BEITRÄGE ZUR ENTOMOLOGIE
12. BAND · NUMMER 3/4 · BERLIN · JUNI 1962

Vergleichende Untersuchungen über die Atmungsintensität der Zygopteren-Larven,

zugleich ein experimenteller Beitrag zur funktionellen Bedeutung ihrer Analblätter

(*Odonata*)

PAUL MÜNCHBERG
Soest, Westfalen[1]

(Mit 10 Textfiguren)

Atmungsmechanismus der Zygopteren-Larven

Während Anisopteren-Nymphen fast ausschließlich ihren O_2-Bedarf durch die in ihrem Enddarm befindlichen Darm- oder Rektalkiemen decken, befinden sich am Körperende der Schlankjungfer-Larven drei meist blattförmige Anhängsel oder Kaudallamellen, deren respiratorische Bedeutung von früheren Forschern (z. B. GERICKE, 1919, p. 193) in Abrede gestellt wurde, die heute jedoch sowohl von ausländischen Autoren — die diesbezügliche Literatur findet sich bei WIGGLESWORTH (1959, p. 372 ff.) verarbeitet und zitiert — und einheimischen Gewährsleuten (u. a. HARNISCH, 1958 a & b; ZAHNER, 1959) als Schwanz- oder Tracheenkiemen aufgefaßt werden. Als Pseudobranchien finden sie sich übrigens auch in entomologischen Standardwerken (EIDMANN, 1941, p. 183; WEBER, 1933, p. 444 und 1954, p. 243) angegeben. Bei ganz juvenilen Zygopteren-Larven stellen sie lange, fadenförmige Cerci oder Appendices dar, deren Ausbildung während des Häutungswachstum dann in dorsoventraler Richtung vor sich geht. Sie nehmen dabei eine mehr und mehr lanzettliche, blattartige Form (Fig.1—10) an, welche sie für den durch Diffusion erfolgenden Gasaustausch immer geeigneter erscheinen läßt. Nach GERICKE läßt sich an den Analblättern gewöhnlich ein kurzer dreieckiger Basal- oder Proximalteil von einem langen distalen Abschnitt unterscheiden, welche durch eine feine Trennungslinie abgesetzt sind. Die Schwanzkiemen stecken in der Chitinhaut des 10. Segments. Durch abdominal inserierte Muskeln lassen sich die „Lamellae branchiales" bewegen. An der bereits erwähnten feinen Trennungslinie zwischen dem kurzen Basalstück und dem langen Distalteil ist nach GERICKE eine präformierte dünne Region vorhanden. An dieser Stelle können auf äußere Reize hin die Analblätter leicht abgestoßen resp. autotomiert werden. In den natürlichen Biotopen pflegt dies regelmäßig der Fall zu sein, wenn die Nymphen von ihren Feinden an den Kaudallamellen ergriffen werden. Im Laboratorium läßt sich die Autotomie ebenfalls leicht durch mechanische Affekte — ein bloßes Festhalten oder Ergreifen an den Schwanzblättern — oder chemische Agentien bewerkstelligen.

Die Tatsache nun, daß die analblattlosen Nymphen weiter am Leben bleiben, sich ernähren, ja sogar ihre Metamorphose unter Umständen vollenden können, war wohl Hauptveranlassung, die Schwanzblätter als bloße Ruderorgane oder -plättchen (SCHIE-

[1]) Aus der Limnologischen Station Niederrhein der Max-Planck-Gesellschaft, Krefeld-Hülserberg.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

MENZ, 1953, p. 25) aufzufassen. Zweifellos wird die schlängelnde oder undulierende Fortbewegung der Zygopteren-Larven (SCHMIDT, 1919, p. 236) durch die Schwanzanhängsel beträchtlich gefördert. Es darf aber schon als erwiesen betrachtet werden, daß bei den Schlankjungfer-Nymphen für die Deckung des O_2-Bedarfes einerseits die Körperoberfläche (HARNISCH, 1958a) und andererseits der Enddarm eine Rolle spielen. Über Rectalkiemen verfügen nicht bloß die *Calopteryx*-Larven, sondern GERICKE (l. c.) konnte in dem Enddarm von *Agrion*- und *Lestes*-Nymphen 3 Rectalwülste nachweisen, welche zwar gegenüber den analogen Gebilden bei *Calopteryx* schwächer mit Tracheenkapillaren ausgestattet sind. Da der Enddarm bei *Agrion* und *Lestes* stark vom Blut umspült wird, spricht GERICKE regelrecht von analen Blutkiemen. Nach dem genannten Gewährsmann lassen sich besonders schön an frisch gehäutetem Material die Kontraktions- und Dilatationsbewegungen beobachten, welche für die An- und Ausgleichung des Konzentrationsgefälles, welches zwischen der in den Rectalwülsten enthaltenen Körperflüssigkeit und dem mit ihnen in Berührung kommenden Wasser besteht, erforderlich sind. Nach den Untersuchungen von BODINE (1918, p. 107 ff.) kommt bei der Respiration von Zygopteren-Larven — er experimentierte mit den Jugendstadien der für die folgenden Messungen der Atmungsintensität auch von mir herangezogenen Genera *Ischnura* und *Enallagma* — dem Enddarm ebenfalls eine respiratorische Bedeutung zu, während er die Analblätter als bloße Körperanhängsel ansieht, denen bei der Fortbewegung allenthalben eine Rolle zufällt. Die Aufnahme des O_2 durch die Haut betrachtet er als zweifelhaft. GERICKE konnte durch Färben mit Karmin das Ein- und Ausströmen an der Analöffnung sichtbar machen. An dieser Stelle soll nicht unerwähnt bleiben, daß bei der diffusen oder kutanen Respiration der Zygopteren-Nymphen den Flügel- oder Imaginalscheiden eine besondere Bedeutung zukommen kann. Bei einem empfindlichen Sinken des Sauerstoffpartialdruckes spreizen Zygopteren-Larven gern ihre Flügelscheiden, ja führen unter einer mehr oder weniger deutlichen Konvexkrümmung des Abdomens mit den genannten thorakalen Anhängseln schwache Bewegungen aus. Mir ist dies besonders bei den Nymphen von *Lestes virens* und *viridis* aufgefallen, während ZAHNER in seiner Dissertation dieses Verhalten von *Calopteryx*-Nymphen mehrfach (z. B. 1959, p. 103) hervorhebt. Es darf hier festgehalten werden, daß gegenüber den Anisopteren-Larven es bei den Schlankjungfer-Nymphen also der Möglichkeiten mehrere gibt, den zum Leben notwendigen Sauerstoff aus dem Wasser aufzunehmen.

Ehe wir uns dem Zweck dieser Arbeit zuwenden, nämlich bei der unter Laboratoriumsbedingungen bei verschiedenen Zygopteren-Larven ermittelten Atmungsintensität eine Abgrenzung des kutan und anal aufgenommenen O_2 gegen den Anteil vorzunehmen, in dessen Besitz sie mittels der Kaudallamellen gekommen sind, soll noch auf das Verhalten der Zygopteren-Nymphen eingegangen werden, welches sie bei Verlust dieser akzessorischen Respirationsorgane zeigen.

Verhalten der Zygopteren-Larven bei Abnahme des Partialdruckes des Sauerstoffes und bei Autotomie der Analblätter

Ohne Ausnahme sind in ihren Lebensräumen die Nymphen der *Zygoptera* zu den stenoxybionten Organismen zu stellen, welche sich gegen Schwankungen der O_2-Verhältnisse sehr empfindlich zeigen und bei O_2-Mangel bald verenden. Ohne eine voreilige Generalisierung läßt sich diese Feststellung auf sämtliche Jugendstadien der Odonaten übertragen. Auf Grund der Untersuchungen von ZAHNER wissen wir, daß bei den rheophil lebenden Nymphen der *Calopterygidae* ihre Biotopgebundenheit mit den von den Strömungsverhältnissen abhängigen O_2-Verhältnissen bzw. dem Unvermögen, den O_2-Gehalt des stagnierenden Wassers voll zu nutzen, in Zusammenhang steht. Es sieht so aus, als wenn bei den *Zygoptera* die Larven der *Calopterygidae* gegen Schwankungen des Partialsauerstoffdruckes empfindlicher sind als die der *Agrionidae*. Das zwischen der Thermik des Wassers einerseits und dessen Anreicherung mit O_2 andererseits bestehende reziproke Verhältnis bedeutet, daß bei einem Ansteigen der Wassertemperatur die animalen Funktionen und damit auch der Sauerstoffbedarf der Zygopteren-Larven

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

zunehmen, während gleichzeitig der O_2-Vorrat des Wassers abnimmt. Sind nun die Schlankjungfer-Larven gegen die Schwankungen des O_2-Partialdruckes empfindlich bzw. wie begegnen sie dessen Abnahme? Es ist eine allgemein bekannte Erscheinung, daß in sauerstoffarmem Wasser die Anisopteren-Nymphen ihre Hinterleibsspitze aus dem Wasser herausstecken, mit ihren Rektalkiemen also zu einer Aufnahme des atmosphärischen Sauerstoffs übergehen können.

Dagegen suchen die Zygopteren-Larven in sauerstoffarmem Wasser die oberen Wasserregionen auf oder führen stoßende, rüttelnde oder fächelnde Bewegungen des Körpers aus, welche eine Erneuerung des Wassers bewirken und somit einer besseren Versorgung der Analblätter mit Frischwasser dienen sollen. Zweifellos muß aber bei einer sich auf diese Weise bewegenden Nymphe der O_2-Bedarf gegenüber einer sich völlig still verhaltenden Larve ansteigen. Dieser Drang bzw. Trieb nach Erreichung der Wasseroberfläche zeigt sich auch bei den *Calopteryx*-Nymphen. Nach ZAHNER verlassen diese Zygopteren-Larven sogar bei der durch Sauerstoffmangel ausgelösten Fortdauer der Atemnot das Wasser. Sicherlich wird durch den Kontakt der Körperoberfläche mit der Luft dann das O_2-Bedürfnis kutan gedeckt. Interessant ist die Feststellung von ZAHNER, daß die *Calopteryx*-Nymphen nicht sauerstoffreiches von sauerstoffarmem Wasser unterscheiden können. Ob sich diese Konstatierung bedenkenlos auf die Jugendstadien aller Zygopteren-Larven übertragen läßt, muß hier offen gelassen werden.

Es ist bereits dargelegt worden, daß auf äußere Reize hin leicht die Kaudallamellen an präformierten dünnwandigen Regionen, durch die sich der kurze proximale Abschnitt gegen den langen distalen und mehr oder weniger blattartigen Teil absetzt, abgeworfen werden können. Da bei Wegfall dieser „akzessorischen Respirationsorgane" die „atmende Fläche" empfindlich verkleinert wird, muß hier, ohne die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen vorwegzunehmen, das Verhalten der schwanzblattlosen Nymphen diskutiert werden.

