

Die Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit bei Insekten

Ivar Hasenfuss

Zoologisches Institut (Lehrstuhl I) der Universität Erlangen–Nürnberg,
Universitätsstr. 19, D-8520 Erlangen, Bundesrepublik Deutschland

On the Origin of Adhesive Fluid in Insects

Summary. It is shown that the adhesion promoting fluid in insects is an oily secretion not miscible with water, which stains with fatsoluble stains. Staining experiments revealed that in *Musca domestica* L. this fluid is probably secreted in an integumental fold near the basis of the pretarsal adhesive pads (pulvilli). It flows in a system of grooves on the upper side of the pulvilli to the periphery, and from there to the adhesive spots on the under side of the pulvilli. Scanning electron micrographs illustrating this system are given. A similar situation is likewise found in other insects with adhesive pads. Histological examination of the presumed secreting areas failed to detect dermal gland ducts, the fluid obviously being secreted through the cuticle, as is generally the case in the lipid secreting integument of insects. In addition it is shown that the waterproofing cuticular layer ("wax layer") is so fluid in vivo that it can act as an adhesion promoting fluid. Adhesion fluid in insects might thus be interpreted as part of the general cuticular lipid layer.

Zusammenfassung. Es wird gezeigt, daß die Adhäsionsflüssigkeit der Insekten ein mit Wasser nicht mischbares, öliges Sekret ist, das mit fettlöslichen Farbstoffen angefärbt werden kann. Färbungsversuche weisen darauf hin, daß bei *Musca domestica* L. die Adhäsionsflüssigkeit wahrscheinlich in einer Integument-einfaltung über der Einlenkung der präatarsalen Haftlappen (Pulvilli) abgeschieden wird. Sie gelangt in ein Rillensystem auf der Oberseite der Haftlappen, in dem sie über die Peripherie zu den Haftstellen auf der Unterseite der Pulvilli transportiert wird. Dieses Rillensystem wird rasterelektronenmikroskopisch abgebildet. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei anderen Insekten mit präatarsalen Haftlappen.

Bei der histologischen Untersuchung der vermuteten Sekretionsstellen wurden keine Drüsenausführgänge gefunden; das Sekret wird offenbar durch die Kutikula hindurch abgegeben, wie dies auch generell für das Lipide abscheidende Integument der Insekten gilt.

Weiterhin wird gezeigt, daß die als Verdunstungsschutz wirksame kutikuläre Lipidschicht („Wachsschicht“) in vivo so flüssig ist, daß sie als Adhäsionsflüssigkeit wirken kann, und daß die Adhäsionsflüssigkeit der Insekten als ein Teil dieser Lipidschicht aufzufassen ist.

A. Einleitung

Als Adhäsionseinrichtungen seien hier ganz allgemein Oberflächenpartien von Tieren verstanden, die mittels eines dünnen Flüssigkeitsfilmes eine Haftung an glatten Flächen ermöglichen. Derartige Adhäsionseinrichtungen kommen bei terrestrischen Insekten in großer Mannigfaltigkeit, bei Imagines gewöhnlich als präatarsale Haftlappen vor (Übersicht und Literatur s. Nachtigall, 1974). Die Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit blieb aber dubios, da Drüsen mit definierten Ausführungsgängen, die die Flüssigkeit abscheiden könnten, nicht gefunden wurden.

Bei der erneuten Untersuchung von Adhäsionseinrichtungen verschiedener Insekten fiel auf, daß die Adhäsionsflächen von Wasser nicht benetzt werden und die von den Adhäsionseinrichtungen auf Glasflächen zurückbleibenden Flüssigkeitströpfchen mit Wasser nicht mischbar sind. Es muß sich hier also um eine apolare, ölige Flüssigkeit handeln, was übrigens auch schon Rombouts (1884) an Fliegen beobachtet hatte. Die Lipidnatur des Adhäsionssekretes legte nun den Gedanken nahe, die Insekten auf festen fettlöslichen Farbstoffen herumlaufen zu lassen in der Erwartung, daß der Farbstoff das Sekret anfärben und zum Herkunftsort des Sekretes hindiffundieren würde. Bei Imagines mit präatarsalen Haftlappen (Pulvilli, Arolia) erbrachten derartige Versuche das überraschende Resultat, daß auf der Oberseite der Haftlappen ein sekrettransportierendes Rillensystem vorhanden ist, in dem das Sekret an der Basis der Haftlappen aufgenommen und über die Peripherie zu den Haftstellen auf der Unterseite der Haftlappen geleitet wird. Sekretabgabeort und die Stellen der Adhäsion sind somit hier räumlich getrennt. Derartige im Prinzip übereinstimmende Verhältnisse wurden bei den folgenden Insekten gefunden: *Musca domestica* L., *Calliphora erythrocephala* Meig. (Diptera), *Pieris rapae* L. und andere Lepidoptera, *Vespa* spec. (Hymenoptera) und *Carpocoris pudicus* Pd. (Hemiptera). Im einzelnen sind die Rillensysteme dieser Insekten recht unterschiedlich ausgebildet. Im folgenden wird der genauer untersuchte Fall von *Musca domestica* L. dargestellt.

Nach Vorliegen dieser Ergebnisse konnten der Herkunftsort des Adhäsionssekretes bei *Musca* enger lokalisiert und die betreffenden Integumentbereiche histologisch untersucht werden.

Die Lipidnatur der Adhäsionsflüssigkeit ließ ferner vermuten, daß sie im Zusammenhang mit der generellen oberflächlichen Lipidschicht („Wachsschicht“) der Insekten steht und nur einen speziellen Teil dieser Schicht darstellt. Die Konsistenz der Wachsschicht und ihre Eignung als Adhäsionsflüssigkeit wurde daher bei einer Anzahl von Insekten und anderen Land-Arthropoda mit dem im folgenden Abschnitt beschriebenen „Spiegelungsverfahren“ überprüft (Abschnitt IV). Die sich daraus ergebenden Gesichtspunkte zur Evolutionsbiologie der Adhäsionseinrichtungen werden abschließend kurz diskutiert.

B. Material und Methode

Die im Text genannten untersuchten Insekten und andere Land-Arthropoda wurden in der Umgebung von Erlangen gesammelt; auch die untersuchten Exemplare von *Musca domestica* L. sind Wildfänge.

