# ZUR FEINSTRUKTUR DER REKTALEN TRACHEENKIEMEN VON ANISOPTEREN LIBELLENLARVEN. I. DAS RESPIRATORISCHE EPITHEL

W. WICHARD\* und H. KOMNICK
Institut für Cytologie und Mikromorphologie, Universität Bonn,
Gartenstrasse 61a, D-53 Bonn 1, Bundesrepublik Deutschland
und

Institut für Landwirtschaftliche Zoologie und Bienenkunde, Universität Bonn, Melbweg 42, D-53 Bonn 1, Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 6. November 1973 / Angenommen am 10. Januar 1974

FINE STRUCTURE OF THE RECTAL TRACHEAL GILLS OF ANISO-PTERAN DRAGONFLY LARVAE. I. THE RESPIRATORY EPITHELIUM. The respiratory epithelium of the rectal tracheal gills of Aeshna cyanea (Müller) larvae is of cellular construction throughout the entire length. It contains numerous tracheoles surrounded by a thin cytoplasmic sheath of tracheolasts and extracellularly located in deep invaginations of the epithelial cells. The tracheoles run nearly parallel to each other in radial orientation, they are, however, irregularly distributed with respect to their distance from each other and from the cuticle. This arrangement of the tracheoles presumably provides optimum conditions for oxygen uptake.

# **EINLEITUNG**

Die anisopteren Libellenlarven besitzen einen kompliziert gebauten Enddarmabschnitt, die sog. Kiemenkammer, die der Atmung, Fortbewegung durch Wasserstrahlantrieb und wahrscheinlich der Salzaufnahme (KROGH, 1939) dient. Die respiratorische Bedeutung der rektalen Tracheenkiemen wurde schon im vorigen Jahrhundert erkannt (PALMÉN, 1877). Eine sorgfältige, lichtmikroskopische Untersuchung führte SADONES (1896) durch und unterschied an den einzelnen Kiemenlamellen die "Kiemenplatte", das "basale Polster" und den "Fettkörper". Da der cytologische Feinbau der Rektalkiemen noch unbekannt ist, haben wir das Epithel dieses funktionell vielseitigen Organs elektronen-

<sup>\*</sup> Mit dankenswerter Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

mikroskopisch untersucht. Im ersten Teil wird die Feinstruktur des respiratorischen Epithels beschrieben; der zweite Teil befaßt sich mit dem Feinbau und der Funktion des "basalen Polsters", bei dem es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um ein osmoregulatorisches, rektales Chloridepithel handelt (WICHARD & KOMNICK, 1974).

# MATERIAL UND METHODE

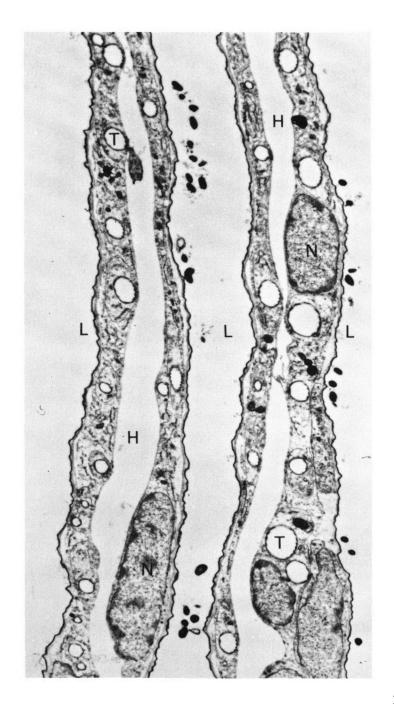
Die rektalen Tracheenkiemen der Larven von Aeshna cyanea (Müller) (Aeshnidae), die aus einem Weiher im Kottenforst bei Bonn stammten, wurden mit 2% OsO<sub>4</sub> in 0,1 M Cacodylat-Puffer bei pH 7,2 fixiert. Die beste Strukturerhaltung wurde erzielt, wenn die Larven lebend in die Fixierungslösung gebracht wurden. Die anfänglich heftigen Ventilationsbewegungen bewirkten dann eine schnelle Umspülung des Epithels mit dem Fixationsmittel. Anschließend wurde die Kiemenkammer vorsichtig herauspräpariert und 2 Stunden lang in der Fixationslösung gelassen, dann in Puffer gewaschen, in der Alkoholreihe unter Durchführung einer Stückkontrastierung mit Uranylacetat entwässert und in Styrol-Methacrylat (KUSHIDA, 1961) eingebettet. Zur lichtmikroskopischen Orientierung wurden mit Hilfe eines LKB-Ultramikrotoms semidünne Querschnitte hergestellt. Die Ultradünnschnitte wurden mit einem Philips EM 200 Elektronenmikroskop untersucht.

### **ERGEBNISSE**

Die Anisopterenlarven besitzen meist lamelläre Tracheenkiemen, die in sechs Doppelreihen das Rektum durchziehen und einen rektalen Kiemenapparat bilden, in dem rhythmisch Wasser durch den Anus aufgenommen und wieder ausgestoßen wird (MILL & PICKARD, 1972). Nach Anordung und Form der Tracheenkiemen unterscheidet TILLYARD (1917) Kiemenkammertypen, die art- und gruppenspezifischen Charakter haben.