Bei den Schlankjungfer-Larven, welche also die Analblätter autotomiert haben oder derselben beraubt wurden, fällt sofort das Nachlassen ihres agilen Verhaltens auf. Doch zeigen sich zwischen den Angehörigen der einzelnen Gattungen, ja zwischen den Vertretern einer Art deutlich individuelle Unterschiede. So können die morphologisch grazileren und in ihren Reaktionen agileren *Lestes*-Nymphen ohne die Kaudallamellen durch starke Reizung ohne weiteres noch zu der schlängelnden Fortbewegung durch das freie Wasser veranlaßt werden. Bei *Erythromma naias* konnte ich des öfteren dieselbe Wahrnehmung machen. Im allgemeinen bewegen sich aber Zygopteren-Larven ohne die Schwanzblätter nur noch kriechend auf dem jeweiligen Substrat fort. Offensichtlich erscheinen die Tierchen bei dem Bestreben des Platzwechsels und dem Ergreifen der Flucht gehandikapt. Durch das Nachlassen der Motilität und die mehr kriechende und schreitende Ortsveränderung wird der Körperverletzung — denn um eine solche handelt es sich bei der exogen ausgelösten Selbstverstümmelung — Rechnung getragen. Die schwanzblattlosen Agrioniden-Nymphen gleichen in ihrem Verhalten und Reaktionsvermögen dem der von ZAHNER (l. c., p. 103) in stagnierendem Wasser gehaltenen *Calopteryx*-Larven. Das den Zutritt von Frischwasser zu der atmenden Oberfläche bewirkende Rütteln und Abspreizen der Flügelscheiden habe ich wiederholt bei meinen analblattlosen Versuchstieren beobachten können. Ja nach ZAHNER kann durch Emporklettern an oder über die Wasseroberfläche — hierbei kommen Kopf, Thorax, ja das Abdominalende mit der Atmosphäre in Berührung — von den *Calopteryx*-Nymphen die Stagnation des Wassers kurzfristig überdauert werden. Nach dem genannten Gewährsmann lassen sich diese durch O_2-Mangel ausgelösten asphyktischen Zustände, wenn sie nicht lange anhalten, durch Beseitigung der sie bedingenden Ursache beheben. Die von ZAHNER bei den *Calopteryx*-Nymphen, welche er bis zu ihrer Verwandlung zur Imago in stagnierendem Wasser hielt, des öfteren beobachteten Schlüpfdefekte fand ich einige Male bei den analblattlosen *Ischnura*- und *Lestes*-Individuen bestätigt. Bei den der Kaudallamellen beraubten Jugendstadien der *Zygoptera* ist aber auffallend hoch der Prozentsatz der verendenden Tiere. Bei der Bestätigung dieser Wahrnehmung muß hier leider auf das Bei-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

bringen des statistischen Belegmateriales verzichtet werden. Ich habe immer wieder beobachten können, daß durch den Verlust der Analblätter auch der Ausreifungsprozeß hinausgezögert wird. Die bei Zygopteren-Larven mit dem Verlust der Schwanzblätter in Zusammenhang stehende Abnahme ihrer Resistenz gegenüber Umwelteinflüssen resp. Schwächung ihrer Körperfunktionen dürfte zweifellos eine Folge der nicht unbeträchtlichen Verringerung ihrer respiratorischen Flächen sein. Wenn weiter unten bei der Diskussion der von mir erzielten Untersuchungsbefunde darauf zurückgekommen wird, soll auch die Frage erörtert werden, ob es bei Autotomie der Analblätter zu einem Verlust von Körperflüssigkeit kommen kann. Bei ZAHNER finden sich auch nähere Angaben über das Verhalten der *Calopteryx*-Nymphen, denen die bei diesen Zygopteren stilettartig und besonders lang ausgebildeten Kaudallamellen reseziert wurden. Einschränkend muß jedoch bei diesen rheophilen Schlankjungfer-Larven hervorgehoben werden, daß infolge der bei ihnen weit besser funktionierenden Rektalatmung der respiratorische Effekt der Schwanzanhängsel leichter kompensiert werden kann. Auch bei ZAHNER zeigten sich unter den auferlegten Versuchsbedingungen die analblattlosen Individuen gegenüber den unverletzt gelassenen Artgenossen weniger resistent.

Die Widerstandsfähigkeit schwanzblattloser Tiere gegenüber der von normalen wird von ZAHNER bei *C. virgo* mit 2—13 und bei der Schwesterart *splendens* mit 2—24% angegeben. Trotz der nicht unerheblichen individuellen Schwankungsbreite zeigten sich bei den *Calopteryx*-Nymphen artlich bedingte Unterschiede. Die durch Resektion der Kaudallamellen ausgelöste Schädigung nahm mit dem Sinken des Sauerstoffpartialdruckes gegenüber den unverletzt gelassenen Versuchstieren stärker zu. Die Schwanzblattamputation ist nach ZAHNER gleichbedeutend mit dem „Absinken des Sauerstoffgehaltes um etwa 3 bis 30% (*C. virgo*) bzw. 10 bis 50% (*C. splendens*)".

Nach den jüngsten Untersuchungen von HARNISCH (1958 a, p. 303) kompensieren *Agrion*-Larven die mit der Abnahme der Analblätter verbundene Verminderung der O_2-Versorgung durch eine Verstärkung des Tracheensystemes des Körpers, reagieren also auf den Verlust der Kaudalkiemen mit einer verstärkten respirationsphysiologischen Arbeit der Körpertracheen. HARNISCH hat neben der Resektion der Analblätter deren Ausschaltung bei anderen Versuchstieren durch Abbinden mit einer feinen Haarligatur und durch Überziehen mit einer Leimschicht (Uhu-Alleskleber) versucht und dann gleichzeitig mit einer Warburg-Apparatur die Atmungsintensität gemessen. Das Abbinden der Schwanzblätter wurde ebenfalls mit einer Erweiterung der abdominalen Körpertracheen beantwortet. Der Ausfall der Lamellae branchiales für eine O_2-Aufnahme kann auf diese Weise nicht bloß kompensiert, ja sogar hyperkompensiert werden. Interessant ist seine Feststellung bei *Agrion* — leider fehlen in der Veröffentlichung von HARNISCH Angaben über die artliche Zugehörigkeit seiner Versuchstiere — von dem durch Wegnahme der Tracheenkiemen bewirkten Ansteigen der Atmungsintensität.

Wenn auch in der Fachliteratur vor HARNISCH und ZAHNER trotz der zahlreichen gegenteiligen Auffassungen sich mehr und mehr die Ansicht von der respirationsphysiologischen Bedeutung der Kaudallamellen der Zygopteren-Nymphen durchgesetzt hat, so ist sie doch erst mit den jüngsten Untersuchungen dieser beiden Forscher experimentell bewiesen worden. HARNISCH hat nur mit *Agrion*- und *Calopteryx*-Nymphen experimentiert, während ZAHNER sich im Rahmen der ihm gestellten Aufgabe auf die Jugendformen der zwei *Calopteryx*-Spezies beschränken mußte.

Vergleichende Untersuchungen über die Atemgröße der Larven von möglichst Vertretern der verschiedensten Genera der *Zygoptera* liegen bis zu diesem Augenblick noch nicht vor. Daher erscheinen unter diesem Aspekt die folgenden Ausführungen gerechtfertigt. Auch glaube ich durch die Heranziehung des jodometrischen Verfahrens zur Bestimmung des von den Zygopteren-Larven verbrauchten O_2, welches von WINKLER schon in vorigen Jahrhundert (1888) ausgearbeitet und in jüngster Vergangenheit von OHLE (1953 a & b) verfeinert worden ist, nicht bloß dessen Brauchbarkeit unter Beweis zu stellen, sondern gleichzeitig einen Weg aufzuzeigen, der bei kommenden stoffwechselphysiologischen Untersuchungen an anderen Wasserorganismen beschritten werden

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

kann. Um aber bei den Schlankjungfer-Larven bei dem aufgenommenen Gesamtsauerstoff den auf die Kaudallamellen entfallenen Anteil einerseits gegen den mit der Körperoberfläche erlangten andererseits abgrenzen zu können, wird ein Weg für die Ermittlung bzw. Errechnung der Oberfläche des Körpers und der Ausmessung der Schwanzanhängsel aufgezeigt. Bei letzteren, dies kann nicht deutlich und oft genug hervorgehoben werden, haben wir es in erster Linie mit akzessorischen Respirationsorganen zu tun, welchen erst in zweiter Hinsicht eine gewisse lokomotorische Funktion noch zufällt. Auf Grund der vorangegangenen Ausführungen wissen wir, daß sich der mittels der Körperoberfläche gedeckte O_2 in den kutan und rektal aufgenommenen Anteil gliedern läßt. Auf eine diesbezügliche Scheidung habe ich bei meinen Untersuchungen verzichten müssen. Ob sich z. B. die rektale Atmung der Zygopteren-Nymphen hätte durch einen Verschluß des Anus eliminieren lassen, vermag ich an dieser Stelle nicht zu entscheiden. Seit HARNISCH ist es erwiesen, daß das Abtrennen der Kadallamellen einen Anstieg der Atmungsintensität zur Folge haben kann. Da sich bei mir nach der Bestimmung der Atemgröße unmittelbar nach der Entfernung der Schwanzblätter eine zweite Messung anschloß, so muß für die tatsächlich nachweisbare Abnahme der Atmungsintensität der Verlust der Analblätter verantwortlich gemacht werden.

Ehe wir uns nun der Untersuchungstechnik zuwenden, möge hier ein kurzes Kapitel folgen, welches sich mit der Neubildung der Kaudallamellen befaßt.

Regeneration der Kaudallamellen

Die abgeworfenen bzw. abgestoßenen oder autotomierten Schwanzblätter werden in der Folgezeit wieder partiell oder sukzessive regeneriert. Diese Regeneration — für diese pathologische Neubildung wird auch der Begriff Reparation gebraucht — erfolgt bei unseren Zygopteren-Larven hauptsächlich bei den Häutungen. Schon GERICKE (l. c., p. 184) erwähnt, daß man in natura des öfteren Agrioniden-Nymphen erbeutet, deren Satz der Kaudalblätter (3) unvollständig oder deren Ausbildung größenmäßig höchst ungleich ist. Es braucht meines Erachtens nicht erst besonders darauf hingewiesen zu werden, daß, wenn sich am Abdominalende der Schlankjungfer-Larven neben normal ausgebildeten ganz winzige Anhängsel beobachten lassen, es sich bei diesen um regenerierte handelt. Auch ist es ohne weiteres verständlich, daß, je früher während des Häutungswachstums die Schwanzblätter verloren gingen, um so vollständiger ihre Neubildung ausfällt. Es muß an dieser Stelle offen gelassen

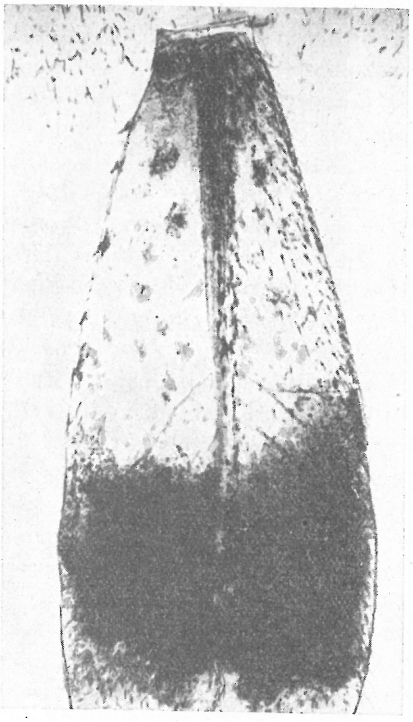


Fig. 1. *Pyrrhosoma nymphula*. Kaudallamelle ohne das apikale Ende (L. 6 mm)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

werden, ob die in Regeneration begriffenen Kaudallamellen während des zwischen zwei Häutungen liegenden Expansionswachstums mehr an Breite und Länge zunehmen oder aber bei dem Häutungsakt selbst. Meines Erachtens dürfte der „Hauptnachschub" bei der Ergänzung der erneut auszubildenden Schwanzanhängsel bei der Erneuerung des Chitinintegumentes vor sich gehen. Auf den kleinen regenerierten Analblättern (Fig. 3) ist zunächst die Ausbildung der Tracheenäste nebst ihren Verzweigungen höchst unvollständig, ja oft undeutlich, und vervollkommnet sich im Laufe des Regenerationswachstums. Zygopteren-Larven, welche nach Abschluß des Häutungswachstums der Schwanzblätter verlustig gingen, müssen auf deren Neubildung und somit auch deren Funktionen bis zu ihrer „Ekdysis" verzichten, welcher Umstand dafür spricht, daß die sukzessive Regeneration der Kaudallamellen an den Häutungsakt gekoppelt ist.

Untersuchungsmethodik

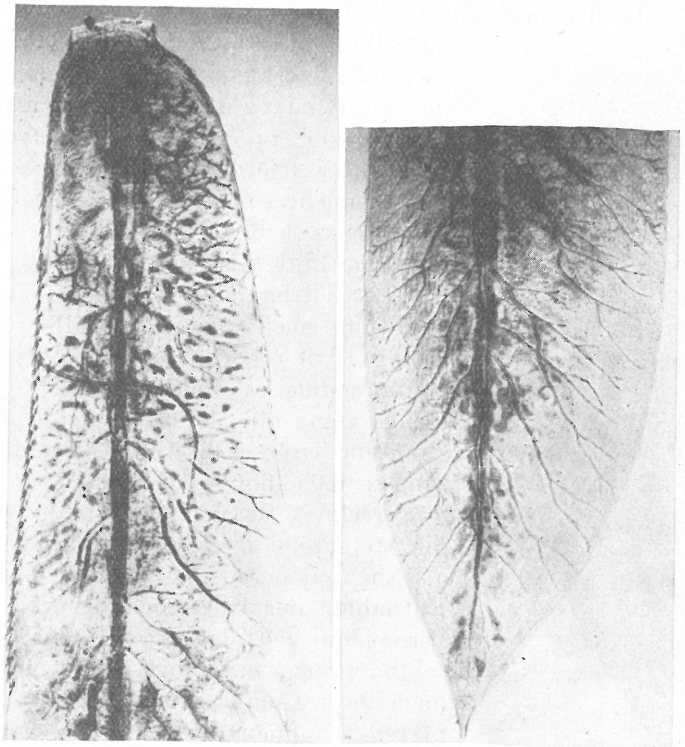
Das von Winkler ausgearbeitete und von Ohle verfeinerte jodometrische Verfahren zur Bestimmung des O_2-Gehaltes in Wasserproben und in seiner von mir abgeänderten Form, wie es bei meinen Bestimmungen der von Zygopteren-Nymphen benötigten O_2-Menge zur Anwendung kam.

