

A JÓZSEF ATTILA TUDOMÁNYEGYETEM
ÁLLATTANI TANSZÉKÉRŐL

Tanszékvezető: Dr. Móczár László
egyetemi tanár

MORFOLÓGIAI ÉS KISÉRLETES VIZSGÁLATOK
A PALINGENIA LONGICAUDA OLIV. TRACHEAKOPOLTYUJÁN

Doktori értekezés

A József Attila Tudományegyetem Természettudományi
Karához benyújtja:

Halasy Katalin

II. táblával, 24 ábrával

1978.

A JÓZSEF ATTILA TUDOMÁNYOS
KUTATÁSI INTÉZMÉNY
Tudományok, Informatika
osztályának

MORFOLÓGIAI ÉS VIZSGÁLATI
A FALINGHIAI...
B 1662



oktatói értekezés
A József Attila Tudományegyetem Természettudományi
Kutatási Osztályán
Hájos Katalin

II. kötet, 24. szám

1976.

BEVEZETÉS

A vízben oldott oxigént hasznosító Insecta lárvák rendkívül érdekes légzőkészülékkel rendelkeznek, amely sajátos, a külső légzést lebonyolító kopoltyukból, és a testben gazdagon elágazódó tracheatörzsekből áll. A vízi életmódhoz az Insecták közül talán a kérész /Ephemeroptera/ lárvák alkalmazkodtak legjobban, ami a tracheakopoltyuk megjelenésével is bizonyítható /Sharp, 1901; Wesenberg-Lund, 1943/.

A múlt században számos szisztematikus úgy írta le ezeket a kopoltyukat, mint meghatározó bélyegeket. Így Pictet /1843/ és Wesenberg-Lund /1943/ a kérész lárvákat négy csoportba sorolta életmódjuk, testformájuk és táplálkozásmódjuk alapján, emellett a kopoltyuk formáját és elhelyezkedését is figyelembe vette.

1882-ben Vayssiére már csak kopoltyuik alapján csoportosította ezeket. Az első csoportban, ahová az Ephemera és Palingenia fajok is tartoznak, a test két oldalán lévő kopoltyuk nagyok, bojtosak, vagy fonalalak.

A második csoportot a Cloeon fajok képviselik, kopoltyúlemezeik nem tagoltak, de ugyancsak a test két oldalán helyezkednek el.

A harmadik csoportba ahol a testfelszint borító összefüggő kitines lemez alatt gazdagon elágazódó tracheacsövek találhatóak, az Oligoneuria fajok tartoznak.

A negyedik csoportot ahol az első pár kopoltyú módosul, erősen kitines és burkolja a többi kopoltyúlemezt, a Trichorythus képviseli.

Végül az ötödik csoport egyeténél a kopoltyúlemezek egy sajátos un.légzőkamrában helyezkednek el./Proso-pistoma/.

A későbbiekben a szisztematikusok a külső morfológiai bélyegek mellett a szervrendszerek fejlettségét, változásait figyelembe véve végezték rendszerező munkájukat, amikor is



összehasonlító anatómiai eredmények szolgáltatottak adatokat a kérészek filogenetikai rendszerezéséhez. Palmén /1877/ a trachearendszerük, Arvy és Gabe /1953/ az endokrin rendszerük alapján rendszerezték az Ephemeroptera lárvákat. A trachearendszer, a Malpighi-edények és az idegrendszer megjelenését ill. változásait figyelembevéve állította fel Landa /1969/ Közép-Európa kérészlárváinak filogenetikai rendszerét. E rendszer alapján a szerző megállapítja, a Palingeniidae családról hogy említett szervrendszereinek fejlettsége majdnem azonos az Ephemeridae család legprimitívebb csoportjainál megfigyelhetőkkel.

A lárvák kopoltyúira vonatkozó anatómiai ismeretek mellett jelentősek az általános szövettani munkák is. Szövettanukra vonatkozó általános adatok elsősorban kézikönyvekben találhatóak /Chapman, 1969; Illies, 1968; Leake, 1975; Neville, 1970; Rousseau, 1921; Weber, 1933; Wigglesworth, 1972/. A kopoltyúk felszínét borító respiratorikus epithel szerkezetére vonatkozólag számos adat ismert Trichoptera, Ephemeroptera, és Odonata lárvákra is /Eastham, 1936; Nüske és mt., 1972; Wichard, 1973; 1975; Wichard és mt., 1974/b/. A szerzők leírják a tipikus légzőhámot, ismertetik a sejtek felépítését, a sejtalkotókat, és mint jellegzetességet az intercelluláris terekben elágazódó tracheolákat, melyek mennyisége a lárvák oxigénigényével, valamint a környezet oxigéntartalmával arányos.

Az irodalmi adatok tanulmányozásakor kitűnik, hogy a szerzők a légző funkció mellett a kopoltyúnak más feladatokat is tulajdonítanak. Ilyen pl., hogy a kopoltyúk mozgásukkal, főleg az uszó lárváknál az állat hely- és helyzetváltoztató mozgásában is résztvesznek /Eastham, 1934; Wesenberg-Lund, 1943/. Nagy számú adat bizonyítja, hogy a kopoltyúk receptorokkal ellátott szervek.

Eastham /1936/ a légzőepithel sejtek között speciális sejtcsoportokat talált, melyeket campaniform sensillának nevezett el és ezek centrális sejtjét mint scolopsos érzéksjett írta le.

Az irodalmi adat szerint ezek a sensillák receptor funkciót töltenek be, és a vízben oldott oxigén mennyiségének változásait érzékelik. Működésükben összehasonlíthatók a magasabbrendűek kopoltyuikban található érzőreceptorokkal /Stammer,1966; Sutterlin és mt., 1969/.

Ezeket a sajátos sejteket, ill. sejtcsoportokat mások is leírták, de nem mint receptorokat, hanem mint sóadszorpciót végző osmoregulációs szerveket /Komnick és mt.,1971; Komnick és mt., 1973; Wichard és mt., 1973; Wichard és mts.,1973/. Funkciójukat a magasabbrendűeknél talált egyéb osmoregulációs szervek működésével vetik össze, így pl. az édesvízi halak kopoltyúján lévő kloridsejtekkel /Munshi,1964; Petřík,1968/, valamint a madarak sómirigyével /Csaba, 1978; Hughes, 1977; Schmidt-Nielsen és mt., 1964; Staaland, 1967/. Más szerzők ezeket mint só szekretáló sejtcsoportokat tekintik /Kapoor és mt.,1973/a; 1973/b/.

Mint ahogy már említettük, a kérészlárvák tracheakopoltyuikkal a legtökéletesebben alkalmazkodtak a vízben oldott oxigén hasznosításához és érzékenyen reagálnak ennek mennyiségi változásaira. Biológiai analízisekben gyakran alkalmazzák ezeket a fajokat indikátorként, mert néhány karakterisztikus tulajdonságuk - oxigénváltozással szembeni érzékenység, hosszú ideig tartó lárvális fejlődés - alkalmassá teszi erre. Különösen a beásó életmódot folytató lárvák bizonyultak megfelelő tesztállatoknak.

A napjainkban nagy problémát jelentő vízszennyezés és az egyre inkább előtérbe kerülő bioenergetikai

kutatások egyaránt szükségessé teszik, hogy megismerjük a respiráció intenzitását befolyásoló különböző ökológiai faktorok hatását. Mivel ezek a lárvák sajátosságos életmódjuk miatt természetes körülmények között nem tanulmányozhatók, legtöbb kutató laboratóriumban próbálkozott a természeteshez hasonló körülményeket teremteni. Ennek során bebizonyosodott, hogy a beásást lehetővé tevő alzat megléte, vagy hiánya az egyik legfontosabb oxigénfogyasztást befolyásoló tényező /Eriksen, 1968; Olson és mt., 1968; Wautier és mt., 1955/, ezért kísérleti mérések során fontos, hogy mesterséges szubsztrátot alkalmazunk és így a valóságoshoz közelebb eső oxigénfogyasztási értékeket mérjük. Ennek a lárvák negatív fototaxisa miatt is nagy a jelentősége /Csoknya, 1973/, ugyanis a beásást lehetővé tevő alzat egyben a fény zavaró hatásának kiküszöbölését is biztosítja.

A másik legjelentősebb faktor a környező víz hőmérséklete /Fox és mts., 1937; Kamler, 1970; Knight és mt., 1965/. Mindezen abiotikus tényezők természetesen a fontosabb biotikus faktorokkal - testméret, fejlettség, lárvastádium - együtt hatnak /Edmunds és mt., 1966; Feldmeth, 1970; Kamler, 1970; Knight és mt., 1966/.

Mind a morfológiai, mind a kísérletes vizsgálatok területén eléggé háttérbe szorult a *Palingenia longicauda* Oliv. Ez talán korlátozott földrajzi elterjedésével, hosszú ideig tartó lárvális fejlődésével, sajátos ökológiai viszonyaival van összefüggésben. Mivel lehetőségünk nyílt rendszeres gyűjtésükre, feladatul tűztük magunk elé a tiszavirág lárvák trachea-kopoltyúinak szerkezeti megismerésén túl a kopoltyúval kapcsolatos néhány ökológiai tényező vizsgálatát is.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A vizsgálatainkhoz felhasznált *Palingenia* lárvákat a Tiszából és a Marosból gyűjtöttük. Fontosabb gyűjtőhelyeink a Tiszán a 165.fkm-nél, a Maroson az 5,1.fkm-nél voltak.

A tiszavirág rendszertani besorolása /Móczár,1969; Ujhelyi,1959/

phylum:	ARTHROPODA .
subphylum:	Antennata
cladus:	Tracheata
subcladus:	Opisthogoneata
classis:	INSECTA
subclassis:	Holomerentoma
legio:	Pterygota
ordo:	EPHEMEROPTERA
familia:	PALIGENIIDAE
species:	PALINGENIA LONGICAUDA OLIV.

Vizsgálati módszerek

A lárvákat a különböző részfeladatoknak megfelelően vagy a helyszínen rögzítettük, vagy élő állapotban a laboratóriumba szállítottuk és ott különböző kísérletekhez használtuk fel.

Az általános szövettani preparátumok készítéséhez a kopoltyukat Bouin, Carnoy és Zenker-féle rögzítőkeverékekben, valamint 10 %-os formalinban fixáltuk. A rögzítés után a paraffinba ágyazott anyagból 5-7 mikron vastagságú metszeteket készítettünk, melyeket haematein-eosinnal, vas-haematoxilinnal, Mallory-féle hármassal festéssel és van Gieson-módszer szerint színeztünk /Kiszely

és mt.,1958; Szüts,1936/.

Az elektronmikroszkópos vizsgálatokhoz a Karnovsky-féle /1965/ glutáraldehydes fixálás után az anyagot totálisan uranilacetáttal, metszet formájában pedig ólomcitráttal /Reynolds,1963/ kontrasztoltuk.

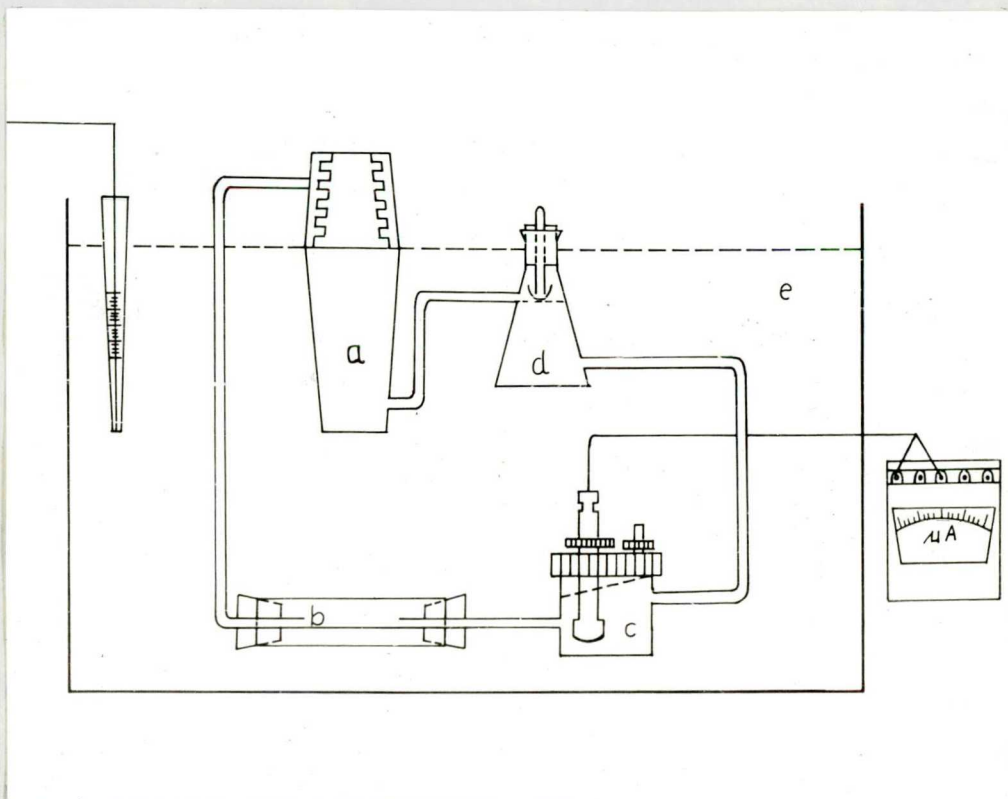
Az ultravékony metszetek pozíciójának megállapításához toluidinkékkel szinezett félvékony metszeteket készítettünk. Az elektronmikroszkópos metszetek TESLA BS 474 ultramikrotommal készültek, tanulmányozásuk TESLA BS 500 típusu, valamint JEOL 100 B elektronmikroszkóppal történt. A scanning felvételek JEOL 100 B elektronmikroszkóp EM-ASID-1 scanning feltétjével készültek. *

Az oxigénfogyasztási értékek meghatározásában kezdetben a legelterjedtebb módszert, a Warburg-féle manometrikus eljárást alkalmazták kérészlárvák esetében is /Csoknya,1973; Knight és mt.,1966; Olson és mt.,1968/. Ennek mérési körülményei azonban - kevés vízmenyiség, rázatás, vízáramlás és alzat hiánya - nagymértékben eltérnek a lárvák valóságos életkörülményeitől, így a kapott oxigénfogyasztási értékek is kevésbé reálisak. Ezért számos kutató arra törekedett, hogy olyan készüléket és mérési módszert dolgozzon ki, ami a lárvák természetes állapotához hasonló körülményeket biztosít /Eriksen,1968; Feldmeth,1970; Kamler,1969; Klekowsky és mt.,1968; Nagell,1970/. Mérőberendezésünk összeállításánál mi a következő szempontokat vettük figyelembe:

- 1./ a légzővíz állandó áramlásban legyen
- 2./ tegye lehetővé egy ideális szubsztrát alkalmazását, a beásó életmódnak megfelelően /Csoknya és mt.,1975; Halasy és mts.,1978/.

