

sehr ähnelt. Während jeder andre korsische Bergbach des Innern wie der Ost- und Westküste, soweit er wasserreich und gut durchlüftet ist, von Scharen von *Planaria gonocephala*, weiter oben aber bis zur Quelle von dem erwähnten weißen Strudelwurm belebt wird, ließ sich in dem Bach von Vizzavona unterhalb des Gebietes von *Planaria alpina* deren große Konkurrentin nicht nachweisen. Es beruht dies vielleicht nur auf einem Zufall. Ob es sich bei der weißen Planarie um eine eigne Art oder nur um eine besondere Varietät von *Planaria alpina* handelt, wird die anatomische Untersuchung zeigen.

Landeshut, den 13. Juni 1917.

4. Studien an Larven von *Culex pipiens* bei der Submersion.

Von Privatdozent Dr. Albert Koch, Münster i. W.

Eingeg. 15. Mai 1917.

Der physikalisch-chemische Mechanismus bei der Tracheatenatmung ist auch heute noch keineswegs geklärt. Es ist deshalb durch physiologische Studien an den Larven der Stechmücke *Culex pipiens* eine kritische Würdigung folgender für eine Erklärung des Gasaustausches bei der Atmung durch Tracheen hauptsächlich in Betracht kommenden Theorien versucht worden. Eine ausführliche Darstellung wird später an anderer Stelle gegeben werden.

I. Theorie (Palmén 1877).

a. Offenes Tracheensystem: Es findet eine Gasversorgung der lebenden Zellen vom Blut aus statt, und die Tracheen unterscheiden sich in ihrer Funktion nur dadurch von den Atmungsorganen aller andern Tiere, daß sie zum Gasaustausch das Blut aufsuchen, anstatt daß das Blut zu den Atmungsorganen geleitet wird.

b. Geschlossenes Tracheensystem: Allgemeine Hautatmung. Das Tracheensystem hat keinerlei respiratorische Funktion, da ein Gasaustausch zwischen Blut und Außenwelt durch die Körperwand hindurch stattfindet. Die Tracheen können ev. als Reservoir für »verbrauchte Luft«, als statisches Organ usw. dienen.

II. Theorie (R. Hertwig u. a.).

a. Offenes Tracheensystem: Ohne Vermittlung des Blutes findet der Gasaustausch zwischen den Endverzweigungen der Tracheen und den lebenden Zellen direkt statt. Die Haupttracheenstämme sind nur Leitungsbahnen, um frische bzw. verbrauchte Luft von den Stigmen zu den Endverzweigungen bzw. umgekehrt zu führen.

b. Geschlossenes Tracheensystem: Auch hier sind die Haupttracheenstämme nur Leitungsbahnen. Das Tracheengeäder der Haut gestattet — ohne Vermittlung des Blutes — einen direkten Gasaustausch zwischen Außenwelt und Tracheensystem; im Körperinnern findet der Gasaustausch zwischen den an die Organe herantretenden Tracheenverzweigungen und den lebenden Zellen statt.

III. Theorie (Deegener 1913, v. Frankenberg 1915).

Offenes und geschlossenes Tracheensystem: O_2 -Zufuhr und CO_2 -Abgabe finden auf verschiedenem Wege statt; die Endverzweigungen der Tracheen scheiden Sauerstoff an die Organe ab, während die beim Zellularstoffwechsel gebildete Kohlensäure vom Blut aufgenommen und »anderweitig« (v. Frankenberg) entfernt, d. h. durch Vermittlung des Blutes an stärkere periphere Tracheen oder (Darmatmer) an die Darmwand abgegeben und so aus dem Körper ausgeschieden wird (Deegener). —

Zur Untersuchung wurden die Larven einzeln in ein Röhrensystem einer eigens dafür konstruierten Apparatur eingeschlossen, die es den Tieren unmöglich machte, den Wasserspiegel zu erreichen und atmosphärische Luft zu atmen, und die eine genaue Beobachtung und zahlenmäßige Fixierung der aktiven und passiven Bewegung der Larven bei dieser experimentell bedingten Submersion erlaubte.