Bei der Ermittlung des von amphipneustischen Insekten-Larven benötigten O_2 wird neben dem elektrochemischen Verfahren (Tödt 1942; Ohle, 1953 a & b; Harnisch, 1957) in wissenschaftlichen Instituten gewöhnlich von dem Warburg-Manometer (sehr genau arbeitende Kapillarmanometer) Gebrauch gemacht. Der mir hier zur Verfügung stehende Raum verbietet es mir, auf diese Methoden näher einzugehen. Sie sind zudem an den angegebenen Stellen eingehend beschrieben. Um eine ausschließlich chemische Methode handelt es sich bei dem Winklerschen Verfahren (1888). Es ist von Ohle zu der sogenannten Pipettenmethode weiter entwickelt worden. Dieses titrimetrische Verfahren darf nach Ohle (1953 a, p. 18) als das „Fundament der limno-chemischen Sauerstoffmethodik" betrachtet werden. Es diente bisher ausschließlich zur Ermittlung des O_2 bei Gewässeruntersuchungen und ist meines Wissens das erste Mal von dem Verfasser (Münchberg, 1961) bei der Bestimmung des von minutiösen Wasserorganismen — den Puppen der *Heleidae* — verbrauchten Sauerstoffs mit Erfolg herangezogen worden. Die Winklersche Methode ist heute schon derart durchgearbeitet und vervollkommnet worden, daß von ihr sogar bei Denaturierung des Untersuchungswassers mit anderen elektrolytischen und nichtelektrolytischen Zusätzen Gebrauch gemacht werden kann. Ich habe nun im Laufe der sich mit den Vorarbeiten (Vertrautmachen mit der Methodik) auf mehrere Jahre erstreckenden Untersuchungen über die Atemgröße der Zygopteren-Nymphen, wie noch zu zeigen sein wird, die Pipettenmethode von Ohle ein wenig abgewandelt. Da sich bei der Anwendung des Winklerschen Verfahrens in dieser Form die im Berichtsjahr erzielten Ergebnisse denen der früheren Jahre hinsichtlich ihrer Ge-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

nauigkeit überlegen zeigten, werde ich mich bei ihrer Mitteilung nur auf die im letzten Sommer erzielten Resultate beschränken.

Die Fixierung des im Wasser gelösten O_2 erfolgt nach WINKLER als Manganihydroxyd, zu dem sich der jeweils anwesende Sauerstoff mit dem sich nach Zugabe der Fällungsreagentien (Mangano-Verbindung + KJ-haltige Natronlauge) das entstehende Maganohydroxyd umgesetzt hat.



a *b*

Fig. 2. *Ischnura elegans*. Analblatt a) ohne den distalen und b) den proximalen Teil (L. des ganzen Blattes 7 mm)

Die sich hierbei abspielenden chemischen Vorgänge lassen sich durch folgende chemische Gleichungen ausdrücken:

$$MnSO_4 + 2\ NaOH \rightleftarrows Mn(OH)_2 + Na_2SO_4$$
$$2\ Mn(OH)_2 + O_2 \rightleftarrows 2\ MnO(OH)_2$$

Die Auflösung des sedimentierten Niederschlages wird mit gesättigter $NaHSO_4$-Lösung vorgenommen. In der sauren Flüssigkeit wird von dem Manganihydroxyd das Kaliumjodid zu freiem Jod oxydiert, dessen Quantität mit einer Natriumthiosulfatlösung von bekanntem Titer genau ermittelt werden kann:

$$MnO(OH)_2 + 4\ NaHSO_4 + 2\ KJ \rightleftarrows J_2 + MnSO_4 + 2\ Na_2SO_4 + K_2SO_4 + 3\ H_2O$$

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

Hierbei entspricht eine Molekel O_2 also zwei Molekeln Jod resp. ein Äquivalent O_2 führt zur Ausscheidung von einem Äquivalent Jod.

Bei der von OHLE ausgearbeiteten Pipettenmethode wird nun das zu untersuchende H_2O aus dem Untersuchungsgefäß unter Vermeidung von Luftzutritt mittels einer geeichten und ausgewogenen sogenannten Fortuna-Pipette, wie sie von Veterinären bei ihren Arbeiten benutzt wird, entnommen — der Totraum am Auslauf ist vorher mit praktisch O_2-freier gesättigter NaCl-Lösung gefüllt worden — und nach Hineinsaugung der vorgeschriebenen Quantitäten der Fällungsreagentien und schließlich der zur Auflösung des eingetretenen Niederschlages erforderlichen Menge $NaHSO_4$-Lösung vorsichtig in das Titrationsgefäß entleert. Die WINKLER-Reaktionen haben sich hierbei alle ohne Luftzutritt in der Pipette abgespielt. In dem Titriergefäß (kl. Erlenmeyer-Kolben) wird dann nach Zugabe des Indikators (Stärkelösung) titrimetrisch die bei der Oxydation des Kaliumjodids zu Jod in Freiheit gesetzte J_2-Menge zügig mit der $Na_2S_2O_3$-Lösung von bekanntem Titer — ihr Gehalt bei meinen Messungen: 0,053 mg O_2/ml — ermittelt und auf O_2 umgerechnet. Bei meinen Untersuchungen über die Atemgröße der Heleiden-Puppen hatte sich als Nachteil herausgestellt, daß es sich bei der Entnahme der Untersuchungsprobe oft nicht vermeiden ließ, daß einige der winzigen Insektenpuppen mit eingesogen wurden. Wenn auch diese Gefahr bei den viel größeren Zygopteren-Nymphen nicht gegeben war, so ist es doch möglich, daß der durch Respiration des Versuchstierchens bedingte O_2-Schwund sich nicht schnell genug und gleichmäßig in dem Bestimmungsgefäß allseitig ausbreitet bzw. durch Diffusion verteilt. In diesem Falle können die von der mit der Pipette entnommenen H_2O-Menge ermittelten und auf den gesamten Inhalt des Untersuchungsgefäßes umgerechneten Werte beträchtlich von den tatsächlichen Verhältnissen abweichen. Um diese Fehlerquelle auszuschalten, muß jeweils in dem gesamten Inhalt des Atmungsgefäßes der O_2-Schwund bestimmt werden.

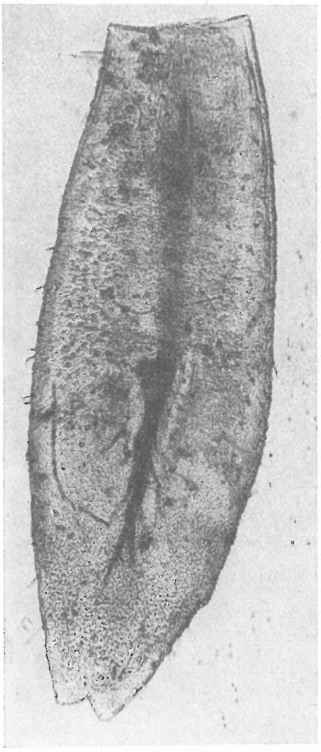


Fig. 3. *Ischnura elegans.* Regenerierendes Kaudalblatt in starker Vergrößerung (L. ca 2 mm)

Ich habe nun bei meinen unzähligen Messungen Polyäthylen-Röhrchen als Atmungsgefäße benutzt, wie sie gegenwärtig in Industrie und Technik zum Aufheben und Versand von pulverigen Drogen und Materialien viel ver-

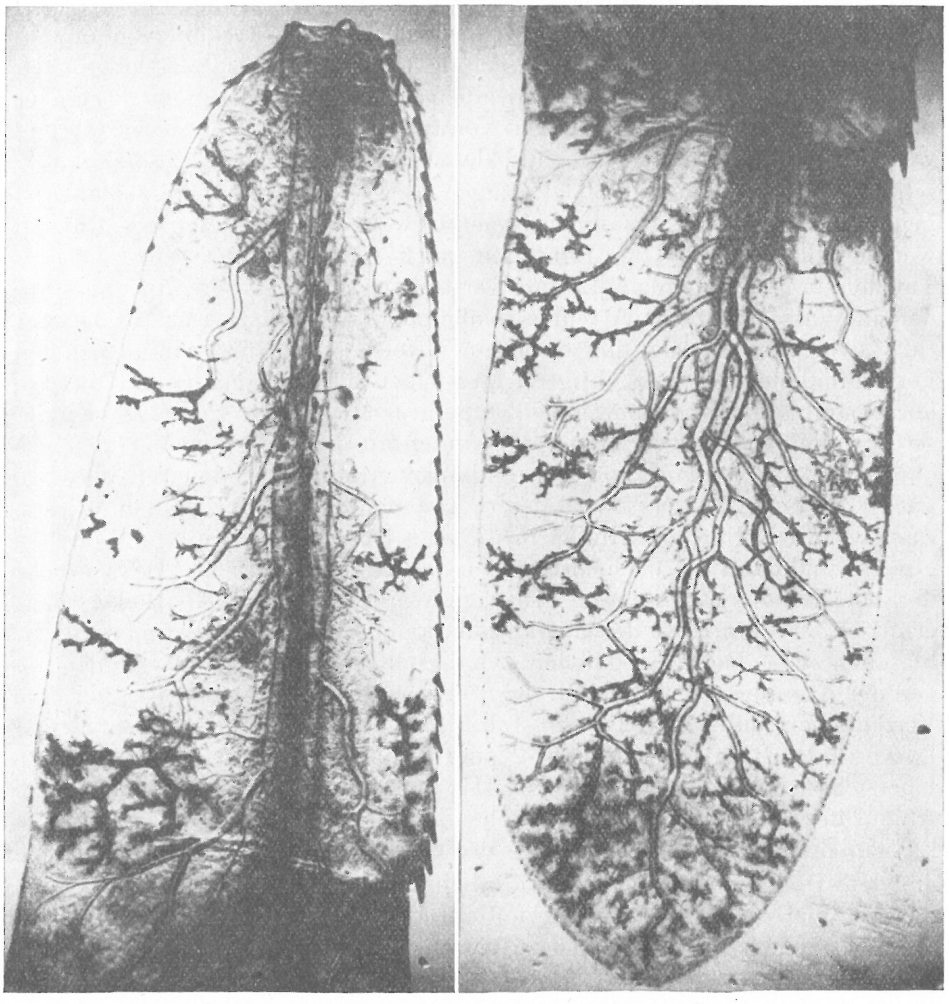
DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

wandt werden. In diesen transparenten Behältern läßt sich das Verhalten der Versuchstierchen genau wie in Glasgefäßen beobachten. Bei den benutzten Röhrchen schwankte das H_2O-Quantum zwischen 71,1—71,8 g. Da der gesamte Inhalt jeweilig für die Titration mit der $Na_2S_2O_3$-Lösung verwandt wurde, konnte auf das Auswiegen der Röhrchen verzichtet werden. Zum Verschluß der Röhrchen werden sowohl Eindrückdeckel aus dem gleichen Material („Lupulinstopfen") als auch flache Korken vertrieben. Ich bediente mich der ersteren. In denselben ließ ich mir von einem Techniker mit einem Spezialbohrer Öffnungen von ca. 15 mm Durchmesser anfertigen, welche sich durch entsprechend kleinere Eindrückdeckel mühelos verschließen ließen. Durch die Öffnungen bzw. Löcher konnten leicht und bequem Gazezylinder aus einem feinen Gewebe — ihre Länge übertraf um wenige Millimeter die der Röhrchen, auch waren sie durch wiederholtes Tauchen in eine Zaponlack-Lösung versteift worden — in die mit abgestandenem Wasser gefüllten Atmungsgefäße gesenkt werden. Das Wasser war tags zuvor der Wasserleitung entnommen worden und wurde einige Stunden vor Aufnahme der beabsichtigten Messungen auf die an diesem Tage am leichtesten konstant zu haltende Temperatur eingestellt. Die Gazezylinder selbst befanden sich vor ihrer Beschickung mit dem oder den Versuchstierchen zwecks Benetzung und Vermeidung von adhärierenden Luftbläschen auch schon eine kürzere oder längere Zeitspanne in dem gleichen Wasser. Zuerst wurden die Gazezylinder in die zum Überlaufen gefüllten Röhrchen gesenkt und dann die Versuchstierchen in dieselben gebracht. Das Gewicht der betreffenden Zygopteren-Nymphen wurde auf einer Apothekerwaage ermittelt. Waren trotz dieser Manipulationen an den Gazezylindern Luftbläschen zu beobachten, so ließen sich dieselben durch sanfte Erschütterungen der Atmungsgefäße — z. B. ihr Stoßen gegen die Unterlage — vor dem Verschließen mühelos entfernen. Ich führte die Messungen meist mit einer Larve, mitunter gleichzeitig mit 2 oder 3 durch. In den unten folgenden Übersichten (Spalte 4 der Tabelle III) ist dies jeweils angegeben. Nach Ablauf der für den Versuch vorgesehenen Zeit wurde nach Entfernung des kleinen Eindrückdeckels vorsichtig der Gazezylinder mit dem Tiermaterial aus dem Röhrchen gezogen. Gewöhnlich kam die Nymphe nach Resektion der Analblätter — dieselben wurden auf einem vertieften Objektträger für die noch anzugebenden Zwecke aufbewahrt — in ein schon für eine erneute Messung vorbereitetes Röhrchen, so daß sich in den meisten Fällen nur eine Verzögerung von wenigen Sekunden ergab.

