Zur Physiologie der Atmung bei Culex.

Von

Prof. Dr. Edward Babák (Prag).

Nach den unter meiner Leitung von cand. med. **J. Hepner** durchgeführten
Beobachtungen und Versuchen.

Mit Tafel I.

Mit den vergleichenden Untersuchungen über die Atemmechanismen in der Tierreihe beschäftigt und in der letzten Zeit insbesondere die Ergebnisse über die Tracheenventilation zusammenfassend (die betreffende Abhandlung wird in kurzer Zeit ausführlich in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie erscheinen) habe ich unter den Tracheaten auch den drei ontogenetischen Stadien von *Culex* eingehendere Aufmerksamkeit gewidmet. Es handelte sich mir darum, an diesem geeigneten Material das Verhalten der Atembewegungen in den nacheinanderfolgenden Hauptphasen der Entwicklung und bei den durchscheinenden *Culex*larven auch die Ventilationsverhältnisse der Tracheenstämme direkt zu beobachten. Denn über diese Gegenstände sind bisher höchst dürftige Kenntnisse gesammelt, so daß man mit Recht behaupten darf, die Physiologie der Tracheen sei in allerersten Anfängen. Da die Dipterenlarven zu den ökologisch interessantesten und sogar vom praktischen Standpunkt aus zu den bemerkenswertesten Wasserinsekten gehören, wird wohl dieser Beitrag auf einige Beachtung rechnen dürfen.

Die drei ontogenetischen Stadien von *Culex* unterscheiden sich in der physiologischen Hinsicht weit voneinander. Der Stoffwechsel der Larve ist ganz überwiegend für die Bauzwecke eingerichtet, so daß in verhältnismäßig kurzer Zeit die Materialien für den Ausbau der künftigen Fliege herbeigeschafft werden; nebst diesem gewaltigen Assimilationsgeschehen verlaufen allerdings in dem Larvenkörper ausgiebige dissimilatorische Prozesse, denn zur Erlangung der Nah-

rung und zum Aufsuchen des atmosphärischen Sauerstoffes ist viel Muskeltätigkeit nötig. Die Puppe stellt ein rasch vorübergehendes Stadium vor, wo ein schneller Umbau des Körpers durchgeführt wird; die dissimilatorischen Vorgänge scheinen, den Lebensäußerungen nach, der Larve gegenüber beschränkt zu sein, obwohl bei der Beruhigung des an der Wasseroberfläche hängenden Tieres heftige Lokomotionsbewegungen zustandekommen. Die Fliege zeichnet sich durch sehr ausgesprochene Dissimilationsprozesse aus: der Flug evtl. das Aufsuchen der Nahrung und die Geschlechtsfunktion machen wohl hohe Ansprüche an den Stoffwechsel. Es wäre von großem Interesse, diese drei Entwicklungsstadien in betreff ihres Sauerstoffbedarfs zu untersuchen, was wir für die Zukunft beabsichtigen.

Aber auch das Verhalten der Larve, Puppe und Fliege gegenüber dem Sauerstoffmangel ist bemerkenswert, obwohl wir da keine bindenden Urteile über die Intensität des Sauerstoffbedarfs fällen können, sondern uns nur insbesondere über die Empfindlichkeit des Zentralnervensystems gegenüber ungenügender Sauerstoffversorgung orientieren. Die bei gleicher Temperatur ausgeführten Versuche haben uns nun tatsächlich gezeigt, daß hier außerordentliche Verschiedenheiten vorkommen. Die Larven und Puppen haben wir im ausgekochten Wasser hermetisch verschlossen oder sie befanden sich in kleiner Flüssigkeitsmenge in einer Durchlüftungskammer (unter dem Mikroskop), durch welche der Wasserstoffstrom geleitet wurde; die Fliegen kamen in einem gewissen Moment in einen Wasserstoffstrom, der die kleine Luftmenge des sie bergenden Gefäßes verdrängte. In der mit Wasserstoff gefüllten Kammer kam bei den Larven die Sauerstoffmangel lähmung im großen Durchschnitt in 95 Minuten zustande, bei den Puppen in 55 Minuten; dagegen ist bei den Imagines, die unlängst ausgeschlüpft waren, sogar vor 100 Sekunden die Sauerstoffmangelparalyse erschienen. Nach der Verschließung der Larven und Puppen im gut ausgekochten Wasser wurden ganz ähnliche Ergebnisse gewonnen, wie im Wasserstoff, mit demselben Unterschiede zwischen Larven und Puppen: die ersteren sind etwa in 90 Minuten, die letzteren etwa in 50 Minuten gelähmt worden. Wird gewöhnlich durchgelüftetes Wasser zum Verschlusse verwendet, so erhält man merkliche Verlängerung des Intervalles bis zum Erscheinen der Lähmung: die Larven halten etwa vier Stunden, die Puppen etwa zwei Stunden aus (siehe weiter über die Hautatmung). Endlich lassen sich, wie aus dem weiteren Berichte folgt, die Larven und Puppen auch dadurch der Erstickung aussetzen, daß man die Ventilationssiphone resp.