Für die Versuche mit fettlöslichen Farbstoffen wurden lebende Insekten 0,5–48 h in Glasgefäßen gehalten, die innen mit einer dünnen Farbstoffschicht überzogen waren. Diese wurde folgendermaßen hergestellt: eine kleine Menge des in Aceton gelösten Farbstoffes wurde in die Gefäße gegeben und die Innenwände durch Drehen und Rollen der Gefäße so lange benetzt, bis das Aceton verdunstet war. Die durch das Herumlaufen in diesen Gefäßen mit feinen Farbstoffpartikeln eingestäubten Insekten wurden anschließend dekapitiert und die interessierenden Teile in Glycerin lichtmikroskopisch untersucht. Gute Anfärbungen der Adhäsionsflüssigkeit wurden mit Sudan III, Sudan Rot B und Sudangrün erzielt; mit Sudanschwarz B ließ sich die Adhäsionsflüssigkeit hingegen nicht hinreichend anfärben.

Für die Rasterelektronenmikroskopie¹ wurden die Tarsen von *Musca* über Alkohol in Benzol übergeführt, an der Luft getrocknet, mit beidseitig klebender Folie auf die Objekthalter montiert und mit Gold besprüht.

Brauchbare histologische Schnittserien des Tarsus von *Musca* wurden mit einer Celloidin-Paraffin-Methode erhalten. Die in Carnoy fixierten Objekte wurden nach Durchtränkung mit 8 %iger Celloidinlösung und Härtung mit Chloroform im Celloidinblock über Carbol-Benzol (1:10) und Benzol in Paraffin (Schmelzpunkt 51–53° C) übergeführt. Die Schnitte wurden nach Romeis (1948, § 554) ausgebreitet und aufgeklebt und weiter, ohne das Celloidin zu entfernen, wie Paraffinschnitte behandelt. Schnittdicke: 6 µm. Färbung: Eisenhämatoxylin nach Weigert.

Die lichtmikroskopischen Aufnahmen wurden mit der Fotoeinrichtung Orthomat in Verbindung mit dem Mikroskop Orthoplan und einer Ölimmersion (100 x) von Leitz angefertigt.

Für den Nachweis von sehr dünnen Flüssigkeitsfilmen an Adhäsionseinrichtungen und anderen Oberflächen wurde ein einfaches „Spiegelungsverfahren“ angewandt. Ordnet man eine Glasplatte (Deckglas, Objektträger) und eine flächige Lichtquelle (zum Beispiel Schott KL 150 mit Lichtleiter) unter einem Stereomikroskop so an, daß die Lichtquelle in der unteren Glasfläche spiegelnd gesehen wird, dann erscheinen Flüssigkeitstropfen und -filme, die sich zwischen irgendeinem Gegenstand und der unteren Glasfläche ausbreiten, *dunkel* in einer hell spiegelnden Umgebung. Die Adhäsionsstellen eines an der Unterseite der Glasplatte mittels der Adhäsionseinrichtungen hängenden Insektes können so sehr genau lokalisiert werden. Ebenso kann geprüft werden, inwieweit auch andere Kutikulaoberflächen Flüssigkeitsfilme aufweisen.

¹ Die REM-Aufnahmen wurden in dem Laboratorium für Werkstoffuntersuchung der Firma Kontron in Eching bei München mit dem Gerät JSM-P15 hergestellt, wofür ich der Firma an dieser Stelle danken möchte

C. Ergebnisse und Diskussion

I. Die äußere Morphologie der Pulvilli von *Musca domestica* L.

Der Prätarsus besteht aus einem Paar Klauen und dem darunter befindlichen Paar Pulvilli (Abb. 1). Während die Klauen an einem medianen Vorsprung des letzten Tarsus-Gliedes syndetisch eingelenkt sind, ist das Integument oberhalb der Pulvillibasen tief eingefaltet, so daß die Pulvilli aus der unteren Wandung der Falte hervortreten. Diese Einfaltung (Abb. 1 und 7a, E) liegt annähernd in der Transversalebene am seitlichen Vorderrand des letzten Tarsus-Gliedes; ihre Form und Ausdehnung ist in Abbildung 8 eingezeichnet. An ihrem Grunde befindet sich eine feine Einfaltung, die als Abschluß der Einfaltung (E) eine Rinne bildet (Abb. 7a, Ri). Diese setzt sich unmittelbar in eine Furche auf der Oberseite der Basis der Pulvilli fort (Abb. 4 und 8, F); sie ist verhältnismäßig kurz und führt zum proximalen Ende des Rillensystems.

Die Rillen der Oberseite der Pulvilli sind $0,25-1 \mu\text{m}$ breit, etwa $1 \mu\text{m}$ tief und im Lichtmikroskop ohne Anfärbung kaum erkennbar — die REM-Aufnahmen zeigen sie jedoch sehr klar (Abb. 2, 4 und 6). Das Rillensystem beginnt basal mit einem Rillennetz (Abb. 2 und 6a, Rn), das sich in die Mündung der Furche hinein erstreckt. Vom Rillennetz ziehen die Rillen dicht gedrängt, und ohne Querverbindungen zu bilden, zunächst apikal, um sich dann zur Peripherie aufzufächern, wobei sie sich nur selten aufzweigen. Die Enden der Rillen treten zwischen den am Rande der Pulvilli befindlichen Trichomen hindurch. Die Oberseite der Pulvilli ist im übrigen glatt, lediglich in der randnahen Zone sind die Buckel zwischen den Rillen mit Dörnchen besetzt und weisen eine feine Skulpturierung auf (Abb. 6b).

Die Unterseite der Pulvilli ist mit regelmäßig angeordneten Trichomen dicht besetzt, die leicht s-förmig geschwungen und distal hakenartig gekrümmt sind. Die der Unterlage zugekehrten Seiten der Haken bilden die Auflage- und Adhäsionsstellen der Pulvilli, wie dies mit dem im vorigen Abschnitt beschriebenen „Spiegelungsverfahren“ aufgezeigt werden kann. Durch die s-Form sind die Trichome elastisch und können Unebenheiten der Unterlage bis zu einem gewissen Grade ausgleichen, so daß eine maximale Anzahl von Trichomspitzen die Unterlage berührt.