Weiter oben ist schon angegeben, daß das von den Polyäthylenröhrchen eingeschlossene H_2O-Quantum zwischen 71—72 g differierte. Da dieses Quantum den von Ohle vorgeschlagenen Pipetteninhalt (30 ml) mehr als das Doppelte übertrifft, wurden die von ihm in Vorschlag gebrachten Mengen der Fällungsreagentien ebenfalls verdoppelt. Mittels stets getrennt gehaltener 1 ccm-Meßpipetten wurden in das auf dem Tisch stehende Atmungsröhrchen 1,0 ml des Manganreagenzes und sodann 1,0 ml des Laugen-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

reagenzes derart zugesetzt, daß hierbei die Pipettenspitze fast den Boden des Röhrchens berührte. Mit dem Daumen wurde dann die Öffnung in dem Eindrückdeckel fest zugehalten und durch tüchtiges Schwenken eine Verteilung der Fällungsreagentien in dem eingeschlossenen H_2O-Quantum



a *b*

Fig. 4. *Erythromma naias*. a) obere und b) untere Hälfte der Kaudallamelle (L. des ganzen Blattes ca. 8,5 mm)

herbeigeführt. Die bei diesen Manipulationen aus dem Meßgefäß verdrängte Flüssigkeitsmenge ließ sich zwar im Laufe der langen Untersuchungsserien genau ermitteln. Da sie aber zum größten Teil schon durch den bei der Herausnahme des Gazezylinders entstehenden Schwund (ca. 1 ml) kompen-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

siert wurde, konnte in Anbetracht der vorgelegten großen H_2O-Menge von ihrer Berücksichtigung Abstand genommen werden. Dagegen wurde die infolge der mittels einer Pipette in das Untersuchungsgefäß gebrachten 6 ml NaHSO4-Lösung zur Verdrängung gelangende Flüssigkeitsmenge auf einem Uhrgläschen gesammelt und in das Titrationsgefäß gegeben. In letzteres wurde auch nach Auflösung des Niederschlages und vorsichtiger Abnahme des Eindrückdeckels der gesamte Inhalt des Meßgefäßes entleert. Die mit der $Na_2S_2O_3$-Lösung (0,053 mg O_2/ml) ermittelte Jodmenge wurde dann zunächst auf mg O_2 und schließlich auf cmm (Kubikmillimeter) Sauerstoff umgerechnet.

Während der laufenden Atmungsmessungen muß natürlich für eine Temperaturkonstanz des in den Versuchsgefäßen befindlichen Wassers gesorgt werden. Auch ist es erforderlich, von dem für die Messungen benutzten Wasser laufend in Leerkontrollen den O_2-Gehalt zu bestimmen. Zwecks Schaffung der gleichen äußeren Bedingungen wurden bei mir auch in die nicht mit Tiermaterial beschickten Polyäthylen-Röhrchen die Gazezylinder gesenkt. Zwischendurch ergab sich reichlich Zeit, um die von den Nymphen abgenommenen Kaudallamellen in Polyvinyllactophenol (vgl. Hirschmann & Woelke, 1960) für die später erst vorzunehmenden Ausmessungen einzubetten. In das genannte Konservierungsmittel konnten die Analblätter direkt aus dem Wasser gebracht werden. Polyvinyllactophenol ist geradezu ein Universalmittel, um alle möglichen Materialien innerhalb kürzester Zeit zu Dauerpräparaten zu verarbeiten. Die in den Abb. 1—9 wiedergegebenen photographischen Aufnahmen der Analblätter sind z. B. von dem während der laufenden Untersuchungen in Polyvinyllactophenol eingebetteten Material angefertigt worden. Erwähnt sei in diesem Zusammenhang, daß das Einschlußmittel auf die eingebetteten Objekte aufhellend wirkt.

Für die Ermittlung der Körperoberfläche der analblattlosen Zygopteren-Larven kann, da ihre Körper im großen und ganzen zylindrisch geformt sind, die Formel $O = 2\,\pi\,r\,(h + r)$ benutzt werden. Durch die Körperlänge ist h gegeben, während sich r als arithmetisches Mittel aus dem am Kopf, Thorax und Abdomen (evtl. von dessen Anfang und Ende) festgestellten Durchmesser leicht finden läßt. Dabei bleiben natürlich die Oberflächen der Kopfanhängsel und -unebenheiten, dann die der Beine und der Flügelscheiden unberücksichtigt. Auf Grund dieser kleinen Unrichtigkeiten sind z. B. die in der Rubrik 3a der Übersicht II für die Körperoberfläche angegebenen Werte keineswegs zu groß zu betrachten. Für die Ausmessung der Kaudallamellen wurde ein von der Fa. Ernst Leitz-Wetzlar bezogenes Netzmikrometer benutzt.

Was schließlich noch das Untersuchungsmaterial selbst betrifft, so beschaffte ich es mir zum größten Teil aus dem Hevebecken der Möhnetalsperre. Wenn es aber mir vergönnt war, außer den dort vorkommenden Zygopteren-Nymphen noch die Jugendstadien von anderen Schlankjungfer-Arten für diese Untersuchungen heranzuziehen, so verdanke ich dies der Unterstützung von zwei hilfsbereiten Herren. Herr Alois Bilek,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

Tabelle 1. Oberfläche der Analblätter von verschiedenen Zygopteren-Larven in mm²

Laufende Nr.	Libellenart nebst Herkunft	Bezeichnung der ausgemessenen Individuen	Oberfläche der Analblätter in Quadratmillimeter a) einseitig		b) beiderseits	im Mittel	Bemerkungen
1	*Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) Möhnetalsperre 4. 5. 1961	a	7,55 8,71 6,77	23,03	46,61	47,61	
		b	7,26 9,48 7,84	24,58	49,16		
2	*Ischnura elegans* (Vanderl.) Möhnetalsperre 25. 5. 61	a	8,61 10,26 8,61	27,48	54,96	60,37	
		b	11,42 12,97 11,91	36,30	72,60		
		c	8,32 9,87 8,09	26,28	53,56		
		d	8,62 1,65 1,55	11,82	23,64		das linke Analblatt normal, die beid. and. regeneriert
		e	1,26 1,41 1,26	3,93	7,86		alle 3 Blätter regeneriert
3	*Erythromma naias* (Hansemann) Möhnetalsperre 25. 6. 61	a	14,33 16,84 14,30	45,47	90,94	88,47	
		b	15,58 18,68 12,49	46,75	93,50		
		c	12,49 16,55 13,65	42,69	85,38		
		d	11,71 15,49 14,62	41,82	83,64		
		e	3,78 12,97 4,90	21,65	43,30		nur das mediane Blatt normal, die 2 and. regeneriert
4	*Enallagma cyathigerum* (Charp.) München 9. 6. 61	a	9,38 10,74 9,09	29,21	58,42	55,96	

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

Tabelle 1. (Fortsetzung)

Laufende Nr.	Libellenart nebst Herkunft	Bezeichnung der ausgemessenen Individuen	Oberfläche der Analblätter in Quadratmillimeter a) einseitig		b) beiderseits	im Mittel	Bemerkungen
		b	8,03 8,61 8,13	24,77	49,54		
		c	9,09 11,80 9,09	29,98	59,96	55,96	
		d	9,19 10,55 8,22	27,96	55,92		
5	*Lestes sponsa* (Hansem.) Möhnetalsperre 9. 7. 1961	a	15,97 17,91 15,39	49,27	98,66		
		b	16,36 16,75 11,71	44,82	89,64	94,97	
		c	15,79 16,94 15,58	48,31	96,62		
6	*Lestes virens* (Charp.) Fürth 15. 7. 1961	a	12,10 14,62 11,33	38,05	76,10		
		b	11,52 12,39 11,91	35,82	71,64	71,64	
		c	11,90 10,36 11,33	33,59	67,18		
		d	2,80 3,29 2,80	8,89	17,78		alle 3 Blätter regeneriert
7	*Sympecma fusca* (Vanderl.) Fürth, 15. 7. 1961	a	20,66 25,26 21,10	67,02	134,04		

Zoologische Sammlung des Bayrischen Staates in München, und Herr Apotheker Friederich Habermeier in Fürth ließen mir im Laufe des Sommers 1961 mehrmals lebendes Material von Zygopteren-Larven zugehen. In Übersicht III ist dasselbe durch die Angaben, ‚München' bzw. ‚Fürth' jeweils kenntlich gemacht. Herr Professor Dr. Ohle, Hydrobiologische Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft in Plön, nahm die Titerstellung der $Na_2S_2O_3$-Lösung vor. Schließlich hat die in den Fig. 1—9 wiedergegebenen Aufnahmen von den Kaudallamellen Herr Fabrikant Otto Woelke in Hagen angefertigt. Ich darf allen vier, insbesondere aber den Herren Bilek und Woelke an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

Tabelle 2. Oberfläche des Körpers der Zygopteren-Larven im Vergleich zu der Oberfläche ihrer Tracheenkiemen

Laufende Nr.	Libellen-Art und Bezeichnung der Versuchstiere (evtl. Herkunft)	Oberfläche in Quadratmillimeter			von der gesamten respiratorischen Fläche entfallen in % auf		Bemerkungen
		a) Körper	b) Analblätter	c) insgesamt	a) Körper	b) Analblätter	
1	*Pyrrhosoma nymphula* (SULZER)	155,43	47,61	203,04	76,93	23,1	
2	*Ischnura elegans* (VANDERL.)	161,77	60,37	222,14	72,82	27,17	
	d	161,77	23,64	185,41	87,24	12,75	1 Analblatt normal, die beiden and. regeneriert
	e	161,77	7,86	169,63	95,36	4,63	alle 3 Analblätter regeneriert
3	*Erythromma naias* (HANSEMANN)	221,37	88,47	309,84	71,44	28,55	
	e	221,37	43,30	264,67	83,64	16,36	1 normales Analblatt, die beiden anderen regeneriert
4	a) *Enallagma cyathigerum* (CHARP.) von München	139,35	58,42	197,77	70,46	29,53	
	b) *E. cyathigerum* (CHARP.) aus der Möhnetalsperre	123,86	55,94	179,80	68,88	31,11	
5	*Lestes sponsa* (HANSEM.) aus der Möhnetalsperre	182,51	94,97	277,48	65,77	34,22	
	Lestes virens (CHARP.) (Material aus Fürth)	224,34	71,64	295,98	75,79	24,20	
	d	224,34	17,78	242,12	92,65	7,34	
7	*Agrion puella* (L.)	152,53	54,96	207,49	73,51	26,48	

Hier seien nun in Form einer Übersicht (Tabelle 1) zunächst die auf Grund der Messungen gefundenen Oberflächen der Analblätter von verschiedenen Zygopteren-Nymphen zusammengestellt, während in Übersicht II dann die rechnerisch von den Oberflächen der Körper ermittelten Werte zu denen der Kaudallamellen in Beziehung gesetzt werden sollen. Wenn hierbei von der Zusammenfassung dieser Ergebnisse zu einer Übersicht Abstand genommen werden mußte, so geschah dies hauptsächlich deswegen,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

da das Untersuchungsmaterial in den Tabellen 1 und 2 sich teilweise nicht deckt. Im Hinblick auf die auch bei unseren Libellen-Larven gegebene und sicherlich nicht unerhebliche Modifikationsbreite sind die in Tabelle 2 in den Spalten 3a—c mitgeteilten Zahl stets an demselben Individuum ermittelt worden. Schließlich erscheint die Zusammenfassung und Mitteilung der bei den Messungen der Atmungsintensität der Odonaten-Nymphen gefundenen Werte in einer gesonderten Übersicht (Tabelle 3) ohne weiteres gerechtfertigt.