die Prothorakalstigmen (wenigstens teilweise) abtrennt: es verstreicht ähnliche Zeit bis zur Hervorbringung der Asphyxie, wie in den eben erwähnten Versuchen im ausgekochten Wasser oder im Wasserstoffstrom.

Daraus kann man soviel schließen, daß diejenigen Lebensvorgänge in dem Zentralnervensystem, welche eine beständige Sauerstoffzufuhr erfordern, bei den Imaginalstadien bei weitem im Vordergrund stehen, während bei den Puppen und noch mehr bei den Larven auch den anoxybiotischen Vorgängen eine große Bedeutung zukommt; wahrscheinlich könnte man diese Vorstellung auf das gesamte Lebensgeschehen in den ganzen Körpern der drei Entwicklungsstufen ausdehnen. Da dürfen wir auf ähnliche Ergebnisse der unter unserer Leitung von Amerling¹⁾ ausgeführten Untersuchungen bei den nacheinanderfolgenden Entwicklungsstadien des Frosches hinweisen, wo sich die frühen Embryonen als hochgradig von der Sauerstoffzufuhr unabhängig erwiesen hatten; nachher steigert sich allmählich mit dem fortschreitenden Wachstum und mit der Entwicklung die Empfindlichkeit des Zentralnervensystems zum Sauerstoffmangel. (Ähnliche Befunde scheinen auch bei den Embryonalstadien der Vögel und Säugetiere vorzuliegen, ja sogar die neugeborenen Kaninchen, Mäuse usw. weisen noch eine hochgradige Widerstandsfähigkeit zur Erstickung auf.)

Eine Anknüpfung zwischen diesen Ergebnissen der Erstickungsversuche an den drei ontogenetischen Hauptstadien von *Culex* und den Stoffwechseleigentümlichkeiten der letzteren würde erst nach weiteren Untersuchungen möglich — wenigstens die Feststellung des relativen Sauerstoffverbrauches würde erforderlich sein. Doch eine Tatsache liegt schon jetzt klar vor unseren Augen: die relative Empfindlichkeit des Zentralnervensystems gegenüber Sauerstoffmangel befindet sich in enger Beziehung zur Entwicklung der Atembewegungen. Weder bei der Larve noch bei der Puppe lassen sich irgendwelche Andeutungen der spezifischen Atembewegungen oder sogar der rhythmischen Ventilation wahrnehmen, nicht einmal in den weitgeführten Erstickungsversuchen. Es besteht da wiederum eine Analogie zu den bei den Amphibien von uns²⁾ sichergestellten Verhältnissen: die jungen *Amblystomal*larven weisen gar keine Atembewegungen auf, aber

¹⁾ K. Amerling, Über die Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffmangel usw. während der Ontogenie des Frosches. Pflüg. Arch. 1908, Bd. CXXI, S. 363.

²⁾ E. Babák u. M. Kühnová, Über den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegungen bei den Urodelen. Pflüg. Arch. 1909, Bd. CXXX, S. 444.

Hand in Hand mit dem Wachstum des Körpers, welchem das Wachstum der Körperoberfläche nicht gleichen Schritt hält, erscheinen mit dem anwachsenden Sauerstoffbedarf die den Gaswechsel erleichternden Atembewegungen.