Zunächst wurde festgestellt, daß die Mehrzahl (85,5% der 131 daraufhin untersuchten Tiere) unterkompensiert, d. h. schwerer als Wasser war und deshalb passiv nach unten sank. Die Kompensation der Tiere ist abhängig von den Größenverhältnissen, dem Füllungsgrad des Darmes und dem Zustand der Tracheen. Alle drei Faktoren wurden experimentell auf ihre Bedeutung für die Gewichtsverhältnisse des Tieres geprüft, und dabei konnte an Hand tabellarischer Berechnungen nachgewiesen werden, daß die »passive Sinkgeschwindigkeit« der Größe des Tieres und der in den Darm aufgenommenen Nahrungsmenge direkt und dem Füllungsgrad der Tracheen mit Luft umgekehrt proportional ist. Das Tracheensystem hat also eine Art hydrostatischer Funktion; es findet aber keine willkürliche oder automatische Regulierung des Gasgehaltes zum Zwecke der Gewichtsveränderung statt, sondern der jeweilige Füllungsgrad der Tracheen wird allein durch die Vorgänge bei der Atmung bestimmt.

Wenn keine Schwimmbewegungen gemacht werden, sinkt die Larve bei der Submersion passiv nach unten. Dabei nimmt sie zunächst Vertikallage ein (»*Culex*-Stellung«), die etwa der Ruhelage der am Wasserspiegel hängenden Larve entspricht. Diese Vertikal-

lage wird durch die »Schwimmglockenfunktion« der Atemröhre (Atemsipho, Atemtubus) ermöglicht. Bei anhaltender Submersion tritt in der Regel eine allmähliche Entleerung der Tracheen ein, die einen entsprechend langsamen Übergang der Vertikallage in Horizontallage (»*Anopheles*-Stellung«) zur Folge hat. Es handelt sich somit bei den *Culex*-Larven um eine passive Gleichgewichtserhaltung, die rein mechanisch durch die Verteilung von Luft und Körpermasse im Organismus bedingt wird.

Diesem passiven Sinken sucht die Larve durch Schwimmbewegungen entgegenzuwirken, um auf diese Weise den Wasserspiegel zur Luftatmung zu erreichen. Das aktive Schwimmen der Larve kommt durch wurmförmige Bewegungen (unter C-förmigen Krümmungen des Abdomens) zustande. Das Tier schwimmt stets mit dem Körperende voran, d. h. nach oben, wenn der Kopf nach unten gerichtet ist, und nach unten, wenn der Kopf nach oben zeigt. Die Larve wendet sich beim aktiven Schwimmen mit dem Kopf also immer der Richtung zu, aus der sie zu entkommen sucht, und aus der ihr ev. Gefahr droht. Beim Verlassen der Ruhestellung am Wasserspiegel muß sie natürlich zuerst eine Drehung um 180° ausführen. Auch das Labrum kann als Bewegungsorgan fungieren und bei einer in Vertikalstellung schwimmenden Larve eine schräg nach unten gerichtete Bewegung bewirken.

Aktives und passives Schwimmen wechseln bei der Submersion miteinander ab; zu Anfang überwiegt die erste Bewegungsart, nach längerer Versuchsdauer die letzte. Es wurde nun unterschieden zwischen einer »tatsächlichen Bewegung« der Larve, die sich aus aktivem Emporschwimmen und passivem Sichgleitenlassen zusammensetzt, und einer »passiven Bewegung«, die nur durch die Kompensation des Tieres zustande kommt. In dem Maße, wie bei der Submersion die aktiven Bewegungen seltener und schwächer werden und schließlich ganz unterbleiben, nähert sich natürlich die »tatsächliche Bewegung« immer mehr der »passiven Bewegung« und fällt beim Eintritt der Lethargie mit dieser zusammen.

Für beide Bewegungsarten wurde während der ganzen Versuchsdauer in möglichst kleinen Zeitabschnitten die jeweilige Geschwindigkeit festgestellt (also die »tatsächliche Bewegungsgeschwindigkeit« und die »passive Sinkgeschwindigkeit«) und daraus für die ganze Versuchsdauer die Mittelwerte (d. h. die »mittlere tatsächliche Bewegungsgeschwindigkeit« und die »mittlere passive Sinkgeschwindigkeit«) berechnet.