* Köszönetet mondok dr.Halász Norbert kandidátusnak a JEOL 100 B elektronmikroszkóp használatában nyújtott segítségéért.

Mindezeket az alábbi rendszerben valósítottuk meg /1.ábra/:



1.ábra: A mérőberendezés sematikus rajza.

Zárt rendszerű készülékünk legfontosabb része az Argox-M-ZnDO₂ mérőelektród, melynek működése az oldott oxigén elektrokémiai mérésén alapszik. A voltametriás érzékelők az oldott oxigén mennyiségével arányos jeláramot szolgáltatnak, és megfelelő kalibrálás után a jeláram erősségének változásából következtetni lehet a víz oldott oxigéntartalmának változásaira.

A készülék főbb részei:

1./ Vizcirkuláltató és tartály /1.ábra, a./: motorral ellátott plexitartály, mely 4.000 ml/min víz továbbítására képes. A víz áramlásának fenntartása

mind az állatok, mind a mérőelektród működéséhez elengedhetetlen.

2./ Légzési kamra /1.ábra, b./: 20 cm hosszú, 5 cm átmérőjű üveghenger, mely csövekkel csatlakozik a rendszer többi részéhez. Méréskor ebbe tesszük a kísérleti állatokat.

3./ Mérőcella /1.ábra, c./: plexitartály, beépített mérőelektróddal. Az elektród anódja és katódja ezüst /Ag/, az anódra cink /Zn/ - köpeny borul. Mind az anód, mind a katód egy speciális kiképzésű géltartályban foglal helyet.

4./ Széndioxid /CO₂/ -elnyelő /1.ábra, d./: egy üvegedény, melyben a cirkuláló víz fölötti légtérbe tálcán 0,2 ml 20 %-os KOH-al átitatott szűrőpapírt helyeztünk el a légzés során felszabaduló és a vízből kidiffundáló széndioxid megkötésére.

5./ Vízfürdő /1.ábra, e./: az eddig ismertetett rendszer ebbe merül. Hőmérséklete egy ultratermosztát keverőmotor és egy finomhőszabályozó segítségével 0,1-0,2 °C pontossággal állítható be.

A készüléket szűrt folyóvízzel töltöttük fel, melynek mennyiségét és oxigéntartalmát úgy választottuk meg hogy a mérés végén is maradjon elegendő oxigén, így hiányának gátló hatása ne érvényesüljön.

A vízben élő mikrószervezetek elpusztítására a légzővízhez 20 mg/l koncentrációban chlorocidot és streptomycint adtunk, így kizárólag a kísérleti állat által elfogyasztott oxigén-mennyiséget mérhettük. Előzetes vizsgálataink során megállapítottuk, hogy ez az antibiotikum mennyiség a lárvákra nincs hatással.

Amikor a vízfürdő a zárt mérőrendszerrel együtt felvette a megfelelő hőmérsékletet, kb. 30 perc után kezdtük meg méréseinket. Ezt az adaptációs időt azért tartottuk elegendőnek, mert a kísérleti állatokat már

előzőleg 24 órán át tartottuk a kívánt hőmérsékleteken.

A méréseket két órán át végeztük, az áramerősség változást 15 percenként regisztráltuk. A kapott értékeket kalibrációs görbe segítségével számítottuk át $\mu\text{g/l}$ oxigénre. A kalibrációs görbét 0 %-os és 100 %-os oxigén telítettségű oldatokban mért áramerősség értékek alapján szerkesztettük meg, a kísérlet minden hőmérsékletén. /A 0 %-os oxigén telítettségű oldat 5 %-os Na_2SO_3 volt, míg a 100 %-os telítettségű oldatot szűrt folyóvíz 2 órán át történő átszellőztetésével nyertük/. A kísérlet minden hőmérsékletén minden súlycsoportban /a súlycsoportok egyuttal a lárvafejlettséget is jelentik/ három-három párhuzamos mérést végeztünk.

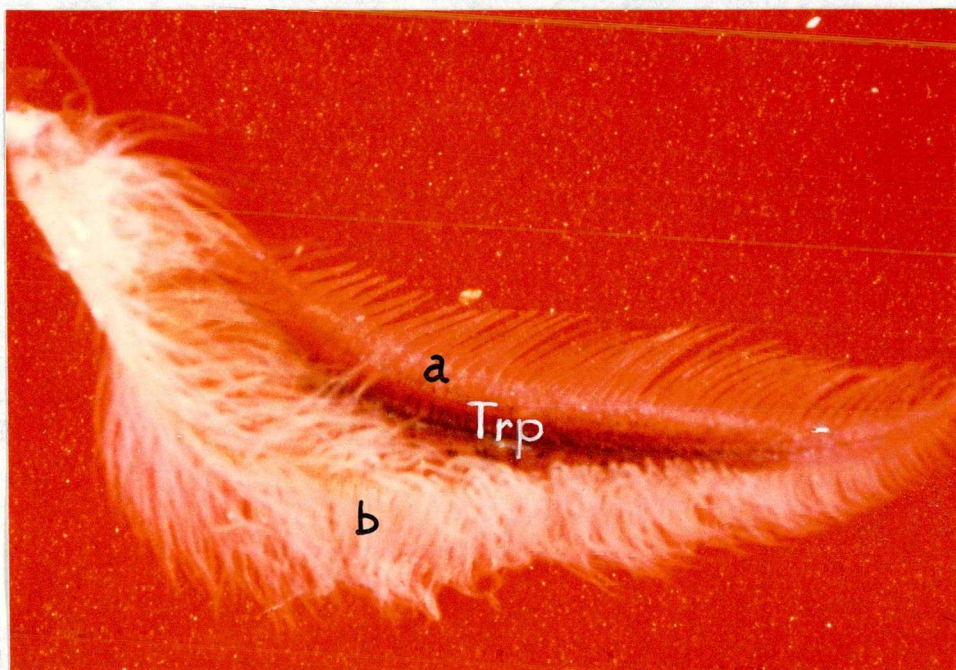
A TRACHEAKOPOLTYU ANATÓMIÁJA

A kérészlárvák tracheakopoltyúi bőreredetűek, a köztakaró kitüremkedései. A lárvák mind három testtájékán előfordulhatnak /Ujhelyi, 1959; Wesenberg-Lund, 1943/.

A tiszavirág lárvák tracheakopoltyui az 1-6. potrohszelvényeken, a test két oldalán, de kissé ferdén, a hátra felcsuszva helyezkednek el. Minden egyes szelvénynek a fark felé eső utolsó harmadából erednek. A tényleges gázcserét lebonyolító kopoltyúlemezek kettősök, felül egy nagyobb, alul egy kisebb helyezkedik el. Ezek alatt ventrálisan egy harmadik, kitines lemez is látható.

A nagy kopoltyúlemez alakja megnyúlt, hosszukás, átlagosan 5,5-6,5 mm hosszú, 2,8-3,0 mm széles. Összefüggő központi részét filamentumok szegélyezik, melyek

a testfelszínhez közelebbi részen egy, a távolab-
bin több sorban helyezkednek el /2. ábra/.



2. ábra: A lárva nagy kopoltyúlemeze. Nagyítás 25x.

A tagolatlan lemez közepén egy fő tracheatörzs húzódik melynek dorsalis oldala erőteljesen pigmentált /2. ábra/, kiemelkedik a felszínből /3. ábra/. A lemezterületén elágazódik és minden filamentumhoz ágakat ad, melyek a filamentumok területén még kisebb átmérőjű tracheolákra szakadnak /3. 4. ábrák/.

A kis kopoltyúlemez alakja lekerekítettebb, hossza átlagosan 3,1-5,0 mm, szélessége 1,2-1,5 mm. Ez is egy összefüggő részből és filamentumokra tagolt szegélyből áll, melyek mindig csak egy sorban rendeződnek. További felépítése megegyezik a nagy kopoltyú lemezével.

A fő tracheatörzsek a kopoltyulemezek területét elhagyva egyesülnek, és belépnek a testen végighuzódó viscerális tracheatörzsekbe.

A kitines lemezek a 2-6. potrohszelvényeken, mint az abdominális sternitek sarló alakú nyúlványai figyelhetők meg, a 7. és 8. szelvényen elcsökevényesednek, majd eltűnnek. Egész felszínük erősen szőrözött. /24. ábra/. A szövettani metszetek alapján úgy tűnik, hogy a gázcserében nem vesz részt. Funkciója a két felső lemez védelme.

A TRACHEAKOPOLTYU SZÖVETTANI SZERKEZETE

A respiratorikus epithel.

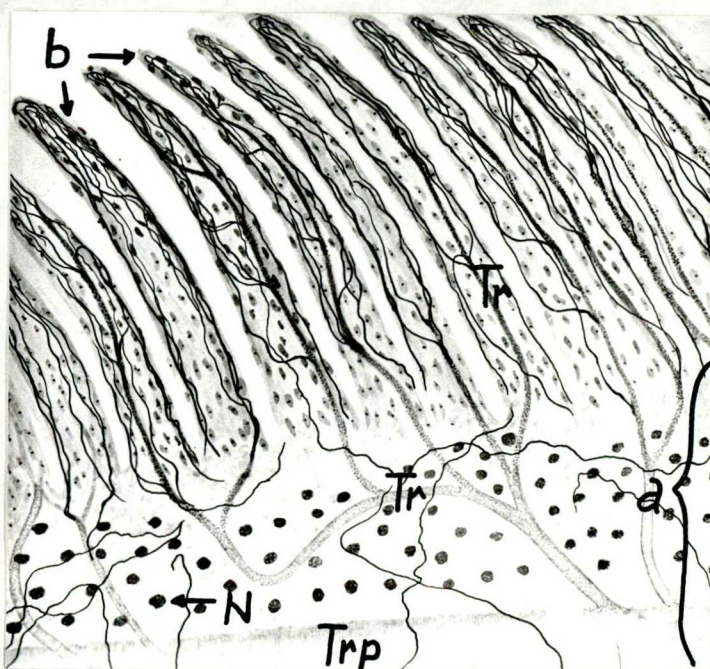
Mint az irodalomból is ismeretes /Eastham,1936; Greven és mt.,1973; Kapoor és mt., 1973/a; 1973/b; Wesenberg-Lund, 1943; Wichard, 1973; Wichard és mt., 1971;1974/a/, a kopoltyú fő feladata a gázcsere lebonyolítása. Felépítése is ezt mutatja. Alsó és felső felszíneit egyrétegű respiratorikus epithel borítja /5.ábra/, melynek sejtjei a kopoltyulemezek centrális részein a köbös és hengeres forma közötti átmenetet mutatják /25-30 mikron/, míg a filamentumok területén laposak /5 mikron/ /Leake,1975; Wichard és mt.,1971/.

Az epithel sejtekben a mag általában centrális helyzetű. Alakja mindigköveti a sejt formáját, így a lemezek, a filamentumok eredésénél kerekded, gyakran mély bevágódások tagolják /6.ábra/, máshol megnyúlt, elliptikus formájú. /7.ábra/. A sejtmagok kromatinállománya szegényes és főként perifériásan a maghártya alatt figyelhető meg.