Von den drei Analblättern pflegt im allgemeinen das mediane die beiden lateralen an Dimensionen zu übertreffen. Wenn wir uns die Spalte 4a + b in Tabelle 1 ansehen, so müssen zunächst einmal für einen Vergleich der für die Ausmessung herangezogenen Tiere folgende Individuen ausgeschaltet werden: bei *Ischnura elegans* (Vanderl.) d & e, *Erythromma naias* (Hansemann) e und *Lestes virens* (Charp.) d. Bei diesem Tiermaterial waren einzelne oder alle Kaudallamellen in Regeneration begriffen. Bei einem Vergleich der Versuchstiere der einzelnen Zygopteren-Arten hinsichtlich der Größe ihrer Analblätter miteinander zeigen sich bei den betreffenden Individuen, von *Ischnura elegans* abgesehen, keine zu großen Unterschiede. Nähere Angaben über die Modifikationsbreite der Schwanzblätter können natürlich nur bei einem umfangreicheren Material gemacht werden. Über besonders großflächige Kaudallamellen verfügen die Larven von *Sympecma fusca* (Vanderl.), was auch aus der Fig. 7d bei Ris (1921, p. 12) hervorgeht. Leider befand sich unter dem Fürther Material nur ein Exemplar dieser Art, welches zudem während des Transportes verendet war. In der Tabelle 2 sind nun von der gesamten respiratorischen Fläche genaue Angaben über ihre auf den Körper einerseits und die Analblätter andererseits entfallenen prozentualen Anteile gemacht worden. Auch hierbei muß natürlich bei Vergleichszwecken von den Versuchstieren mit in der Zahl und Ausbildung unvollständigen Schwanzblattsätzen (also den in Regeneration begriffenen) Abstand genommen werden.

Von *Lestes sponsa* abgesehen, bewegen sich die auf die Pseudobranchien entfallenen Anteile (Spalte 4b) im großen und ganzen zwischen 20 bis 30 Prozent und umgekehrt die auf den Körper kommenden Werte zwischen 80—70%.

In der Tabelle 3 ist nun so viel statistisches und experimentell gefundenes Tatsachenmaterial zusammengefaßt, daß es erst durch eine eingehende Diskussion an Einsichtigkeit und Beweiskraft gewinnt.

In Spalte 5 findet sich der von den Versuchstieren in der angegebenen Zeitspanne (60′) aufgenommene O_2 in mg aufgeführt. Die Atmungsgröße von *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) ist von zwei sich in dem Atmungsröhrchen befindenen Nymphen ermittelt worden, während sich die Messungen bei *Ischnura elegans*, *Erythromma naias*, *Enallagma cyathigerum* (Charp.), *Agrion puella* (L.) auf 1—3 Individuen erstreckten. In den Rubriken 6—9 finden sich die mg O_2 in Kubikmillimeter und zwar pro Larve/

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

Tabelle 3. Atmungsintensität der zu den Untersuchungen herangezogenen Odonaten-Nymphen

a) Zygopteren-Larven

Laufende Nr. nebst Bezeichnung der Mess.	Libellen-Art Herkunft evtl. Angaben über Unvollständigkeit der Analblätter	Wassertemperatur in °C	Atemgröße: Zahl d. Larven pro Bestimm./ihr Gewicht in mg	Atemgröße: der von ihnen verbrauchte O_2 in mg/Zeit in Min.	der von den Nymphen verbrauchte Sauerstoff in Beziehung zu Gewicht und Zeit: a) mit Analblättern α) pro Larve in cmm/ihr Gewicht in mg/Zeit i. Min.	a) mit Analblättern β) pro 1000 mg Larvenmasse bzw. cmm/g/t in Min.	b) nach ihrer Entfernung α) pro Larve in cmm/Gewicht in mg/Zeit in Min.	b) nach ihrer Entfernung β) pro 1000 mg Larvenmasse bzw. cmm/g/t in Min.	Die Abnahme der Atmungsintensität nach Entfernung der Kaudallamellen (bei *Lestes virens* die Atmungssteigerung) in %	im Mittel	Der demnach auf die Körperoberfläche (inkl. Extremitäten und Imaginalscheiden) entfallende Anteil in %	im Mittel
1	*Pyrrhosoma nymphula* (SULZER)	15	2/170	0,058 90°	13,6/85/60	160/g/60 = 80/g/30	11,1/85/60	130/g/60	—18,75		81,25	
2 a	*Ischnura elegans* (VANDERL.)	16	1/50,3	0,021 60°	14,8/50,3/60	293,8/g/60 146,9/g/30	3,7/50,3/60	73,7/g/60	—74,91		25,09	
b	*Ischnura elegans*		3/180	0,074 60°	17,3/60/60	288,5/g/60 = 144,3/g/30	12,2/60/60	204/g/60	—29,28	51,39	70,72	48,6
c	*Ischnura elegans*	20	2/100	0,042 60°	14,8/50/60 =	296,8/g/60 = 148,4/g/30	7,4/50/60	148,4/g/60 = 74,2/g/30	—50		50	
3 a	*Erythromma naias* (HANSEMANN)	16	1/90	0,026 60°	18,6/90/60	206,1/g/60 = 103,05/g/30	5,6/90/60	61,8/8/60 = 30,9/g/30	—70		30	
b	,, ,, ,,	16	3/240	0,068 60°	16,0/80/60	199,3/g/60 = 99,7/g/30	3,7/80/60	46,5/g/60	—76,6		23,4	
c	,, ,, ,,	20	1/76,6	0,023 60°	16,7/76,6/60	217,9/g/60 108,9/g/30	6,0/76,6/60	78,2/g/60 = 39,1/g/30	—64,2	71,38	35,8	28,63
d	,, ,, ,,	20	2/160		22,1/80/60	278,4/g/60 = 139,2/g/30	3,7/80/60	46,4/g/60 = 23,2/g/30	—83,34		16,66	
e	,, ,, ,,	20	3/230	0,068 60°	16,0/76,6/60	208,3/g/60 = 104,2/g/30	5,9/76,6/60	77,5/g/60 = 38,8/g/30	—62,77		37,23	
4 a	*Enallagma cyathigerum* (CHARP.)	20	1/80	0,048 60°	33,4/80/60	417,4/g/60 = 208,7/g/30	22,2/80/60	278,3/g/60	—33,32		66,68	
b	,, ,, ,,	20	2/160	0,095 60°	33,4/80/60	417,4/g/60 = 208,7/g/30	21,7/80/60	272/g/60	—34,8	46,35	65,2	53,64
c	,, ,, ,,	20	2/80	0,032 60°	11,1/40/60	278,4/g/60 = 139,2/g/30	5,9/40/60	146,4/g/60	—47,4		52,6	
d	,, ,, ,,	20	1/45	0,027 60°	18,6/45/60	413,3/g/60 = 206,6/g/30	5,6/45/6	124,4/g/60	—69,9		30,1	

5 a	*Agrion puella* (L.), Möhnesee 17. 6. 61	20	1/50	0,016 60°	11,1/50/60	222,6/g/60 = 111,3/g/30	9,3/50/60	185,5/g/60	—16,7		83,3	
b	,, ,, ,,	20	2/100	0,035 60°	12,2/50/60	244,9/g/60 = 122,4/g/30	4,8/50/60	96,5/g/60	—60,59	36,86	39,41	63,14
c	,, ,, ,, München	20	1/55	0,024 60°	16,7/55/60	303,5/g/60 = 151,8/g/30	11,1/55/60	202,5/g/60	—33,29		66,71	
									—50,26		49,74	
6 a	*Lestes sponsa* (HANSEM.)	19	1/75	0,04 60°	29,7/75/60	395,7/g/60 = 197,9/g/30	14,8/75/60	197,8/g/60		60,83	28,6	39,17
b	,, ,, ,,	19	1/63	0,037 60°	26/63/60	412,2/g/60 = 206/g/30	7,4/63/60	117,5/g/60	—71,4			
						285,4/g/60	29,7/65/60					
7 a	*Lestes virens* (CHARP.)	20	1/65	0,270 60°	18,6/65/60			456,6/g/60	+59,98			
b	,, ,, ,, mit 2 Analblättern	20	1/65	0,012 60°	14,8/65/	228,3/g/60 = 114,2/g/30	48,2/65/60	742/g/60 = 371/g/30	+225	217,19		
c	*L. virens* (CHARP.) mit 1 Analblatt	20	1/70	0,016 60°	11,1/70/60	159/g/60 = 79,5/g/30	51,9/g/60	742/g/60 = 371/g/30	+366,6			

Wiederholung der Atemmessungen der Nymphen a und b ohne Analblätter von *Lestes sponsa* (HANSEM.) nach 14 und von *Lestes virens* (CHARP.) nach 8 Tagen

6 a	*L. sponsa* (HANSEM.)	20		0,029 60°			20,4/70/60	291,5/g/60				
b	,, ,, ,,	20		0,019 60°			13,0/70/60	185,5/g/60				
7 a	*Lestes virens* (CHARP.)	20	1/68	0,024 60°			16,7/68/60	245,5/g/60				
b	,, ,, ,,	20	1/70	0,042 60°			29,7/70/60	424,0/g/60				

b) Atemleistungen von einigen Anisopteren-Nymphen

1	*Aeschna cyanea* MÜLL., letzt. Stad. 26. 5. 61	20	1/575	0,101 60°	70,5/575/60	122,6/g/60						
2	*Ae. grandis* L. ausgew. L. 15. 6. 61	20	1/1050	0,239 60°	167/1050/60	159/g/60						
3	*Ae. grandis* fast ausgereifte L. 9. 7. 61	20	1/1020	0,175 60°	122,4/1020/60	120/g/60						

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

angegeb. Zeit (Spalte 6, 8) und auf 1000 mg bzw. 1 g Libellenlarven-Masse (Sp. 7, 9) umgerechnet, um die von mir ermittelten Zahlen mit denen von HARNISCH (1958a) aufgeführten vergleichen zu können. Die Werte in den Reihen 6 und 7 sind vor und die in 8 und 9 nach der Entfernung der Analblätter ermittelt worden.

Da sich die Atmungsintensität thermisch empfindlich beeinflussen läßt, richtete ich auf die Konstanzhaltung der Versuchstemperatur (Spalte 3) mein besonderes Augenmerk. Um den Tieren eine ausreichende Zeitspanne

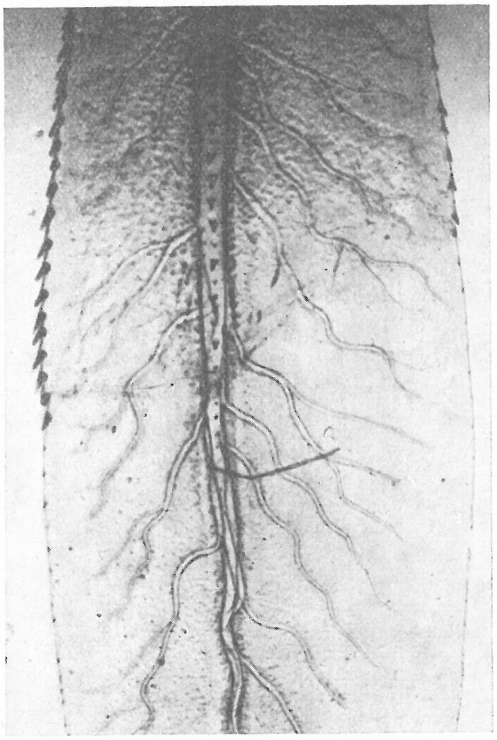


Fig. 5. *Enallagma cyathigerum.*
Kaudalblatt ohne Spitze (L. ca. 7 mm)

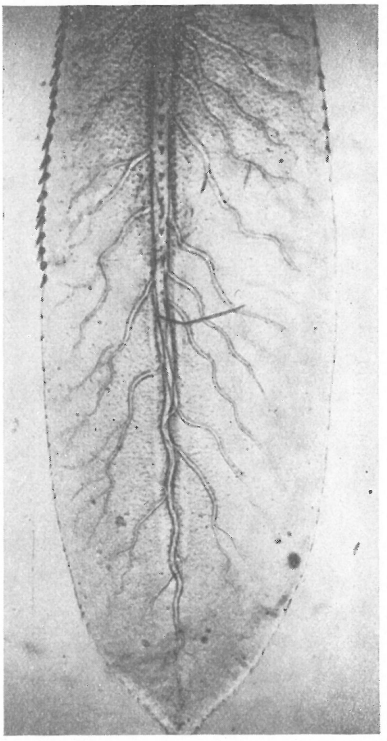


Fig. 6. *Enallagma cyathigerum.*
Schwanzblatt ohne die basale Region (L. ca. 7 mm)

für die Einstellung resp. Adaptation auf den betreffenden Wärmegrad zu geben, wurden sie vor Aufnahme der Arbeiten wenigstens eine Stunde in Wasser aufbewahrt, welches die Versuchstemperatur aufwies. Schließlich können auch Bewegungen eine Erhöhung des O_2-Verbrauches zur Folge haben. Die in die Gazezylinder gesetzten Versuchstiere krochen teils an der Gazewand langsam hin und her oder verharrten still an irgendeiner Stelle. Ein Spreizen der Imaginalscheiden oder gar ein Bewegen bzw. ein Schlagen des Hinterleibes — selbst bei den Individuen mit resezierten Kaudallamellen