Statt bei rein passiver Bewegung während der ganzen Versuchszeit sich mit dieser »mittleren passiven Sinkgeschwindigkeit« gleiten

zu lassen, sinkt die Larve — dank ihrer aktiven Schwimmbewegungen — nur mit der »mittleren tatsächlichen Bewegungsgeschwindigkeit«, die zahlenmäßig natürlich kleiner ist, als die erstere (vgl. Tabelle). Die von der Larve während des Versuchs produzierte Energie wird also

Versuchsnummer	Charakteristik der Larve	O ₂ -Gehalt in mg pro Liter	CO ₂ -Gehalt in mg pro Liter	Mittlere passive Sinkgeschwindigkeit	Mittlere tatsächliche Bewegungsgeschwindigkeit	Mittlere Geschwindigkeitsänderung	Versuchsdauer in Minuten
1.	normal	2,5	2358,8	0,77	0,26	0,51	26,5
2.	normal	2,5	2358,8	0,93	0,82	0,11	15,5
3.	normal	2,1	2169,2	0,55	0,22	0,33	23
4.	normal	2,1	2169,2	1,05	0,79	0,26	34
5.	kiemenlos	0,7	2000,0	0,80	0,51	0,29	28
6.	kiemenlos	0,7	2000,0	0,83	0,68	0,15	3
7.	normal	0,9	1511,5	0,30	0,19	0,11	38
8.	normal	8,6	22,8	0,76	0,30	0,46	133
9.	normal	0,6	51,2	0,99	0,20	0,79	80,5
10.	kiemenlos	0,7	46,6	0,43	0,14	0,29	76
11.	normal	6,8	1,6	0,57	0,11	0,46	80
12.	{ Anus zu kiemenlos }	21,8	14,0	1,01	0,82	0,19	72,5
13.	{ Anus zu kiemenlos }	21,8	14,0	0,71	0,47	0,24	85,5
14.	normal	36,6	sehr gering	0,83	0,50	0,33	207,5 ¹
15.	normal	1,8	5,9	0,61	0,27	0,34	95,5
16.	kiemenlos	1,8	5,9	0,57	0,21	0,36	62
17.	1 Tag kiemenlos	1,8	5,9	0,50	0,31	0,19	48,5
18.	{ Anus zu kiemenlos }	1,8	5,9	0,46	0,41	0,05	96,5
19.	1 Kieme entfernt	3,9	16,8	0,49	0,12	0,37	99,5
20.	normal	12,3	782,1	0,46	0,30	0,16	34
21.	1 Tag kiemenlos	29,4	633,6	0,62	0,32	0,30	31,5
22.	normal	36,8	10,1	0,54	0,25	0,29	495,5

Sämtliche Versuche wurden bei einer Wassertemperatur von 18—20° C angestellt. Alle Larven wurden kurz nach der letzten Larvenhäutung untersucht und hatten vor Versuchsbeginn unter möglichst gleichen Bedingungen gelebt.

ausschließlich dazu verwandt, die durchschnittliche Sinkgeschwindigkeit in der Sekunde um einige Zentimeter zu verkleinern. Diese »mittlere Geschwindigkeitsänderung« (= Differenz aus der »mittleren passiven Sinkgeschwindigkeit« und der »mittleren tatsächlichen Bewegungsgeschwindigkeit«) unter Berücksichtigung der Versuchsdauer (d. h. der Zeit, die zwischen Versuchsbeginn und

¹ Bis zum vorzeitigen Abbruch des Versuches vergangene Zeit.

dem Eintritt der Lethargie infolge Asphyxie liegt) wurde als Maß für die unter den gegebenen Bedingungen (Gasgehalt des Wassers) von dem Versuchstier produzierte Energie (in Form von kinetischer Energie der Bewegung) angesehen. Ein Vergleich dieser so zahlenmäßig festgelegten energetischen Leistungen in den (in bezug auf O_2 und CO_2) verschiedenen Gewässern sollte Aufschluß geben über die Mechanik des Gasaustauschs bei der Atmung mit Hilfe eines geschlossenen Tracheensystems, wie es bei *Culex*-Larven während der Submersion vorliegt.

