rev. 32. 1935. — Ders. 1937, Die Atmungsorgane d. Trichopterenpuppen. Int. Rev. 35. 1937. — Krogh, A. 1920, Studien über d. Tracheentranspiration. Pflüg. Arch. 179. 1920. — Kühnelt, W. 1949, Über das Vorkommen u. d. Verteilung reduzierender Stoffe im Integument der Insekten. Österr. Zool. Z. Bd. II. 1949. — Metzky, I. 1950, Morphologie u. Physiologie d. Branchialorganes der Helminenlarven. Österr. Zool. Z. Bd. II. 1950. — Prey, I. 1940, Untersuchungen über die Atmungsvorgänge wasserbewohnender Insektenlarven mit Hilfe von Vitalfärbungen. Diss. Wien. Zool. Inst. 1940. — Stammer, H. 1924, Die Larven der Tabaniden. Z. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere I. 1924. — Weber, H. 1938, Grundriß der Insektenkunde. Jena, 1938. — Wigglesworth, V. 1950, The principles of Insect Physiology. London 1950. — Wesenberg-Lund, 1949, Biologie der Süßwasserinsekten. Berlin-Wien 1949.

Verzeichnis der Abkürzungen.

A = Anus
Abl.EDM = Ablösen der Enddarmmuskulatur
Af = Afterfeld
AfG = Afterfeldgrenze
AZ = Afterfeldzellen
ChB = Chitinborsten
ChM = Chitinmembran
ChZ = Chitinhohlzylinder
CI = Imaginalkutikula
DR = Drüse
ED = Enddarm
EDM = Enddarmmuskulatur
EDZ = Enddarmzellen
Endo = Endokutikula
Enst.I = Entstehende Imago
Est = Entfärbungsstellen
Exo = Exokutikula
EZ = Epidermiszellen
FB = Faltenbildung
FZ = Fettzellen
HK = Hornfilzkammer
HSt = Hinterstigma
KFl = Körperflüssigkeit
KH = Körperhaut
KHStr = Körperhautstruktur
LdVSt = Lage der Vorderstigmen
M = Muskel
MZ = Matrixzellen
SG = Segmentgrenzen
StF = Stigmenfeld
StH = Stigmenhorn
StT = Stigmentüpfel
T = Trachee
TK = Tracheenkieme
TrEZ = Tracheenendzellen
WStr = Wabenstruktur
ZP = Zellpolster

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Zoologische Zeitschrift

Jahr/Year: 1954

Band/Volume: 04

Autor(en)/Author(s): Russ Kurt

Artikel/Article: Beiträge zur Atmungsphysiologie und Biologie von Calliophrys und Atherix (Ins., Dipt.). Erster Teil. Bau und Funktion der Atmungsorgane. 146-167