A sejtmagot szegélyező citoplasma haematein-eosin festés után gyenge basophiliát mutat /8.ábra/, ami ar-

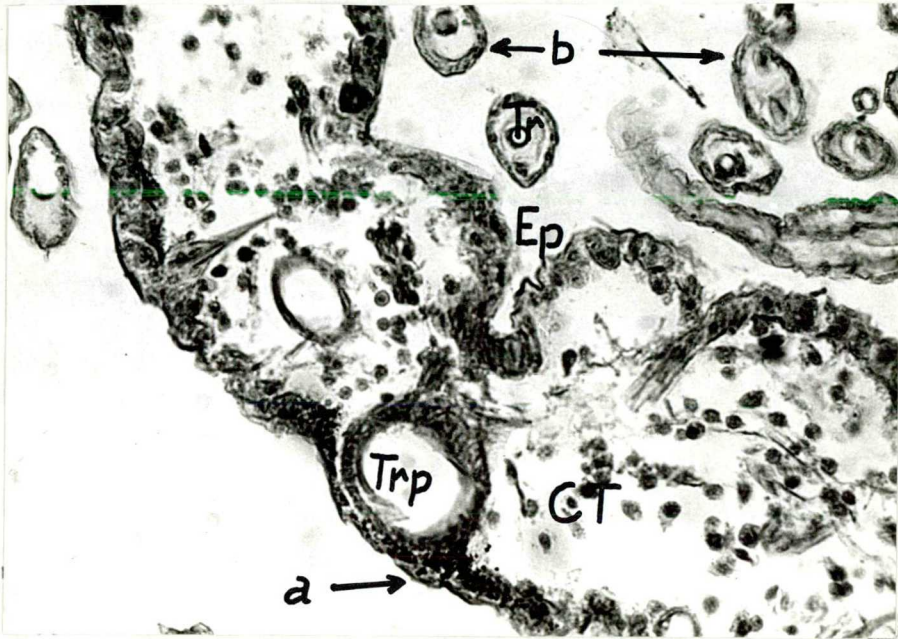


3.ábra: Részlet a tracheakopoltyú lemezéből. Scanning felvétel. Nagyítás 300x

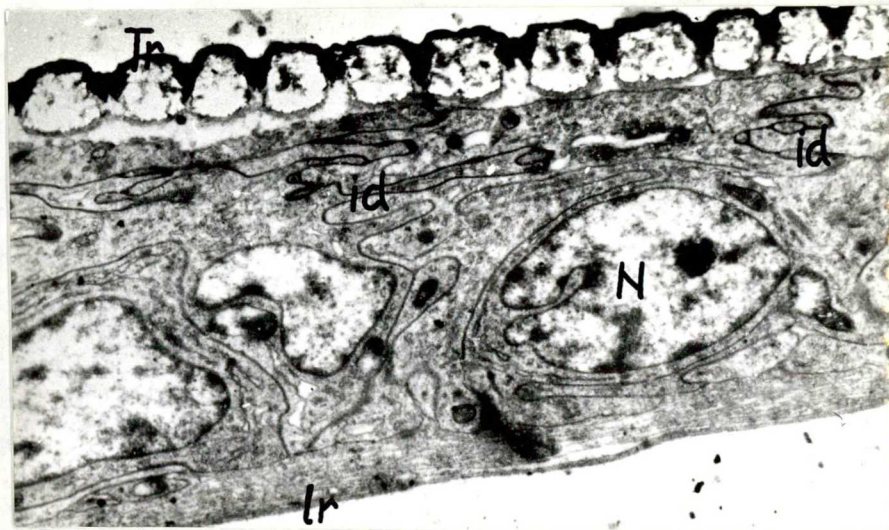


4.ábra: A kopoltyúlemez tracheatörzs elágazódásai. Nagyítás 250x.

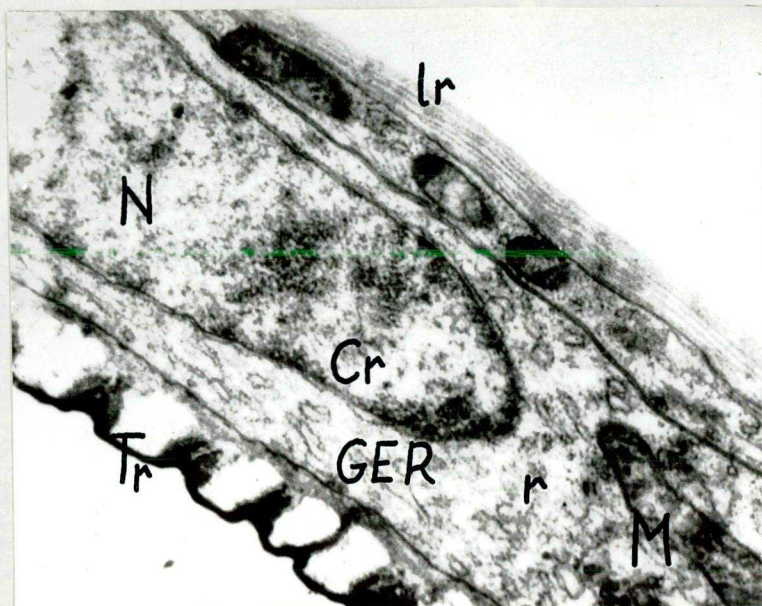




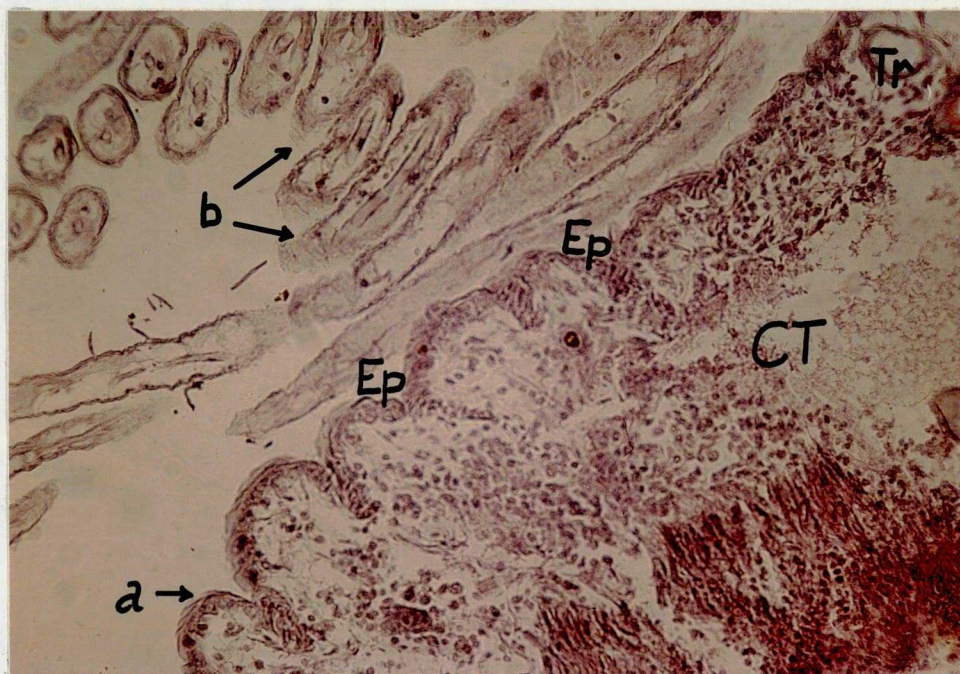
5.ábra: A nagy kopoltyúlemez keresztmetszete. Haematein-eosin festés. Nagyítás 200 x.



6.ábra: Részlet a filamentumok hosszmetzetéből. Nagyítás 10.500 x.

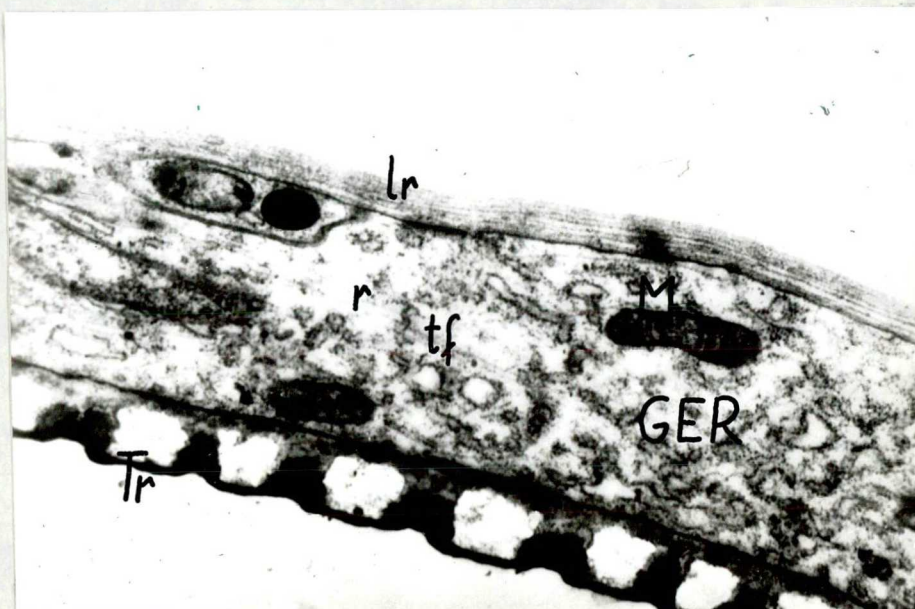


7.ábra: A filamentum egy hámsejtjének részlete. Nagyítás 12.000 x.



8.ábra: Részlet a kiskopolyútlemezből. Haematein-eosin festés. Nagyítás 200 x.

ra utal, hogy organelumokban szegény. Ezt bizonyítják elektronmikroszkópos felvételeink is. /6.7.9.ábrák/.

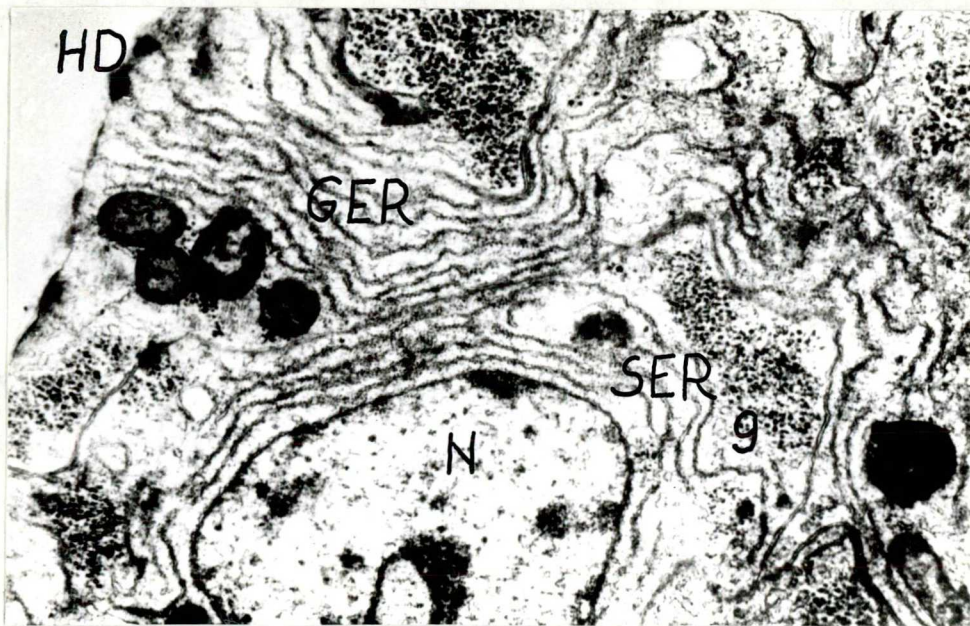


9. ábra: A filamentális hámsejt szerkezete. Nagytás 12.000x.

Az organelumok közül a granulált endoplasmaticus reticulum tágult cysternái, valamint a cytoplasmában elszórtan jelenlevő szabad ribosomák láthatók. Csak a filamentális hámsejtekben figyelhetők meg a két-három rostból álló tonofilamentum-nyalábok. A cristás típusú mitochondriumok a kopolyúk perifériás részén kis számban, s egy-egy mitochondriumon belül kevés cristával képviseltetik magukat, míg a kopolyúlemez centrális részét borító hámsejtekben, különösen azok alapján, a basalis invaginációk között rendkívül sok mitochondrium fordul elő /10.ábra/. Egyes hámsejtek sok agranulális endoplasmaticus reticulumot tartalmaznak, emellett glycogenben is gazdagok /11.ábra./



10. ábra: Mitochondriumok a basalis membrán invaginatiók között. Nagyítás 25.000 x.

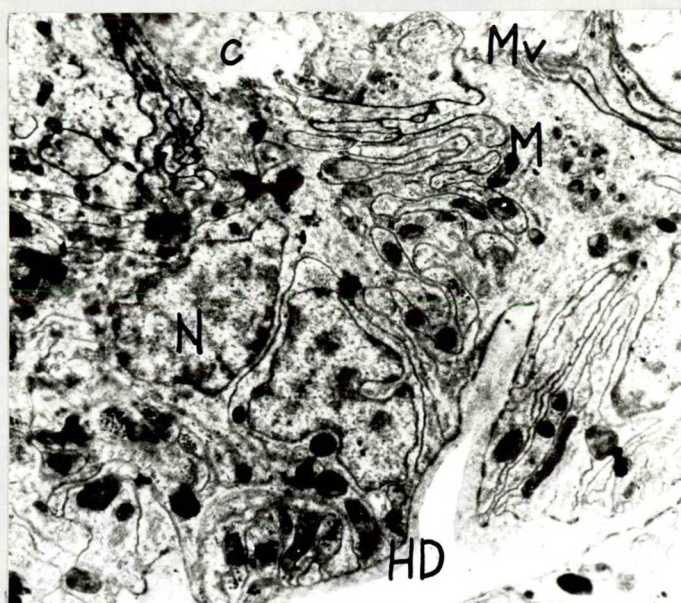


11. ábra: Glycogenben gazdag epithel sejt részlet. Nagyítás 15.000 x.