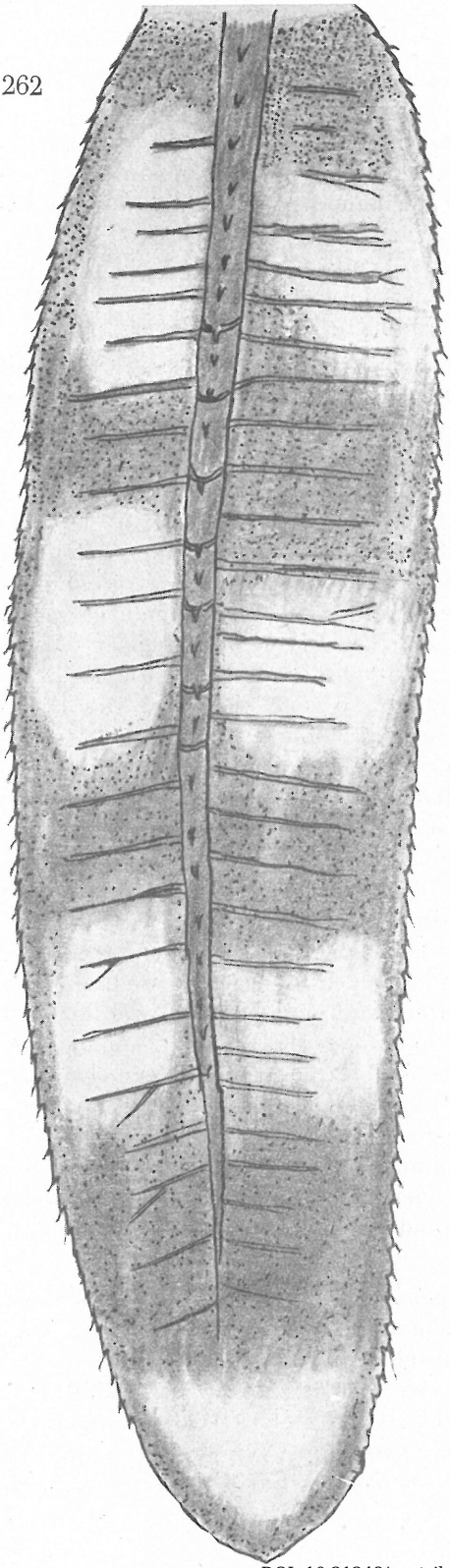
DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

— habe ich an den mittels der Gazezylinder in die Atmungs-Gefäße gebrachten Nymphen nicht wahrgenommen. Diese Symptome pflegen ein sicheres Anzeichen dafür zu sein, daß der Sauerstoffpartialdruck empfindlich abgenommen hat resp. die Versorgung der respiratorischen Flächen mit O_2-haltigem Wasser ungenügend ist. Zudem befanden sich die Tiere bei den Messungen in abgestandenem Leitungswasser, welches mehr oder weniger stark mit Luft und damit auch mit O_2 angereichert war.

Schon bei einem kürzeren Aufbewahren des Leitungswassers in Gefäßen entweicht demselben überschüssige Luft, welche zunächst in Form von vielen kleinen Bläschen an den Wandungen sich absetzt. Auf Grund der wiederholt während der laufenden Messungen vorgenommenen O_2-Bestimmungen im Leerversuch und bei einem Vergleich der gefundenen Werte mit den von Ohle (1953a, p. 23) in der Sättigungstabelle des H_2O mit O_2 aufgeführten Zahlen wurde ich ständig darüber auf dem laufenden gehalten, ob die Versuchstiere Atemnot litten. Auch wurden die Bestimmungen, wie der Rubrik 3 zu entnehmen ist, ja bei keinen hohen Temperaturgraden ausgeführt. Wenn wir uns bei *Ischnura elegans* die mitgeteilten Werte (Spalte 7) des aufgenommenen O_2 in cmm/g/60′ resp. 30′, die an 1—3 Versuchstieren gewonnen wurden, ansehen, so zeigt sich trotz des Differierens der Temperatur des Wassers um 4° C eine weitgehende Übereinstimmung. Offenbar wird bei den Zygopteren-Larven die Atmungsintensität erst bei größeren Temperaturdifferenzen angehoben. Dieselbe Wahrnehmung läßt sich auch bei den Versuchen a—e von *Erythromma naias*, *Lestes sponsa* (6a, 6b) und zum Teil bei *Agrion puella* (5a, 5b) und *Lestes virens* (7a, 7b) machen. Sehr deutlich offenbart sich gerade bei *Enallagma cyathigerum*, daß zwischen den Individuen ein und derselben Spezies hinsichtlich der Atmungsintensität beträchtliche Unterschiede existieren können. Da bei den vorgenommenen Messungen die äußeren Bedingungen im großen und ganzen die gleichen waren, muß angenommen werden, daß die Ursachen für die individuellen Schwankungen der Atemgröße endogenen Ursprungs sind. Auch die von Harnisch (l. c.) von seinen Versuchstieren angegebenen Zahlen fluktuieren nicht unerheblich. Auf Grund dieser Tatsache muß allgemein vor Verallgemeinerungen gewarnt werden, welche sich auf ein wenig umfangreiches Untersuchungsmaterial stützen. Durch diese individuell auftretenden Unterschiede der Atmungsintensität können die bei bestimmten Versuchsserien existierenden Unterschiede völlig verwischt werden.

Wenn wir nun die Atmungsleistungen der Nymphen bei den einzelnen Zygopteren-Arten miteinander vergleichen, so sind da zwischen den Vertretern der verschiedenen Spezies deutlich Unterschiede ausgebildet. Die niedrige Atemgröße bei den Larven von *Pyrrhosma nymphula* fällt auf. Sie kann unmöglich durch die um einen Grad tiefere Wassertemperatur gegenüber den Messungen bei anderen Zygopteren-Nymphen verständlich gemacht werden. Sicherlich ist bei den *Pyrrhosoma*-Larven — sie bewohnen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270



den mit organischen Sedimenten und abgestorbenem Pflanzenmaterial bedeckten Gewässergrund, wo infolge dieser oxydablen Substanzen in dem Biotop der niedrigste Sauerstoffpartialdruck herrscht — das O_2-Bedürfnis geringer als bei den meist die submerse Vegetation besiedelnden Schlankjungfer-Nymphen. Direkt auffällig muß der Befund bezeichnet werden, daß im Vergleich zu den ziemlich robusten Jugendstadien von *Erythromma naias* (laufende Nr. 3a—e) die merklich kleineren Nymphen von *Enallagma cyathigerum* 4a, b und d weit höhere Atemleistungen aufweisen. Gegen eine voreilige Generalisierung kann aber der Einwand geltend gemacht werden, daß dies bei dem Versuchstier 4c nicht zutrifft. Die hohen Atemleistungen der *Enallagma*-Larven weisen nur noch die *Lestes sponsa*-Nymphen (Versuch 6a, 6b) auf. Bedenkt man jedoch, daß nach Übersicht II die gesamte Körperoberfläche bei *L. sponsa*-Larven (277,48 mm²) die der *Enallagma*-Nymphen (197,77 mm²) um 71,2% übertrifft, so ändert sich das Bild zugunsten der letzteren.

Bei den zu verschiedenen Zeiten im Hevebecken der Möhnetalsperre vorgenommenen Fängen der Zygopteren-Larven gingen einige Male auch erwachsene Anisopteren-Nymphen der Arten *Aeschna cyanea* (Müller) und *Ae. grandis* (L.) in das Netz. Ich nahm sie mit in mein Arbeitszimmer und habe für Vergleichszwecke von Ihnen unter den gleichen äußeren Gegebenheiten

Fig. 7. Analblatt von *Lestes sponsa* (del.) (L ca. 9—10 mm)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

dann den O_2-Verbrauch ermittelt. Die Larven krochen in ihrem zeitweiligen engen Gefängnis ein wenig umher. Von der Fortbewegung mittels des aus dem Enddarm gepreßten Wassers konnte kein Gebrauch gemacht werden. Sehen wir uns in Reihe 5 die aufgenommenen mg O_2-Mengen an, so fällt deren Größe auf. Bei der Umrechnung resp. Ermittlung der Quotienten cmm O_2 : g : Zeit (60′) zeigt sich jedoch ganz eindeutig, daß die Atemgrößen der sich nicht auffallend bewegenden *Aeschniden*-Larven von sämtlichen

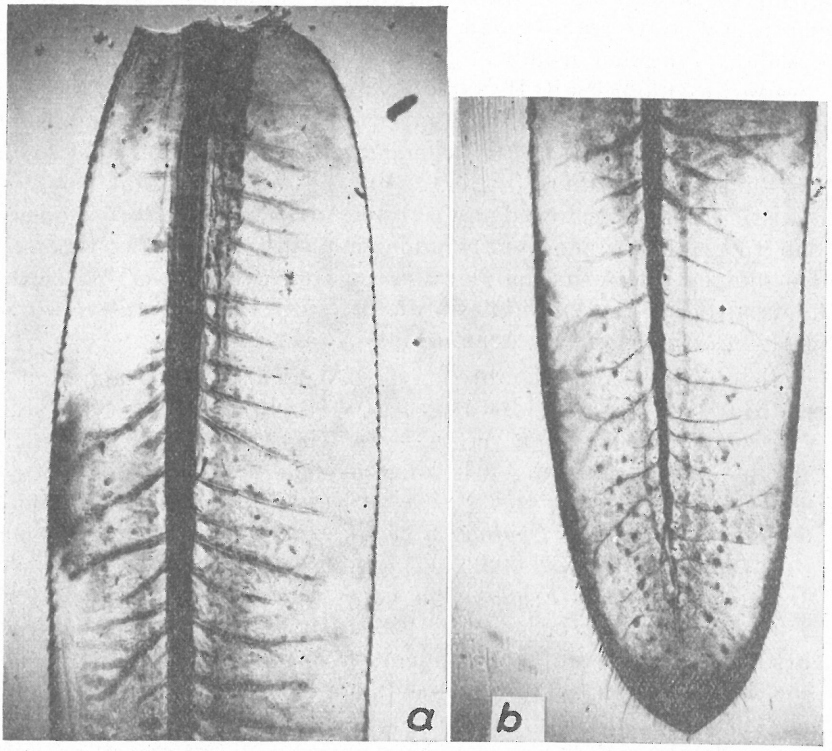


Fig. 8. Kaudallamelle von *Lestes sponsa*.
a) ohne das distale Ende und b) die apikale Region (die in Fig. 7 deutliche Querbandzeichnung ist infolge Aufhellung durch das Einschlußmittel verblaßt). (L. des ganzen Blattes ca. 9—10 mm)

Zygopteren-Nymphen nicht bloß erreicht, sondern sogar mehr oder weniger beträchtlich übertroffen werden. Es sei hier nicht unerwähnt, daß ich bei den laufenden Messungen darauf achtete, ob bei den Versuchstieren eine Exkretion erfolgte. Diese hätte sicherlich infolge Anreicherung des Wassers der Atemröhrchen mit organischen Stoffen bei dem zur O_2-Bestimmung angewandten chemischen Verfahren höhere Werte zeitigen müssen.

Wenn wir uns nun nochmals die in Spalte 7 aufgeführten und auf cmm/g/60′ bzw. 30′ umgerechneten Atemgrößen ansehen, so bewegen sich die

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

bei *A. puella* nach dem WINKLERschen Verfahren eruierten Werte zwischen 111,3—151,8 cmm/g/30′. Sie stimmen mit den von HARNISCH (1958a, p. 304) von seinen unbehandelten *Agrion*-Larven mitgeteilten mittleren Zahlen des aufgenommenen O_2 — er hat sie als arithmetisches Mittel jeweils aus 4 Messungen mit der Warburg-Apparatur gewonnen — teils überein oder weichen teilweise nicht unerheblich ab.

