

**Die antennalen Sensillen von Dipterenlarven und  
Larven verwandter Insektenordnungen:  
eine vergleichend-transmissions- und  
rasterelektronenmikroskopische Untersuchung  
mit Blick auf die Evolution von Kleinorganen**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades  
eines Doktors der Naturwissenschaften  
(Dr. rer. nat.)

der Fakultät für Biologie der  
Ludwig-Maximilians-Universität  
München

vorgelegt von  
Daniela Nicastro

München, März 2000

1. Gutachter: PD. Dr. R.R. Melzer

2. Gutachter: Prof. Dr. R.A. Steinbrecht

Datum der Einreichung der Dissertation: 31.03.2000

Datum der mündlichen Doktorprüfung: 13.07.2000

Die Neugier steht immer an erster Stelle eines Problems, das gelöst werden will.

- GALILEO GALILEI -



## Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Zusammenfassung.....</b>	<b>8</b>
<b>2</b>	<b>Einleitung.....</b>	<b>11</b>
<b>2.1</b>	<b>Sensillen - universelle Sinnesorgane bei Arthropoden .....</b>	<b>13</b>
2.1.1	Sensillen ohne Poren (aporös) und mit beweglichem Sockel .....	15
2.1.2	Sensillen ohne Poren (aporös) und mit unbeweglichem Sockel .....	16
2.1.3	Sensillen mit terminalem Porus (uniporös) und beweglichem Sockel.....	18
2.1.4	Sensillen mit terminalem Porus (uniporös) und unbeweglichem Sockel .....	18
2.1.5	Olfaktorische Sensillen .....	18
2.1.5.1	Sensillen mit vielen Poren (multiporös), einfacher Wand und einem Porentubulussystem .....	20
2.1.5.2	Sensillen mit vielen Poren (multiporös), doppelter Wand und Speichenkanälen.....	21
2.1.6	Scolopalorgane.....	21
<b>2.2</b>	<b>Antennen - wichtige Fernsinnesorgane bei Insekten .....</b>	<b>22</b>
2.2.1	Antennenmorphologie.....	22
2.2.2	Antennale Sensillen.....	23
2.2.3	Die larvalen Antennen der Diptera und einiger anderer Holometabola.....	23
<b>2.3</b>	<b>Einblicke in die Morphologie und Stammesgeschichte der Diptera und einiger ihrer Außengruppen (Siphonaptera, Mecoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Strepsiptera) .....</b>	<b>25</b>
2.3.1	Allgemeine Morphologie und Ökologie der Diptera .....	25
2.3.2	Systematische Grundgliederung der Diptera .....	26
2.3.3	Vergleich von Hennigs phylogenetischem System der Diptera mit aktuellen Arbeiten	27
2.3.4	Phylogenie der Holometabola mit besonderem Blick auf das mögliche Schwestertaxon der Diptera .....	32
<b>3</b>	<b>Material und Methoden.....</b>	<b>35</b>
<b>3.1</b>	<b>Tiere.....</b>	<b>35</b>
<b>3.2</b>	<b>Präparationstechniken der Rasterelektronenmikroskopie .....</b>	<b>37</b>
<b>3.3</b>	<b>Arbeitsmethoden der Transmissionselektronenmikroskopie .....</b>	<b>37</b>
3.3.1	Präparation der Antennen.....	37
3.3.2	Fixierung .....	38
3.3.3	Einbettung .....	39
3.3.4	Mikrotomie.....	39

3.3.5	TEM und Dokumentation .....	40
<b>4</b>	<b>Ergebnisse.....</b>	<b>45</b>
<b>4.1</b>	<b>Sensillentypen auf den larvalen Antennen der Diptera und einiger Außengruppenvertreter: Lage und allgemeine Ultrastruktur .....</b>	<b>45</b>
4.1.1	Cone (C).....	45
4.1.2	Peg (P) .....	50
4.1.3	Sensillen mit Dendritenaußengliedern unterschiedlicher Elektronendichte ( $\Delta S2/3$ ) ...	53
4.1.4	Sensillen mit erweiterter Dendritenscheide (eDS2/3) .....	55
4.1.5	Sensillen mit lamelliertem Dendritenaußenglied (IS2/3).....	57
4.1.6	Labyrinth-Sensillum (LaS2) .....	59
4.1.7	Sensillen ohne modalitätsspezifische Strukturen (S1/2).....	61
4.1.8	Sensillen mit Tubularkörper und gefalteter Dendritenscheide (TS1).....	62
4.1.9	Scolopalorgan (Sp) .....	64
4.1.10	Zusätzlicher Sensillentyp der Außengruppen: Einzelchemosensillum mit etwa 50 Sinneszellen (EcS50) .....	67
4.1.11	Cilienstruktur und Besonderheiten .....	69
<b>4.2</b>	<b>Verteilung der antennalen Sensillen bei Dipterenlarven .....</b>	<b>71</b>
4.2.1	Tipulomorpha .....	72
4.2.2	Ptychopteromorpha.....	78
4.2.3	Culicomorpha .....	81
4.2.3.1	Dixidae.....	82
4.2.3.2	Culicidae .....	86
4.2.3.3	Simuliidae .....	91
4.2.3.4	Ceratopogonidae .....	92
4.2.3.5	Chironomidae .....	95
4.2.4	Blephariceromorpha .....	101
4.2.4.1	Nymphomyiidae .....	82
4.2.4.2	Deuterophlebiidae.....	82
4.2.4.3	Blephariceridae .....	84
4.2.5	Bibionomorpha .....	111
4.2.5.1	Bibionidae.....	113
4.2.5.2	Mycetophilidae .....	117
4.2.5.3	Sciaridae .....	120
4.2.5.4	Cecidomyiidae .....	124
4.2.6	Psychodomorpha.....	128
4.2.6.1	Psychodidae .....	129
4.2.6.2	Trichoceridae .....	132
4.2.6.3	Anisopodidae .....	134
4.2.7	Xylophagomorpha .....	138

4.2.8	Stratiomyomorpha.....	140
4.2.9	Tabanomorpha .....	143
4.2.9.1	Rhagionidae und Tabanidae.....	144
4.2.9.2	Vermileonidae.....	149
4.2.10	Asiloidea .....	151
4.2.11	Empidoidea .....	153
4.2.12	Muscoidea (= Cyclorrhapha) .....	157
4.2.12.1	Lonchopteridae.....	160
4.2.12.2	Syrphidae .....	163
4.2.12.3	Schizophora.....	168
<b>4.3</b>	<b>Verteilung der antennalen Sensillen bei einigen Außengruppenvertretern .....</b>	<b>178</b>
4.3.1	Siphonaptera (Flöhe).....	178
4.3.2	Mecoptera (Schnabelfliegen) .....	183
4.3.3	Lepidoptera (Schmetterlinge) .....	188
4.3.4	Hymenoptera (Hautflügler).....	194
4.3.5	Strepsiptera (Fächerflügler) .....	196
<b>5</b>	<b>Diskussion .....</b>	<b>203</b>
<b>5.1</b>	<b>Funktionen der Sensillentypen .....</b>	<b>203</b>
5.1.1	Cone (C).....	203
5.1.2	Peg (P).....	207
5.1.3	Sensillen mit Dendritenaußengliedern unterschiedlicher Elektronendichte ( $\Delta S_{2/3}$ ).....	210
5.1.4	Sensillen mit erweiterter Dendritenscheide (eDS <sub>2/3</sub> ).....	212
5.1.5	Sensillen mit lamellierten Dendritenaußengliedern (lS <sub>2/3</sub> ).....	212
5.1.6	Labyrinth-Sensillum (LaS <sub>2</sub> ) .....	216
5.1.7	Sensillen mit Dendriten ohne modalitätsspezifische Strukturen (S <sub>1/2</sub> ).....	217
5.1.8	Sensillen mit Tubularkörper und gefalteter Dendritenscheide (TS <sub>1</sub> ) .....	218
5.1.9	Scolopalorgan (Sp).....	219
5.1.10	Zusätzlicher Sensillentyp der Außengruppen: Einzelchemosensillum mit etwa 50 Sinneszellen (EcS <sub>50</sub> ) .....	222
5.1.11	Zentral-akzessorische Mikrotubuli in Cilien.....	222
<b>5.2</b>	<b>Antennen und Sensillen in Abhängigkeit von Habitat und Lebensweise der Larve .....</b>	<b>224</b>
<b>5.3</b>	<b>Antennenmorphologie bei Dipterenlarven .....</b>	<b>232</b>
<b>5.4</b>	<b>Entwicklung der antennalen Sensillen und Verwendbarkeit der Merkmale im interspezifischen Vergleich.....</b>	<b>234</b>
5.4.1	Häutung.....	235
5.4.2	Die antennalen Sensillen während der Ontogenese .....	236

5.4.3	Intraspezifischer Vergleich der antennalen Sensillen .....	237
5.4.4	Interspezifischer Vergleich innerhalb einzelner Dipterenfamilien .....	238
<b>5.5</b>	<b>Homologie der antennalen Sensillen .....</b>	<b>242</b>
5.5.1	Cone (C).....	242
5.5.2	Peg (P) .....	243
5.5.3	Sensillen mit Dendritenaußengliedern unterschiedlicher Elektronendichte ( $\Delta S_{2/3}$ ) ....	244
5.5.4	Zwei IS3-Sensillen.....	244
5.5.5	Das Labyrinth-Sensillum (LaS2).....	245
5.5.6	Das basale Sensillum mit Tubularkörper und gefalteter Dendritenscheide (TS1 <sub>b</sub> ).....	245
5.5.7	Das Scolopalorgan .....	246
5.5.8	Homologe Sensillen-Gruppierungen .....	247
<b>5.6</b>	<b>Das antennale Sensilleninventar und entwicklungsbiologische Zusammenhänge</b>	<b>248</b>
<b>5.7</b>	<b>Die Evolution der antennalen Sensillen und mögliche Stammbaum-interpretationen .....</b>	<b>250</b>
5.7.1	Evolutionäre Trends bei den Diptera .....	251
5.7.1.1	Tipulomorpha .....	251
5.7.1.2	Ptychopteromorpha.....	253
5.7.1.3	Culicomorpha .....	254
5.7.1.4	Blephariceromorpha .....	258
5.7.1.5	Bibionomorpha .....	260
5.7.1.6	„Psychodomorpha“ .....	264
5.7.1.7	Grundplan der Brachycera und die antennalen Sensillen der „Orthorrhapha“ .....	267
5.7.1.8	Muscoidea (= Cyclorrhapha) .....	272
5.7.2	Evolutionäre Trends der Außengruppen.....	275
5.7.3	Sensillen der larvalen Antennen im Grundplan der Diptera und der wahrscheinlichste Stammbaum anhand der Sensillenmerkmale .....	282
<b>6</b>	<b>Literaturverzeichnis .....</b>	<b>285</b>
	Abbildungs- und Tabellenverzeichnis .....	302
	Erklärung .....	307
	Danksagung .....	308
	Lebenslauf.....	310
	Abkürzungen.....	313

## 1 Zusammenfassung

Sensillen sind „Kleinsinnesorgane“ der Arthropoda, die die Wahrnehmung einer Vielzahl unterschiedlicher Reize ermöglichen. Trotz großen Interesses an diesen Sinnesorganen ist die Frage nach den Homologieverhältnissen und der Evolution von Sensillen weitgehend ungeklärt. In der vorliegenden Arbeit werden daher die antennalen Sensillen von Larven aller größeren monophyletischen Gruppen der Diptera, sowie einiger mit den Diptera verwandter Holometabola raster- und transmissionselektronenmikroskopisch untersucht und vergleichend beschrieben. Die larvalen Antennen der Holometabola sind vor allem wegen der verhältnismäßig kleinen Anzahl von Sensillen besonders geeignete Modellobjekte, da dies die ultrastrukturelle Analyse des jeweils gesamten Sensilleninventars der Antennen ermöglicht.