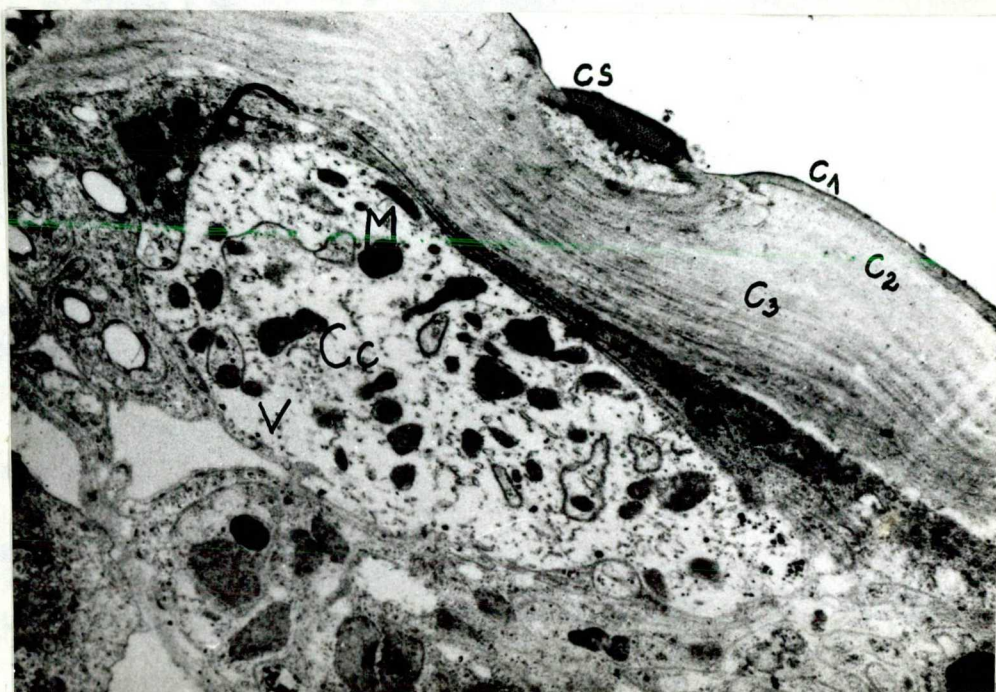
A hámsejtek szorosan illeszkednek egymáshoz, laterális felszínükön jellegzetes sejtkapcsolattal, az un. interdigitációval /6. 12. ábrák/. A hámsejteknek a coeloma-üreg hasadékával határos **basalis felszine** rendkívül gazdag membrán invaginációkban /10. ábra/, és az alaphártya felé gyakran képez hemidesmosómákat is.

A hámsejtek apicalis membránja, melyet a felszíni cuticula borít, ritkán microvillusokat képez /12. és 14. ábrák/.



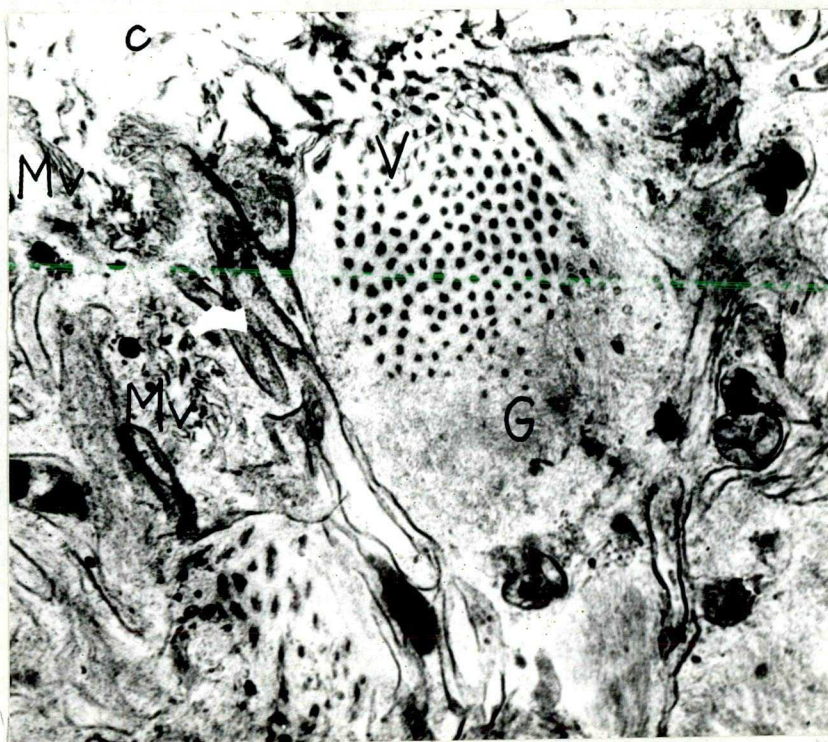
12.ábra: Membránmódosulatok a respiratorikus epithel tangentiális irányú metszetén. Nagyítás 10.000 x.

A tracheakopoltyuk felszínét cuticula borítja, ami a centrális lemezek területén kb. 1 mikron vastag, és a testfelszíni cuticulával megegyező szerkezetű, azaz epi-, exo-, és endocuticulára tagolható /13. 21.ábrák/.



13.ábra: Részlet a kopoltyúlemez dorsalis epithel-
jéből. Nagyítás 20.000 x.

Ezek közül a legkülső az epitcuticula, elektron-
mikroszkópos felvételeken erősen dense, az ugyan-
csak változó mértékben melanizált exocuticulával
együtt. Az endocuticula lamelláris felépítésű, két
lamella között félkörívszerűen rendeződött micro-
filamentumok ill. microtubulusok találhatók. Ez a
felépítés egyezik más Arthropodáknál leirtakkal.
Az endocuticula megjelenéséről és felépítéséről
egyes szerzők állítása szerint filogenetikai kö-
vetkeztetéseket is lehet vonni /Gnatzy és mt.
1971; Komnick és mt., 1971; Moran, 1971; Moran és
mts., 1971; Neville, 1970; Schimdt és mt., 1971; Weis-
Fogh, 1965/. Mint ismeretes az endocuticula termelé-
se folyamatos /Neville, 1970; Zelazny, 1969/, melyet
az epithel sejtek végeznek. Néha jól megfigyelhető
a hámsejtek erőteljes secretiós tevékenysége /14.
ábra/, amikor is csucsi részükön nagy mennyiségben



14. ábra: Váladéktermelő sejt a respiratórikus hámsejtek között. Nagyítás 28.000x.

kb. 600 Å átmérőjű dense anyagot tartalmazó vacuolák halmozódnak fel. A vacuoláknak a Golgi-apparátusról való lefűződése mellett exocytosisal való felszínre történő ürülésüket is megfigyelhettük. A sejtek secretios aktivitását külső tényezők befolyásolják, /tápláltság, hőmérséklet/.

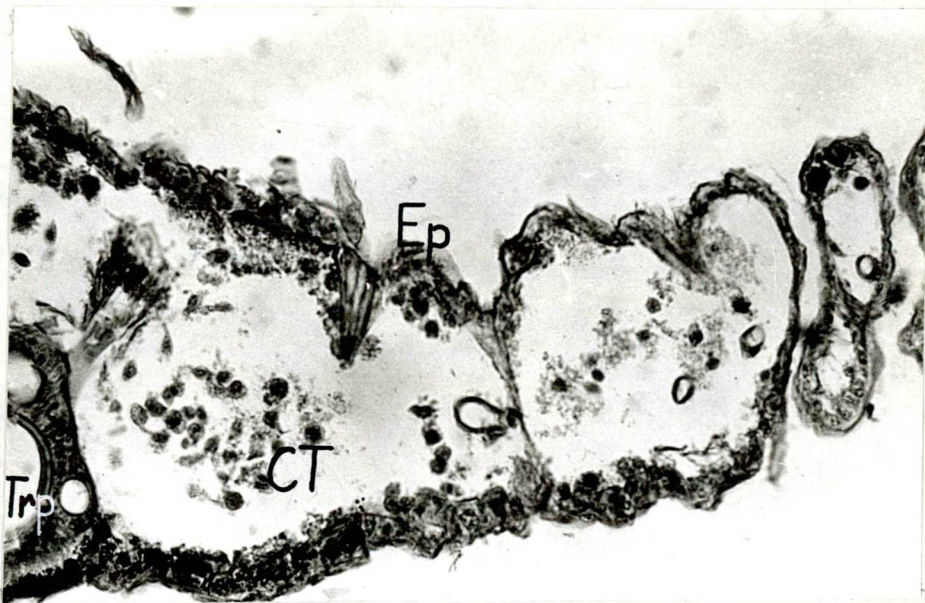
A filamentumok területén a cuticula elvékonyodik és csak lemelláris felépítést mutat, de a lamellák között nincsenek microtubulusok. Feltehetőleg ez az endocuticula módosulása /6.7.9. ábrák/.

Az epithel sejtek közötti intercelluláris térben, valamint a basalis membrán invaginációk között vékony cytoplasmával határolt tracheolák láthatók, melyek a fő törzs oldalágai. A filamentumokban a cuticuláris hártya alatt nagy számban található elrendeződésük, átmérőjük, és két tracheola közötti távolság az állat oxigénigényének függvénye

/Krogh,1941; Wichard és mt.,1974/b/. A tiszavirág lárva esetében a filamentális hámban a tracheolák átmérője és egymástól való távolsága nagyjából egyenlő. Ez az elrendeződés biztosítja a lárva leg-
tökéletesebb gázcseréjét.

A tracheakopoltyú kötőszöveti elemei

Mivel a kopoltyúlemez tulajdonképpen bőrkitüremkedés, így a belsejében található üregrendszer a coeloma-üreg folytatásának tekinthető. Ebben az üregben az összefüggő lemezek területén lazán rendeződött kötőszöveti sejteket és kevés magános, vagy kis nyálbókba rendeződött kötőszöveti rostokat találunk /5.8.15.ábrák/. A mesenchymatikus sejtek leggyakrabban lekerekítettek, nagy centrális magjukat kevés gyűrűszerű cytoplasma veszi körül. E forma mellett süvegszerűen megnyúlt, csúcsos sejtek is megjelennek melyeknek alapi részén helyezkedik el a mag.



15. ábra: A nagy kopoltyúlemez keresztmetszete. Haematein-eosin festés. Nagyítás 200 x.

Ilyen sejtek főleg a nagy kopoltyúlemezben fordulnak elő. A filamentumokban a coeloma-üreg hasadékában kötőszöveti elemeket nem tudtunk megfigyelni.

A kötőszöveti sejtek közé sorolhatók azok a pigmensejtek is, amelyek a fő tracheatörzset dorsalisán kísérik. A pigmensejtek száma a kopoltyúlemez csúcsa felé fokozatosan csökken /2.5.15. ábrák/.

Néha a hámsejtek alapján, ill. a hámsejtek között változatos formájú nyúlványos, ritkán lekerített sejtek tűnnek fel. /16.ábra/.



16.ábra: Hemocytá az epithel sejtek alatt.
Nagyítás 10.000 x.

A kevés cytoplasmájú, nagymagvú sejtekben a sejtalkotók közül a mitochondriumok és változó densitású testek említésre méltók. A gyengébb densitású testek jól felismerhető szerkezettel rendelkeznek, azaz sűrű membránrétegzettséget, néha csöves felépítést mutatnak, míg a sötétebbek "habos" szerkezetűek.

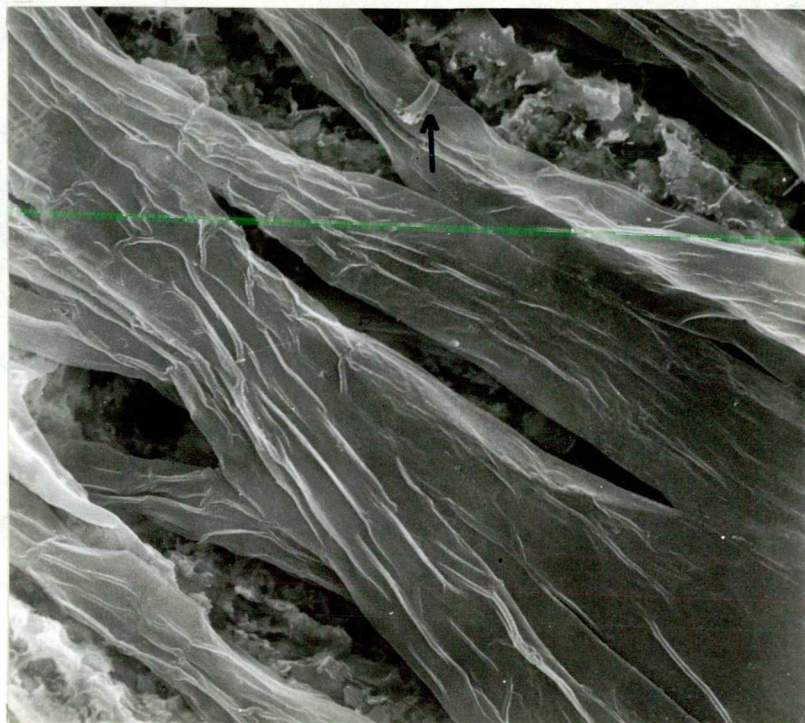


Az utóbbi foltos dense testek feltehetőleg több apró dense vesiculum összeolvadásából jöttek létre, melyek morfológiai sajátásaik, hisztokémiai jellemzőik alapján - amelyek jól összehasonlíthatók az irodalmi adatokkal /Csoknya és mt.1973; Scharrer,1972; Smith,1968; Sutcliffe,1962/ - lysosomáknak tekinthetők, a sejtek maguk pedig a gerinctelen állatokból leírt hemocyták egyik csoportjával az un. sessilis hemocytákkal azonosíthatók. Ezek a sejtek ugyanúgy, mint másfajok esetében is a szervezet védekező rendszeréhez tartoznak, és mennyiségük a környező víz szennyezettségével egyenes arányban növekszik.