Bei Imago von *Culex* sind die Atemoszillationen des Abdomens vorüberwiegend an den Tergiten merklich, welche letztere sich expiratorisch senken und inspiratorisch erheben. In der Norm finden wir da periodische Anschwellung und wieder Seltenerwerden der Atemzüge. Beobachtet man das Tier während der Erholung aus der Sauerstoffmangelparalyse, so nimmt man zuerst andauernden Atemstillstand wahr, dann kommen ganz feine seltene Oszillationen zum Vorschein oder auch kleine Gruppen von starken Atemzügen, wonach wiederum Pausen erscheinen; allmählich pflegen die Gruppen größer zu werden, aber die großen Atemzüge werden seltener, während die kleineren Übergewicht erhalten, die Pausen zwischen den Gruppen werden kürzer und es wird endlich aus dem sowohl was die Amplitude als auch was die Frequenz betrifft periodischen Atemtypus ein beständiger ununterbrochener fein oszillierender Rhythmus.

Im Bereich des ersten bis vierten Abdominalsegments läßt sich einige Sekunden nach dem Beginn der Wasserstoffdurchleitung eine rasch zunehmende, endlich höchst auffällige Anschwellung beobachten, durch welche der Körper außerordentlich deformiert wird; dieselbe beginnt einige Sekunden nach dem Beginn der Wasserstoffentweichung abzunehmen und verschwindet bald völlig. Über die Bedeutung dieser eigentümlichen Erscheinung werden wir erst weitere Untersuchungen anstellen.

Bei der Tracheenventilation der Larve und Puppe fehlen also die spezifischen Atembewegungen vollständig. Wahrscheinlich kommt diese ausgiebige Hilfsvorrichtung der Atemtätigkeit überhaupt bei geringerem Sauerstoffbedarf nicht zur Entwicklung, wie denn überhaupt auch das Tracheensystem oft, wie bekannt, sekundär weitreichend verkümmert (bei kleinen Formen etc.). Auf Grund der bisherigen Ergebnisse über die Atembewegungen, welche die Tracheen der Insekten ventilieren, läßt sich sagen, daß durch die Atembewegungen hier der Gasinhalt der großen Tracheenstämme verschoben und teilweise von außen durch die Stigmen erneuert wird; für die wesentliche Bedeutung der Lufterneuerung könnte man aus der Vergleichung die Tatsache anführen, daß bei den geschlossenen Tracheensystemen besitzenden Insekten keine entsprechende Atembewegungen — die hier nur der Luftdurchmischung dienen könnten — vorkommen. Doch müssen wir bei den geschlossenen Tracheensystemen nicht die Möglichkeit außer Acht lassen, daß ihr Gasinhalt vorwiegend aus Sauerstoff (durch sekretorische Tätigkeit der Haut — oder Tracheenkiemen — Tracheenkapillaren

gewonnen) besteht, deren Verschiebung unnötig ist. Außerdem haben wir die Atembewegungen von *Dytiscus* und, wie wir nachträglich finden, längst vorher schon *Treviranus* die Atembewegungen von *Locusta* auch unter Wasser — bei *Dytiscus* nach Abtrennung der Elythren und Flügel — fortgesetzt gesehen. Wir sind also der Ansicht, daß die Atembewegungen bei den offenen Tracheensystemen nicht nur der Lüfterneuerung, sondern auch der Verschiebung in den groben Tracheen dienen. Die weitere Beförderung des Sauerstoffs in die Tracheenkapillaren der Gewebe kommt wahrscheinlich durch „Aspiration“ des Sauerstoffs und die dadurch bedingte rasche Diffusion zustande (die Teilnahme der Verschlusmechanismen — der Stigmenapparate — an diesem Transport ist nach der von uns durchgeführten Durchsichtung der Literatur bisher völlig hypothetisch).