Obwohl die REM-Untersuchung der larvalen Antennen eine enorme äußere Vielfalt an Sensillenformen offenbart, zeigt die Analyse der inneren Ultrastruktur, daß die antennalen Sensillen von insgesamt 32 Dipterenarten und vier holometabolen Außengruppenvertretern nach strukturellen Kriterien nur zehn unterschiedlichen Sensillentypen zugeordnet werden können. Darüber hinaus lassen „modalitätsspezifische Strukturen“ Rückschlüsse auf die Funktionen der Sensillen zu. So deuten die Befunde darauf hin, daß es sich bei den Sensillentypen um olfaktorische, kontaktchemosensitive, gustatorische, thermo-, hygro- bzw. thermo-/hygrosensitive Sensillen, sowie um mechanosensitive Extero- und Propriozeptoren handelt. Die Ergebnisse zeigen also, daß die larvalen Antennen, obwohl sie bei den Diptera durchschnittlich nur mit etwa zehn Sensillen ausgestattet sind, über ein ähnlich breites Spektrum der Reizwahrnehmung verfügen wie die imaginalen Antennen, die einige hundert oder gar tausend Sensillen besitzen.

Rasterelektronenmikroskopisch konnten vor allem äußerliche Anpassungen der Antennen und Sensillen z.B. an Habitat und Lebensweise der Larve nachgewiesen werden; so sind lange Antennen, und mit ihnen meist auch überwiegend langgestreckte Sensillen, in aquatischen Lebensräumen eindeutig begünstigt, während terrestrisch lebende Larven, besonders in festen Substraten, wie z.B. Holz, eher kurze oder sogar plattenförmig reduzierte Antennen besitzen. Die vergleichende TEM-Untersuchung zeigt jedoch auch, daß Sensillen des gleichen Typs bei den jeweiligen Tieren sowohl in ihrer Position auf den Antennen, als auch in ihren strukturellen Merkmalen übereinstimmen. Nach dem Lagekriterium und dem Kriterium der spezifischen Qualität konnte so die Homologie einzelner antennaler Sensillen der Dipterenlarven für die gesamte Ordnung und teilweise sogar für die Holometabola wahrscheinlich gemacht werden. Über diesen homologen Sensillensatz hinaus konnte gezeigt werden, daß individuelle Sensillen - also kleinste Sinnesorgane - evolutiven Veränderungen unterliegen, die es erlauben ihr Schicksal im Verlauf der Phylogenese zu verfolgen. So belegen die Ergebnisse beispielsweise, daß der antennale Kontaktchemorezeptor „Peg“, bei den cyclorrhaphen Fliegen im Zusammenhang mit der Evolution des Antennen-Maxillar-Komplexes zum Maxillarpalpus verlagert wurde.

Bei der vergleichenden Analyse aller antennalen Sensillen waren evolutive Tendenzen feststellbar, die in vielen Punkten mit den etablierten Stammbäumen der Diptera übereinstimmen, aber auch interessante Anregungen für derzeit noch ungeklärte Verwandtschaftsbeziehungen liefern. Für die meisten monophyletischen Gruppen der Diptera fanden sich charakteristische Merkmalskombinationen, die teilweise sogar als Synapomorphien gedeutet werden können. Bezogen auf offene Fragen der Dipterensystematik legen die Sensillenmerkmale beispielsweise ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Anisopodidae (Fenstermücken) und den „orthorrhaphen Fliegen“ nahe, wobei eine enge Verwandtschaftsbeziehung vor allem mit den Tabanomorpha (ohne die Vermileonidae) wahrscheinlich ist. Darüber hinaus führte ein Außengruppenvergleich zwischen den Diptera und einigen anderen Holometabola zu dem Ergebnis, daß der „Cone“ als Komplexchemosensillum ebenso zu den Grundplanmerkmalen holometaboler Insektenlarven gehört, wie zwei Thermo-/Hygrorezeptoren (IS3-Sensillen). Das bedeutet, daß diese individuellen Sensillen über fast 300 Mio. Jahre Evolution bis ins frühe Perm zurückverfolgt werden können.

## 2 Einleitung

Sensillen sind universelle Sinnesorgane bei den Arthropoda, die zwar einen gemeinsamen zellulären Bauplan besitzen, deren Spezialisierungen aber die Wahrnehmung vieler verschiedener Reize ermöglichen. Diese „Kleinorgane“ (Henke 1953) oder „organules“ (Lawrence 1966) waren von jeher Objekte intensiver Forschung, was den hohen Wissensstand über ihre Anatomie, Funktionsmorphologie, Physiologie und Ontogenie erklärt. Im Gegensatz dazu ist aber nur sehr wenig über mögliche Homologieverhältnisse und die Evolution von Sensillen bekannt, obwohl schon Schneider (1964) und später auch Zacharuk (1985) ein „zufälliges“ Auftreten bzw. Verteilungsmuster von Sensillen für unwahrscheinlich hielten.

Erste vergleichende Sensillen-Untersuchungen, die sich auch mit evolutiven Aspekten beschäftigten (Meinecke 1975; Jez & McIver 1980; Craig & Borkent 1980; Craig & Batz 1982), erbrachten zunächst nur wenig konkrete Ergebnisse, bis Nicastro et al. (1995) unter Anwendung des Lagekriteriums und des Kriteriums der spezifischen Qualitäten die Homologie individueller Sensillen bei zwei nahe verwandten Dipterenfamilien zeigen konnten. Durch die feinstrukturelle Untersuchung der larvalen Antennen von *Chaoborus crystallinus* (Chaoboridae; Nicastro et al. 1995) gelang die Homologisierung der antennalen Sensillen mit denen zweier zuvor untersuchter Culicidae-Larven (Zacharuk et al. 1971, Zacharuk & Blue 1971a, b; Jez & McIver 1980), obwohl die Antennen der *Chaoborus*-Larve auch als hochspezialisierte Beutegreiforgane fungieren und sich äußerlich stark von den larvalen Antennen der Culicidae unterscheiden (Schremmer 1950).

In der vorliegenden Untersuchung soll nun der Rahmen eines solchen ultrastrukturellen Vergleichs erweitert werden, um der Frage auf den Grund zu gehen, ob Sensillen auf einer höheren systematischen Ebene einer Zufallsverteilung unterliegen, z.B. in Abhängigkeit von Habitaten und Lebensweisen der Tiere, oder ob homologe Sensillen und ihre Evolution anhand struktureller Charakteristika nicht nur für zwei nahe verwandte Familien, sondern auch für einen größeren Verwandtschaftskreis, z.B. für eine komplette Insektenordnung, verfolgt werden können. Primäres Ziel dieser Arbeit ist es also, durch eine vergleichend-ultrastrukturelle Untersuchung zu prüfen, ob die Homologie individueller Sensillen wahrscheinlich zu machen ist und ob diese Sensillen evolutiven Veränderungen unterliegen. Ist dies der Fall, ergibt sich daraus die Möglichkeit, die Sensillenmerkmale auf ihre phylogenetische Aussagekraft und Relevanz für Stammbaumrekonstruktionen zu prüfen.

Die antennalen Sensillen von Dipterenlarven erschienen aus den folgenden Gründen als besonders geeignete Studienobjekte zur Bearbeitung der gesetzten Fragestellungen:

- Die Antennen tragen unterschiedlichste Sensillentypen und gelten als eines der wichtigsten Fernsinnesorgane nicht nur der Insekten (Schneider 1964; Zacharuk 1985), sondern auch anderer Arthropoda, wie z.B. den Crustacea (Beglane et al. 1997). So besitzen auch praktisch alle Insektenordnungen mit Ausnahme der Protura (Beintaster), einer Ordnung der Apterygota (Urinsekten), diese Kopfanhänge (Zacharuk 1985).

- Im Gegensatz zu den Imagines holometaboler Insekten, bei denen bereits bis zu 65.000 Sensillen pro Antenne gezählt wurden (z.B. bei *Telea polyphemus*, Lepidoptera; Boeckh et al. 1960), sind die Antennen ihrer Larven meist weniggliedrig und mit einer vergleichsweise geringen Anzahl von Sensillen ausgestattet (Zacharuk 1985). Dies ist eine Grundvoraussetzung für eine detaillierte ultrastrukturelle Untersuchung des gesamten Sensilleninventars der Antennen durch eine aufwendige Methode wie die Transmissionselektronenmikroskopie.
- Weiterhin müssen für einen möglichst umfassenden Vergleich viele verschiedene Vertreter stammesgeschichtlich relevanter Großgruppen der zu untersuchenden Insektenordnung verfügbar sein. Mit nur wenigen Ausnahmen (z.B. Nymphomyiidae) sind beinahe alle Dipterenfamilien in Deutschland oder den europäischen Nachbarländern vertreten. Idealerweise konnte der Vergleich der hier untersuchten Tiere noch durch zehn bereits veröffentlichte ultrastrukturelle Einzeluntersuchungen der antennalen Sensillen von Vertretern aus acht verschiedenen Dipterenfamilien ergänzt werden, darunter auch die ersten ausführlichen Arbeiten, die sich mit der Homologie von Sensillen befaßten (Craig & Batz 1982; Nicastro et al. 1995). Dieses offensichtlich überdurchschnittlich große Interesse an den Diptera, das über den Modellorganismus *Drosophila melanogaster* (Singh & Singh 1984) weit hinausgeht, ist wohl durch die Relevanz vieler Vertreter dieser Insektenordnung für den Menschen zu erklären. Mit Vertretern, die bekannt sind als Überträger von Krankheitserregern (z.B. *Aedes aegypti*, *Toxorhynchites brevipalpis* und weitere blutsaugende „Mücken“\*) oder als Pflanzenschädlinge, wie z.B. die Cecidomyiidae (Gallmücken), ziehen die Diptera die Aufmerksamkeit verschiedener Fachrichtungen (Medizin, Genetik, Agrarwissenschaften, u.a.) auf sich.
- Um prüfen zu können, ob die Sensillenmerkmale möglicherweise auch phylogenetische Aussagekraft besitzen, ist es schließlich vorteilhaft, daß bereits konkrete, wenn auch nicht völlig geklärte, Vorstellungen zur Stammesgeschichte der Diptera existieren.