Feinstrukturell ist die epitheliale Wand der Tracheenkiemen durch eine hohe Anzahl von Tracheolen als respiratorisches Epithel gekennzeichnet (Abb. 1, 2). Eine sehr dünne Cuticula, die nur etwa  $0.1 - 0.2~\mu m$  mißt, grenzt das Epithel gegen das Lumen des Rektums ab. Diese geringe Cuticuladicke hängt wohl mit der im Rektum geschützten Lage der Tracheenkiemen zusammen, denn bei den äußeren abdominalen Tracheenkiemen von Trichopterenlarven im Tribus Limnephilini Kol. beträgt die Cuticuladicke  $0.5 - 1.0~\mu m$  (WICHARD & KOMNICK, 1971; WICHARD, 1973).

Abb. 1. Querschnitt durch zwei rektale Tracheenkiemenlamellen von Aeshna cyanea im mittleren Bereich. H Hämolymphraum, – L Lumen des Rektums mit einigen Bakterien, – N Nukleus, – T Tracheole. (7000 x).

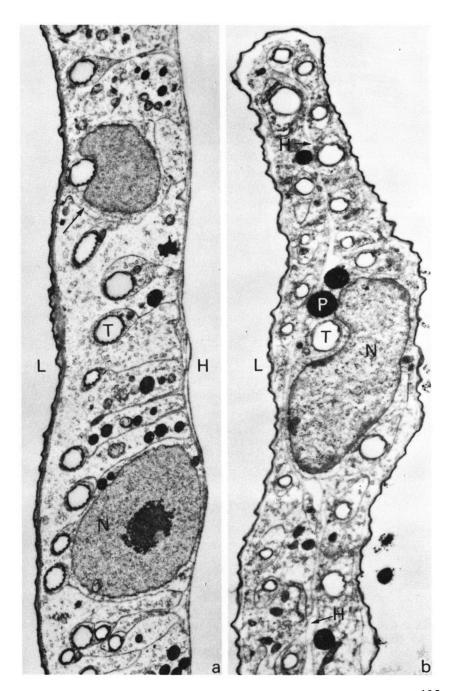


Das Epithel der rektalen Tracheenkiemen ist ebenfalls recht dünn, variiert allerdings örtlich sehr stark. Streckenweise verläuft nur ein zarter, ca  $0,4~\mu m$  messender Cytoplasmasaum unter der Cuticula (Abb. 1). Kernhaltige Stellen sind häufig zum Hämolymphraum vorgebuchtet. In der Regel ist das Epithel im proximalen Bereich der Kiemenlamellen etwas dicker und nimmt zum distalen Ende ab. Das respiratorische Epithel ist zellig gegliedert und einschichtig. Gelegentlich finden sich allerdings schräge Überlappungen von Zellen, selbst im kernhaltigen Bereich (Abb. 1, unten rechts).

Zum Hämolymphraum hin schließt das Epithel mit einer Basalmembran ab. Der Hämolymphraum ist von örtlich wechselnder Weite. Im distalen Bereich der Kiemenlamellen ist er mitunter aufgebläht, in der Regel aber auf einen Spalt von weniger als 0,1 µm reduziert (Abb. 2b). SADONES (1896) und später ALVARADO & ABAJO (1963) sprechen aufgrund lichtmikroskopischer Untersuchungen von einer "Syncytienschicht". Nach unseren elektronenmikroskopischen Untersuchungen erweist sich diese Auffassung als Fehlinterpretation.

In das respiratorische Epithel, dessen Zellen Pigmentgranula enthalten, sind zahlreiche Tracheolen eingesenkt. Diese sind von einer schmalen Cytoplasmahülle des Tracheoblasten umgeben (vgl. EDWARDS, RUSKA & HARVEN, 1958) und befinden sich einzeln oder zu mehreren in extracellulären Tracheolräumen, die über schmale und manchmal verzweigte Spalten mit dem Hämolymphraum verbunden sind (Abb. 2a). Die lichte Weite der Tracheolen, ihr Abstand voneinander und ihre Höhenlage im Epithel sind recht variabel (Abb. 1 und 2). Ihr Durchmesser schwankt etwa zwischen 0,2 und 1 μm. Ihr Abstand ist teils kleiner als ihr Durchmesser, teils erreicht er ein Mehrfaches ihrer lichten Weite. Die Tracheolen besetzen meist den mittleren Epithelbereich und liegen mitunter in Eindellungen der Zellkerne (Abb. 2). Sie dringen gelegentlich aber auch apikalwärts bis dicht unter die Cuticula vor oder verlaufen in der Epithelbasis in der Nähe des Hämolymphraumes, so daß eine Zufallsverteilung vorzuliegen scheint. Regelmäßig ist jedoch die longitudinale Verteilung der Tracheolen, wie das Vorherrschen von Tracheolenquerschnitten vermuten läßt (Abb. 1 und 2). Eine lichtmikroskopische Untersuchung einzelner Kiemenlamellen im Totalpräparat ergab, daß die größeren, nach distal sich verzweigenden Tracheen radiär ausgerichtet sind. An pigmentfreien Randstellen der Kiemenlamellen konnte bei den Tracheolen - soweit sie noch lichtmikroskopisch erkennbar waren - ebenfalls ein radiärer Verhauf in nahezu paralleler Anordnung beobachtet werden.