Welche Kräfte könnten nun bei den Larven und Puppen von *Culex* der Durchmischung des Gasgehaltes in den großen Tracheenstämmen dienen (auch wenn wir zugeben, daß der niedrigere Sauerstoffbedarf dieser Tiere keine ausgiebigen Hilfskräfte zur Erleichterung des Gaswechsels nötig hat)? Es sind dies einerseits die mächtigen Schwingungen des Abdomens, die die Lokomotion bedingen und bei denen ohne Zweifel starke Dehnungen und Drücke auf die Tracheenstämmen ausgeübt werden. Wahrscheinlich müssen wir aber auch den Pulsationen des Rückengefäßes eine respiratorische Bedeutung einräumen, wie dies schon die älteren Forscher hie und da getan haben; tatsächlich sehen wir, daß sich die beiden Tracheenlängsstämme der Larve bei den Herzbewegungen abwechselnd gegeneinander und wieder voneinander verschieben (besonders in dem distalen Abdomenabschnitte), wobei die seitlich abgehenden Äste sogar oft merklich gezerzt werden. Die während der Erstickungsversuche (s. weiter) beobachtete auffallende Herzbeschleunigung könnte man ebenfalls heranziehen zur Verstärkung dieser Ansicht über die respiratorische Bedeutung der Herztätigkeit.

Die Ventilation bei der Larve geschieht durch den Atemanhang des vorletzten Abdomengliedes, indem hier die Stigmen der beiden Tracheenlängsstämme in einen einheitlichen Endraum münden. Am Ende des „Atemsiphos“ (s. ausführlich bei Raschke)¹⁾ befindet sich der eine — äußere — Verschlusmechanismus, an den Mündungen der stig-

¹⁾ E. W. Raschke, Zur Anatomie und Histologie der Larve von *Culex nemorosus*. Zool. Anz. 1887, Bd. X, S. 18. — Die Larve von *Culex nemorosus*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Insekten-Anatomie und -Histologie, Arch. f. Naturgesch. 1887, Bd. LIII, S. 133.

matalen Tracheenabschnitte in den erwähnten Endraum der andere — innere — Verschlußapparat. Die Puppe ventiliert durch die zwei ohrenförmigen „Prothorakalhörner“ (nach Miall¹⁾) sind sie durch den Borstenbesatz im Innern vor Wassereintritt geschützt, wofür uns aber die Enge der Röhrengelände völlig auszureichen scheint). Wir konnten bei den beiden Stadien große Empfindlichkeit dieser Ventilations-einrichtungen zur normalen Luftatmosphäre sicherstellen. Hermetisch im Wasser verschlossen tasten gleichsam die Atemhörner an der Glasdecke und können auch winzige Luftbläschen auffinden, wonach sie sich an das Luftbläschen mit den ausgebreiteten Mündungen konvergent anlegen und das letztere sogar in die Tiefe des Wassers mitnehmen; auch am Boden des Gefäßes werden die Luftbläschen aufgesucht und mit den Atemhörnern umgefaßt (sogar in Seiten- und Horizontallage des Körpers). Das Ende der larvalen Atemröhre schnappt da mit seinen Klappenvorrichtungen vergeblich nach der Luft. Wird über dem Wasser eine Wasserstoffatmosphäre hergestellt, so sieht man an derselben die Siphonmündung zuweilen verschlossen oder auch sehr schnell sich öffnen und schließen, aber es ist bei der Unruhe des Tieres höchst zweifelhaft, ob die Larve mit Wasserstoff ihr Tracheensystem ventiliert: wahrscheinlich reizt das fremde Gas die siphonalen Rezeptoren und die innere Schließvorrichtung bleibt verschlossen. Bald wird, wie wir weiter ausführlich angeben, der Gasinhalt der Tracheenstämme „entleert“; und wenn man Larven mit auf verschiedene Weise (s. weiter) gasleeren Haupttracheen ins Wasser mit Wasserstoffatmosphäre legt, so bleiben die letzteren definitiv leer. Die Atemhörner der an der Wasserstoffatmosphäre verweilenden Puppen neigen sich — sichtlich gereizt — nach hinten über die Rückenfläche des Körpers.