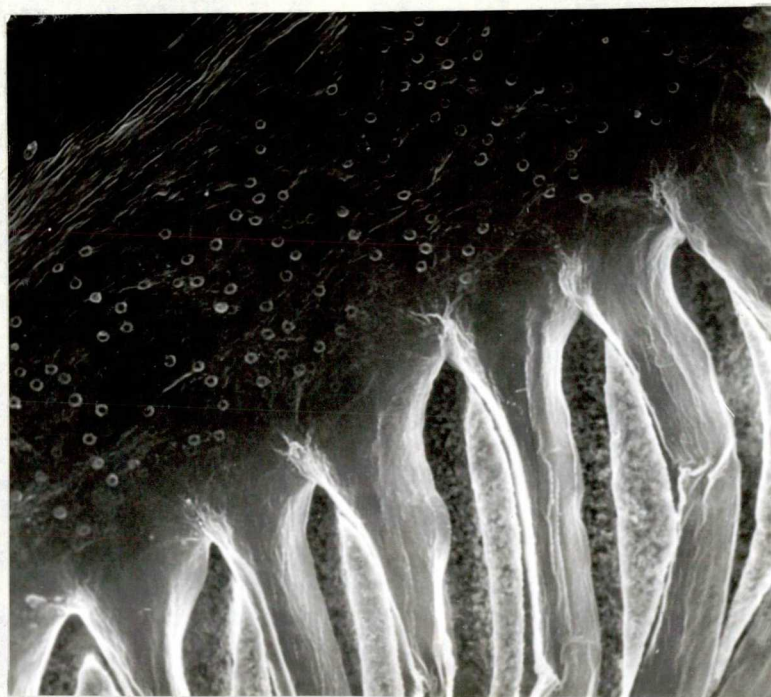
Mint tudjuk, a tiszavirág lárvák szennyezett vizekben nem fordulnak elő, de a beásó életmód következtében ki vannak téve az alzatban akumulálódó toxikus anyagok hatásának. Ezek közül első helyen említhetjük pl: a peszticideket /Stammer és mts., 1976/. A szennyezettség növekedésével a hemocytákon belül a lysosomák száma egyideig növekszik, sőt ezek agglomerálódása is gyakori. Ha a szennyezettség mértéke megközelíti, vagy eléri a letális dózist, először a hemocyták, majd maga az állat is elpusztul.

A trachea-kopoltyú speciális sejtcsoportjai

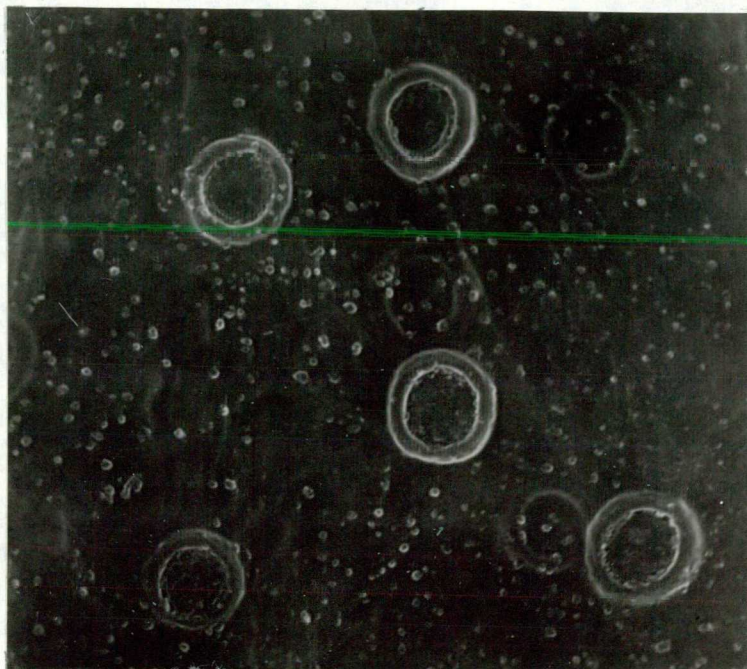
Az eddig ismerttetett sejttípusok mellett még további sejtkomplexumok is találhatóak a kopoltyúlemezek dorsalis oldalán, amelyekre a róluk készült scanning felvételek hívták fel figyelmünket. Ezek áttanulmányozásakor feltűnt, hogy a felszíni cuticula nem összefüggő, rajta ritkán túszerű - trichoid - kiemelkedések /17.ábra/, gyakrabban felülnézetben kör alakú bemélyedések találhatóak /Wichard és mts, 1972/ /18. 19. és 20. ábrák/. Részletesebben ez utóbbiak szerkezetét, szövettani felépítését tanulmányoztuk.



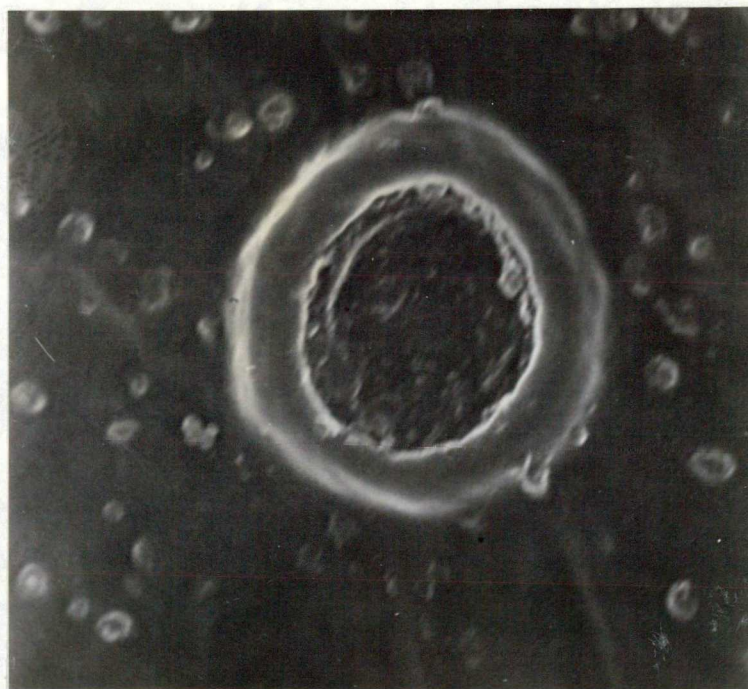
17. ábra: Tűszerű kiemelkedések /a nyíl mutatja/ a kopoltyúlemezen. Scanning felvétel. Nagyítás 180 x.



18. ábra: Cuticula-gödröcskék a tagolatlan lemezen. Scanning felvétel. Nagyítás 300x.

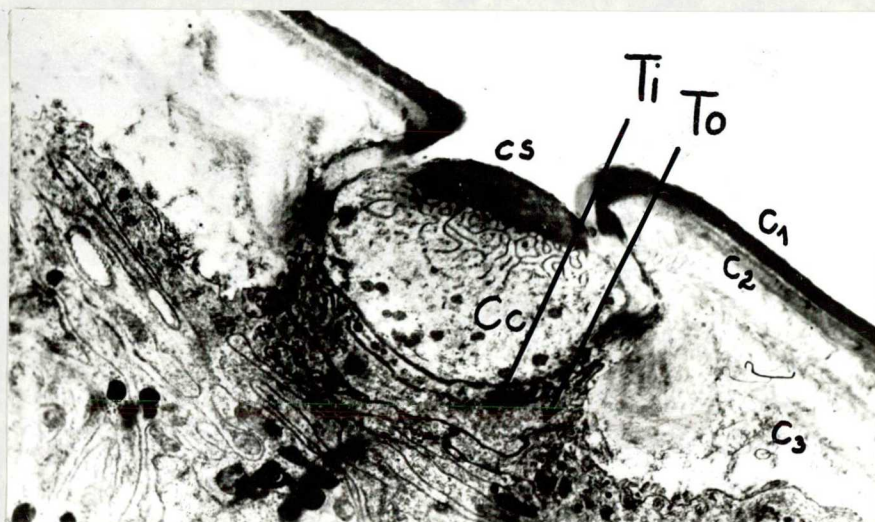


19.ábra: Csésze alakú bemélyedések a kopoltyúlemez felszínén. Scanning felvétel. Nagyítás 3000 x.



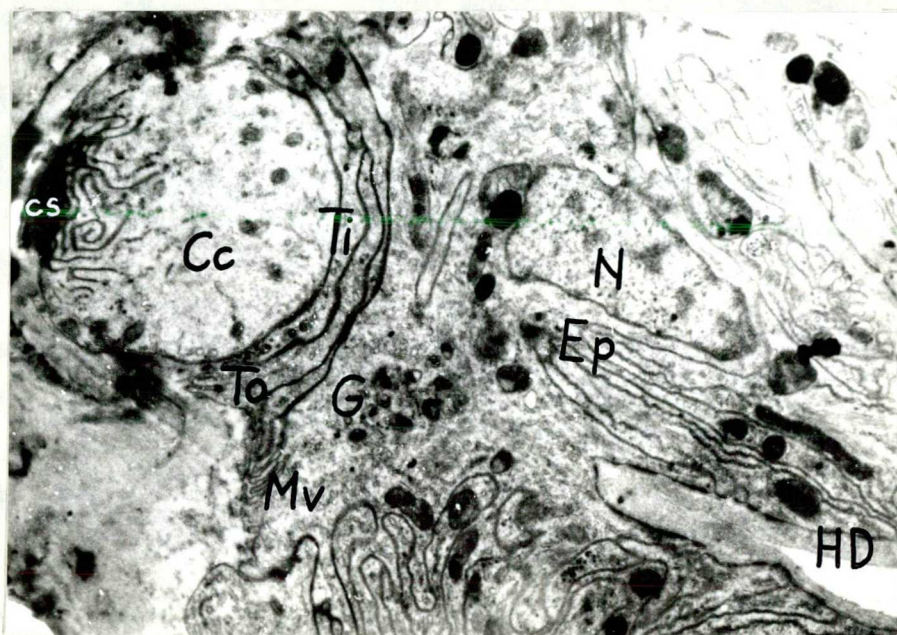
20.ábra: Speciális sejtkomplexum perifériás részének nagyított képe. Scanning felvétel. Nagyítás 10.000 x.

A kör alakú, kb. 6 mikron átmérőjű bemélyedések előfordulási gyakorisága az összefüggő lemez területén 1800-2000 db/mm². Az erősebb nagyítású felvételeken látszik, hogy ezek tulajdonképpen csésze formájú bemélyedések, melyek széle a kopoltyúlemez felületéből gyűrűszerűen kiemelkedik, középső részük mélyen a cuticula alá süllyed /19. 20. ábrák/. Ezt bizonyítják szövettani felvételek is /13. 21. ábrák/.

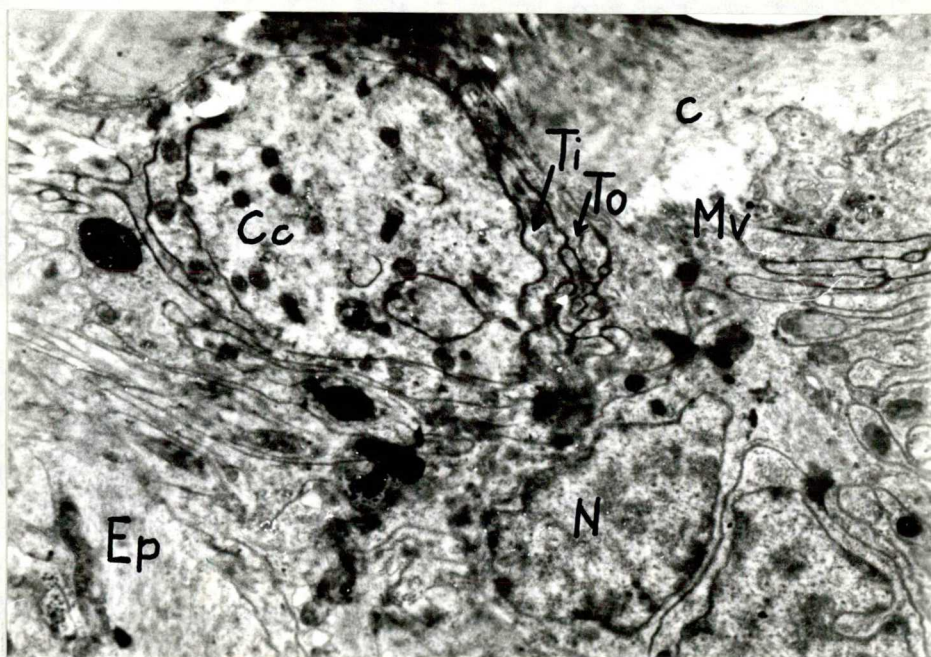


21. ábra: A sejt-komplexum perifériás részének hosszmeteszete. Nagyítás 18.000 x.

Az elektronmikroszkópos felvételeken egy-egy gödör formájú bemélyedés alatt sejtcsoportok figyelhetők meg, melyek jól elkülönülnek a respiratórikus epithelsejtektől. A sejt-komplexumban közepén található az ún. centrális sejt, melynek egy dense "sapkával" fedett, elkeskenyedő perifériás nyúlványát és kiszélesedő sejttestjét tudjuk elkülöníteni /13. 21. 22. 23. ábrák/. A perifériás nyúlvány a cuticuláris gödör közepén végződik, sapkarésze a cuticula gyűrűbe domborodik. A perifériás



22. ábra: A sejtkomplexum perifériás részének hosszmetzete. Nagyítás 20.000 x.



23. ábra: A sejtkomplexum alapi részének keresztmetzete. Nagyítás 20.000 x.



cytoplasmában mitochondriumok és az apicalis membrán alatt csoportosuló vesiculumok láthatók. Az apicalis membrán betüremkedései gazdagon elágazódó, "hálózatos csőrendszer" alakítanak ki /21. 22. ábrák/, és ehhez csatlakoznak a fenti vesiculumok. A dense sapka szintén csöves felépítésű de itt a csövek egymással párhuzamosan és a felületre merőlegesen helyezkednek el, közöttük dense alapálomány van.