II. Versuche mit fettlöslichen Farbstoffen

Durch das Herumlaufen auf einer Schicht des festen Farbstoffes stäuben sich die Insekten mit feinen Farbstoffpartikeln ein. Die oberflächliche Lipidschicht der Insekten hat in vivo unter normalen Temperaturverhältnissen eine flüssige Konsistenz (s. Abschnitt C. IV), so daß die Farbstoffpartikel kleben bleiben und die Lipide aufsaugen. Nach längerer Zeit (mehreren Stunden bis Tagen) zerfließen die Partikel daher zu pastenartigen Klumpen, die sich der Oberfläche anschmiegen. Eine Anfärbung der Lipidschicht ist im Lichtmikroskop im allgemeinen nicht sichtbar, da sie offenbar zu dünn ist, um genügend Farbstoff aufnehmen zu können; in Gruben, Rillen oder Falten der Kutikula findet man aber dickere Lipidfilme, die deutlich angefärbt erscheinen. Eine Anfärbung der Kutikula selber wurde in keinem Falle beobachtet. Lediglich bei *Tettigonia viridissima* (L.) konnte deutlich gesehen werden, daß auch die Porenkanälchen in der Kutikula angefärbt waren.

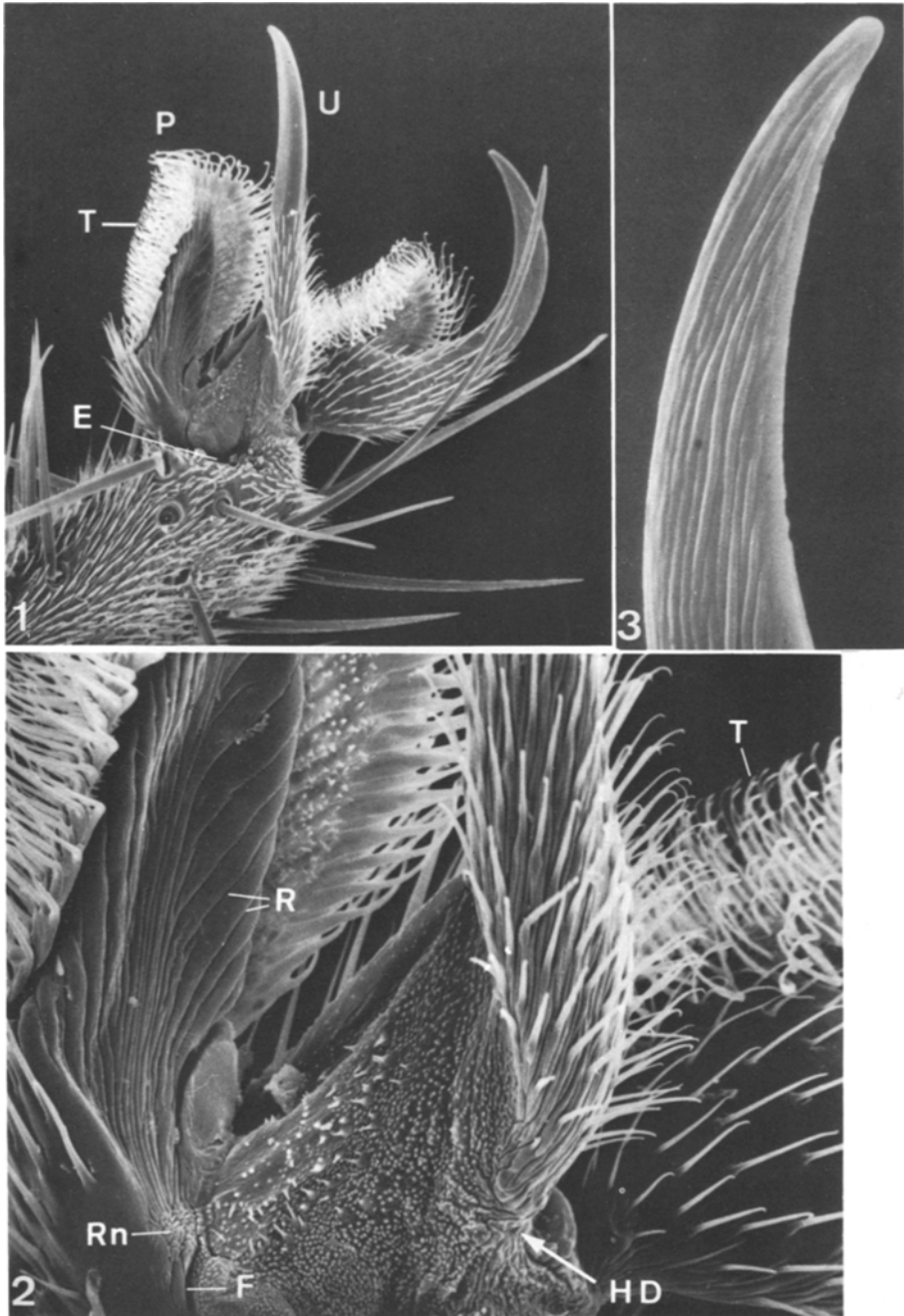


Abb. 1–3. *Musca domestica* L. Praetarsus. REM-Aufnahmen

Abb. 1. Gesamtansicht von schräg oben. 300 x

Abb. 2. Ausschnitt aus Abbildung 1, Basis von Klaue und Pulvillus. 1000 x. Man erkennt das Rillensystem auf der Oberseite des Pulvillus und ein wahrscheinlich Zementsekret transportierendes Rillensystem auf der Dorsalseite der Klaue

Abb. 3. Spitzenabschnitt der Klaue. 1500 x. Man beachte das in Längsrichtung verlaufende Rillensystem, das wahrscheinlich dem Zementsekrettransport dient

Nach kürzerem Aufenthalt auf dem Farbstoff (0,5–3 h) findet man bei *Musca* Hinweise auf ein Fließen der Lipidschicht auf der Kutikulaoberfläche. Die noch verhältnismäßig wenigen Farbstoffpartikel sind auf den Trichomen sehr häufig in Längsreihen angeordnet: sie liegen jeweils auf der gleichen Seite des Trichoms. Diese Anordnung kann wohl nur so gedeutet werden, daß ein größeres Farbstoffkorn im basalen Bereich eines Trichoms in Fragmente zerfällt und die Fragmente von dem fließenden Lipidfilm mehr oder weniger weit transportiert werden und in einer Reihe angeordnet liegen bleiben. Die Reihe gibt also auch die Orientierung der Flußrichtung des Lipidfilmes an. Ohne derartige Fließbewegungen müßten die Farbstoffkörner statistisch angeordnet sein.

Nach längerer Verweildauer auf dem Farbstoff (3–48 h) sind die Trichome von *Musca* mit dem Farbstoff sehr verklumpt, und man findet im Rillensystem stark angefärbte Flüssigkeitsfäden, durch die die Rillen auch im Lichtmikroskop deutlich sichtbar werden (Abb. 5). Die Färbung schreitet mit zunehmender Verweildauer auf dem Farbstoff im großen und ganzen von der Peripherie zur Basis des Rillensystems fort, auch wenn sie zum Teil von Farbstoffkörnern ausgehen kann, die auf die Oberseite der Pulvilli gefallen sind. Schließlich sind in Fortsetzung des Rillensystems auch die Lipidschichten in der Furche (F) der Pulvilli und in der Einfaltung (E) des letzten Tarsus-Gliedes angefärbt.