Die Versuche 1—22 (vgl. Tabelle) ergaben, daß in stark CO_2 -haltigem Wasser die *Culex*-Larven infolge CO_2 -Vergiftung (nicht an O_2 -Mangel) starben; in Wasser von geringem oder normalem CO_2 -Gehalt gingen sie an Sauerstoffmangel-Paralyse zugrunde. Die in beiden Fällen dem Tode vorausgehende Lethargie trat im ersten Falle etwa dreimal so schnell ein als im zweiten.

Die *Culex*-Larven können nur eine relativ kleine Menge Sauerstoff bei der Submersion aus dem Wasser aufnehmen und zur Energieproduktion benutzen, auch ist der O_2 -Gehalt des Wassers nicht etwa proportional der Produktion von mechanischer Energie der Bewegung, die in der »mittleren Geschwindigkeitsänderung« zum Ausdruck kommt, sondern die Größe der letzteren ist im allgemeinen unabhängig vom O_2 -Gehalt des Mediums. Großer O_2 -Gehalt des Wassers verlängert zwar die Zeit bis zum Eintritt der Lethargie, bietet aber nicht die Möglichkeit zu einer größeren (in der »mittleren Geschwindigkeitsänderung« erkennbaren) Energieproduktion, sondern scheint im Gegenteil die Bedingungen dazu zu verschlechtern.

Einzelne (nicht in der Tabelle aufgeführte) Versuche führten zu der überraschenden Feststellung, daß bei der Submersion, anstatt einer allmählichen Entleerung, eine weitere Füllung der Tracheen mit Gas vor sich gehen, und daß — nachdem das Füllungsmaximum der Tracheen erreicht ist — sogar eine Abgabe kleiner Gasbläschen durch das Abdominalstigma erfolgen kann. (Es besteht also unter Wasser nicht immer ein vollständiger Stigmenverschluß.) Das in diesen Fällen die Tracheen füllende Gas konnte kein Sauerstoff sein, denn sonst wäre bei diesem Sauerstoffüberfluß keine Asphyxie eingetreten.

Die in der Tabelle wiedergegebene Gruppe von Versuchen läßt den Schluß zu, daß die Körperflüssigkeit (Blut) Aufnahme und Transport der beim Zellularstoffwechsel gebildeten oder von außen in den Organismus eingedrungenen Kohlensäure besorgt, während die andern Versuche darauf hinweisen, daß (unter gewissen,

noch nicht näher zu präzisierenden Umständen²⁾ auch eine Speicherung »verbrauchter Luft« in den Tracheen stattfinden kann.

Eine Darmatmung kommt — soweit dies mit der angewandten Technik festzustellen ist — anscheinend nicht in Betracht, hingegen hat Entfernung der »Kiemenblättchen« verminderte O₂-Aufnahmefähigkeit zur Folge, die sich in herabgesetzter Energieproduktion und in durchschnittlich auf die Hälfte verkürzter Versuchsdauer äußert.

Die Hauptaufgabe der »Kiemenblättchen« ist also wahrscheinlich O₂-Aufnahme (durch die Tracheen[?]), während — unter den oben erwähnten Einschränkungen — durch die übrige Körperwand eine Abscheidung der Kohlensäure (aus dem Blute) stattfindet.

Diese Beobachtungen sprechen in der Hauptsache für die Richtigkeit der an dritter Stelle erwähnten Atmungstheorie, allerdings unter ausdrücklicher Betonung der von Deegener angegebenen Möglichkeit, daß die zunächst vom Blute aufgenommene Kohlensäure sekundär wieder an die Tracheen abgegeben werden kann.