In der vorliegenden Arbeit wurden also die antennalen Sensillen von larvalen Vertretern aller größeren monophyletischen Gruppen der Diptera vergleichend transmissionselektronenmikroskopisch untersucht. Neben insgesamt 32 Dipterenarten aus 27 Familien wurden für einen Außengruppenvergleich außerdem noch Vertreter aus vier weiteren holometabolen Insektenordnungen, bei denen ein nahes Verwandtschaftsverhältnis mit den Diptera diskutiert wird (Siphonaptera, Mecoptera, Lepidoptera, Strepsiptera), auf ihre antennalen Sensillen hin analysiert.

---

\* Paraphyletische Taxa, d.h. Gruppen, die nicht alle Nachkommen ihres letzten Vorfahren einschließen, werden in Anführungszeichen gesetzt.

In Zusammenarbeit mit der Diplomandin H. Hruschka (1996) wurde ergänzend eine rasterelektronenmikroskopische Studie dieser und einiger zusätzlicher Larven durchgeführt, um durch einen äußeren Überblick der Antennen und ihrer Sensillen das räumliche Verständnis der ultrastrukturellen Ergebnisse zu erleichtern.

## 2.1 Sensillen - universelle Sinnesorgane bei Arthropoden

Die Evolution eines robusten Exoskeletts bei den Arthropoda spielte eine wichtige Rolle bei der Verbreitung dieser außerordentlich erfolgreichen Tiergruppe, die fast alle Lebensräume der Erde erobert hat. Natürlich bringt eine stabile Kutikula neben vielen Vorteilen, wie mechanischen Schutz (Keil & Steinbrecht 1984) oder Schutz vor Verdunstung, auch Einschränkungen mit sich bzw. die Notwendigkeit, diese Einschränkungen physiologisch oder morphologisch zu umgehen. Bei den Plathelminthes und den Polychaeta, denen ein vergleichbares Exoskelett fehlt, erfolgt die Aufnahme von Umweltreizen unter anderem durch Epidermis-Rezeptoren, deren Cilien ins Außenmedium reichen und dabei nur von der eigenen Zellmembran umgeben (Plathelminthes; Macrae 1967, Lyons 1969), oder unvollständig von einer dünnen, nicht chitinhaltigen Kutikula bedeckt sind (Polychaeta; Dorsett & Hyde 1969, Storch & Welsch 1969). Bei den Arthropoda wird die überlebenswichtige Funktion der Reizaufnahme für beinahe alle Modalitäten von wenigzelligen Sinnesorganen, den sogenannten Sensillen erfüllt, ohne daß dabei der Schutz durch die Kutikula beispielsweise gegen Wasserverlust wesentlich gemindert wird (Zacharuk 1985). Diese Rezeptoren unterscheiden sich in ihrem Organisationsgrad von den zuvor erwähnten cilientragenden Epithelzellen nicht nur durch die stabilere kutikuläre Deckschicht, sondern auch „durch die Spezialisierung nicht-neuraler Zellen“ (Thurm 1969). Letztere schaffen unter anderem einen flüssigkeitsgefüllten Raum unter der Kutikula, den sogenannten Sensillenlymphraum, der das Dendritenaußenglied umgibt und dabei den Dendrit nicht nur vor Austrocknung schützt, sondern auch das geeignete Ionenmilieu zur Verfügung stellt. Dies war vielleicht auch eine wichtige Präadaptation für die Eroberung terrestrischer Habitate, ein Weg, den bekanntlich verschiedene Linien der Arthropoda beschrritten haben.

Die Reize praktisch aller abiotischer Faktoren (z.B. Temperatur, Feuchtigkeit, CO<sub>2</sub>-Konzentration), sowie auf indirektem Wege auch der biotischen Faktoren (z.B. chemische und mechanische Reize durch Feinde, Nahrung oder innerartliche Kommunikation) werden durch jeweils spezialisierte Thermo-, Hygro-, Mechano-, Chemo- oder auch multimodale Rezeptoren aufgenommen und in die primären sensorischen Zentren des ZNS geleitet (Übersichten siehe: Altner 1977a; Keil & Steinbrecht 1984; Zacharuk 1985; sowie: Schneider & Steinbrecht 1968; Steinbrecht 1969; Slifer 1970; Hansen & Heumann 1971; McIver 1975, 1985; Gaffal 1979; Altner & Prillinger 1980; Zacharuk 1980; Altner et al. 1983; Keil 1997a).

Obwohl im Laufe der Evolution eine große Vielfalt morphologisch und funktionell unterschiedlicher Sensillentypen entstanden ist, läßt sich ein gemeinsamer zellulärer Bauplan dieser Kleinorgane feststellen; er umfaßt eine bis wenige primäre Sinneszellen (Thurm 1969), zumeist drei begleitende Hilfszellen, sowie Gliazellen und einen distal abschließenden Kutikulaapparat, der strukturell sehr unterschiedlich geformt sein kann. Sowohl die Sinneszellen als auch die Hilfszellen eines Sensillum gehen ontogenetisch durch sukzessive Teilungen und anschließende Differenzierung aus einer einzelnen, induzierten Epidermiszelle (Mutterzelle) hervor (Clever 1958; Keil & Steinbrecht 1984; Keil 1997b). Die Perikarya der bipolaren Sinneszellen entsenden jeweils zwei Fortsätze, nach distal den Dendriten, der zumeist nahe der Kutikula endet, und nach proximal das Axon, das, oftmals von Gliazellen begleitet, das Erregungspotential in die Ganglien und Integrationszentren leitet. Der Dendrit selbst wird durch das Cilium, das in der Regel einen Aufbau aus  $[9 \times 2 + 0]$  Mikrotubuli zeigt, in zwei Abschnitte unterteilt. Zwischen Perikaryon und Cilium befindet sich das Dendriteninnenglied, das im Wesentlichen den gleichen zellulären Bau wie das Perikaryon zeigt (Thurm 1969). Das Dendritenaußenglied stellt dagegen das eigentliche, modifizierte Cilium dar (Thurm 1969). Nur bei einigen Urinsekten wurden zwei Cilien pro Sinneszelle und damit auch zwei Dendritenaußenglieder beobachtet (Juberthie-Jupeau & Bareth 1980; Zacharuk 1985). Das Außenglied steht zum einen im Dienste der Reizaufnahme und zeigt einen äußerst vielgestaltigen Bau, darüber hinaus muß ein adäquater Reiz durch Öffnung von Ionenkanälen in der Dendritenmembran in ein Erregungspotential transformiert werden, das dann schließlich in die innervierten neuronalen Zentren weitergeleitet wird. Gemeinsames Charakteristikum der Dendritenaußenglieder ist die kutikuläre Dendritenscheide, die von der innersten Hilfszelle, der thekogenen Zelle, gebildet wird und diesen Dendritenabschnitt zumindest im proximalen Bereich umhüllt (Keil & Steinbrecht 1984). Mit Ausnahme einiger Scolopalorgane (siehe 2.1.6) steht die Dendritenscheide mit dem Kutikula-Exoskelett des Tieres in Kontakt und wird dementsprechend auch mitgehäutet. Auf die thekogene Zelle folgt zunächst die trichogene, dann die tormogene Hilfszelle. Beide sind während der Morphogenese an der Sekretion des distalen Kutikulaapparats beteiligt (Keil & Steinbrecht 1984) und bilden nach der Morphogenese durch Rückzug von der Kutikula den äußeren Sensillenlymphraum. Im ausdifferenzierten Sensillum ist eine der wichtigsten Aufgaben der äußeren Hilfszellen die Bereitstellung des geeigneten Ionenmilieus für die Sinneszellen (Thurm & Küppers 1980).

Einhergehend mit verbesserten Untersuchungsmethoden unterlag die Klassifizierung und Nomenklatur von Sensillen im Laufe der Zeit einem Wandel. Schenk (1903) teilte die Sensillen nach deren äußeren, kutikulären Strukturen ein als: *S. coeloconica* (Grubenkegel), *S. basiconica* (ebenständige Sinneskegel), *S. styloconica* (Endzapfen), *S. chaetica* (borstenartige Sinnesorgane), *S. trichodea* (haarartige Sinnesorgane), *S. placodea* (Porenplatten), *S. ampullacea* (Forel'sche Flaschen, wie *S. coeloconica*, aber in ampullenförmigen Kutikulahöhlen versenkt). Nach und nach wurde dieser Katalog durch andere Autoren um Sensillen wie z.B. *S. campaniformia* (leicht eingesenkte Papillen) (Berlese 1909), *S. squamiformia* (schuppenförmige Sinnesorgane),