Die morphologischen Gegebenheiten und die angeführten Beobachtungen bei *Musca* legen die folgende Deutung nahe. Da beim Herumläufen ständig Adhäsionsflüssigkeit an der Unterlage zurückbleibt, muß diese nachgeliefert werden. Wegen des dadurch bedingten relativ hohen Lipidverbrauchs muß an einer Stelle des Integumentes, hier offenbar in der Einfaltung (E) des letzten Tarsus-Gliedes, eine verstärkte Abscheidung flüssiger Lipide stattfinden. Von der Einfaltung (E) aus gelangt das Sekret über die Rinne (Ri) und die Furche (F) zum Rillennetz (Rn), in dem die Flüssigkeit auf die zur Peripherie der Pulvilli ziehenden Rillen verteilt wird (Abb. 8). In diesen gelangt sie auf die Unterseite der Pulvilli, wo sie an den Trichomen oberflächlich apikal zu den Adhäsionsstellen fließt. Das Rillensystem auf der Oberseite der Pulvilli stellt somit offenbar ein sekrettransportierendes System dar.

III. Histologische Untersuchung zur Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit

Nach den obigen Darlegungen ist zu vermuten, daß die Adhäsionsflüssigkeit insbesondere im Bereich der Einfaltung (E) des Integumentes abgeschieden wird. Die histologische Untersuchung dieser Region zeigt jedoch keinerlei Drüsenausführgänge, die Kutikula ist hier lediglich nicht sklerotisiert und besonders dünn (nur 1 μm dick, im übrigen aber 2–5 μm dick — s. auch Abb. 7a). Nach allem, was über die Lipidsekretion der Insekten bekannt ist, ist das Fehlen von Ausführgängen aber nicht verwunderlich. Nach den Untersuchungen von Wigglesworth (1945, 1948), Kramer u. Wigglesworth (1950) und Way (1950) kann als gesichert angesehen werden, daß die „Wachsschicht“, also die gesamte Kutikula als Verdunstungsschutz überziehende Lipidschicht, von den Epidermiszellen durch die Kutikula hindurch *ständig* abgeschieden wird. Auch an Stellen besonders starker Abscheidung von Lipiden, wie den Wachsdrüsen der Honigbiene (Dreyling, 1906), der Imagines der Aleyrodina (Weber, 1935) und der Schmetterlingslarve *Calpodex* (Locke, 1960), unterscheidet

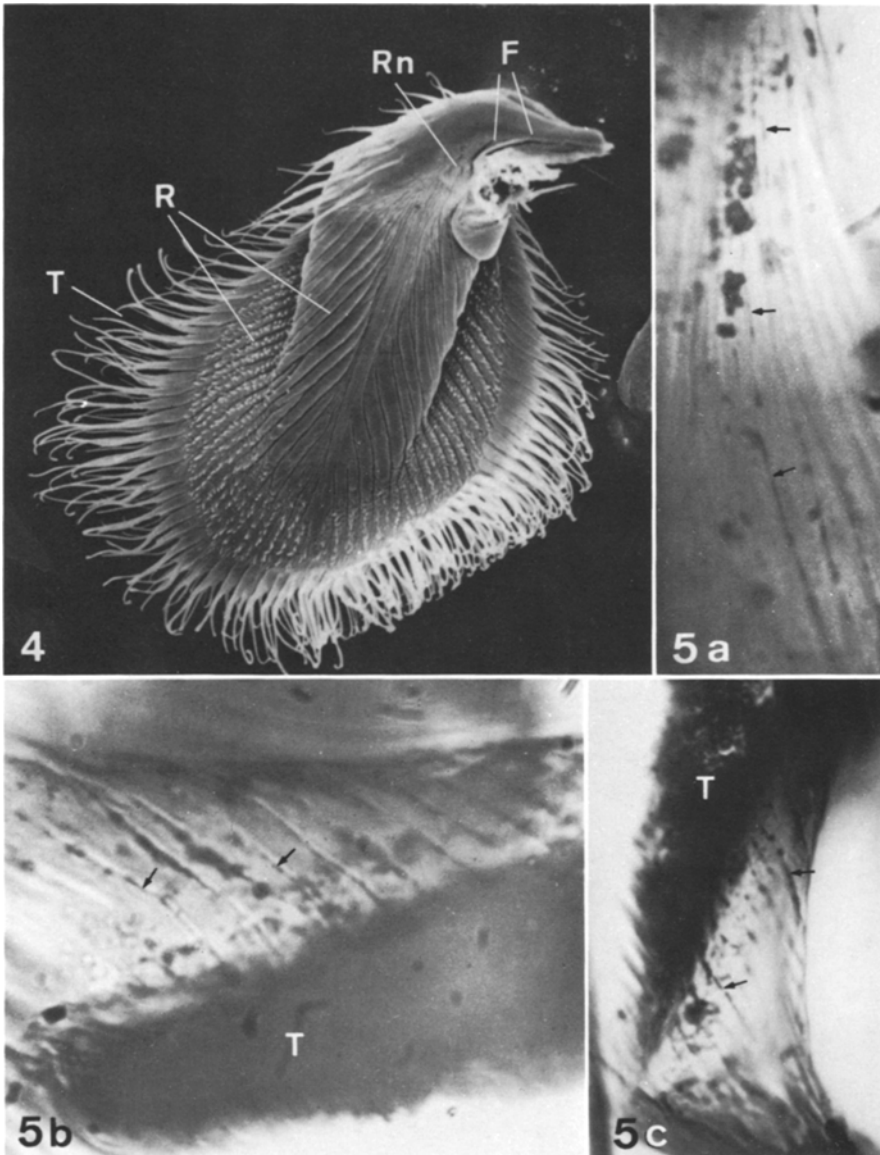


Abb. 4. *Musca domestica* L. Pulvillus isoliert von oben. REM-Aufnahme. 500 x. Übersicht über das Transportsystem der Adhäsionsflüssigkeit

Abb. 5a–c. *Musca domestica* L. Rillen des Pulvillus nach 48 h Aufenthalt des lebenden Insektes auf Sudan Rot B. Man erkennt die mit Farbstoff verklumpten Trichome und die in den Rillen angefarbte Adhäsionsflüssigkeit (*Pfeile!*). Lichtmikroskopische Aufnahmen, Ölimmersion.
 a Rillen nahe der Basis unterhalb des Rillennetzes. b Periphere Rillen, Pulvillus in Seitenansicht. c Gesamtübersicht des Pulvillus von der Seite