A centrális sejt teste /23. ábra/ az epithel sejtek között található. Kerek, centrális helyzetű magja van, cytoplasmája világosabb, mint az epithel sejteké. A hagyományos sejtalkotókon kívül semmilyen különleges organelummal nem rendelkezik. A sejt komplexum perifériás sejtjeihez - melyeket egyes szerzők /Blaney és mts., 1971; Gnatzy és mts., 1971; Moran és mts., 1971; Schmidt és mts., 1971/ trichogén és tormogén sejtek néven ismertettek - szorosán /interdigitációval/ kapcsolódik. Ezeknek a kísérő sejteknek a felszínén micróvilliális struktúra látszik, melyek alatt dense, váladékkal telt vesiculák vannak. Ez a váladék feltehetően azonos azzal az amorf anyaggal, amely a centrális sejt perifériás nyúlványát a cuticuláris részben körülveszi.

Ezek a sejt komplexumok elhelyezkedésükben és felépítésükben a hasonlóak az irodalomban ismertetett campaniform sensillákhoz, ill. chloridsejtekhez. Felmerül a kérdés, vajon mire szolgálnak ezek a speciális sejt csoportok. A kutatók véleménye nem egységes. Egyesek /Blaney és mts., 1971; Moran és mts., 1971; Scott és mts., 1971/, mint sensillát - azaz receptort ismertetik. Közülük Eastham /1936/ a receptor centrális sejtjét, mint scolopsos érzéksejtet írja le.

Az ultrastrukturális szerkezet alapján a receptorsejt atipikus. Ilyeneket, mind gerinctelen, mind ge-

rinces állatokból is leirtak. /Lewis, 1970; Nadol és mt., 1969/. Ezek annyiban térnek el a tipusos formáktól, hogy perifériás nyúlványukból hiányzik a jellegzetes csillóstruktúra.

A másik fő irányelv követői /Kapoor és mt., 1973/a; 1973/b; Komnick és mt., 1969; Komnick, és mt., 1971; Komnick és mt., 1973; Rosenberg és mt., 1977; Wichard és mts., 1975/ szerint ezek nem receptorok, hanem osmoregulációs szervek, amelyek képesek tolerálni a környező víz sókoncentrációjának változásait. /A sapka a környező vizből különböző ionokat, pl. chloridokat képes adszorbeálni/. Maga a receptor a szervezetben máshol, pl. a központi idegrendszerben lehet /Csaba, 1978/. Feltevésüket változó sókoncentrációjú közegben végzett chloridsejt számlálási kísérletekkel bizonyítják. Hypotonikus közegben ugyanis a chloridsejtek száma megnő, hypertónikus közegben csökken.

A kérdésben nem foglalhatunk állást határozottan, mivel ilyen irányú kísérletes vizsgálatokat ezideig nem végeztünk.

A TRACHEAKOPOLTYU KISÉRLETES VIZSGÁLATA

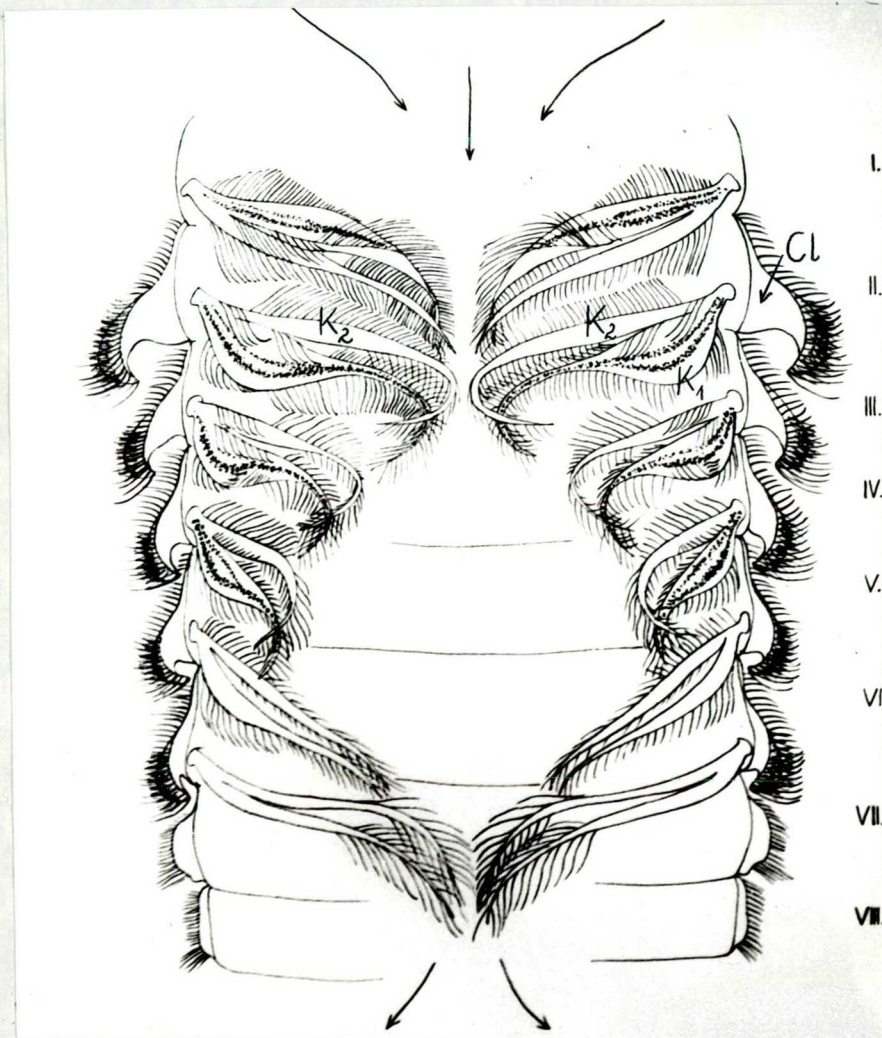
A vízi szervezetek számára a vízben oldott oxigén mennyisége igen fontos. ökológiai faktor, egyes fajok előfordulását döntően befolyásolja. Változásai leggyakrabban a természetes vizekbe kerülő különféle szennyező anyagok redukáló hatásának tulajdoníthatók. Érzékenyen reagáló fajok kiválasztásával és elterjedésük figyelemmel kísérésével következtetni tudunk a folyók, tavak oxigén-ellátottságának változásaira. Folyók esetében erre a célra Ephemeroptera és Plecoptera fajok a legalkalmasabbak /Lavandier és mt., 1975;

Nagell, 1973; Olson és mt., 1968/. A kiválasztott sensitív indikátor-fajok oxigénigényét pontosan meghatározva egy-egy területen való megjelenésükből, vagy eltűnésükből következtetni tudunk a víz szennyezettségének mértékére.

Külső kopoltyúval rendelkező fajok, így a tiszavirág lárva esetében is, a kopoltyú mozgásai támpontul szolgálhatnak ilyen megfigyelésekhez.

A tracheakopoltyú izomzattal nem rendelkezik, mozgatását a potroh izomzata végzi. A kopoltyúlemezek sorban előlről hátrafelé mozognak úgy, hogy a két szembenálló kopoltyúlemez egyszerre mozog. Így a test két oldalán a lemezek szinte egy-egy összefüggő hullámalakú membránt alkotnak, melyek a test hossztengelyével párhuzamosan, előlről hátra áramoltatják a vizet /24.ábra/. Ha valamilyen ok, pl. hőmérséklet emelkedés miatt csökken a vízben oldott oxigén mennyisége, fordított arányban nő a percenkénti légzőmozgások száma /Ulanoski és mt., 1972/. Az ilyen jellegű megfigyelések természetesen nem kielégítőek, sokkal egzaktabb az oxigén-fogyasztás meghatározása kísérletes módszerekkel. Az így kapott értékek a folyóvízi életközösségek bioenergetikai kutatásaihoz is elengedhetetlenül szükségesek./Mann, 1969; McNeill és mt., 1970; Zimmerman és mts., 1975/.

Az oxigénfogyasztás mérésére számos módszer ismeretes /Csoknya, 1973; Eriksen, 1968; Feldmeth, 1970; Kamler, 1969; Klekowsky és mt., 1968; Knight és mt., 1966; Olson, 1968/. Mérőberendezésünk a tiszavirág lárva sajátos életkörülményeit veszi figyelembe. /lásd "Anyag és módszer" c. fejezet 6. oldal/. Különböző ökológiai tényezők - hőmérséklet, alzat, fény - valamint biotikus faktorok légzésintenzitást befolyásoló hatását vizsgáltuk.



24. ábra: A *Palingenia longicauda* lárva kopolyúinak mozgása. /Wesenberg-Lund után/.

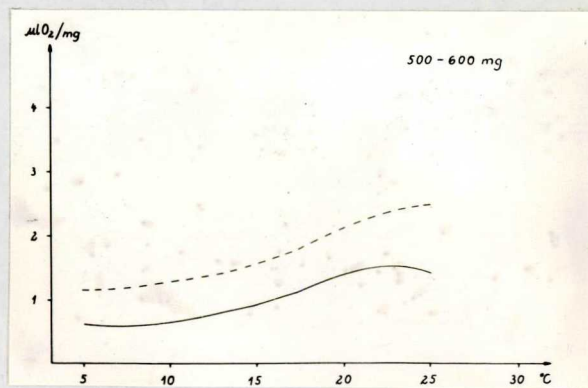
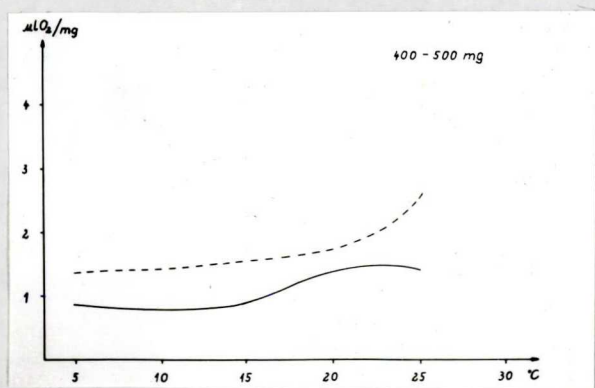
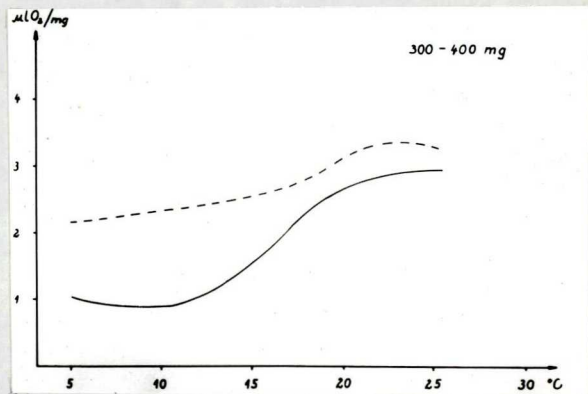
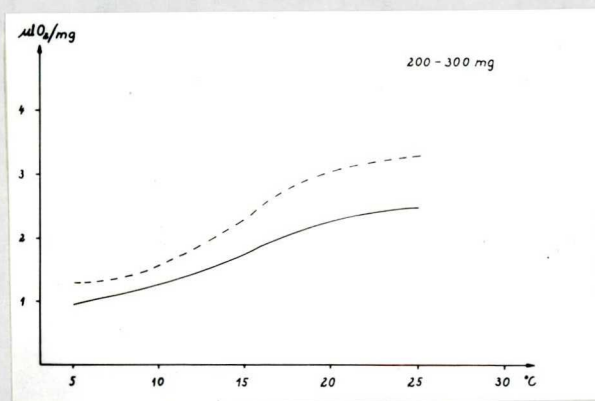
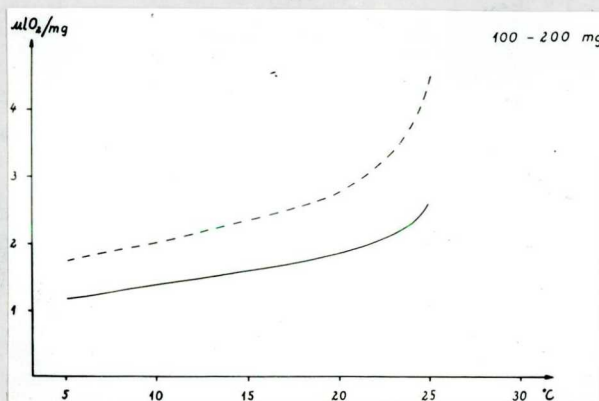
Két kísérletsorozatot végeztünk. Az elsőben nem alkalmaztunk alzatot, a másodikban, ahol figyelembe vettük, hogy a lárvák beásó életmódúak, előre elkészített plasztilin csövekben kerültek a mérőberendezésbe, /Csoknya és mt., 1975/. A beásást lehetővé tevő szubsztrát problémáját ezzel megoldottuk, mivel a plasztilin konzisztenciáját tekintve hasonló az iszaphoz, de azzal ellentétben nincs saját oxigénfogyasztása,

ami befolyásolta volna méréseinket.