*S. scolopophora* (subkutikuläre Sensillen) (Schneider 1964), *S. coelosphaerica* (versenkte Kutikulakugel) (Ernst 1972) oder *S. auricillica* (Sinnesorgane geformt wie ein Hasenohr) (Jefferson et al. 1970) erweitert. Der Schenksche Grundstein liefert ein einheitliches Benennungssystem, das damals wie heute Voraussetzung ist für die Vergleichbarkeit von Beschreibungen äußerer Sensillenstrukturen. Bereits 1926 bemerkte Snodgrass jedoch, daß eine Einteilung der Sensillen anhand ihrer inneren Strukturen eine höhere Aussagekraft auch in Bezug auf deren Funktionen besitzen würde. Mit zunehmender Datenfülle und durch den Vergleich feinstruktureller und elektrophysiologischer Ergebnisse mehrten sich die Hinweise, daß ein Zusammenhang zwischen ultrastrukturellen Merkmalen und der Sinnesmodalität von Sensillen besteht (Thurm 1969). Altner (1977a) und weitere Autoren zogen feinstrukturelle Merkmale der Sensillenanatomie (innerer Aufbau) heran, um Rückschlüsse auf mögliche Funktionen der Sinnesorgane treffen zu können und leiteten so das „Konzept modalitätsspezifischer Strukturen“ ab. Obwohl nur eine elektrophysiologische Untersuchung der Sensillen ihre Funktion zweifelsfrei bestimmen kann und Aussagen über mögliche Funktionen anhand dieses Konzepts strenggenommen nur auf Analogieschlüssen beruhen, ist das darauf beruhende Klassifizierungssystem und seine Zuverlässigkeit allgemein anerkannt. So nimmt Altner (1977a) zunächst eine Unterteilung in drei Typen vor, die sich bezüglich der Porösität der Kutikulawand unterscheiden und differenziert innerhalb dieser Typen jeweils noch nach Sensillen mit beweglicher oder unbeweglicher Einlenkung bzw. bei vielporigen Sensillen nach dem Aufbau der Sensillenzwand (siehe auch Keil & Steinbrecht 1984; Zacharuk 1985). Letztendlich umfaßt das Altnersche Klassifizierungssystem also sechs grundlegende Sensillentypen:

- 1) Sensillen ohne Poren (aporös) und mit beweglichem Sockel
- 2) Sensillen ohne Poren (aporös) und mit unbeweglichem Sockel
- 3) Sensillen mit terminalem Porus (uniporös) und beweglichem Sockel
- 4) Sensillen mit terminalem Porus (uniporös) und unbeweglichem Sockel
- 5) Sensillen mit vielen Poren (multiporös), einfacher Wand und einem Porentubulussystem
- 6) Sensillen mit vielen Poren (multiporös), doppelter Wand und Speichenkanälen.

In der Folge sollen die ultrastrukturellen bzw. modalitätsspezifischen Merkmale und funktionellen Unterschiede dieser Sensillentypen zusammengefaßt werden, wie sie von Altner (1977a) beschrieben und durch nachfolgende Autoren ergänzt wurden.

### 2.1.1 Sensillen ohne Poren (aporös) und mit beweglichem Sockel

Aporöse Sensillen mit beweglichem Sockel sind stets mechanosensitiv. Keil und Steinbrecht (1984) unterscheiden vier Typen von reinen Mechanorezeptoren, darunter zwei exterozeptive Haarsensillen, die Keil (1997a) auch als borstenförmige und filiforme Haarsensillen bezeichnet. Bei den beiden anderen Typen, den *S. campaniformia* und den Scolopidien handelt es sich um

Propriorezeptoren, die keine äußeren Reize aufnehmen, sondern solche, die im Tier selbst erzeugt wurden (z.B. Kutikulaverformungen in Gelenkregionen). Die Scolopidien werden aufgrund ihrer komplexen strukturellen Spezialisierungen getrennt von den übrigen Mechanorezeptoren im Anschluß an die sechs Altnerschen Sensillentypen besprochen (siehe 2.1.6).

Die exterozeptiven Haarsensillen und *S. campaniformia* enthalten bei pterygoten Insekten fast immer nur eine Sinneszelle, die stets unverzweigt ist. Der Dendrit endet in der Sockelregion des Sensillum und steht über die Dendritenscheide mit der Kutikulawand in Kontakt. Der Ecdysialporus ist die einzige Pore der Sensillenwand, die bei Haarsensillen hauptsächlich aus exokutikulärem Material besteht (Keil & Steinbrecht 1984). Wichtiges Charakteristikum der mechanosensitiven Rezeptorzelle ist ein spezifisches Zytoskelett, der Tubularkörper, der nur in der Dendritenspitze vorkommt und aus dicht gepackten, apikobasal verlaufenden Mikrotubuli besteht.

Aufgrund intensiver Untersuchungen gibt es sehr konkrete Vorstellungen und Modelle, wie es in Mechanorezeptoren zur Umsetzung der mechanischen Reize kommt (siehe Thurm 1964, 1965, 1969; McIver 1975; Altner 1977a; Keil & Steinbrecht 1984; Keil 1997a, 1998). Dabei spielt der Tubularkörper im komplexen Gefüge aus Dendrit, Dendritenscheide, Sockelseptum, Gelenkmembran und anderen Teilen des Kutikulaapparats bei der Reiztransduktion eine zentrale Rolle als Widerlager und Stabilisator. Eine Übertragung des Reizes auf spezifische Effektoren, wie z.B. „membrane integrated cones“ (MIC; Thurm 1982, Thurm et al. 1983), führt schließlich zur Öffnung von „mechanogated“ Ionenkanälen (Keil 1997a) und damit zur mechanoelektrischen Transformation.

### 2.1.2 Sensillen ohne Poren (aporös) und mit unbeweglichem Sockel

Sensillen, denen sowohl Poren als auch eine bewegliche Sockelregion fehlen, sind entweder thermo- oder kombiniert thermo-/hygrosensitiv. Dieser relativ spät „entdeckte“ (Lacher 1964) und ultrastrukturell untersuchte Sensillentyp (Corbière-Tichané 1971; Yokohari et al. 1975) ist zwar für viele verschiedene Insekten nachgewiesen, dennoch wird er als relativ selten bezeichnet, da er bei den untersuchten Tieren stets in geringer Anzahl vorkommt (Altner 1977a; Altner et al. 1983). Oft ist der äußere Kutikulaapparat eher klein und liegt etwas versenkt, wobei die äußeren Formen aber sehr verschiedengestaltig sein können. Viele dieser Sensillen zeigen ultrastrukturell einen relativ einheitlichen Grundbauplan, der bei den Thermo-/Hygrosensillen aus drei Sinneszellen besteht, die Loftus (1976) als „thermo-/hygrosensitive Triade“ bezeichnete.

Zwei dieser drei Rezeptorzellen, die auch als „Typ 1 Rezeptoren“ (Altner & Loftus 1985) oder „conoterminal“ Sinneszellen (Steinbrecht 1994) bezeichnet werden, sind unverzweigt und reichen - eng von der Sensillenwand umschlossen - bis in den Kutikulafortsatz des Sensillum (Altner 1977a; Altner & Prillinger 1980). Für diese Sinneszellen wird eine hygrosensitive Funktion angenommen (Altner 1977a; Altner & Loftus 1985), wobei der Mechanismus der

Reizübertragung noch sehr unterschiedlich diskutiert wird (Steinbrecht 1998). Die meisten Autoren favorisieren die „Hygrometer-Hypothese“ (Steinbrecht 1998), nach der eine von der umgebenden Feuchtigkeit abhängige Volumenänderung einer hygroskopischen Substanz indirekt zu einer mechanischen Stimulation der hygrosensitiven Dendriten führen soll (Yokohari 1978; Altner & Prillinger 1980; Altner et al. 1983). Eine weitere Theorie geht von den Beobachtungen aus, daß die vermeintlich hygrosensitiven Dendriten auch durch Temperaturschwankungen gereizt werden (Altner & Loftus 1985), so daß die umgebende Feuchtigkeit möglicherweise über die Verdunstungsrate von Wasser aus dem Sensillum, bzw. über die damit verbundene Enthalpieänderung und Temperatureniedrigung wahrgenommen werden könnte („Evaporimeter-Hypothese“, Steinbrecht 1998).

Das Dendritenaußenglied der dritten Sinneszelle, die auch als „Typ 2 Rezeptor“ (Altner & Loftus 1985) oder „stratoternale“ Rezeptorzelle (Steinbrecht 1994) bezeichnet wird, endet bereits proximal des Kutikulafortsatzes und bildet zumeist Verzweigungen oder Lamellen aus, die zu einer starken Oberflächenvergrößerung führen. Unterschiedlichste Formen, von fingerförmigen Ausstülpungen bis zu extrem abgeflachten Lamellen, die zu ausgedehnten Membranstapeln aneinander gelagert sind, wurden für die lamellierten Außenglieder der stratoterminalen Sinneszellen beschrieben. Zwar wird allgemein eine thermosensitive Funktion der stratoterminalen Sinneszelle und eine Schlüsselfunktion des lamellierten Dendritenaußenglieds bei der Reiztransduktion angenommen, doch gibt es bisher nur indirekte Hinweise, die die elektrophysiologisch nachgewiesene Sensillenfunktion mit dem ungewöhnlich gebauten Dendriten in Verbindung bringen (Altner & Loftus 1985; Steinbrecht 1998). Im Gegensatz zu den conoterminalen Zellen ist der lamellierte Dendrit jedoch von Sensillenlymphe umgeben und spricht in elektrophysiologischen Untersuchungen nicht auf mechanische Reizung an (Altner & Loftus 1985).

In einigen der Thermo-/Hygrosensillen wurde außer dieser Sinneszelltriade noch eine vierte Rezeptorzelle gefunden (Altner & Prillinger 1980; Altner & Loftus 1985), die zunächst nur als Cilien-ähnlich beschrieben wurde (Altner et al. 1978). Spätere Untersuchungen zeigten, daß die „Typ 3 Rezeptorzellen“ (Altner & Loftus 1985) wie auch der dazugehörige Hilfszellkomplex die charakteristischen Merkmalen mononematischer Scolopidien (siehe 2.1.6) besitzen (Bloom et al. 1982b; Shields 1994).

Darüber hinaus gibt es noch Sensillen mit vermutlich rein thermosensitiver Funktion, denen die hygrosensitiven und Scolopidien-ähnlichen Sinneszellen, sowie zumeist auch ein äußerer Kutikulafortsatz fehlen. Sie enthalten ein bis drei Sinneszellen, wobei eine stratoternale Zelle mit lamelliertem Außenglied von einer oder zwei unverzweigten, aber sehr schmalen Rezeptorzelle begleitet wird (Davis & Sokolove 1975; Loftus & Corbière-Tichané 1981; Foelix et al. 1989).