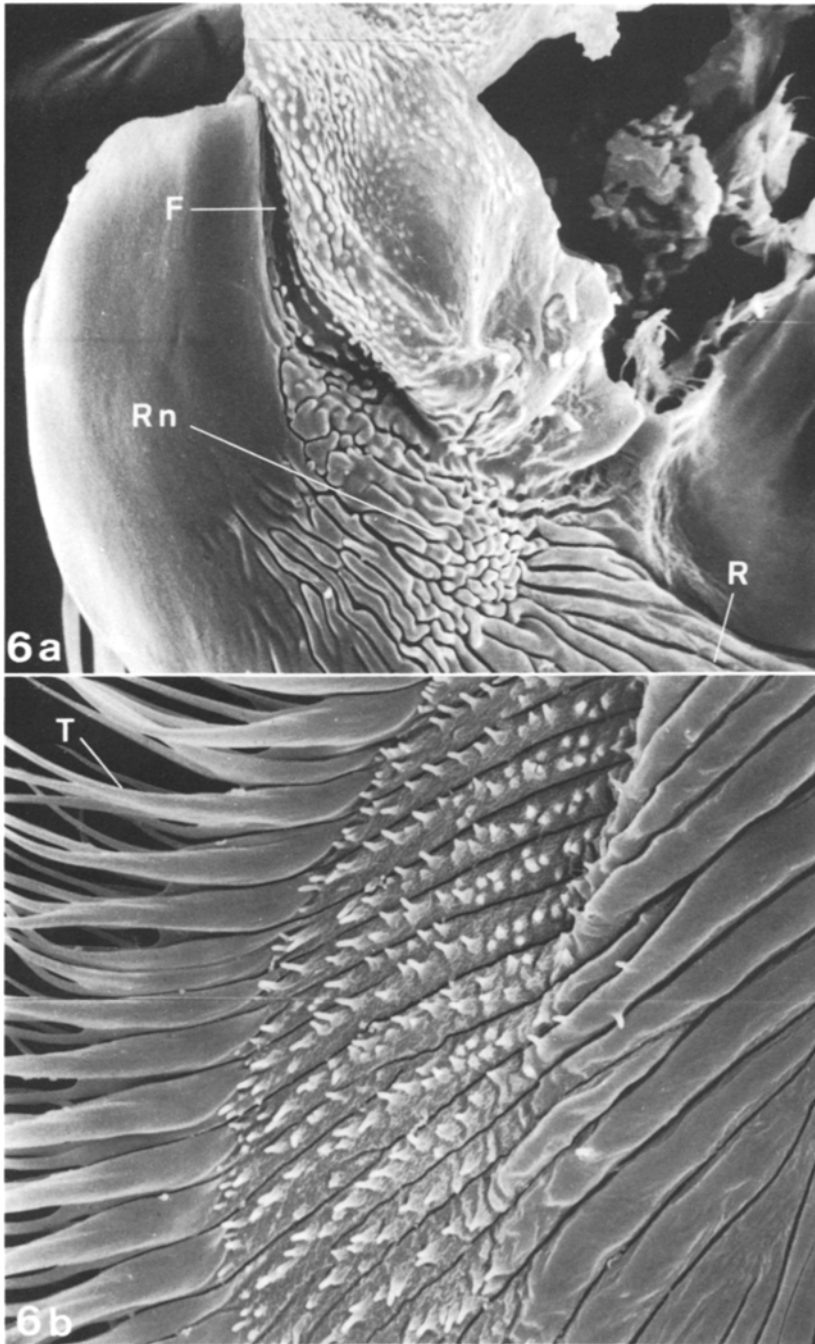


Abb. 6a u. b. *Musca domestica* L. REM-Aufnahmen des Pulvillus von oben. a Basis des Rillensystems mit Furche (F), Rillennetz (Rn) und den zur Peripherie ziehenden Rillen (R). 3000 x. b Rillen an der Peripherie des Pulvillus. 2000 x

sich die Kutikula zumindest nicht prinzipiell von der übrigen Kutikula. So gibt es kein lichtmikroskopisch faßbares morphologisches Kriterium für die Erkennung stärker lipidabscheidender Integumentpartien.

Allerdings fand Locke (1961), daß in der Kutikula der wachsabscheidenden Region bei der Honigbiene die elektronenoptisch darstellbaren „Wachsfilamente“ viel zahlreicher sind als in Integumentpartien mit geringerer Lipidsekretion, was sich möglicherweise in Zukunft als ein brauchbares morphologisches Kriterium für verstärkt Lipide abscheidende Integumentpartien erweisen könnte.

Betrachtet man aber die Ausbildung der Epidermis des Tarsus von *Musca*, dann finden sich ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei dem von Lees und Beament (1948) untersuchten wachsabscheidenden Géné'schen Organ der Zecken (*Ixodes* und *Ornithodoros*), mit dem die Eier bei der Ablage mit einer Wachsschicht als Verdunstungsschutz versehen werden. In beiden Fällen beobachtet man stark vergrößerte Epidermiszellen, die sich von der Kutikula abgehoben haben. Bei *Musca* findet sich eine derartige von der Kutikula abgelöste Epidermis unterhalb der Rinne (Ri) der Einfaltung (Abb. 7a, E), im ganzen Bereich des Hohlräume der Pulvilli, im Bereich der Basis der Krallen und um den distalen Teil der Krallensehne (Abb. 7c). Sie besteht aus großen drüsigen Zellen, während in den benachbarten Gebieten die Epidermis kleinzellig wird und der Kutikula anliegt. Lees und Beament nehmen für das Géné'sche Organ an, daß in dem Zwischenraum zwischen Kutikula und Epithel eine wasserlösliche Vorstufe des Lipidsekretes von den Epidermiszellen abgeschieden wird. Peripher in den Epidermiszellen befindliche Vakuolen, die auch bei *Musca* zu sehen sind (Abb. 7b), deuten die Autoren als noch nicht abgegebene Sekretansammlungen. Nach diesen Autoren wird das Sekret vermutlich nur dort abgeschieden, wo das drüsige Epithel den Kontakt mit der Kutikula behält – bei *Musca* ist dies im Bereich der Rinne (Ri) der Einfaltung (E) der Fall. Auch diese Überlegungen führen somit zu der Vorstellung, daß die Sekretion der aus Lipiden bestehenden Adhäsionsflüssigkeit im Bereich der Einfaltung (E) erfolgt².