Sowohl die Mündungen der Atemhörner als auch der Atemröhre erweisen sich als wesentliche Einrichtungen für die normale Ventilation des Tracheensystems: wenn man diese Abschnitte entfernt, so verweilt die Puppe sowie die Larve instinktiv an der mit Luft grenzenden Wasseroberfläche, aber es wird keine Ventilation mehr durchgeführt. Die Tiere werden in gleicher Zeit asphyktisch wie hermetisch unter Wasser verschlossen oder nach Unterbindung der Stigmenröhren; das Tracheensystem wird in einigen Minuten leer gefunden (s. weiter). Es läßt sich nicht sagen, worauf diese wesentliche Bedeutung der äußeren Tracheenausmündungen beruht (bei der Larve, wo sich bei der Erstickung die Schließvorrichtung

¹⁾ C. Miall, The natural history of aquatic insects, London 1903, p. 104.

oft rhythmisch schnell bewegt, könnte man an irgendwelche Pumpbewegungen denken. Doch diese Ansicht ist unwahrscheinlich; außerdem kann man sie durch direkte Beobachtung widerlegen; läßt man die Larve „vorsichtig ersticken“ d. h. treibt die Sauerstoffmangeleinwirkung nur so weit, daß sich die Tracheenlängsstämme soeben „entleert“ haben, so kann sich die Larve erholen; man sieht sie da dauernd an der Wasseroberfläche aufgehängt, aber die Füllung des Tracheensystems kommt äußerst langsam zustande, ohne daß man irgendwelche „Pumpbewegungen“ wahrnehmen kann). Wir halten demgemäß die bei Berührung der Wasserstoffatmosphäre hie und da erscheinenden rhythmischen Oszillationen des Schließapparates der Atemröhre nur für Reizwirkungen.

Die oben angeführten Erstickungsversuche zeugen davon, daß je nach dem Sauerstoffgehalt des Wassers, in welchem die Larven und Puppen hermetisch verschlossen wurden, merklich verschiedene Zeitintervalle bis zur Lähmung verstreichen; nach Raschke leben solche Culexlarven 10 Stunden, nach Eysell¹⁾ unter der Eisdecke tagelang. (Allerdings werden unter dem Eise große Luftblasen ausgeschieden, woher die Tiere ausgiebig ventilieren können, s. weiter.) Es handelt sich um Kiemen-, Haut- und nach Raschke auch um Darmatmung. Bezüglich der Kiemen gibt Jaworowski²⁾ an, daß durch die Kontraktion des inneren Gerüstnetzes der analen Kiemenanhänge das Blut in die Leibeshöhle eingeführt wird und nachher wieder in dieselben zurückkehrt. Aber wir haben nicht einmal in den extrem geführten Erstickungsversuchen irgendwelche auffällige Blutverschiebungen daselbst wahrnehmen können. Trotzdem halten wir diese Anhänge ebenfalls für Atmungsorgane, allerdings scheinen sie uns mehr als Tracheenkiemen (nicht als echte oder Blutkiemen) tätig zu sein. Als wir diese Kiemenplättchen entfernt hatten, so sind durchweg diese Tiere im hermetisch verschlossenen durchgelüfteten Wasser früher gestorben als normale Tiere. Aber der Hauptanteil der Oberflächenatmung fällt der allgemeinen Hautfläche zu. Von der Darmatmung Raschkes konnten wir uns ebenfalls nicht überzeugen (s. weiter).

Inwieweit das Tracheensystem durch seine Ventilation für den Gaswechsel wichtig ist, erhellt aus den Beobachtungen, daß eine Larve oder Puppe, welche in reichlicher Menge sauerstoffhaltigen Wassers mit

¹⁾ A. Eysell, Beiträge zur Biologie der Stechmücken, Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. 1907, Bd. XI. (Ref. Neap. Jhb.)

²⁾ A. Jaworowski Über die schlauchförmigen Anhänge bei den Nematocerenlarven, Kosmos 1885, Jahrg. X, S. 204. (Polnisch.)

einer winzigen Luftblase hermetisch verschlossen worden war, sogar tagelang in voller Gesundheit lebte, indem sie aus dieser Luftblase ausreichende Menge von Sauerstoff schöpfte; ja sogar durch eine Wasserstoffblase konnte das Tier am Leben erhalten werden, denn durch Diffusion aus dem umgebenden Wasser ist immer neuer Sauerstoff in die Blase eingedrungen. — Die Beziehung der Tracheen- und Hautatmung läßt sich auf die Weise ebenfalls demonstrieren, daß man die Tiere in sauerstoffreiches und sauerstoffarmes Wasser bei Luftzutritt legt; im Zusammenhange mit der unbedeutenden Hautatmung im letzten Falle sieht man sie öfters die Wasseroberfläche aufsuchen, beziehungsweise länger daselbst zu verweilen, als im ersteren.