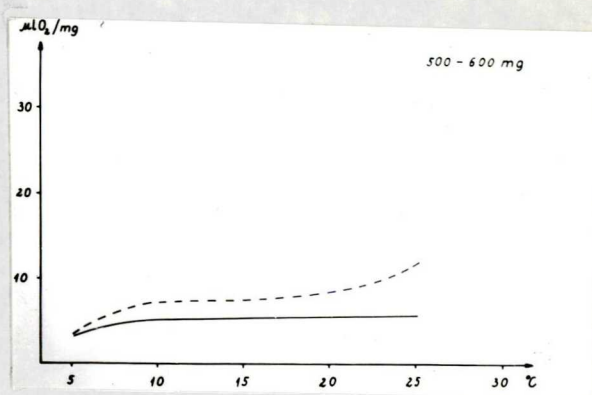
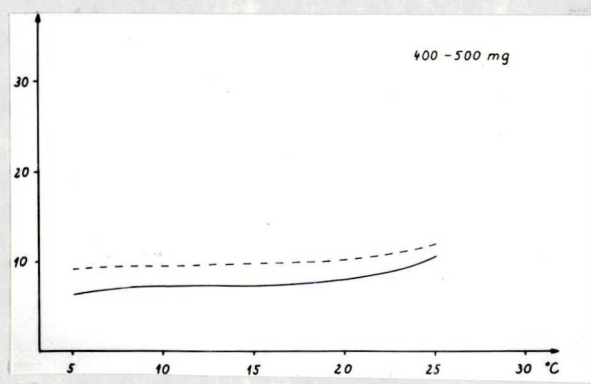
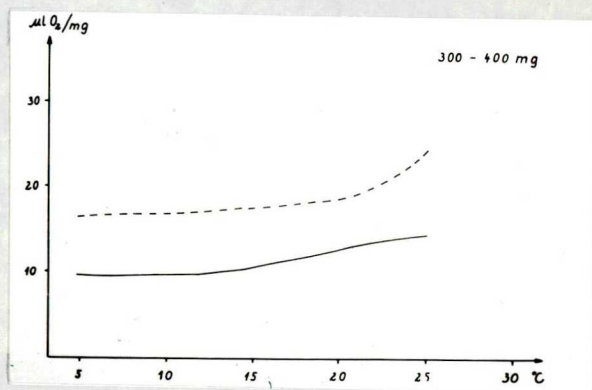
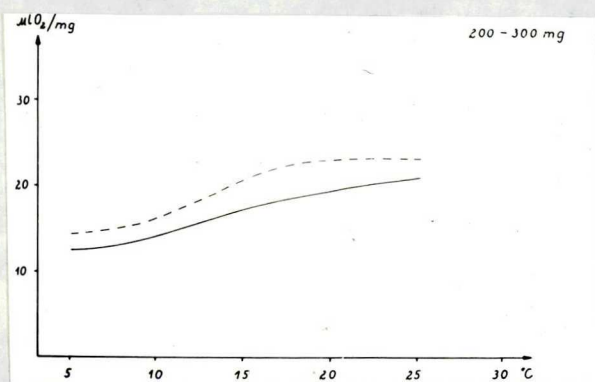
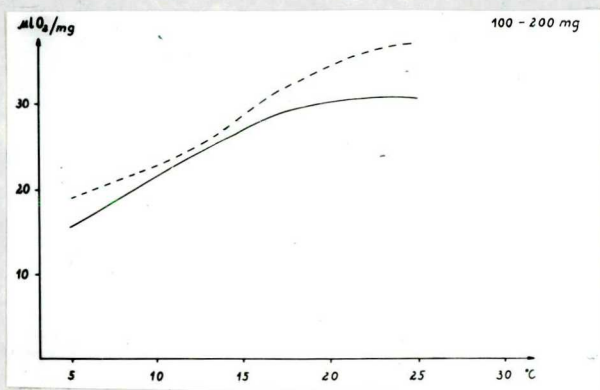
A két méréssorozat nedves- /I.tábla/ és száraz sulyra /II.tábla/ vonatkoztatott eredményeit sulycsoportonként hasonlítottuk össze.

A grafikonok adataiból kitűnik, hogy a nedves- és száraz sulyra számított értékek fiatalabb lárvák /kb. 100-400 mg/ esetében magasabbak, mint idősebb korban. Ennek valószínűleg az a magyarázata, hogy fiatalabb korban az állatok gyorsabban növekednek, anyagcseréjük intenzívebb. Ez megegyezik az irodalmi adatokkal. /Knight és mt., 1966; Meyer és mt., 1973/. Ismeretes olyan közlés is, mely szerint olyan esetekben, ahol több állat él együtt, ez módosulhat, mivel a csoporthatás, mint nyugtató tényező érvényesül. /Gallé, 1978/. A tiszavirág lárvák magányosan élnek U-alakú járataikban, így rájuk nem érvényes ez a megállapítás.

A légzésintenzitást a hőmérséklet függvényeként vizsgálva, az esetek többségében jellegzetes, S-alakú un.logisztikus görbét kapunk, ami az alacsonyabb sulycsoportú, azaz fiatalabb lárvák esetében kifejezettebb, az idősebbeknél ellaposodó /Fox és mts., 1937; Kamler, 1970; 1971; Knight és mt., 1966; Knight és mt. 1975; Meyer és mt., 1973; Wautier és mt., 1955/. A görbe kezdetben nagyjából egyenletesen növekszik, majd 15-20°C között ez a növekedés meggyorsul. A 20-25 °C között elért csúcserkékek után, mint az már előzetes vizsgálataink során is kiűerült, a letális hőmérsékleti zóna következik. A hőmérséklet emelkedéssel párhuzamosan növekvő oxigénfogyasztás nemcsak a vízi, hanem a szárazföldi lárvákra is jellemző. A szubsztrát jelenlétében végzett mérések oxigénfogyasztási eredményei /folyamatos vonal/ minden esetben alacsonyabbak voltak, mint a szubsztrát nélkül végzett méréssorozatban/ szaggatott vonal/.



I. tábla: Nedvesesúlyra vonatkoztatott oxigén-fogyasztási értékek súlycsoportonkénti megoszlásban /— szubsztráttal; ---- szubsztrát nélkül/.



II. tábla: Száraz súlyra vonatkoztatott oxigénfogyasztási értékek súlycsoportonkénti megoszlásban. /— szubsztráttal; ---- szubsztrát nélkül/.

Megfigyelhető volt ugyanis, hogy a légzőkamra szabad vizébe helyezett lárvák állandóan izgatott, helykereső mozgást végeztek, "beásó" mozdulatokat tettek, ami feltehetőleg megnövelte a légzésintenzitásukat. Az alzat hiánya mellett a fény is zavaró hatással volt az állatokra. A plasztilincsővekben viszont a természeteshez hasonlóan sötétben, nyugalomban voltak, azokat már az adaptációs idő alatt önként elfoglalták. Így a mi kísérleteink által is bizonyítást nyertek azok az irodalmi közlések, melyek a szubsztrátfontosságára hívják fel a figyelmet, beásó életmódu lárvák esetében /Eriksen, 1968; Wautier és m^{t.}, 1955/.

Ugy gondoljuk, hogy a valós értékeket leginkább a szubsztráttal végzett kísérletek száraz sulyra vonatkoztatott eredményei közelítik meg. A nedves sulyra vonatkoztatott értékek kevésbé tekinthetők pontosnak. Ilyen számításokat azért végeztünk mégis, hogy hasonló irodalmi adatokkal is összevethetők legyenek eredményeink.

Eredményeink alapján a tiszavirág lárva beilleszthető abba az anyagcsere-intenzitási sorba, amelyet Olson /1968/ az Ephemeropterákra állított fel. Itt az alacsony energiaszintű fajok között foglal helyet. Az alacsony légzési, ill. energiaforgalmi értékekkel is magyarázható a lárvák hosszú, mintegy hároméves fejlődése.

ÖSSZEFOGLALÁS

A tiszavirág lárva tracheakopoltyújára vonatkozó anatómiai, hisztológiai és kísérletes ökológiai tanulmányaink eredményeit a következőkben foglaljuk össze:

- 1./ A tracheakopoltyúk páros lemezek, melyek mindegyike egy összefüggő centrális részből és az ezt határoló filamentumokból áll.
- 2./ Eredetét tekintve bőrkitüremkedés, melyben a coeloma-üreg hasadéka láthatók.
- 3./ Szövettani szerkezetére jellemző, hogy felszíneit respiratorikus epithel borítja:
 - a./ a hámsejtek felépítése megegyezik az általános légzőhám szerkezetével, de a légző funkció mellett jellemző rájuk a secretios tevékenység, a cuticula-képzés is.
 - b./ a hámsejtek között speciális sejtcsoportok fordulnak elő, melyeket perifériás nyúlvánnyal ellátott centrális és kísérősejtek alkotnak.
- 4./ A tracheakopoltyú lemezeinek coeloma-üregében különböző kötőszöveti elemek vannak. Ezek közül a sessilis hemocyták finomszerkezetének ismertetése mellett a szervezetben betöltött védekező funkciójuk is ismertetésre került.
- 5./ Az ökológiai faktorok légzésbefolyásoló hatását tanulmányozva megállapítottuk, hogy:
 - a./ a hőmérséklet 20-25°C-ig fokozza a légzésintenzitást
 - b./ a fény a lárvák negatív fototaxisa miatt zavaró hatású
 - c./ a beásó életmód miatt szükséges az alzat jelenléte
 - d./ fejlettséggel a testsúlyegységre eső oxigénfogyasztás csökken.

RÖVIDITÉSEK

- a - tagolatlan kopoltyúlemez
- b - filamentumok
- c - cuticula
- c₁ - epicuticula
- c₂ - exocuticula
- c₃ - endocuticula
- cs - cuticuláris sapka
- Cc - centrális sejt
- Cl - kitines lemez
- Cr - chromatin
- CT - kötőszövet
- db - dense test
- Ep - epithel
- g - glycogen
- G - Golgi-apparátus
- GER - granulált endoplasmaticus reticulum
- HD - hemidesmosoma
- HE - hemocyta
- id - interdigitáció
- iv - invagináció
- K₁ - nagy kopoltyúlemez
- K₂ - kis kopoltyúlemez
- lr - felszíni lamelláris rétegzettség a filamentumokon
- M - mitochondrium
- Mv - microvillus
- N - nucleus
- r - ribosoma
- SER - simafalú endoplasmaticus reticulum
- tf - tonofilamentum
- Ti - trichogen sejt
- To - tormogén sejt
- Trp - pigmentált fő tracheatörzs
- Tr - tracheola
- V - vesicula

IRODALOM

- ARVY, L. and M. GABE /1953/: Polymorphisme des corpora allata chez les Éphéméroptères.-Bull.Soc. zool. France 78, 335-336.
- BLANEY, W.M., R.F. CHAPMAN and A.G. COOK /1971/: The structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of *Locusta migratoria* L., and changes associated with moulting.- Z. Zellforsch. 121, 48-68.
- CHAPMAN, R.F. /1969/: The insects: Structure and function.- English Univ. Press Ltd. London.
- CSABA, Gy. /1978/: A biológiai szabályozás.- Medicina Budapest.
- CSOKNYA, M. /1973/: Experimental investigation of the respiration of nymphs of *Palingenia longicauda* Oliv. /Ephemeroptera/.- Tiscia /Szeged/ 8, 47-51.
- CSOKNYA, M. and N. HALÁSZ /1973/: Anatomical and histological observations on the tracheal gill of *Palingenia longicauda* Oliv. /Ephemeroptera/.- Acta Biol. /Szeged/ 19, 117-123.
- CSOKNYA, M. and K. HALASY /1975/: Experiments for determining the oxygen consumption of nymphs *Palingenia longicauda* /Ephemeroptera/.- Tiscia /Szeged/ 10, 51-54.
- EASTHAM, L.E.S. /1934/: Metachronal rythms and gill movements of the nymph. of *Caenis horaria* /Ephemeroptera/ in relation to waterflow.- Proc. Roy. Soc. /B/ 115.
- EASTHAM, L.E.S. /1936/: The sensillae and related structures on the gills of nymphs of the genus *Caenis* /Ephemeroptera/.- Trans. R. Ent. Soc. Lond. 85, 401-411.
- EMUNDS, G.F.Jr. and R.K. ALLEN /1966/: The significance of nymphal stages in the study of Ephemeroptera.- Ann. Ent. Soc. Am. 59, 300-303.
- ERIKSEN, C.H. /1968/: Ecological significance of respiration and substrate for burrowing Ephemeroptera.- Can. J. Zool. 46, 93-103.

- FELDMETH, C.R. /1970/: The respiratory energetics of two species of stream caddisfly larvae in relation to waterflow.- *Comp. Biochem. Physiol.* 32, 193-202.
- FOX, H.M., C.A. WINGFIELD and B.G. SIMMONDS /1937/: The oxygen consumption of ephemeropterid nymphs from flowing and from still waters in relation to the concentration of oxygen in the water.- *J. Exp. Biol.* 14, 210-218.
- GALLÉ, L.Jr. /1978/: Az ökológiai energetika és a csoportthatás kapcsolata a *Formica cunicularia* Latr. hangyafajon.- XIII. Biol. Vándorgyűlés /előadás, kivonat/.
- GNATZY, R. und K. SCHMIDT /1971./: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. /Saltatoria, Gryllidae/. I. Faden- und Keulenhaare.- *Z. Zellforsch.* 122, 190-209.
- GREVEN, H. und R. RUDOLPH /1973/: Histologie und Feinstruktur der larvalen Kiemenkammer von *Aeshna cyanea* Müller /Odonata: Anisoptera/. - *Z. Morph. Ökol. Tiere* 76, 209-226.
- HALASY, K., M. CSOKNYA, A. STAMMER and I. HORVÁTH /1978/: Respiratory studies into mayfly larvae of various development.- IX. Tiszakutató Ankét, /előadás, kivonat/.
- HUGHES, M.R. /1977/: Observations on osmoregulation in Glaucous-winged gulls, *Larus glaucescens*, flowing removal of the supraorbital salt glands. - *Comp. Biochem. Physiol.* 57, 281-287.
- ILLIES, J. /1968/: Ephemeroptera /Eintagsfliegen/. Handbuch der Zoologie,- Bd, 4/2/ 2/5 S. 1-63. Berlin.
- KAMLER, E. /1969/: A comparison of the closed-bottle and flowing-water methods for measurement of respiration in aquatic invertebrates.- *Pol. Arch. Hydrobiol.* 16, 31-49.
- KAMLER, E. /1970/: The main parameters regulating the level of energy expenditure in aquatic animals. - *Pol. Arch. Hydrobiol.* 17, 201-216.
- KAMLER, E. /1971/: Reactions of two species of aquatic insects to the changes of temperature and oxygen concentration. - *Pol. Arch. Hydrobiol.* 18, 303-323.