Zu ganz ähnlichen Resultaten war bereits Dahl (1885) gekommen. Auch er machte große drüsige Zellen, die keine Ausführgänge haben und die er in den Tarsen der Insekten fand, für die Sekretion der Adhäsionsflüssigkeit verantwortlich; auch er nahm an, daß diese durch die Kutikula hindurch abgeschieden wird. Seine Ansichten setzten sich aber in der Folgezeit nicht durch, offenbar, weil sie zu wenig begründet erschienen. So wurde die Frage nach der Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit der Insekten als noch ungelöst empfunden (Kaestner, 1973).

Bei den histologischen Untersuchungen fielen jederseits 2 dünne Ausführgänge in der Kutikula auf, die an der Basis der Klauen, oben und an der Medianseite, ausmünden (Abb. 8, HD). Die obere Ausmündung ist auch auf der REM-Aufnahme (Abb. 2) sichtbar, die außerdem zeigt, daß sich an dem Ausführgang ein Rillensystem anschließt, das sich auf der Dorsalseite bis zur Spitze der Klaue erstreckt (Abb. 2 und 3) und der Ventralseite der Klaue fehlt. Normalerweise waren keine zu diesen Gängen zugehörige

² Da auch in der kleinzelligen Epidermis die trichogenen Zellen als große Gebilde auffallen, und diese zum Beispiel bei den Larven der Lepidoptera nachweislich sehr häufig Drüsenfunktion haben, wäre die Frage aufzuwerfen, ob und inwieweit auch diese an der Sekretion von Lipiden teilnehmen

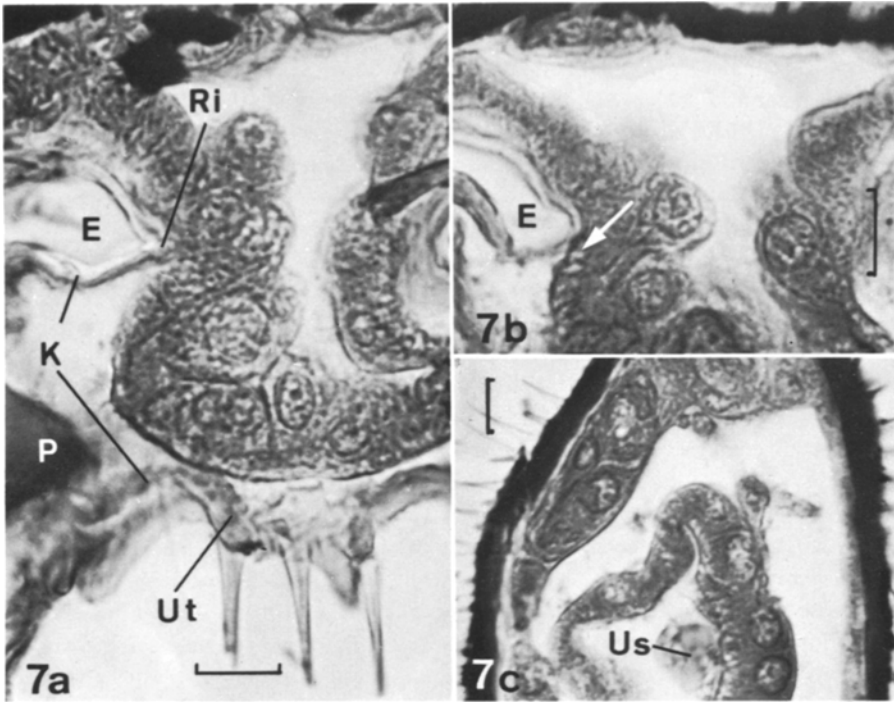


Abb. 7 a–c. *Musca domestica* L. Querschnitte durch das letzte Tarsus-Glied. In a u. b liegt die Dorsalseite oben, in c rechts. Lichtmikroskopische Aufnahmen, Ölimmersion, Maßstrich: 10 μm . a Querschnitt im Bereich der Pulvillusbasis, man erkennt große drüsige Epidermiszellen, die unterhalb der Einfaltung (E) von der Kutikula abgehoben sind. b Von der Kutikula abgehobene große Epidermiszellen unterhalb der Einfaltung (E) mit peripheren Vakuolen (Pfeil!). c Querschnitt im distalen Bereich der Krallensehne (Us), deren Epidermis von der Kutikula abgehoben ist und dorsal in Fortsetzung der großen Zellen oberhalb des Unguitractor ebenfalls aus großen Zellen besteht. Weiter proximal geht die Epidermis der Krallensehne in normales kleinzelliges Epithel über

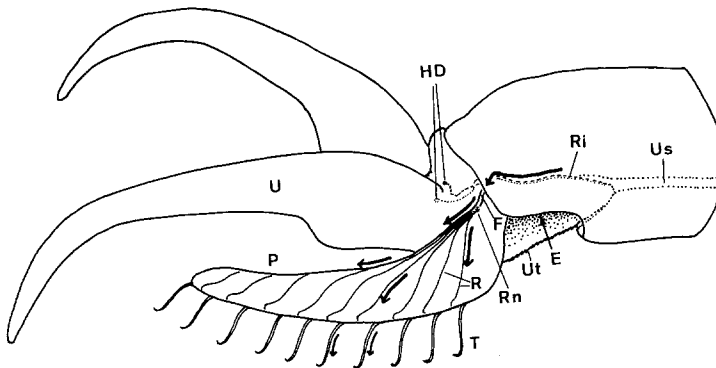


Abb. 8. Schema der Transportwege der Adhäsionsflüssigkeit an der Tarsus-Spitze von *Musca*. Verdeckte Konturen punktiert gezeichnet; die dicken Pfeile geben die Flußrichtung an