Es ist bereits schon darauf aufmerksam gemacht worden, daß ich die respirationsphysiologische Bedeutung der Analblätter dadurch unter Beweis zu stellen versuchte, daß sich an eine normale Messung bei den betreffenden Nymphen unmittelbar nach Resektion der Kaudallamellen eine zweite anschloß. Seit HARNISCH wissen wir, daß die Außerbetriebsetzung bzw. Wegnahme der Analblätter ein Ansteigen der Atmungsintensität nach sich ziehen kann. Nach meinen Messungen ist es aber evident, daß bis zum Eintritt dieses Effektes ein gewisser Zeitraum verstreicht. Auch existieren da zwischen den Vertretern der einzelnen Arten einerseits und den Individuen einer Spezies andererseits Unterschiede. Bei meinen Untersuchungen zeigte sich bei den Larven von *Lestes virens* (Material von Fürth) unmittelbar im Anschluß an die Schwanzblattamputation ein ganz beträchtliches Ansteigen der Atmungsintensität.

Bei allen übrigen Arten konnte ich nach Wegnahme der Kaudallamellen unterschiedlich einen Rückgang der Respiration feststellen. Die in Prozent ausgedrückten Werte — die eingeklammerten Zahlen geben die Zahl der für die Messungen herangezogenen Versuchstiere an — sind bei *Pyrrhosoma nymphula* 18,75% (2), *Ischnura elegans* 51,4% (6), *Erythromma naias* 71,4% (9), *Enallagma cyathigerum* 46,4% (6), *Agrion puella* 36,9% (4) und *Lestes sponsa* 60,9% (2). Die größte Einbuße ergab sich bei den Messungen also bei *Erythromma naias* und *Lestes sponsa*. Während K. KOCH (zit. nach WIGGLESWORTH 1959, 373) bei *Agrion pulchellum* hervorhebt, daß von dem aufgenommenen O_2 32 bis 45% auf die Lamellen entfallen, bewegen sich bei mir einerseits die Rückgänge und damit die auf die Analblätter entfallenen Anteile des aufgenommenen O_2 zwischen 36,9 (*Agrion puella*) bis 71,4% (*Erythromma naias*) und andererseits somit die auf die Körperoberfläche kommenden Anteile zwischen 63,1 (*A. puella*) und 28,9% (*L. sponsa*).

Damit ist nochmals bei einem umfangreichen Material der experimentelle Nachweis für die hohe respirationsphysiologische Funktion der Analblätter erbracht worden.

HARNISCH hat bei seinem umfangreicheren Material von *Agrion*-Larven, denen er die Kaudallamellen reseziert hat, teilweise schon eine nicht unerhebliche Steigerung des O_2-Verbrauches feststellen können, die also unmittelbar im Anschluß an die Amputation zu konstatieren war. Ich habe diese Wahrnehmung nur bei den *Lestes virens*-Larven machen können. Bei den Messungen an den drei aus Fürth bezogenen Nymphen bewegte sich die Zunahme zwischen 59,98 und 366,6, im Mittel also um 217,19%.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

Ich habe bei den schwanzblattlosen Nymphen von *L. sponsa* (Versuche 6a, 6b), bei denen unmittelbar nach der Amputation der Kaudallamellen der Rückgang der Atmungsintensität 60,83% betrug, und den Versuchstieren a und b von *L. virens* (V. 7) nochmals eine Messung der Atemgröße nach 14 und 8 Tagen vornehmen können. Ziehen wir da die im Anschluß an die Schwanzblatt-Resektion gemessenen Werte zum Vergleich heran, so zeigt sich bei der Brautjungfer (*L. sponsa*) nach 14 Tagen eine Zunahme der Respiration um 15,1, dagegen bei *L. virens* ein Rückgang der Atmungssteigerung auf 154,1%. Dies beweist doch sowohl, daß bei Zygopteren-Nymphen die auf die Entfernung der Analblätter folgende Steigerung der Atemleistung nicht unmittelbar nach Amputation der Analblätter zu erfolgen braucht, als auch im Falle einer auf den Eingriff unverzüglich vor sich gehenden Reaktion, daß die intensivierte Respiration über viele Tage anhalten kann. Interessant ist bei meinen 3 *Lestes virens*-Individuen nun die Beobachtung, daß das Tier mit einem kompletten Kaudalblatt-Satz die kleinste Steigerung der Atemgröße (59,98%), aufweist, während bei den Tieren 7b und 7c mit unvollständigen Sätzen die ganz beträchtlichen Zunahmen der Atmungsintensität sich geradezu zur Anzahl der resezierten Blätter reziprok verhalten. Das Tier, welchem das noch verbliebene einzige Kaudalblatt genommen wurde, weist die größte Steigerung der Respiration auf. Ich vermag für diese merkwürdige Feststellung keine befriedigende Erklärung hier zu geben.

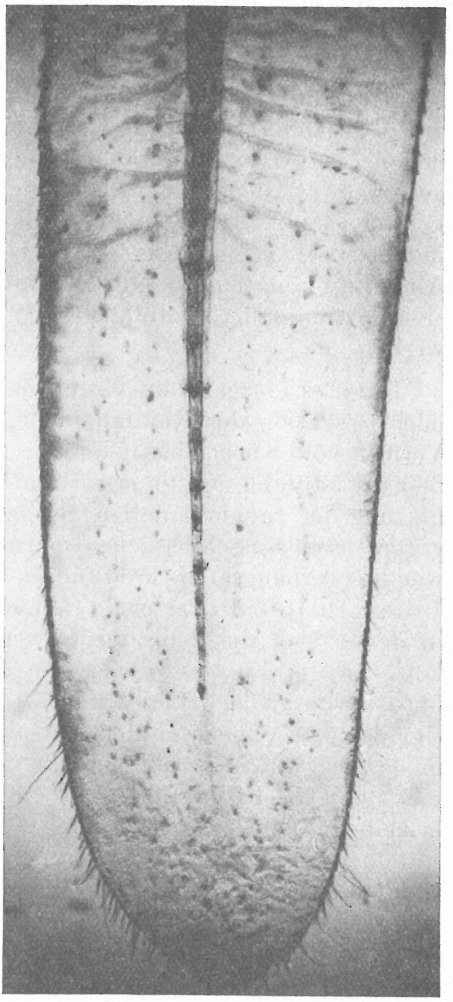


Fig. 9. *Lestes virens*.
Untere Hälfte des Analblattes (die Querbandzeichnungen infolge Aufhellung fast verblaßt) (L. ca. 10 mm)

Nach Harnisch wird mit dem durch das Abschneiden der Schwanzblätter ausgelösten Ansteigen der Atmungsquote einer Gefahr begegnet, die nun einmal die Verringerung der respiratorischen Fläche — nach meinen Ausmessungen um 20—30% (Spalte 4b in Tabelle II) — be-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

deutet. Bei HARNISCH findet sich der experimentelle Nachweis, daß sich bei den analblattlosen *Agrion*-Larven die Körpertracheen merklich erweitern. Damit ist zwar die Art und Weise aufgezeigt, wie der Ausfall an O_2 bei Wegnahme der Tracheenkiemen kompensiert werden kann, aber noch nicht die eigentliche Ursache für den Mehrverbrauch angegeben. Meines Erachtens ist die Möglichkeit einer traumatischen Reizung nicht auszuschließen. Diese führt zwecks Beseitigung der Verletzung zu einer Steigerung bestimmter Körperfunktionen, welche sich bei der Respiration durch einen größeren O_2-Verbrauch dann dokumentiert. Ja bei dem empfindlichen Anstieg der Atemgrößen der *Lestes virens*-Nymphen muß auch damit gerechnet werden, daß es zu einem Verlust von Leibeshöhlenflüssigkeit kommen kann. Diese leicht oxydablen Substanzen würden dann bei dem jodometrischen Verfahren einen höheren O_2-Verbrauch nach sich ziehen. Allerdings könnte in diesem Falle die noch nach 8 Tagen feststellbare intensivere Atmung der analblattlosen Versuchstiere nicht verständlich gemacht werden.

Kann es übrigens auf Grund der vorliegenden Literatur bei Autotomie oder Resektion der Kaudallamellen bei den Zygopteren-Larven zu einem Verlust von Körperflüssigkeit kommen bzw. wie wird der eventuell bei Selbstverstümmlung zu erwartende Blutverlust verhindert? Die Durchblutung der Kaudallamellen übrigens ist eine Tatsache, welche sich schon gegen deren ausschließliche Deutung als bloße, für die Lokomotion notwendige Anhängsel ins Feld führen läßt. In jedem Schwanzblatt (GERICKE, 1919, p. 165) sind zwei große Gefäße bei starker Vergrößerung zu erkennen, in denen sich die langsame Bewegung der Hämocyten sichtbar machen läßt. In der Fig. 4, welche eine photographische Aufnahme eines Analblattes von *Erythromma naias* wiedergibt, sind die dunkel erscheinenden Gefäße zu erkennen. In dem dorsalen Gefäß tritt das Blut aus dem Körper in das Schwanzblatt ein, um im ventralen Stamm zurückzufließen. Zwischen den die Körperflüssigkeit enthaltenen Schläuchen einerseits und den in keinem Schwanzblatt fehlenden und sich kapillar auflösenden Tracheenstämmen andererseits sind lakunäre Räume ausgebildet. Die Angabe von GERICKE, daß sich bei frisch gehäuteten Zygopteren-Larven in den Tracheenstämmen regelmäßig Luft nachweisen läßt, kann ich nur bestätigen. Bei GERICKE findet sich der Hinweis, daß die bei Verlust der Analblätter entstehenden Löcher der Gefäße sich sofort schließen, so daß „nur ein ganz geringer Blutverlust" eintreten kann. Nach dem genannten Autor soll der Verschluß durch eine dünne Membran erfolgen. HARNISCH hebt hervor, in dem er sich auf WESENBERG-LUND (Biologie der Süßwasserinsekten, 1943) beruft, daß der Wundverschluß durch kleine Muskeln bewirkt wird. Wenn demnach das letzte klärende Wort beim Verschluß der bei Autotomie oder Amputation der Kaudallamellen entstehenden Wunden noch aussteht, so darf generell bei Wasserinsekten oder deren sich im Wasser entwickelnden Jugendstadien ein anderer Modus des Wundverschlusses als bei Luft-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

insekten vermutet werden, bei denen dieser bekanntlich durch Koagulationsvorgänge in der austretenden Körperflüssigkeit ausgelöst wird.

Wichtigste Ergebnisse

Bei den Tracheenkiemen der Zygopteren-Nymphen, welche dünnwandige Ausstülpungen der Körperdecke darstellen, handelt es sich um akzessorische Respirationsorgane. Ihr Verlust bedeutet nicht bloß eine nachteilige Beeinträchtigung des Lokomotionsvermögen, sondern wenigstens zeitweilig eine Herabsetzung der animalen Funktionen der betreffenden Larven. Nicht selten ist er vom Exitus begleitet.

Bei ausgewachsenen Nymphen pflegt nicht selten eine Verzögerung des Ausreifungsvorganges einzutreten. Auch sind bei den sich zur Imago verwandelnden Tieren mitunter Schlüpfdefekte zu beobachten, während im allgemeinen bei juvenilen Larven durch die partielle bzw. sukzessive vor sich gehende Regeneration der automierten Schwanzblätter deren Verlust leichter überwunden wird.

Die Größe der Kaudallamellen differiert sowohl individuell als auch artlich. Die beiderseitige Oberfläche der normal ausgebildeten blattförmigen Anhängsel schwankt bei den Zygopteren-Nymphen, die für die vorausgeschickten Untersuchungen herangezogen wurden, zwischen 45 bis 134 Quadratmillimetern, während bei den gleichaltrigen Individuen einer Art Differenzen von mehr als 20 mm^2 nicht selten eruiert worden sind.

Von der gesamten Körperoberfläche entfallen bei dem vorliegenden Untersuchungsmaterial 20—35% auf die Kaudallamellen und 80—65% auf die Körper. Dies bedeutet, daß ein Fünftel bis Drittel von der respiratorischen Fläche auf die Tracheenkiemen kommt. Bei den Nymphen mit teilweise einzelnen oder dem vollständig in Regeneration begriffenen Blättersatz fallen die Unterschiede höher aus.

Der unmittelbar nach Resektion der Analblätter beobachtete Rückgang der Atmungsintensität bewegte sich zwischen 36—72%, während umgekehrt die auf den Körper entfallenen Anteile von der aufgenommenen O_2-Gesamtmenge zwischen 64—28% differierte.

Für die nach der Entfernung der Schwanzblätter mitunter zu beobachtende Steigerung der Atmungsintensität müssen mehrere Gründe verantwortlich gemacht werden. Ob sie ausschließlich als eine Ausweichreaktion auf die Verringerung der respiratorischen Flächen aufgefaßt werden kann oder mehr als Folge des traumatischen Effektes zu betrachten ist, muß hier offen gelassen werden. Die Tatsache, daß es bei manchen analblattlosen Zygopteren-Larven zu einer empfindlichen Steigerung ihrer Atmungsintensität kommen kann, beweist, daß der respiratorische Effekt der Kaudallamellen mit Leichtigkeit kompensiert werden kann. Hinsichtlich der Atmungsgröße werden die fast ausschließlich auf Rektalatmung angewiesenen Anisopteren-Nymphen, wenn wir die Atmungsgröße auf 1000 mg Körpermasse/60′ oder 30′ umrechnen, von Schlankjungfer-Larven.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

welche sowohl mit dem Körper (kutan) als auch mit dem Enddarm (rektal) und schließlich akzessorisch mit den Kaudallamellen atmen, empfindlich übertroffen.