- KAPOOR, N.N. and K. ZACHARIAH /1973/a/: Presence of specialized cellular complexes in the tracheal gills of stonefly nymph. *Paragnetina media* /Walker/.- *Experientia* 29, 848-850.
- KAPOOR, N.N. and K. ZACHARIAH /1973/b/: A study of specialized cellular complexes of the tracheal gills of *Paragnetina media* /Plecoptera/.- *Can. J.Zool.* 51, 983-986.
- KARNOVSKY, M.J. /1965/: A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high-osmolality for use in electron microscopy.- *J. Cell. Biol.* 27, 137-138.
- KISZELY, Gy. és T. BARKA /1958/: Gyakorlati mikrotechnika és hisztokémia.- *Medicina. Budapest.*
- KLEKOWSKI, R.Z. and E. KAMLER /1968/: Flowing-water polarographic respirometer for aquatic animals.- *Bl. Arch. Hydrobiol.* 15, 121-144.
- KNIGHT, A.W. and A.R. GAUFIN /1965/: Function of stonefly gills under reduced dissolved oxygen concentration - Reprint of Proceedings of Utah Academy of Sciences, Arts, and Letters 42, 186-190.
- KNIGHT, A.W. and A.R. GAUFIN /1966/: Oxygen consumption of several species of stoneflies /Plecoptera/.- *J. Insect Physiol.* 12, 347-355.
- KNIGHT, A.W. and M.A. SIMMONS /1975/: Factors influencing the oxygen consumption of larval *Nigronia serricornis* /Say/, /Megaloptera: Corydalidae/.- *Comp. Biochem. Physiol.* 51, 117-123.
- KOMNICK, H. and J.H. ABEL /1971/: Location and fine structure of the chloride cells and their porous plates in *Callibaetis spec.* /Ephemeroptera, Baetidae/.- *Cytobiol.* 4, 467-479.
- KOMNICK, H. und M. BIERTHER/1969/: Zur histochemischen Ionenlokalisierung mit Hilfe der Elektronenmikroskopie unter besonderer Berücksichtigung der Chloridreaktion.- *Histochemie* 18, 337-362.
- KOMNICK, H. and W. STOCKEM /1973/: The porous plates of coniform chloride cells in mayfly larvae: high-resolution analysis and demonstration of solute pathways.- *J. Cell. Sci.* 12, 665-681.
- KROGH, A. /1941/: A comparative physiology of respiratory mechanisms,- University Press, Pennsylvania.

- LANDA, V. /1969/: Comparative anatomy of mayfly larvae /Ephemeroptera/.- Acta entomol. bohemoslovaca 66, 289-316.
- LAVANDIE, P. and J. CAPBLANCQ /1975/: Effect of variations in dissolved oxygen on the benthic invertebrates of a stream in the central Pyrenees.- Ann. Limnol. 11, 101-106.
- LEAKE, L.D. /1975/: Comparative histology.- Academic Press. London, New York, San Francisco.
- LEWIS, C.T. /1970/: Structure and function in some external receptors. In: Insect ultrastructure.- Ed. A.C. Nevilb. Blackwell: Oxford and Edinburgh.
- MANN, K.H. /1969/: The dynamics of aquatic ecosystems. - Advances Ecol. Res. 6, 1-81.
- McNEILL, S. and J. H. LAWTON /1970/: Annual production and respiration in animal populations.- Nature 225, 472-474.
- MEYER, S.G.E. und B. SCHAUB /1973/: Der respiratorische Stoffwechsel von Calliphoridae Larven in Beziehung zu Temperaturadaptation und Regulation.- J. Insect Physiol. 19, 2183-2198.
- MÓCZÁR, L. /1969/: Állathatórozó.- Tankönyvkiadó, Budapest.
- MORAN, D.T. /1971/: Loss of the sensory process of an insect receptor at ecdysis.- Nature 234, 476-477.
- MORAN, D.T. K.M. CHAPMAN and R.A. ELLIS /1971/: The fine structure of cockroach campaniform sensilla.- J. Cell. Biol. 48, 155-173.
- MUNSHI, D.J.S. /1964/: Chloride cells in the gills of freshwater teleosts.- Quart. J. micr. Sci. 105, 79-89.
- NADOL, J.B. Jr. and A.J. DARIN DE LORENZO /1969/: Observations on the organization of the dendritic processes and receptor terminations in the abdominal muscle receptor organ of Homarus.- J. Comp. Neurol. 137, 19.

- NAGELL, B. /1970/: The respiration of the larvae of one species of mayfly /Ephemeroptera/ and three species of stonefly /Plecoptera/ at different oxygen concentrations.- Inaugural dissertation. Uppsala.
- NAGELL, B. /1973/: The oxygen consumption of mayfly /Ephemeroptera/ and stonefly /Plecoptera/ larvae at different oxygen concentrations.- Hydrobiol. 42, 461-489.
- NEVILLE, A.C. /1970.*/: Cuticle ultrastructure in relation to the whole insect. In: Insect ultrastructure.- Ed. A.C. Neville. Blackwell: Oxford, and Edinburgh.
- NOSKE, H. and W. WICHARD /1972/: The anal papillae of caddisfly larvae. II. Fine structure of iontransporting and respiratory epithelium in Glossomatidae.- Cytobiol, 6, 243-249.
- OLSON, A.T. and E.M. RUEGER /1968/:. Relationship of oxygen requirements to index-organism classification of immature aquatic insects.- J. WPCF. 40, 188-202.
- PALMÉN, J. A. /.1877/: Zur Morphologie des Tracheensystems.- Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- PETŘÍK, P. /1968/: The demonstration of chloride ions in the "chloride cells" of the gills of eels /*Anguilla anguilla* L./ adapted to sea water.- Z. Zellforsch. 92, 422-427.
- PICTET, F.J. /1843/: Historie naturelle des Insectes névroptères. Famille des Ephemerines.- Genève et Paris.
- REYNOLDS, E.S. /1963/: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy.- J.Cell. Biol. 17, 208-212.
- ROSENBERG, J. and G. SEIFERT /1977/: The coxal glands of Geophilomorpha /Chilopoda/: Organs of osmoregulation.- Cell. Tiss. Res. 182, 247-251.
- ROUSSEAU, E. /1921/: Les larves et nymphes aquatiques des insectes d'Europe.- Bruxelles.
- SCHARRER, B./1972/: Cytophysiological features of hemocytes in cockroaches.- Z. Zellforsch. 129, 301-319.

- SCHMIDT, K. und W. GNATZY /1971/: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. /Saltatoria, Gryllidae/. II. Die Häutung der Faden- und Keulenhaare. -Z. Zellforsch. 122, 210-226.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. and Y.T. KIM /1964./: The effect of salt intake on the size and function of the salt gland of ducks.- Auk. 81,160-172.
- SCOTT, D.H. and R.D. FARLEY /1971/: The role of pore structures in the selective permeability of antennal sensilla of the desert burrowing cockroach *Arenivaga* sp. - Tissue and Cell. 3, 665-674.
- SHARP, D. /1901/: The Cambridge natural history. /Insects I./ - MacMillan and Co. London, New York.
- SMITH. D.S. /1968/: Insect cells. Their structure and function.- Oliver and Boyd. Edinburgh.
- STAALAND, H. /1967/: Anatomical and physiological adaptations of the nasal glands in Charadriiformes birds.- Comp. Biochem. Physiol. 23, 933-944.
- STAMMER, A. /1966/: The microscopic innervation of the gill-apparate in *Scorpaena porcus*.- Acta Biol. /Szeged/ 12, 101-103.
- STAMMER, A., I. HORVÁTH, M. CSOKNYA, and K. HALASY /1976/: Szennyeződés hatásainak tanulmányozása állati sejteken.- MBT Didaktikai Szekciójának XIII. Tantárgypedagógiai Napjai /előadás, kivonat/.
- SUTCLIFFE, D.W. /1962/: The composition of haemolymph in aquatic insects. - J.exp. Biol, 39, 325-343.
- SUTTERLIN, M.A. and L.R. SAUNDERS /1969/: Proprioceptors in the gills, of teleosts.- Can.J. Zool. 47, 1209-1212.
- SZÖTS, A./1936/: Az ép és kóros szövettani vizsgálat módszerei.- A Magyar Orvosi Könyvkiadó Társulat kiadása. Budapest.

- UJHELYI, S. /1959/: Insecta. I. Ephemeroptera.-
Fauna Hung, 49, /V/ 5.füzet,
- ULANOSKI, J.T. and W.F. McDIFFETT /1972/: Diurnal
variations in respiration of mayfly nymphs
/Ephemeroptera/.- Physiol. Zool. 45,97-105.
- VAYSSIÉRE, J. /1882/: Recherches sur l'organisation
des larves des Éphémérides, Ibid.- Ann. Sci.
Nat. Zool./6/ 13, 1-137.
- WAUTIER, J. and E. PATTÉE, /1955/: Expérience physio-
logique et expérience écologique. L' influence
du substrat sur la consommation d'oxygène chez
les larves d'éphéméroptères.- Bull. Mens, Soc.
Linnéenne Lyons., 7, 178-183.
- WEBER, H. /1933/: Lehrbuch der Entomologie.- Fischer,
Jena.
- WEIS-FOGH, T. /1965/: Mechanical properties of in-
sect cuticle.- In: Structure and function
of connective and skeletal tissue. /Eds. Fitton
Jackson S., Harkness R.D., Partridge S.M.
and Tristram G.R./ 337-375. Butterworth, London.
- WESENBERG-LUND. C. /1943/: Biologie der Süßwasser-
insecten.- Gyldendalske boghandel - Nordisk
forlag Kopenhagen und Verlag J. Springer Ber-
lin, Wien.
- WICHARD, W. /1973/: Zur morphogenese des respirato-
rischen Epithels der Tracheenkiemen bei Larven
der Limnephilini Kol. /Insecta, Trichoptera/.
Z. Zellforsch 144, 585-592.
- WICHARD, W./1975/: Structure and function of the
respiratory epithelium in the tracheal gills
of mayfly larvae.- Acta Hydrobiol. 42, 50-55.
- WICHARD, W. und H. KOMNICK /1971/: Zur Feinstruktur
der Tracheenkiemen von *Glyptotaelius pellucidus*
Retz. /Insecta, Trichoptera/. -Cytobiol.3,
106-110.
- WICHARD, W. und H. KOMNICK /1973/: Feinstruktur der
Chloridzellen von Eintagsfliegen larven.
- Verh. d.Dtsch. Zool. Ges. 66, 80-83.
- WICHARD, W. und H. KOMNICK /1974/a./: Zur Feinstruk-
tur der rektalen Tracheenkiemen von anispoteren
Libellenlarven. I. Das respiratorische Epithel.
- Odontologica 3, 121-127.

- WICHARD, W. and H. KOMNICK /1974/b/: Structure and function of the respiratory epithelium in the tracheal gills of stonefly larvae.- J. Insect Physiol. 20, 2397-2406.
- WICHARD, W., H. KOMNICK and J.H. ABEL Jr./1972/: Typology of ephemeropterid chloride cells.- Z. Zellforsch. 132, 533-551.
- WICHARD, W., P.T.P. TSUI and H. KOMNICK /1973/: Effect of different salinities on the coniform chloride cells of mayfly larvae.- J. Insect Physiol. 19, 1825-1835.
- WICHARD, W., P.T.P. TSUI und A.M. DEWALL /1975/: Chloridzellen der Larven von *Caenis diminuta* Walker /Ephemeroptera, Caenidae/ bei unterschiedlicher Salinität.- Int. Revue ges. Hydrobiol. 60, 705-709.
- WIGGLESWORTH, V.B. /1972/: The principles of insect physiology.- 7th ed. Chapman and Hall. London.
- ZELAZNY, B. /1969/: Ablagerung und Orientierung der Endocuticulaschichten bei Käfern.- Doctoral Thesis, Frankfurt.
- ZIMMERMAN, M.C., T.E. WISSING and R.P. RUTTER/1975/: Bioenergetics of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata*, in a pond ecosystem.- Verh. Internat. Verein. Limnol. 19, 3039-3049.

TARTALOM

BEVEZETÉS	1.oldal
ANYAG ÉS MÓDSZER	
A tiszavirág rendszertani besorolása.....	5.oldal
Vizsgálati módszerek.....	5.oldal
A TRACHEAKOPOLTYU ANATOMIÁJA.....	9.oldal
A TRACHEAKOPOLTYU SZÖVETTANI SZERKEZETE..	
A respiratorikus epithel.....	11.oldal
A tracheakopoltyú kötőszöveti elemei....	19.oldal
A tracheakopoltyú speciális sejtcsoport- jai.....	21.oldal
A TRACHEAKOPOLTYU KISÉRLETES VIZSGÁLATA.....	27.oldal
ÖSSZEFOGLALÁS.....	34.oldal
RÖVIDÍTÉSEK.....	35.oldal
IRODALOM.....	36.oldal

Ezúton mondok köszönetet Dr.Móczár László
tanszékvezető egyetemi tanárnak, munkám kö- /
rülményeinek biztosításáért, Dr.Stammer Aranka
docensnek és Dr.Csoknya Mária adjunktusnak szak-
mai és nevelő segítségükért, valamint a hisz-
tológiai eredmények és elektronmikroszkópos
preparátumok értékélésében nyújtott tanácsaikért.