Wir wollen endlich ausführlicher die Erscheinungen während der Erstickung schildern und insbesondere dem Verhalten des Tracheensystems dabei die Aufmerksamkeit widmen.

Schon oben haben wir angedeutet, daß man die Erstickung auf verschiedene Weise zustandebringen kann: entweder verschließen wir die Larve und Puppe in kleiner Wassermenge in einer mit Wasserstoff ventilierten Kammer oder im ausgekochten evtl. — soll die Erstickung langsamer zustandekommen — im gewöhnlich durchgelüfteten Wasser; oder man schneidet die äußeren Mündungen der Stigmenapparate weg oder unterbindet die Atemröhrchen (mit Seidenfaden). Es werden große allgemeine Unruhe, heftige Lokomotion, Angriffe an die Wasseroberfläche beobachtet, das Ende der Atemröhre wird mit den Mundanhängen in Berührung gebracht („geputzt“), die Atemröhrchen der Puppe werden lebhaft bewegt usw. Schon nach wenigen Minuten wird der Herzpuls beschleunigt, z. B. von etwa 60 in einer Minute auf über 200 (bei derselben Temperatur); dasselbe konnten wir auch bei *Nepa*, *Ranatra* u. a. sehen (s. auch unsere Versuche an den Fischembryonen.¹⁾ Wahrscheinlich könnte man diese Beschleunigung der Blutzirkulation als eine wenngleich — bei den Insekten — wenig ausgiebige Atemregulationsvorrichtung auffassen (im Dienste der Hautatmung resp. Kiemenatmung). Erst bei weit fortgeschrittener Erstickung kommt Herzverlangsamung zum Vorschein.

Es werden des weiteren zuckende Hinterleibsbewegungen der Larve wahrgenommen, zugleich mit krampfartigen Zuckungen des hinteren Abschnittes der Verdauungsröhre; die letzteren kommen etwa 25mal in einer Minute zustande. Außerdem erscheint eine auffällige

¹⁾ E. Babák, Über die provisorischen Atemmechanismen der Fischembryonen. Zentralbl. f. Physiol. 1911, Bd. XXV.

rhythmische Darmperistaltik, etwa 50 Wellengänge in einer Minute (während sie in der Norm selten sind). Es läßt sich nicht abschätzen, inwieweit es sich insbesondere bei den letzteren um Gaswechsel fördernde Erscheinung handelt, denn wir konnten keine deutliche Wasserventilation der Darmröhre sicherstellen. — Endlich werden heftige „Rollbewegungen“ der sogenannten „Speicheldrüsen“ des Thorax gesehen usw. Sehr bemerkenswert ist die rasche Trübung des sonst durchsichtigen Körpers und nachher das Auftreten von dunklen regelmäßigen Feldern am Thorax (und auch am Abdomen).

Die Tracheenlängsstämme — und dies ist die interessanteste Erscheinung von den sämtlichen Erstickungssymptomen — werden allmählich entleert. Im ausgekochten Wasser kann man dieses Verschwinden des Gasinhaltes der großen Längsstämme bei Verhinderung des Luftzutritts sehr bald sehen, z. B. in 10 Minuten. Aber auch beim Luftzutritt und im durchgelüfteten Wasser kommt dasselbe nach der Unterbindung oder Abscheidung der Atemröhrchen zustande, wo man doch keinesfalls an die Entziehung des Gasinhaltes durch bloße Diffusion denken kann. Es scheint hier die Beschaffenheit der Tracheenwand das Verschwinden des Gasinhaltes zu bedingen, denn man beobachtet, daß die verschiedenen Abschnitte der Tracheenstämme verschieden rasch entleert werden, zuweilen ganz unregelmäßig, hie und da in scheinbarer Beziehung zur segmentalen Lagerung der in der Norm leicht wellig verlaufenden Tracheenlängsstämme; es entstehen rosenkranzähnliche Gebilde. Endlich sieht man von der Seite und etwas von oben statt der „prallgefüllten“ zylindrischen Röhren zwei feine Fädchen. Aber es handelt sich in der Wirklichkeit um platte graue Bänder, die man bei gewissem Seitenblick wahrnehmen kann.