### 2.1.3 Sensillen mit terminalem Porus (uniporös) und beweglichem Sockel

Außer den schon erwähnten reinen Mechanorezeptoren gibt es weitere Sensillen mit beweglichem Sockel, die aber zusätzlich eine terminale Pore besitzen. Bei diesem Sensillentyp, der bei den Arthropoda weit verbreitet ist (apterygote Insekten: Juberthie-Jupeau & Bareth 1980; pterygote Insekten: Übersichten in Hansen & Heumann 1971, Gaffal 1979; Arachnida: Foelix et al. 1975; Isopoda: Mead et al. 1976), ist eine mechanosensitive Sinneszelle mit unverzweigten, chemosensitiven, genauer gesagt gustatorischen Rezeptorzellen zu einem bimodalen Kontaktchemorezeptor kombiniert (Hansen & Heumann 1971). Zumeist sind vier bis sechs Sinneszellen vorhanden, seltener aber auch zwei bis zehn (Altner 1977a).

Die mechanosensitive Zelle enthält wie bei unimodalen Mechanorezeptoren einen Tubularkörper und endet in einer elastisch-beweglichen Sockelregion, deren Aufbau ebenfalls dem mechanosensitiver Haarsensillen entspricht (Hansen & Heumann 1971; Altner & Prillinger 1980; „dickwandiges Sensillum“ bei Slifer 1970). Die gustatorischen Dendritenaußenglieder ziehen dagegen innerhalb der Dendritenscheide, die distal fließend in den sogenannten Kanal I (Hansen & Heumann 1971; „dendrite-containing canal“, Gaffal 1979) übergeht, bis kurz vor die terminale Pore, über die verschiedene Geschmacksmoleküle aufgenommen werden können („uniporous“, UP, Zacharuk 1980). Im Haarschaft verläuft parallel zum ersten noch ein zweiter Kanal, der dem äußeren Sensillenlymphraum entspricht (Hansen & Heumann 1971). Bemerkenswerterweise konnte bei verschiedenen Kontaktchemorezeptoren ein ganzer Satz stoffgruppenspezifischer Sinneszellen nachgewiesen werden, d.h. individuellen gustatorischen Rezeptorzellen kann die Wahrnehmung spezifischer Reizstoffe zugeordnet werden; so enthält beispielsweise ein tarsaler Kontaktchemorezeptor der Fliege *Phormia* je eine Zucker-, eine Kationen-, eine Anionen-, und eine Wasser-sensitive Sinneszelle (Hansen & Heumann 1971; weitere Beispiele siehe: Wolbarsht & Dethier 1958; Evans & Mellon 1962; Schoonhoven & Dethier 1966; Otter & Starre 1967; Dethier 1968; McCutchan 1969).

### 2.1.4 Sensillen mit terminalem Porus (uniporös) und unbeweglichem Sockel

Sensillen mit einer terminalen Pore, aber einer unbeweglichen Sockelregion, unterscheiden sich von den zuvor beschriebenen Kontaktchemorezeptoren lediglich durch das Fehlen der mechanosensitiven Komponente (Altner & Prillinger 1980; Bassemir & Hansen 1980). Die rein gustatorischen Sensillen enthalten zwei bis sechs unverzweigte, chemosensitive Sinneszellen, die keinen Tubularkörper ausbilden und erst kurz vor der apikalen Pore enden (Altner & Prillinger 1980; Zacharuk 1985). Es fällt auf, daß selten externe Kutikulafortsätze gebildet werden oder aber nur relativ kleine (Altner & Prillinger 1980; Bassemir & Hansen 1980). Auch für die Rezeptorzellen rein gustatorischer Sensillen wurde elektrophysiologisch eine hohe Spezifität für jeweils bestimmte Geschmacksstoffe nachgewiesen, wie z.B. je eine Zucker-, eine Salz-, und eine

Reizstoff-sensitive Sinneszelle in den dreizelligen Epipharyngeal-Papillen der Schmetterlingsraupe *Pieris brassicae* (Ma 1972).

### 2.1.5 Olfaktorische Sensillen

Neben den zuletzt beschriebenen gustatorischen Sensillen (Geschmacksrezeptoren) als Nahsinnesorgane, findet man noch eine zweite Art der Chemorezeption, nämlich die Wahrnehmung von Geruchsmolekülen durch olfaktorische Sensillen. Bei diesen Fernsinnesorganen kommt es meist nicht zum direkten Kontakt mit der Quelle des chemischen Reizes, so daß das umgebende Medium eine gewisse Rolle als Träger der Geruchsmoleküle spielt. Nachdem anfänglich vor allem die Geruchssensillen terrestrisch lebender Arthropoda untersucht wurden, waren die Definitionen für olfaktorische bzw. gustatorische Rezeptoren\* zunächst sehr eng gefaßt. Spätere Untersuchungen aquatischer Insekten zeigten, daß das umgebende Medium zwar die Zuleitung der Moleküle zum Ort der Reiz-Erregungstransformation, nicht aber den eigentlichen „Riechvorgang“ beeinflusst, der allein von den Eigenschaften der Rezeptorzellen abhängt (Kafka 1970; Behrend 1971; Craig & Borkent 1980). Auch Untersuchungen der Geruchs- und Geschmackswahrnehmung beim Amerikanischen Hummer (*Homarus americanus*) führte zu ähnlichen Ergebnissen (z.B. Derby & Atema 1982; Johnson et al. 1985; Gerhardt et al. 1990; Atema 1995).

Die Aufnahme olfaktorischer Reize spielt in vielen Situationen eine wichtige Rolle, wie z.B. bei der innerartlichen Kommunikation (Boeckh et al. 1960; Kaissling 1987; Meng et al. 1989), der Feindvermeidung oder der Suche nach Nahrung und Eiablageplätzen (z.B. Schoonhoven & Dethier 1966; Solinas et al. 1987).

Im Unterschied zu gustatorischen Sensillen enden die Dendritenscheiden olfaktorischer Sensillen stets an der Sensillenbasis, so daß die Dendritenaußenglieder „frei“, d.h. nicht durch eine kutikuläre Scheide ummantelt, bis nahe der Sensillenspitze reichen. Zu den auffälligsten modalitätsspezifischen Strukturen olfaktorischer Sensillen gehören die stets zahlreich vorhandenen Wandporen, also Perforationen der Sensillenwand, durch die Geruchsstoffe in die Sensillenlymphe und zu den Dendriten gelangen können. Darüber hinaus sind die Sensillen immer unbeweglich mit der umgebenden Kutikula verbunden. Aufgrund ihrer Baupläne lassen sich zwei Typen olfaktorischer Sensillen unterscheiden (Steinbrecht 1969; Slifer 1970; Altner 1977a):

- olfaktorische Sensillen mit „einfacher Wand“ und einem Porentubulussystem (Altner 1977a; oder „single-walled wall-pore sensilla“, sw-wp, Altner 1977b; „thin-walled chemoreceptor“, Slifer 1970; „multiporous pitted surface sensilla“, MPP, Zacharuk 1980) [siehe 2.1.5.1];

---

\* „The olfactory receptors react to very low concentrations of compounds that are volatile at ordinary temperatures; the gustatory receptors react to higher concentrations of liquids or solutions that may or may not be volatile at room temperature.“ (Dethier 1953)

- olfaktorische Sensillen mit „doppelter Wand“ und Speichenkanälen (Altner 1977a; oder auch „double-walled wall-pore sensilla“, dw-wp, Altner 1977b; „thin-walled chemoreceptor grooved pegs“, Slifer 1970; „multiporous grooved surface sensilla“, MPG, Zacharuk 1980) [siehe 2.1.5.2].

#### 2.1.5.1 Sensillen mit vielen Poren (multiporös), einfacher Wand und einem Porentubulussystem

Die Dendritenaußenglieder der sw-wp Sensillen sind von einer einfachen Kutikulawand umgeben, die sich von außen nach innen aus folgenden Schichten zusammensetzt (nach Locke 1964; Filshie 1970; Hackman 1971; Keil & Steinbrecht 1984; Steinbrecht 1997; Steinbrecht & Stankiewicz 1999): aus einer dünnen Zementschicht („L1-layer“, Steinbrecht 1997), einer elektronenoptisch wenig dichten Lipid- oder Wachsschicht („L2-layer“, Steinbrecht 1997), einer elektronenoptisch dichten Kutikulinschicht („L3-layer“, Steinbrecht 1997) und als Hauptbestandteil der Exokutikula. Dieser Aufbau der Sensillienwand entspricht zwar dem der zuvor besprochenen Sensillentypen, ist aber ein wichtiger Unterschied gegenüber den dw-wp Sensillen.

Wandporen, die das Sensillienlumen mit dem Außenmedium verbinden, sind typische Merkmale aller Geruchsrezeptoren, doch Ernst (1969) konnte zeigen, daß sich bei den sw-wp Sensillen in den Poren sogenannte Porentubuli befinden. Diese kutikulären Röhrchen (Seifert 1975) werden ontogenetisch durch die trichogenen Hilfszellen gebildet (Ernst 1972) und führen im Vergleich zur bloßen Wand des Porenkanals zu einer starken Oberflächenvergrößerung (Altner & Prillinger 1980; Keil & Steinbrecht 1984).

Zu den charakteristischen Merkmalen der sw-wp Sensillen gehören darüber hinaus zahlreiche feinen Verzweigungen der Dendritenaußenglieder, die sich im äußeren Sensillienlymphraum befinden (Keil & Steinbrecht 1984). Die Anzahl der Sinneszellen in einem einfachwandigen Wandporensensillum kann sehr unterschiedlich sein, doch besonders häufig werden zwei oder drei Rezeptorzellen beobachtet (Meng et al. 1989).

Verglichen mit anderen Rezeptortypen sind die funktionellen Mechanismen der Reizaufnahme und -transformation bei olfaktorischen Sensillen bereits gut erforscht. Nachdem frühere Arbeiten zunächst die Aspekte der Geruchsstoff-Aufnahme und -Weiterleitung in den äußeren Sensillienlymphraum (Schneider 1969; Steinbrecht & Kasang 1972; Callahan 1975) analysierten, rückten seit der Entdeckung spezifischer Carriermoleküle, den sogenannten „pheromon-binding proteins“ (PBP, Vogt & Riddiford 1981) und „odor-binding proteins“ (OBP, siehe Steinbrecht et al. 1991; Vogt et al. 1991), die „Perizeptor-“, und „Rezeptor-Prozesse“\* immer mehr in den Vordergrund der Untersuchungen (Ziegelberger 1996; Kaissling 1996).

---

\* „Perizeptor-Prozesse“ ist ein Begriff, der zunächst für Vertebraten-Riechorgane geprägt wurde (Getchell et al. 1984) und alle Vorgänge der Reizübertragung einschließt, die außerhalb der Dendriten ablaufen, im Gegensatz zu den „Rezeptor-Prozessen“, die im Inneren der Dendriten stattfinden.