Als mehr zufällige Beobachtungen seien erwähnt, daß bei den Submersionsversuchen zu keinem Zeitpunkt eine Steigerung, sondern stets eine allmähliche Abnahme der Erregbarkeit beobachtet werden konnte. Auffallend war die — im letzten Stadium der Submersionsversuche nur noch allein festzustellende — Rheotaxis in Form einer relativ starken Reaktion auf den beim Aufhören der Wasserströmung entstehenden Reiz. Ferner konnte (entgegen der Beobachtung von Babák [1912–13]) keine wesentliche Erhöhung der durchschnittlichen Pulsationszahl des Herzens nachgewiesen werden. Nach Versuchsschluß stand in den weitaus meisten Fällen das Herz still; die Pulsationsfrequenz war beim Wiederbeginn der Herztätigkeit in der Regel sofort normal. Die Hauptaufgabe des Herzens besteht bei den *Culex*-Larven anscheinend in der Bewegung der O₂-führenden Tracheen, so daß eine Abhängigkeit der Herzbewegung vom Gasgehalt der Tracheen (durch Vermittlung nervöser Elemente[?]) wahrscheinlich wird.

Zoologisches Institut der Universität Münster, 1. Mai 1917.

² Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen haben eigne und unter meiner Leitung im hiesigen Institut ausgeführte Versuche ergeben, daß eine Speicherung und Ausscheidung von Kohlensäure durch das Tracheensystem wahrscheinlich stets in den Fällen in Frage kommt, in denen körperfremde, »tödlich« wirkende Ionen in den Organismus eingedrungen sind, und wohl auch dann, wenn die Larven unmittelbar vor einer Häutung stehen.

Zitierte Literatur.

- Palmén, 1877, Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors.
 Hertwig, R., 1910, Lehrbuch der Zoologie. Jena.
 Deegener, P., 1913, Respirationsorgane. in: Schröder, Handb. d. Entomologie Bd. I. Kap. 5.
 Babák, E., 1912—13, Zur Physiologie der Atmung bei *Culex*. in: Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. V.

5. Eine neue *Limnesia*-Species.

Von K. Viets, Bremen.

(Mit 2 Figuren.)

Eingeg. 25. April 1917.

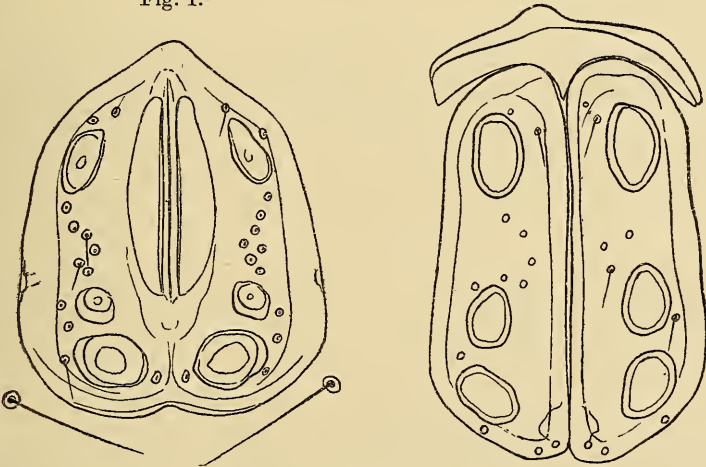
Limnesia arevaloi nov. spec. Fig. 1—2.

♀. Größe und Gestalt: 990 μ lang, 810 μ breit. Im seitlichen Umriss eiförmig, Stirnpartie abgeflacht.

Haut liniert, in der hinteren Rückenpartie mit kleinem, rundlich-viereckigem Chitinschildchen.

Fig. 1.

Fig. 2.



Limnesia arevaloi n. sp. Viets.

Fig. 1. Genitalorgan des ♂, Fig. 2 des ♀.

Maxillarorgan 110 μ breit, Mundkegel 45 μ lang. Obere Fortsätze lang und spitz. Mandibel schlank, 360 μ lang; Klaue schmal und fast gerade.

Palpen: I. 37, II. 105, III. 70, IV. 150, V. 40 μ lang. Beugeseitenzapfen des 2. Gliedes 12 μ lang, konisch zugespitzt, auf niedrigem Höcker stehend. Die haartragenden Beugeseitenhöcker des 4. Gliedes distal von der Mitte.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [50](#)

Autor(en)/Author(s): Koch Albert

Artikel/Article: [Studien an Larven von Culex pipiens bei der Submersion.
105-111](#)