Drüsenzellen zu finden. Nur bei einem Exemplar, das möglicherweise frisch geschlüpft war, wurden große Zellen gefunden, die in Fortsetzung der Kutikulagänge einen Hohlraum aufwiesen, der aber offenbar kaum Sekret enthielt. Diese Umstände legen es nahe, in diesen Drüsen zementsezernierende Hautdrüsen zu vermuten, wie sie von anderen Insekten beschrieben wurden (Wigglesworth, 1947, 1948; Kramer u. Wigglesworth, 1950; Malek, 1958; und andere). Solche Drüsen geben ihr Sekret während oder kurz nach der Ecdysis ab, um dann bei den Imagines zu degenerieren (s. aber Delachambre, 1973). Sollte diese Deutung richtig sein, dann würde die Bedeutung des Rillensystems auf der Klaue in der raschen Verteilung des Zementsekretes über die Klauenoberfläche liegen. Die Beobachtungen von Kramer u. Wigglesworth (1950), Malek (1958) und Way (1950), daß sich das Zementsekret nach Sekretion vor allem in Rillen und Furchen der Körperoberfläche findet, würde gut zu dieser Deutung passen. In diesem Zusammenhang ist von Interesse, daß auch an anderen exponierten Stellen des Körpers, die häufigen Berührungen ausgesetzt sind, wie Borsten und Spornen, vergleichbare Längsrillen ausgebildet sind. Da gerade an solchen exponierten Stellen eine die Lipidschicht stabilisierende Zementschicht sinnvoll ist, dürfte die Bedeutung dieser Rillen ganz generell im Zementsekrettransport liegen. Durch Untersuchung der Drüsen und ihres Sekretes bei schlüpfenden oder frisch geschlüpften Imagines von *Musca* könnte diese Hypothese überprüft werden.

IV. Die Adhäsionsflüssigkeit als Bestandteil der oberflächlichen Lipidschicht

Da die bei Insekten generell die Kutikula überziehende „Wachsschicht“ ebenso wie die Adhäsionsflüssigkeit aus Lipiden besteht, lag es nahe zu untersuchen, ob auch die Wachsschicht eine hinreichend flüssige Konsistenz aufweist, um wie eine Adhäsionsflüssigkeit wirken zu können. Durch Anwendung des in Abschnitt B beschriebenen „Spiegelungsverfahrens“ konnte gezeigt werden, daß dies bei lebenden Insekten bei Zimmertemperatur tatsächlich weitgehend der Fall ist.

Untersucht wurden Imagines von Diptera (*Musca domestica* L., *Calliphora erythrocephala* Meig.), Lepidoptera (*Pieris rapae* L. und andere), Hymenoptera (*Formica* spec., einige Apidae), Coleoptera (*Pterostichus nigrita* F., *Tenebrio molitor* L., *Dermestes lardarius* L.), Hemiptera (*Carpocoris pudicus* Pd. und andere), Dermaptera (*Forficula auricularia* L.) und mehrere Arten der Caelifera.

In nahezu allen Fällen war festzustellen, daß, nach Auflegen einer Glasplatte auf beliebige Körperteile der mit CO₂ narkotisierten Insekten, an den Berührungsstellen zwischen Körperoberfläche und Glasfläche sich eine Flüssigkeitsschicht ausbreitet. Diese erwies sich im allgemeinen, insbesondere aber auch an den Borsten als so dick, daß um die Berührungsstellen keine Newton-Ringe auftraten. Nur in einigen Fällen war sie sehr dünn, so daß Interferenzerscheinungen beobachtet wurden. Das war auf der Rückenseite von *Tenebrio* und *Dermestes* sowie bei den Schuppen der Schmetterlinge der Fall. (Unter den Schuppen hat die Kutikulaoberfläche der Schmetterlinge jedoch eine kräftige Lipidschicht, und bei *Dermestes* sind andererseits die Haare mit einer dicken Lipidschicht bedeckt, was für die Hypothese sprechen könnte, daß auch die trichogenen Zellen an der Lipidsekretion teilnehmen.) Beim Abheben der Glasplatte blieben Tröpfchen an ihr hängen, die mit Wasser nicht mischbar sind. Ein derartiges

Abklatschverfahren haben bereits Dennell u. Malek (1955) bei der Untersuchung der Lipidschicht von *Periplaneta* angewandt.

Bei anderen terrestrischen Arthropoda liegen ähnliche Verhältnisse vor. So konnte durch das Spiegelungs- und das Abklatschverfahren bei einer *Geophilus* spec. (Chilopoda), einem Vertreter der Juliformia (Diplopoda) und bei einigen Spinnen zumindest an den Borsten eine flüssige Lipidschicht nachgewiesen werden. Somit kommt eine oberflächliche Lipidschicht auch in Taxa vor, für die sie als fehlend angegeben wird [so z.B. die Angabe von Cloudsley-Thompson 1950, wonach bei *Paradesmus* und *Glomeris* (Diplopoda) eine Wachsschicht fehlen soll].

Eine gewisse Mobilität der Wachsschicht *in vivo* wurde schon früher konstatiert und diskutiert (Wigglesworth, 1945; Beament, 1945, 1955, 1959; Dennell u. Malek, 1955; Malek, 1958; Gilby, 1962; Gilby u. Cox, 1963). Diese Mobilität erweist sich nunmehr als so groß, daß die Wachsschicht auch als Adhäsionsflüssigkeit fungieren und diese als Bestandteil der generellen Lipidschicht der Kutikula aufgefaßt werden kann³.

Daß auch mit Unterschieden in der chemischen Zusammensetzung der Adhäsionsflüssigkeit und der Wachsschicht nicht zu rechnen ist, zeigt der Versuch von Lewis (1962), in dem mit radioaktivem Dijodooktadekan markiertes Mineralöl, das auf den Tarsus von *Phormia* aufgetragen wurde, nach wenigen Minuten das Integument überzog. Somit kann davon ausgegangen werden, daß die bereits vorliegenden zahlreichen Analysen der Kutikulalipide auch im wesentlichen die Zusammensetzung der Adhäsionsflüssigkeiten der betreffenden Insekten repräsentieren (Literatur bei Neville, 1975). Im einzelnen ist die Zusammensetzung dieser Lipide bei verschiedenen Insektenarten recht unterschiedlich. Meist stellen Kohlenwasserstoffe den Hauptbestandteil dar, wie dies auch zum Beispiel für *Lucilia cuprina* (Wied.) nach Goodrich (1970) zutrifft. Eine Analyse der kutikularen Kohlenwasserstoffe von *Musca domestica* L. liegt ebenfalls bereits vor (Louloudes et al., 1961).