### 2.1.5.2 Sensillen mit vielen Poren (multiporös), doppelter Wand und Speichenkanälen

Die doppelwandigen Geruchssensillen (Altner 1977a) setzen sich aus den gleichen funktionellen Bestandteilen zusammen wie die einfachwandigen, dennoch haben Untersuchungen gezeigt, daß es sich dabei um analoge Strukturen und Kompartimente unterschiedlichen Ursprungs handelt (Steinbrecht 1997). So reichen die meist zwei bis fünf unverzweigten Dendriten der dw-wp Sensillen nicht in einen einzelnen Kutikulafortsatz, sondern in das sogenannte Zentrallumen, das von mehreren Kutikulafingern umgeben ist (Altner & Prillinger 1980). Mögliche Signalmoleküle können durch apikobasal verlaufende Spalten zwischen den Kutikulafortsätzen oder, wenn die Fortsätze teilweise miteinander verbunden sind, durch Speichenkanäle in das Zentrallumen diffundieren; d.h. aber, daß die Wandporen keine echten Perforationen einer Kutikulawand sind (Steinbrecht & Müller 1976; Altner 1977a; Keil & Steinbrecht 1984; Steinbrecht 1997). Bedenkt man weiter, daß die Dendritenscheide an der Basis des Zentrallumens mit der inneren Kutikulawand fusioniert und die Epikutikula nicht nur der Außenseite des Rezeptors aufliegt, sondern auch der vermeintlichen Sensillenninnenseite, wird klar, daß sich das Zentrallumen auf der topologischen Kutikulaaußenseite befindet. Die Dendritenspitzen liegen also außerhalb der Sensillenkutikula und werden nicht vom äußeren, sondern vom inneren Sensillenlymphraum bzw. dessen Fortsetzung ins Außenmedium umgeben (Steinbrecht & Müller 1976; Steinbrecht 1997). Andererseits entspricht das Lumen der Kutikulafortsätze, das auch Peripherlumen genannt wird, dem äußeren Sensillenlymphraum (Hunger & Steinbrecht 1998).

### 2.1.6 Scolopalorgane

Auf den ersten Blick scheint sich die zelluläre Organisation und Ultrastruktur der Scolopidien deutlich vom Bau der übrigen drei reinen Mechanorezeptoren (Keil & Steinbrecht 1984) zu unterscheiden. Doch schon Berlese (1909) vermutete in diesen spezifischen, mechanosensitiven Propriozeptoren modifizierte Sinneshaare und nach neuesten Erkenntnissen variiert wohl tatsächlich nur der Ausprägungsgrad gemeinsamer Strukturmerkmale (Merritt 1997).

Zu den wichtigsten Charakteristika der Scolopidien gehören ein sehr langes Cilium, eine massive und ungewöhnlich gebänderte Geißelwurzel (Schmidt 1969, 1970), sowie ein stabilisierender Schaft in der thekogenen Hilfszelle („Wandrippen“, Schmidt 1969; „scolopal“, Zacharuk 1985), der das Cilium umgibt. Wesentlich schwächer ausgeprägt sind dagegen das Dendritenaußenglied und die Dendritenscheide (Schmidt 1969; Keil 1997a).

Der Komplex aus Sinneszellen und Hilfszellen liegt bei den Scolopalorganen tief versenkt und nach Schmidt (1969) lassen sich je nach der Beziehung, die zwischen Dendrit und Kutikulaaußenwand besteht, die folgenden beiden Scolopidien-Typen unterscheiden:

- amphinematische Scolopidien, bei denen ein extrem feiner Ausläufer des Dendritenaußenglieds mit der Dendritenscheide den sogenannten „Endfaden“ (Schmidt 1969) oder „Terminalstrang“ (Seifert 1975) bildet, der mit der Körperwand noch in Kontakt steht (Schmidt 1970);
- mononematische Scolopidien, denen eine direkte Verbindung zur Kutikulaaußenwand fehlt (Uga & Kuwabara 1965; Schmidt 1969).

Über die Mechanismen der Reizübertragung und –umwandlung ist bei den meist als Dehnungsrezeptoren fungierenden Scolopalorganen bisher wenig bekannt.

## 2.2 Antennen - wichtige Fernsinnesorgane bei Insekten

### 2.2.1 Antennenmorphologie

Der Kopf der Arthropoda hat im Laufe der Evolution tiefgreifende Veränderungen erfahren, so wird z.B. davon ausgegangen, daß sich der Insektenkopf aus ursprünglich sechs Segmenten zusammensetzt (Rempel 1975; Struhl 1981). Die Antennen sind dabei die paarigen und von Extremitäten abgeleiteten Anhänge des präoralen Segments (Royet & Finkelstein 1995) und als solche dem ersten Antennenpaar der Crustacea homolog. Beobachtungen, daß das Unterschlundganglion durch die drei Segmente der Mundwerkzeuge gebildet wird, während die Sinneszellen der Prägnathalsegmente in das Oberschlundganglion projizieren (Richards & Davies 1977), stimmen mit der Theorie von Snodgrass (1960) überein, daß die einem Segment zugeordneten Sinnesorgane primär auch dessen Ganglion innervieren.

Morphologisch lassen sich bei den Insekten zwei grundsätzlich verschiedene Antennentypen unterscheiden (Schneider 1964), die relativ gleichförmig unterteilten Gliederantennen, und die bei den Thysanura und Pterygota vorkommenden Geißelantennen. Letztere bestehen – auch wenn sie vielgliedrig erscheinen - stets nur aus drei Antennengliedern, dem basalen Scapus, dem Pedicellus und dem oft sekundär in viele Annuli unterteilten Flagellum.

Die Gestalt der Antennen kann bei den verschiedenen Insektengruppen stark variieren, von homonom gegliederten und teilweise sehr langen Antennen (z.B. viele Hemimetabola), bis hin zu stark abgeleiteten Antennen, wie z.B. bei den adulten Cyclorrhapha (höhere Fliegen), bei denen die Endglieder der Antenne zu einer dünnen Endborste (Arista) verschmolzen sind. Es gibt sogar Beispiele für erstaunliche Funktionserweiterungen der Antennen über reine Sinnesorgan hinaus z.B. zu Beutegreiforganen (*Chaoborus*-Larven: Weismann 1866, Schremmer 1950; oder *Hydrophilus*-Larven: Schneider 1964), zum Klammerorgan (Vertretern der Sminthuridae, Collembola) oder sogar zu einem Organ mit sekundär respiratorischer Funktion (Hydrophilidae, Schneider 1964).

### 2.2.2 Antennale Sensillen

Mit wenigen Ausnahmen erfüllen die Antenne in erster Linie sensorische Aufgaben, d.h. eine Vielzahl von antennalen Sensillen ermöglichen die Aufnahme unterschiedlichster Reize; hierzu gehören unter anderem Geschmacks-, Kontaktchemo-, Mechano- und Thermo-/Hygrorezeptoren (Zacharuk 1985). In besonders großer Anzahl sind jedoch olfaktorische Sensillen vertreten (Dethier 1941; Hansen & Heumann 1971; Altner & Prillinger 1980), weshalb die Antennen von Keil (1996a) auch als „Insektennase“ und von Zacharuk (1985) als wichtigstes Fernsinnesorgan neben den Augen bezeichnet wurden. Durch die Lage auf diesen bilateralen Anhängen sind die antennalen Sensillen nicht nur flexibler einsetzbar, sondern es erhöht sich auch ihre Reichweite (Zacharuk 1985).

Ein ganz spezielles antennales Sinnesorgan, das nur Geißelantennen besitzen, ist das Johnstonsche Organ im Pedicellus (Johnston 1855). Es setzt sich sowohl aus amphinematismen als auch aus mononematismen Scolopidien zusammen und ist bei den männlichen Vertretern z.B. der Culicidae stärker entwickelt als bei den weiblichen (Boo & Richards 1975a, b; McIver 1982). Boo und Richards (1975b) funktionsmorphologischen Interpretationen zufolge dienen die amphinematismen Scolopidien bei den Imagines von *Aedes aegypti* hauptsächlich der Überwachung der Antennenbewegung und der Aufnahme von Luftströmungen während des Flugs, während die mononematismen Scolopidien, die vor allem bei den Männchen vorkommen, die akustische Wahrnehmung von Schallwellen und damit die Ortung der Geschlechtspartner ermöglichen.

Die Sinneszellen der antennalen Sensillen vereinen sich proximal zum Antennennerv, der stets die glomerulär gebauten Antennenloben des Deutocerebrums innerviert.

### 2.2.3 Die larvalen Antennen der Diptera und einiger anderer Holometabola

Die Antennen von Dipterenlarven können bis zu sechsgliedrig sein, wobei diese hohe Anzahl von Antennengliedern nur einige wenige, aquatisch lebende „Mückenlarven“ erreichen, wie z.B. Vertreter der Gattung *Tanytarsus* (Chironomidae; Hennig 1973). In den weitaus meisten Fällen sind jedoch nur ein, manchmal auch zwei Antennenglieder vorhanden. Vergleicht man die Antennen der Dipterenlarven mit den meist dreigliedrigen Antennen anderer Holometabola-Larven, fällt bei den Diptera eine wesentlich größere Variabilität auf; dies betrifft nicht nur die Anzahl von Antennengliedern (0-6 Ag.), sondern auch den enormen Formenreichtum, wie z.B. extrem lange und filigrane Antennen (*Liponeura* sp., Blephariceridae; Mannheims 1914, 1935), plattenförmig reduzierte (*Bradysia tritici*, Sciaridae; Bischof et al. 1985) oder auch als Beutegreiforgane fungierende Antennen (*Chaoborus* sp., Chaoboridae; Schremmer 1950).

Aus der folgenden Zusammenstellung bereits publizierter TEM-Untersuchungen von larvalen Antennen und ihrer Sensillen bei holometabolen Insekten wird deutlich, daß die Diptera mit

bisher zehn Veröffentlichungen die Spitzenposition einnehmen. Besonders häufig standen die Larven cyclorrhapher Fliegen und Stechmückenverwandter (Culicomorpha) im Mittelpunkt des Interesses.