Aus diesem Verhalten der Tracheenlängsstämme ist ersichtlich, daß dem „Spiralfaden“ der Tracheen wenigstens in unserem Falle keine lumenerhaltende, die Wände stützende Rolle zukommt, wie man darüber gewöhnlich liest; der Spiralfaden hat in den Erstickungsversuchen (resp. bei Beschädigung der Tracheenventilation) keinesfalls das Zusammensinken der Tracheenwände verhindern können.

Der Spiralfaden der Culexlarven besitzt wahrscheinlich überhaupt keine nennenswerte Festigkeit, wie den Erholungsversuchen zu entnehmen ist; würde durch die Kollabierung der Tracheenwände seine Elastizität geweckt, so müßte man in den Fällen, wo die unbeschädigte Atemröhre der Larve mit der Luftatmosphäre in Kommunikation tritt (das Ende des Atemsiphons enthält immer Luft, da seine Wände wohl

sehr fest sind), oder wo die Larve mit kollabierten Tracheenlängsstämmen im sauerstoffgeschwängerten Wasser verschlossen wird, rasch die Füllung der Tracheenstämme wahrnehmen. Doch dieselben werden in dem zweiten Falle überhaupt nicht gefüllt, im ersten Falle sehr allmählich. Und die Art, auf welche diese Füllung vor sich geht, spricht ebenfalls gegen die vermeintliche ansaugende Tätigkeit der Tracheen; es wird nämlich zuweilen nur der eine Tracheenlängsstamm gefüllt (diese Tatsache spricht zugleich gegen die oben angeführte Möglichkeit einer einpumpenden Tätigkeit der Stigmenvorrichtung); am bemerkenswertesten ist aber, daß die Füllung vom proximalen Körperende anfängt, während der distale Abschnitt der Stämme, welcher der Atmosphäre näher liegt, noch leer ist. Durch rosenkranzähnliche Verdickungen kehrt dann allmählich die zylindrische Gestalt der Tracheenstämme wieder zurück, wobei noch längere Zeit verschiedenartige Unregelmäßigkeiten des normalen Verlaufs und der normalen Dicke bestehen können. Wird aber der Erstickungsversuch etwas über den kritischen Punkt fortgesetzt, so kommt es überhaupt nicht mehr zur normalen Füllung des Tracheensystems. — Es scheint also, als ob die Tracheenwand während der Erstickungsversuche beschädigt würde, so daß sie nicht mehr ihre normalen Eigenschaften und Tätigkeiten besitzt.

Summary.

The resistance of the central nervous system to the lack of oxygen diminishes in the ontogenetic evolution of *Culex* from the larva to the pupa and especially to the imago progressively. The special respiratory movements are developed in connection with this in the imago alone; it is also possible to find in the latter a typical chemical regulation of the respiratory movements (dyspnoic elevation of the rate of respiration).

The author makes many remarks on the physiology of the respiratory siphon of the larva and the respiratory trumpets of the pupa (esp. observations and experiments concerning the essential signification of the extremity of these organs), on the behavior of them in hydrogen, the respiratory function of the (tracheal) gills of the larva, the cutaneous respiration and the respiratory signification of the distal extremity of the alimentary tube.

The phenomena during the asphyxia in the body of the larva are described, especially, how the two main tracheal trunks, though there is distinctly developed a spiral thread in their wall, are flattened and "emptied", a behavior, which differs greatly from the hitherto supposed merely mechanical function of the chitin wall of the air-tubes; the living wall of the air-tube is probably an active instrument in the normal ventilation of the trachea.

Fig. 1. Culexlarve mit prallgefüllten Haupttracheen.

Fig. 2. Culexpuppe.

Fig. 3. Culexlarve, Hinterkörper von erstickenden Tieren in verschiedenen Ansichten; die „entleerten“ Haupttracheen erscheinen als mehr oder minder gleichmäßig verlaufende platte Bänder oder Fädchen.