Abb. 2. (a) Querschnitt durch die epitheliale Wand einer der Tracheenkiemenlamellen im proximalen Bereich. (9000 x). – (b) Querschnitt durch eine Tracheenkiemenlamelle am distalen Ende. (13000 x). – H Hämolymphraum, – L Lumen des Rektums, – N Nukleus, – T Tracheole, – P Pigmentgranulum; der Pfeil markiert eine Zellgrenze zwischen zwei Epithelzellen.



# DISKUSSION

Ein hoch geordnetes, subcuticulares Tracheolengerüst, das im Epithel abdominaler Tracheenkiemen bei Trichopterenlarven im Tribus Limnephilini gefunden wurde (WICHARD & KOMNICK, 1971, WICHARD, 1973), liegt im Epithel der rektalen Tracheenkiemen von Aeshna-Larven nicht vor. Die ausgewachsenen Tracheolen, die in dendritischen Fortsätzen der Tracheoblasten liegen, scheinen sich nahezu parallel und radiär an der Epithelbasis auszurichten, um dann wahllos mit ihren Flanken das Epithel einzudrücken, wobei extracelluläre Tracheolräume und Spalten entstehen. Eine nachfolgende Ordnung der Tracheolen erfolgt offenbar nicht; sie dringen weder regelmäßig bis unter die Cuticula vor, noch rücken sie auf einen gleichmäßigen Abstand zueinander. Verglichen mit dem geregelten Tracheolensystem in den Tracheenkiemen der Limnephilinen (WICHARD, 1973) ist hier offensichtlich ein Tracheolenüberschuß vorhanden. Dieser Überschuß und die extreme Dünne der Cuticula schaffen 1. einen relativ kurzen Diffusionsweg, der gemäß dem 02 - Partialdruck vom Lumen des Rektums zu den Tracheolen führt, und ermöglichen 2. eine optimale Sauerstoffaufnahme, so daß wahrscheinlich der gesamte Sauerstoff, der die respiratorische Oberfläche passiert von den Tracheolen des respiratorischen Epithels aufgenommen wird. Die unregelmäßige Verteilung der Tracheolen erfüllt - anders als bei der unregelmäßigen und lockeren Tracheolenausstattung im Epithel von Analpapillen mit zusätzlich respiratorischer Funktion (NÜSKE & WICHARD, 1972) – durch das Überangebot an Tracheolenmaterial wahrscheinlich annähernd den gleichen physiologisch günstigen Effekt, der durch das hoch geordnete Tracheolengerüst im Tracheenkiemenepithel von Limnephilinenlarven erzielt wird (WICHARD, 1973).

### DANKSAGUNG

Wir danken Frl. I. BAAS für technische Assistenz.

#### LITERATUR

ALVARADO, S. & M.L. ABAJO, 1963. Las branquias traqueales de las larvas de Anax (insecto, odonato). Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (B) 61: 127-139.

EDWARDS, G.A., H. RUSKA & E. DE HARVEN, 1958. The fine structure of insect tracheoblasts, tracheae and tracheoles. *Archs Biol.* 69: 351-369.

KROGH, A., 1939. Osmotic regulation in aquatic animals. Univ. Press, Cambridge.

KUSHIDA, H., 1961. A styrene-methacrylate resin embedding method for ultrathin sectioning, J. Electronmicr. 10: 16-19.

MILL, P.J. & R.S. PICKARD, 1972. A review of the types of ventilation and their neural control in Aeshnid larvae. *Odonatologica* 1: 41-50.

NÜSKE, H. & W. WICHARD, 1972. Die Analpapillen der Köchersliegenlarven. II. Feinstruktur des ionen-transportierenden und respiratorischen Epithels bei Glossosomatiden. Cytobiologie 6: 243-249.

- PALMÉN, J.A., 1877. Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsinki.
- SADONES, J., 1896. L'appareil digestif et respiratoire des larves des Odonates. Cellule 11: 273-324.
- TILLYARD, R.J., 1917. The biology of dragonflies. Univ. Press, Cambridge.
- WICHARD, W., 1973. Zur Morphogenese des respiratorischen Epithels der Tracheenkiemen bei Larven der Limnephilini Kol. (Insecta, Trichoptera). Z. Zellf. 144: 585-592.
- WICHARD, W. & H. KOMNICK, 1971. Zur Feinstruktur der Tracheenkiemen von Glyphotaelius pellucidus Retz. (Insecta, Trichoptera). Cytobiologie 3: 106-110.
- WICHARD, W. & H. KOMNICK, 1974. Zur Feinstruktur der rektalen Tracheenkiemen von anisopteren Libellenlarven. II. Das rektale Chloridepithel. Odonatologica 3 (2): 129-135.