Diptera: *Calliphora erythrocephala* (Calliphoridae, Cyclorrhapha; Richter 1962); *Aedes aegypti* (Culicidae, Culicomorpha; Zacharuk et al. 1971, Zacharuk & Blue 1971a, b); *Musca domestica* (Muscidae, Cyclorrhapha; Chu & Axtell 1971); *Toxorhynchites brevipalpis* (Culicidae, Culicomorpha; Jez & McIver 1980); Simuliidae (Culicomorpha; Craig & Batz 1982); *Drosophila melanogaster* (Drosophilidae, Cyclorrhapha; Singh & Singh 1984); Cecidomyiidae (Bibionomorpha; Solinas et al. 1987); *Hylemyia antiqua* und *H. platura* (Anthomyiidae, Cyclorrhapha; Honda & Ishikawa 1987a); *Psychoda cinerea* (Psychodidae, Psychodomorpha; Seifert et al. 1990); und *Chaoborus crystallinus* (Chaoboridae, Culicomorpha; Nicastro et al. 1995).

Lepidoptera: einige Raupen der Sphingidae, Saturniidae und Pyralidae (Schoonhoven & Dethier 1966, allerdings eine vorwiegend lichtmikroskopische Untersuchung).

Coleoptera: *Ctenicera destructor* (Elateridae; Scott & Zacharuk 1971); *Oryzaephilus surinamensis* (Cucujidae; Roppel et al. 1972); *Tribolium confusum* und *T. castaneum* (Tenebrionidae; Behan & Ryan 1978); *Tenebrio molitor* (Tenebrionidae; Bloom et al. 1981, 1982a, b); *Lytta viridana* (Meloidae; Heming 1996).

Die Ergebnisse der oben aufgelisteten ultrastrukturellen Untersuchungen wurden zu Vergleichszwecken mit den Befunden der vorliegenden Arbeit in den Tabellen 4.8 und 4.9 eingeschlossen.

Darüber hinaus gibt es zahlreiche rasterelektronenmikroskopische Analysen der larvalen Antennen vor allem im Bereich der drei oben erwähnten holometabolen Insektenordnungen, aber auch einige bei den Hymenoptera, den Siphonaptera und Strepsiptera.

## 2.3 Einblicke in die Morphologie und Stammesgeschichte der Diptera und einiger ihrer Außengruppen (Siphonaptera, Mecoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Strepsiptera)

### 2.3.1 Allgemeine Morphologie und Ökologie der Diptera

Die mit etwa 120.000 Spezies (Schumann 1992) zu den artenreichsten Insektenordnungen zählenden Diptera sind geographisch weltweit vertreten (einzige Ausnahme ist die Antarktis) und sehr anpassungsfähig, wodurch sie sich besonders unter extremen Bedingungen bzw. in extremen Lebensräumen, wie z.B. der Arktis und dem Hochgebirge fast explosionsartig und konkurrenzlos entfalten können (Tischler 1955, Downes 1964, Mani 1968). Das große Interesse an vielen ihrer Vertreter erklärt sich teilweise durch ihre Bedeutung für den Menschen z.B. als Überträger von Krankheitserregern, landwirtschaftliche Schädlinge oder aber auch als Nützlinge, die für die Schädlings- und Unkrautbekämpfung eingesetzt werden. Darüber hinaus gehört die Taufliege *Drosophila* durch intensive genetische und entwicklungsbiologische Untersuchungen zu dem wohl am besten analysierten und verstandenen Modellorganismus der modernen Biologie (Friedrich & Tautz 1997).

Ein gemeinsames abgeleitetes und zugleich das namengebende Merkmal der Diptera (Zweiflügler) ist die Umwandlung des metathorakalen Flügelpaars der Imagines zu Halteren (Schwingkölbchen), die als gyroskopische Gleichgewichtsorgane und Träger vieler Sinnesorgane dienen (Pringle 1948; Pix et al. 1993; Keil 1998). Die Diptera heben sich auch durch einen enormen Formenreichtum hervor, den zwar bezogen auf die Imagines auch andere artenreiche Ordnungen, wie z.B. die Coleoptera (Käfer) zeigen, doch bei keiner anderen Insektenordnung findet sich diese Vielfalt schon im Larvenstadium. Ein Beleg hierfür sind die komplexen Veränderungen, die die Kopfgregion der Dipterenlarven im Laufe der Evolution erfahren haben (Cook 1949; Gouin 1968; Teskey 1989) und anhand derer in der Regel die folgenden drei larvalen Grundtypen unterschieden werden (Hennig 1973):

- eucephale Larven mit vollständig sklerotisierter Kopfkapsel und zumeist horizontal beweglichen Mandibeln;
- hemicephale Larven, deren chitinierte Kopfkapsel teilweise reduziert und etwas in den Prothorax zurückziehbar ist; die Mandibeln arbeiten in der Regel in vertikaler Ebene;
- acephale Larven, bei denen es zur vollständigen Reduktion der sklerotisierten Kopfkapsel kommt und die Kopfgregion, bzw. die üblicherweise damit verbundenen Organe (z.B. Gehirn, Pharynx) in den Thorax zurückverlagert sind; parallel dazu ist das sogenannte Cephalopharyngealskelett entstanden, bei dem verschiedene Teile des Innenskeletts zu einem inneren Schlundgerüst verbunden sind (Hennig 1973). Die Mundwerkzeuge sind oft stark rückgebildet, bis auf ein Paar kräftiger, vertikal beweglicher Mundhaken, deren Homologie mit den Maxillen erst seit verschiedenen entwicklungsbiologischen Untersuchungen der letzten

Jahre als gesichert gilt (Meijere 1916; Snodgrass 1953; Gouin 1968; Jürgens et al. 1986; Wielllette & McGinnis 1999).

Eine auffällige Gemeinsamkeit aller Dipterenlarven ist der Verlust echter, gegliederter Thorakalbeine (Hennig 1969), wobei sie sich dieses Merkmal zumindest mit Teilgruppen einiger anderer Holometabola teilen, wie z.B. mit den Siphonaptera (Flöhe) und Apocrita (Hymenoptera mit abgeleiteten Merkmalen) (Hennig 1973). Bei vielen Dipterenlarven finden sich auf der Ventralseite der Thorakalsegmente jedoch Sensillengruppen bzw. Keilinsche Organe (Keilin 1915), die bei *Chaoborus* (Chaoboridae) als Rudimente der Thorakalbeine gedeutet wurden (Weismann 1866; Melzer et al. 1999). Das Tracheensystem der Dipterenlarven ist mit Ausnahme der apneustischen Larven offen, d.h. die Stigmenöffnungen sind nicht mit regulatorischen Verschlussapparaten ausgestattet (Hinton 1947) und anhand der Lage der Stigmenöffnungen werden die Larven in unterschiedliche Typen eingeteilt. Über die morphologische Variabilität hinaus zeigen die Dipterenlarven auch vielfältige Lebensweisen und besetzen sehr unterschiedliche ökologische Nischen, die von aquatischen Habitaten über den semiaquatischen bis hin zum terrestrischen Lebensraum reichen. Ebenso trifft man auf unterschiedliche Ernährungstypen, wie Pflanzenfresser (phytophag), Räuber (carnivor), Detritusfresser (Ernährung von faulenden Substanzen: zoo- oder phytosaprophag), Holzmulmfresser (xylophag), Aasfresser (nekrophag), Kotfresser (koprophag), Pilzfresser (mykophag), Bakterienfresser (microphag), Parasiten oder auch Blattminierer und Gallenerzeuger (cecidogen) (Hennig 1973; Röder 1990).

### 2.3.2 Systematische Grundgliederung der Diptera

Beginnend mit Meigens ersten Arbeiten zur Dipterensystematik im frühen 19. Jahrhundert (Biographie: Boverter 1960) folgte eine mehr als 150 jährige Geschichte intensiver Bemühungen um die Stammesgeschichte der Diptera. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit können nur einige Autoren hervorgehoben werden, deren Veröffentlichungen „Meilensteine“ der höheren Dipterensystematik gesetzt haben. Über 50 Jahre lang war Schiners „Fauna austriaca“ (1860-62) das europäische Standardbestimmungswerk der Dipterenfauna. Später folgten dann wichtige Übersichtsarbeiten von Lindner (1949) und Hennig (1948, 1969, 1973, 1981). Eine sehr ausführliche Zusammenfassung der systematischen Kenntnisse über die Diptera lieferte das „Manual of Nearctic Diptera“ („Nematocera“: Wood & Borkent 1989; „Orthorrhapha“: Woodley 1989; Cyclorrhapha: McAlpine 1989). Um so erstaunlicher ist es, daß noch immer und sogar verstärkt in den letzten 10 Jahren fundamentale Fragen der Dipteren-Phylogenie sehr unterschiedlich interpretiert und diskutiert werden. Es folgt eine Zusammenstellung einiger wichtiger Arbeiten der letzten Jahre, die sich mit der Systematik oder Evolution der Diptera beschäftigen: Hackmann & Väisänen 1982; Shaw & Meinertzhagen 1986; McAlpine 1989; Wood & Borkent 1989; Woodley 1989; Courtney 1990; Colless & McAlpine 1991; Krivosheina 1991; Wada 1991; Schumann 1992; Krzeminski 1992; Nagatomi 1992; Sinclair 1992; Sinclair et

al. 1993; Wiegmann et al. 1993; Griffiths 1994, 1996; Cumming et al. 1995; Oosterbroek & Courtney 1995; Zatwarnicki 1996; Melzer et al. 1995; Friedrich & Tautz 1997; Yeates & Wiegmann 1999).

Folgende schon früh eingeführte Grundgliederung der Diptera ist auch heute noch gebräuchlich, obwohl sich die Dipterologen darüber einig sind, daß einige dieser traditionellen Gruppen keine natürlichen (monophyletischen) Taxa darstellen (Lindner 1949; Hennig 1973, u.a.).

- „Nematocera“: die Imagines der „Mücken“ zeigen einen schlanken Körperbau und ihre Antennen sind lang, schmal und fast homonom gegliedert; die Larven sind zumeist eucephal.
- Brachycera: der Körperbau der adulten Fliegen ist im Vergleich zu den „Mücken“ zumeist gedrungener; die Antennen sind kolbenförmig und bestehen in der Regel aus drei Grundgliedern und einem untergliederten „Griffel“ oder einem borstenartigen Fortsatz (Arista); die Fliegen werden noch weiter unterteilt in:

- „orthorrhaphe Fliegen“, die wie die „Mücken“ sogenannte Spaltschlüpfer sind, d.h. das schlüpfende Imago verläßt die Puppenhülle durch einen T-förmigen Spalt; die Larven sind in der Regel hemicephal.
- Cyclorrhapha (höhere Fliegen), die entlang einer halbkreisförmigen Bruchlinie einen Deckel aus ihrem Puparium drücken (Deckelschlüpfer); die auch als Maden bezeichneten Larven sind acephal.