Es werden genaue Angaben gemacht, wie zur Bestimmung des von Wasserorganismen benötigten O_2 unter bestimmten Voraussetzungen (besonders bei Vermeidung der Denaturierung der Wasserproben durch Exkrete der Versuchstiere) mit bestem Erfolg von dem von WINKLER angegebenen und OHLE verfeinerten titrimetrischen Verfahren gemacht werden kann. Da es mit Leichtigkeit die Ausführung von Serienuntersuchungen gestattet, auch keine kostspieligen Apparaturen und Geräte erforderlich sind, dürfte es für respirationsphysiologische Untersuchungen besonders geeignet sein.

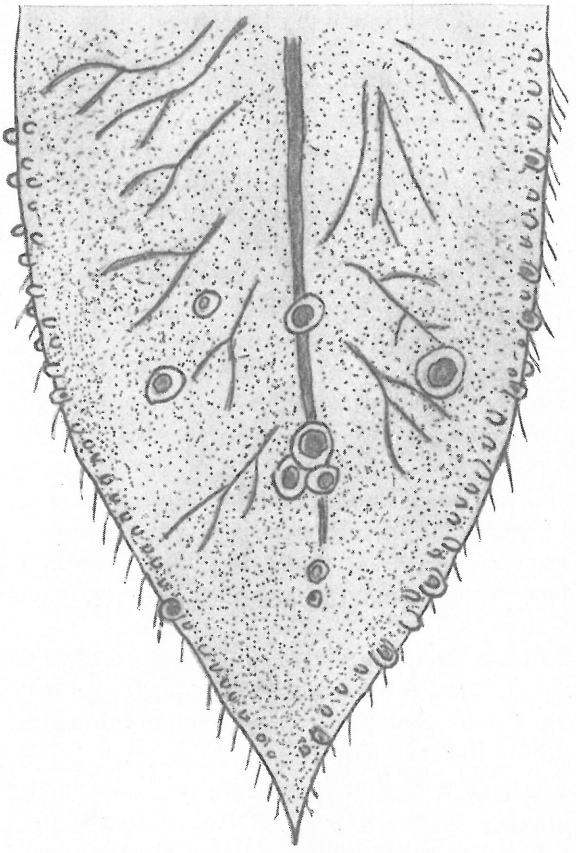


Fig. 10. *Enallagma cyathigerum*. Distales Ende eines Analblattes (9. 6. 61 mir von München zugestellt), welches mit Algenzellen besetzt ist

Anhang

Unter den mir von Herrn Kollegen BILEK-München am 9. Juni zugestellten *Enallagma cyathigerum*-Nymphen befanden sich zahlreiche Individuen, deren Kaudalkiemen infolge von Algenbewuchs ein grünliches Aussehen aufwiesen. Dieser dichte Aufwuchs zeigte sich besonders an dem distalen Ende. Bei einem seitlichen Betrachten der besiedelten Analblätter fällt die beträchtliche Verdickung derselben auf. Die Algenzellen haften an dem Substrat derart fest, daß bei einem Versuch, sie mit einem feinen Haarpinsel von der Unterlage abzustreifen, nicht selten das Tracheenkiemenblatt zerstört wird. Die Verzweigung der Tracheenstämme und deren kapillare Auflösung ist nur noch sehr schwer zu erkennen. Die Konturen des Blattes werden nicht selten von den flaschen- bis birnenförmigen Algenzellen überragt (Abb. 10)

Leider vermag ich hier keine näheren Angaben über die systematische Zugehörigkeit dieser Algenzellen (Schleimalgen? Cyanophyceen?) zu machen. Haben wir es nun mit den an den Kaudalkiemen der Zygopteren-Nymphen auftretenden Algenzellen mit Symbiose zu tun? Ich möchte dieses Auftreten als ein exosymbiontisches Zusammenleben und zwar als ein temporäres bzw. fakultatives betrachten. Offensichtlich profitieren von ihm beide Organismen. Die Algenzellen werden ständig im Wasser passiv bewegt resp.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

herumgetragen. Dadurch muß ihre Versorgung aus dem Medium mit den zum Leben notwendigen Gasen, auch den darin gelösten Nährstoffen eine bessere sein. Die Zygopteren-Larven sind aber bei diesem Zusammenleben ebenfalls Nutznießer. Der bei der Fotosynthese der Algen in Freiheit gesetzte O_2 muß um die Tracheenkiemen herum eine Erhöhung des Sauerstoffpartialdruckes zur Folge haben, während das gleichzeitig aus dem Blatt diffundierende und schädliche CO_2 unschädlich gemacht wird. Die Einleitung des exosymbiontischen Zusammenlebens bzw. die Besiedlung der Schwanzblätter dürfte ausschließlich von den Algenzellen ausgehen. Nachteilig dürfte sich für die Algenzellen das Häutungswachstum der Zygopteren-Larven auswirken. Ich habe die exosymbiotischen Algenzellen nur an den Kaudalblättern von Nymphen beobachtet, die ihr Häutungswachstum beendet hatten.

Zusammenfassung

Durch die Bestimmung der Atemgröße von verschiedenen Zygopteren-Larven konnte die Bedeutung ihrer Analblätter als akzessorische Respirationsorgane untermauert werden. Von der respiratorischen Fläche der untersuchten Schlankjungfer-Nymphen entfallen 20—35% auf die Kaudallamellen und 80—65% auf den Körper. Wird die Atemgröße zum Körpergewicht in Beziehung gesetzt, so wird die Atemleistung der auf Rektalatmung angewiesenen und sich nicht auffällig bewegenden Anisopteren-Larven von der der Jugendstadien der *Zygoptera* empfindlich übertroffen. Das von Winkler ausgearbeitete und von Ohle zurPipettenmethode verfeinerte jodometrische Verfahren zur Bestimmung des im Wasser vorhandenen Sauerstoffs eignet sich in der vom Verfasser apparativ modifizierten Form für respirationsphysiologische Serienuntersuchungen.

Summary

By means of respiratory activity measurements in different *Zygoptera* larvae the importance of the caudal lamellae as respiratory organs was justified. The whole respiratory surface of the investigated *Zygoptera* nymphs is divided among the caudal lamellae (20—35%) and the remaining body surface (65—80%). From a comparison between respiratory activity and body weight it is evident, that the respiratory efficiency of *Anisoptera* larvae, which are dependent on rectal respiration and do not strikingly move, is distinctly surpassed by *Zygoptera* nymphs. The method for determination of oxygen in water proposed by Winkler and Ohle is suitable for respiratory investihations, especieally as modified the by author.

Резюме

Определением величины респирационной деятельности различных личинок *Zygoptera* удалось подтвердить значение их анальных пластинок, как дополнительных респирационных органов. Из респирационной поверхности исследованных нимф *Zygoptera* 20—35% приходятся на долю хвостовых пластинок, а 80—65% на долю тела. Сопоставляя величину респирации с весом тела оказывается, что мощность респирационной деятельности незаметно движущихся личинок *Anisoptera*, принужденных к анальной респирации, сильно опережена по мощности респирации личинками *Zygoptera*. Иодометрический метод определения кислорода в воде, разработанный ВИНКЛЕРом и утонченный ОЛЕ до пипетного метода вследствие изменения аппаратуры автором является пригодным для исследования физиологических респирационных серий.

Literatur

Bodine, J., Rectal Tracheation and Rectal Respiration of the Larvae of *Odonata Zygoptera* (IV). Experimental results in *Ischnura* and *Enallagma*. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, **70**, 103—113, 1918.

Carroll, M., The Rectal Tracheation and Rectal Respiration of the Larvae of *Odonata Zygoptera* (III). The hindgut, abdominal tracheae, and rectal respiration in the larva of *Mecistogaster modestus* from Costa Rica. Ibidem, **70**, 86—103, 1918.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270

Cullen, A., The Rectal Tracheation and rectal Respiration of the Larvae *Odonata Zygoptera* (I). Rectal Tracheation of *Agria putrida* Larva. Ibidem, **70**, 75—81, 1918.
Eidmann, H., Lehrbuch der Entomologie. Berlin, 1941.
Gericke, H., Atmung der Libellen-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Zygopteren. Zool. Jahrb. (Allg. Zool.), **36**, 157—198, 1919.
Gilson, G. & Sadones, J., The Larval Gills of the *Odonata*. Journ. Linn. Soc. London, **25**, 413—418, 1896.
Harnisch, O., Die Bedeutung der Beschaffenheit der Kathode für die elektrochemische O_2-Messung in Flüssigkeiten nach Tödt. Naturw., **44**, 1—2, 1957.
—, Untersuchungen an den Analkiemen der Larve von Agrion. Biol. Zentralbl., **77**, 300—310, 1958a.
—, Untersuchungen zur Atmungsphysiologie der Larve von *Calopteryx* (*Odonata*). Zool. Anz., **161**, 291—298, 1958b.
—, Ein Mittel zur Ausschaltung von Oberflächen (z. B. Kiemen) wirbelloser Tiere bei respiratorischen Messungen. Naturw., **45**, 1—2, 1958c.
Hirschmann, W. & Woelke, O., Das Präparieren von Milben. Mikrokosmos, **49**, 122—124, 1960.
Jamieson, J. P., The Rectal Tracheation and Rectal Respiration of the Larvae of Odonata Zygoptera (II). The Tracheal supply of the Rectum of the Larva of *Argia talamanca* from Juan Vinas, Costa Rica. Proc. Acad. nat. Sci., Philadelphia, **70**, 81—85, 1918.
Münchberg, P., Zur Bedeutung der Prothorakalhörner der Puppen der *Heleidae* (*Dipt. Nematocera*). Dtsch. Ent. Ztschr., N. F., **8**, 24—40, 1961.
MacNeill, N., Protusive growth of duplex caudal Gills in *Zygoptera* (*Odonata*). Entomol. Gazette, **9**, 102, 1958.
—, A Study of the Caudal Gills of Dragonfly Larvae of the Sub-order *Zygoptera*. — Proc. R. Irish Acad., (B) **61**, 115—140, 1960.
Ohle, W., Die chemische und elektrochemische Bestimmung des molekular gelösten Sauerstoffs der Binnengewässer. Intern. Ver. theoret. abgew. Limnol. Mitt. No. 3, 1—44, 1153a.
—, Prüfung u. Anwendung der elektrochem. Sauerstoff-Bestimm. f. Gewässeruntersuchung. Jahrb. „Vom Wasser," **19**, 99—123, 1953b.
Pattée, E., Sur le rôle des lamelles caudales chez *Calopteryx*. Bull. biol. France Belgique, **90**, 106—108, 1956.
Pennak, R. W. & McColl, C. M., Die Atmung der Agrioniden-Larven. Journ. cellul. compar. Physiol., **23**, 1—10, 1944.
Ris, F., Über die mitteleuropäischen *Lestes*-Larven. Festschr. Zschokke, Nr. 22, 3—14, 1921.
Schiemenz, H., Die Libellen unserer Heimat. Jena, 1953.
Schmidt, E., Über das Schwimmen der Libellen-Larven (*Odonata*). Zool. Anz., **50**, 235—237, 1919.
Straub, E., Stadien und Darmkanal der Odonaten in Metamorphose und Häutung, sowie die Bedeutung des Schlüpfaktes für die systematische Biologie. Arch. Naturg., N. F., **12**, 1—93, 1943.
Tödt, F., Grundlagen und Anwendung der elektrochemischen Bestimmung des in Wasser gelösten Sauerstoffs. Ges. Ing., **65**, 76—79, 1942a.
—, Ein neues Gerät (Sauerstofflot) zur sofortigen elektrischen Anzeige des im Wasser gelösten Sauerstoffs. Dtsch. Wasserwirtschaft, **37**, 79—81, 1940b.
Wigglesworth, V. B., The principles of insect physiology. 4. Ed. London, 1950. — Deutsche Übersetzung von M. Lüscher. Basel&Stuttgart, 1959.
Weber, H., Lehrbuch der Entomologie. Jena, 1933.
—, Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl. Stuttgart, 1954.
Zahner, H., Über die Bindung der mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (*Odonata, Zygoptera*) an den Lebensraum des strömenden Wassers. Intern. Rev. ges. Hydrobiol., **44**, 51—130, 1959.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.12.3-4.243-270