V. Zur Entstehung von Adhäsionseinrichtungen in der Evolution

Die Mobilität der kutikularen Lipidschicht macht die Entstehung von Adhäsionseinrichtungen bei den terrestrischen Arthropoda leicht verständlich. Fast jede Partie der Körperoberfläche, die mit der Unterlage in Berührung kommt, zeigt demnach bereits Adhäsionseffekt, der durch eine entsprechende Ausgestaltung der die Unterlage berührenden Körperoberfläche nur verstärkt zu werden braucht, wodurch dann eine Adhäsionseinrichtung zustande kommt. So wird die Mannigfaltigkeit der Adhäsionseinrichtungen bei den Larven der Lepidoptera verständlich, bei denen an ganz verschiedenen Körperstellen (verschiedenen Körperborsten, Tarsalborsten, Innenflächen der Thorakalbeine, verschiedenen Teilen der abdominalen Füße) derartige Einrichtungen vielfach unabhängig voneinander entstanden sein müssen (Hasenfuss, unveröff.). Soll aber eine Adhäsionseinrichtung dauernd funktionsfähig bleiben, so ist für den Ersatz

³ Diese annähernd flüssige Konsistenz der Wachsschicht und ihre Abhebbarkeit in Form von Tröpfchen impliziert unter anderem auch, daß der eigentümliche Kontaktgeruchssinn der Insekten als „Geschmackssinn in einer Lipidflüssigkeit“ aufgefaßt werden kann

der an der Unterlage zurückbleibenden Lipidflüssigkeit zu sorgen. Diese fließt zunächst automatisch aus der Umgebung nach, eine Situation, die zur Bildung einer verstärkt Lipide sezernierenden Integumentstelle und eines Flüssigkeit transportierenden Systems führen kann, wie dies für die Haftlappen von *Musca* hier beschrieben wurde.

Die Möglichkeit, daß an den Haftstellen gleichzeitig auch Adhäsionsflüssigkeit abgeschieden werden könnte, ist nicht von vornherein auszuschließen. Solche Fälle mag es in der Tat geben. Es wäre aber denkbar, daß die gleichzeitige Ausübung der Haft- und Sekretionsfunktion nur über Kompromisse möglich ist, die die Leistungsfähigkeit der Einrichtungen begrenzen. Dieses Verfahren wäre dann dem oben beschriebenen unterlegen und in der Evolution vermutlich nicht so erfolgreich.

Abkürzungen

E = Einfaltung des Integumentes oberhalb der Pulvillibasis	Ri = Rinne in der Einfaltung E
F = Furche an der Basis des Pulvillus	Rn = Rillennetz
HD = Mündung von Hautdrüsen	T = Trichome
K = Kutikula	U = Klaue
P = Pulvillus	Us = Krallensehne
R = Rille auf der Oberseite des Pulvillus	Ut = Unguitractor

Literatur

- Beament, J.W.L.: The cuticular lipoids of insects. *J. exp. Biol.* **21**, 115–131 (1945)
- Beament, J.W.L.: Wax secretion on cockroach. *J. exp. Biol.* **32**, 514–538 (1955)
- Beament, J.W.L.: The waterproofing mechanism of arthropods. I. The effect of temperature on cuticle permeability in terrestrial insects and ticks. *J. exp. Biol.* **36**, 391–422 (1959)
- Cloudsley-Thompson, J.L.: The water relations and cuticle of *Paradesmus gracilis* (Diplopoda, Strongylosomidae). *Quart. J. micr. Sci.* **91**, 453–464 (1950)
- Dahl, F.: Die Fußdrüsen der Insekten. *Arch. mikr. Anat.* **25**, 236–262 (1885)
- Delachambre, J.: L'ultrastructure des glandes dermiques de *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). *Tissue and Cell* **5**, 243–257 (1973)
- Dennell, R., Malek, S.R.A.: The cuticle of the cockroach *Periplaneta americana*. II. The epicuticle. *Proc. Roy. Soc. B* **143**, 239–257 (1955)
- Dreyling, L.: Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen. *Zool. Jb. Anat.* **22**, 289–330 (1906)
- Gilby, A.R.: Absence of natural volatile solvents in cockroach grease. *Nature (Lond.)* **195**, 729 (1962)
- Gilby, A.R., Cox, M.E.: The cuticular lipids of the cockroach *Periplaneta americana* (L.). *J. Insect Physiol.* **9**, 671–681 (1963)
- Goodrich, B.S.: Cuticular lipids of adults and puparia of the Australian sheep blowfly *Lucilia cuprina* (Wied.). *J. Lipid Res.* **11**, 1–6 (1970)
- Kaestner, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Bd. I 3 A, Insecta, Allgemeiner Teil. Stuttgart: Fischer 1973
- Kramer, S., Wigglesworth, V.B.: The outer layers of the cuticle in the cockroach *Periplaneta americana* and the function of the oenocytes. *Quart. J. micr. Sci.* **91**, 63–72 (1950)
- Lees, A.D., Beament, J.W.L.: An egg-waxing organ in ticks. *Quart. J. micr. Sci.* **89**, 291–332 (1948)
- Lewis, C.T.: Diffusion of oil films over insects. *Nature (Lond.)* **193**, 904 (1962)
- Locke, M.: The cuticle and wax secretion in *Calpodex etblius* (Lepidoptera, Hesperidae). *Quart. J. micr. Sci.* **101**, 333–338 (1960)

- Locke, M.: Pore canals and related structures in insect cuticle. *J. biophys. biochem. Cytol.* **10**, 589–618 (1961)
- Louloudes, S.J., Chambers, D.L., Moyer, D.B., Monroe, R.E.: The hydrocarbons of adult house flies. *Ann. ent. Soc. Amer.* **54**, 99–103 (1961)
- Malek, S.R.A.: The appearance and histological structure of the cuticle of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål). *Proc. Roy. Soc. B* **149**, 557–570 (1958)
- Nachtigall, W.: Biological mechanisms of Attachment. The comparative morphology and bioengineering of organs for linkage, suction and adhesion. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1974
- Neville, A.C.: *Biology of the arthropod cuticle*. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1975
- Rombouts, J.E.: Über die Fortbewegung der Fliegen an glatten Flächen. *Zool. Anz.* **7**, 619–623 (1884)
- Romeis, B.: *Mikroskopische Technik*, 15. Aufl. München: Leibnitz 1948
- Way, M.J.: The structure and development of larval cuticle of *Diataraxia oleracea* (Lepidoptera). *Quart. J. micr. Sci.* **91**, 145–182 (1950)
- Weber, H.: Der Bau der Imago der Aleurodinen. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Insektenkörpers. *Zoologica* **33**, Heft 89, 1–71 (1935)
- Wigglesworth, V.B.: Transpiration through the cuticle of insects. *J. exp. Biol.* **21**, 97–114 (1945)
- Wigglesworth, V.B.: The epicuticle in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Proc. Roy. Soc. B* **134**, 163–181 (1947)
- Wigglesworth, V.B.: The structure and deposition of the cuticle in the adult mealworm, *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera). *Quart. J. micr. Sci.* **89**, 197–217 (1948)

Eingegangen am 16. November 1976