Die Cyclorrhapha sind ein extrem artenreiches Monophylum, das noch weiter untergliedert wird in die „Aschiza“, deren Imagines den Deckel beim Schlüpfvorgang mit dem Untergesicht aufdrücken, und die Schizophora, deren Imagines ein Ptilinum (Stirnblase) besitzen, das beim Schlüpfen zum Absprengen des Pupariendeckels verwendet wird und nach dem Zusammenschrumpfen im Stirnbereich der Tiere eine Bogennaht hinterläßt.

Es gilt als allgemein anerkannt, daß sowohl die „Nematocera“, als auch die „Orthorrhapha“ paraphyletisch sind in Bezug auf die Brachycera bzw. die Cyclorrhapha. Darüber hinaus gibt es aber noch viele offene oder konträr diskutierte Fragen, wie z.B. welches „Mückentaxon“ die Schwestergruppe der Fliegen ist.

### 2.3.3 Vergleich von Hennigs phylogenetischem System der Diptera mit aktuellen Arbeiten

Hennigs (1969, 1973, 1981) Stammbaumhypothesen zählen zu den umfangreichsten Werken der Dipteren-systematik und haben auch heute noch großen Einfluß auf aktuelle Untersuchungen und Interpretationen. In diesem Kapitel sollen ausgewählte, aktuelle Arbeiten, deren Ergebnisse weite Anerkennung gefunden haben, dem von Hennig (1973) vorgeschlagenen System der Diptera gegenüber gestellt und bestehende Konfliktpunkte angesprochen werden. Aufgrund der ständig steigenden Datenfülle haben sich die „modernen“ Autoren jeweils nur mit Teilgebieten der Diptera beschäftigt, so daß folgende Hypothesen miteinander verglichen werden:

- „Nematocera“: Hennig (1973) *versus* Wood und Borkent (1989), sowie Oosterbroek und Courtney (1995) (Abb. 1);
- „Orthorrhapha“: Hennig (1973) *versus* Woodley (1989) (Abb. 2);
- Cyclorrhapha: Hennig (1973) *versus* McAlpine (1989) und Cumming et al. (1995) (Abb. 3).

### „Nematocera“

Traditionell werden vier Unterordnungen der „Mücken“ unterschieden, die Tipulomorpha (Schnakenartigen), Psychodomorpha (Schmetterlingsmückenartigen), Bibionomorpha (Haarmückenartigen) und Culicomorpha (Stechmückenartigen) (Hennig 1973). In einigen Fällen werden diese durch kleinere Unterordnungen mit relativ wenigen Vertretern ergänzt, wenn die Autoren Familien, deren systematische Stellung unklar ist, einen höheren systematischen Rang zuordnen (z.B. Axymyiomorpha s.W&B\*).

Während die Zusammensetzung und systematische Stellung der Culicomorpha fast keine Unterschiede bei den drei angeführten Stammbaumhypothesen aufweisen und auch die Ptychopteromorpha und Blephariceromorpha zumindest bei den jüngeren Arbeiten ähnlich interpretiert werden, verdeutlichen die abweichende Zusammensetzung und Stellung der Tipulomorpha und Psychodomorpha, sowie die unterschiedlichen Taxa, die als Schwestergruppe der Brachycera gesehen werden, die wichtigsten derzeit noch umstrittenen Problempunkte der „Nematoceren“-Systematik (vgl. Abb. 1).

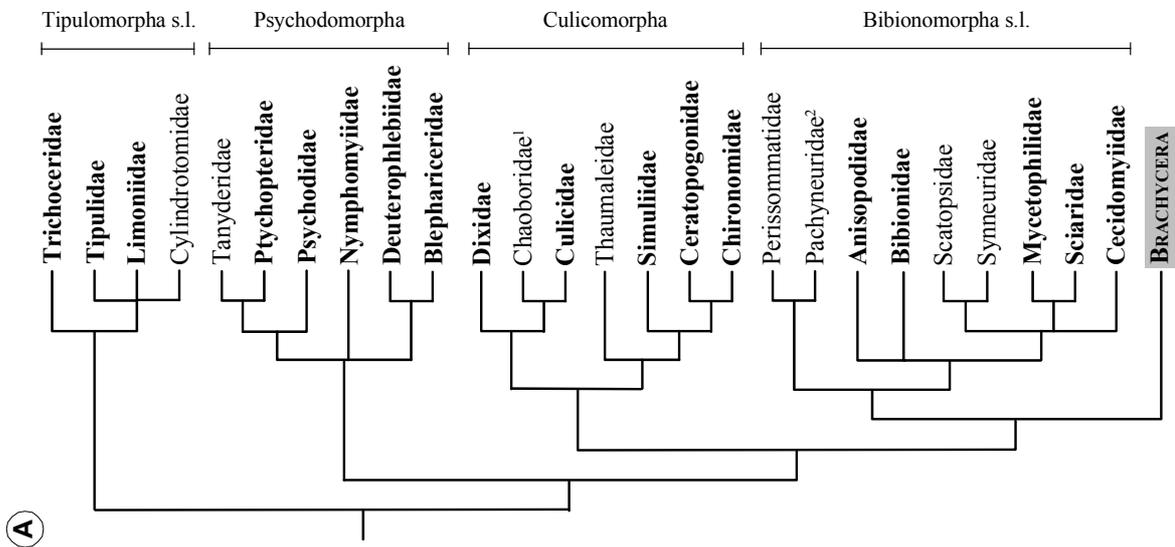
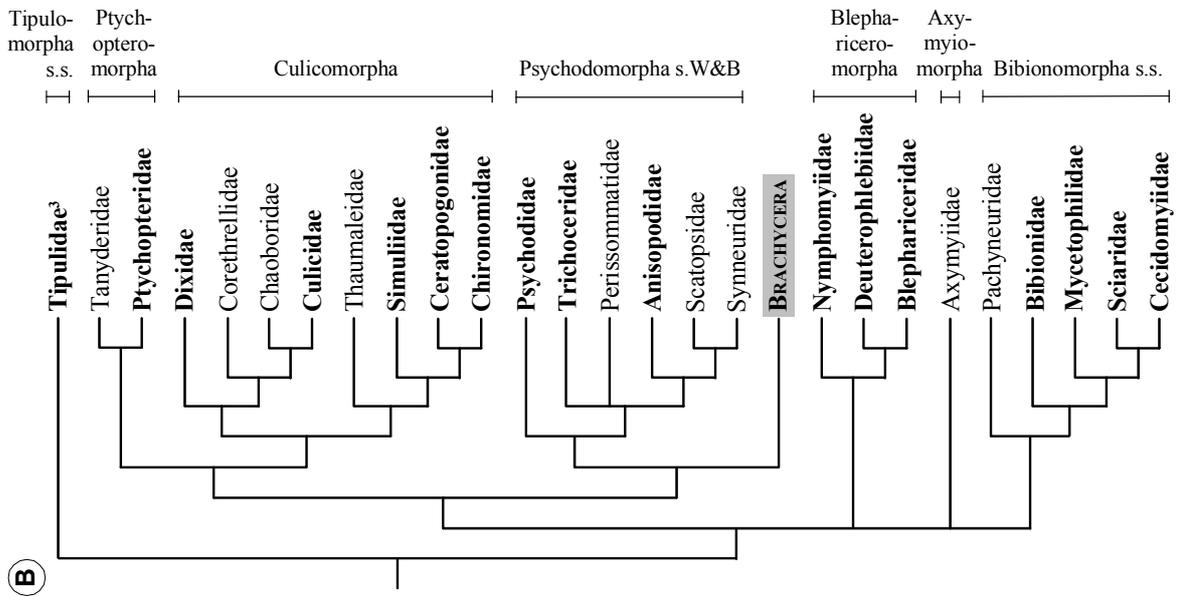
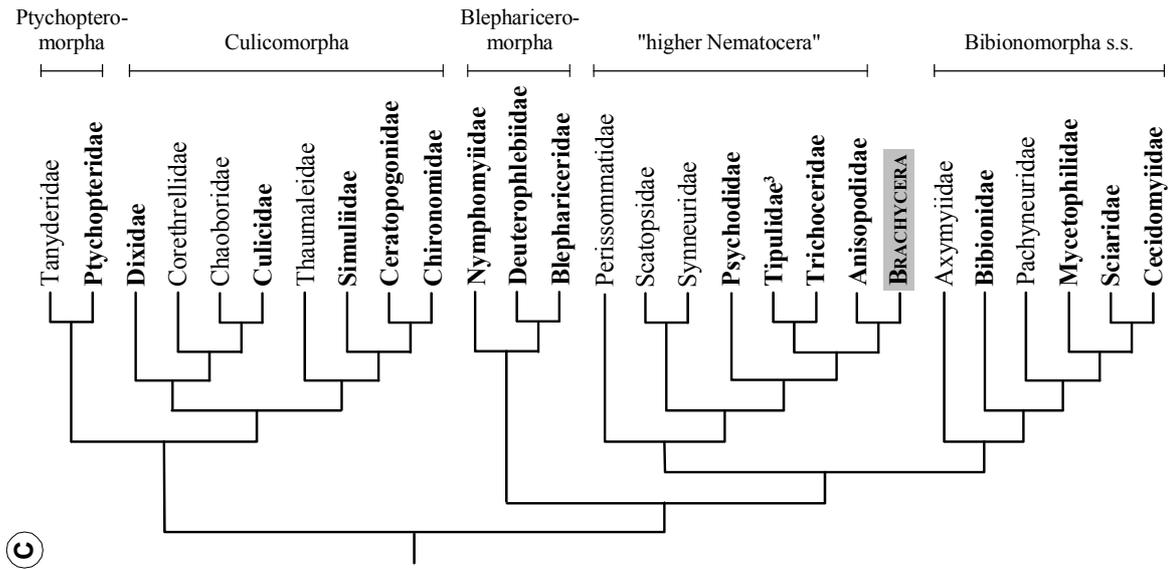
---

**Abb. 1)** System der „Nematocera“ nach **A)** Hennig (1973), **B)** Wood und Borkent (1989) und **C)** Oosterbroek und Courtney (1995); in der vorliegenden Arbeit untersuchte Taxa sind fettgedruckt. <sup>1</sup>, Hennigs Chaoboridae schlossen auch die Corethrellidae ein; <sup>2</sup>, Hennigs Pachyneuridae enthielten auch die Axymyiidae; <sup>3</sup>, Tipulidae s.l.\*\* bzw. s.W&B bestanden aus den Tipulinae, Limoniinae und Cylindrotominae.

---

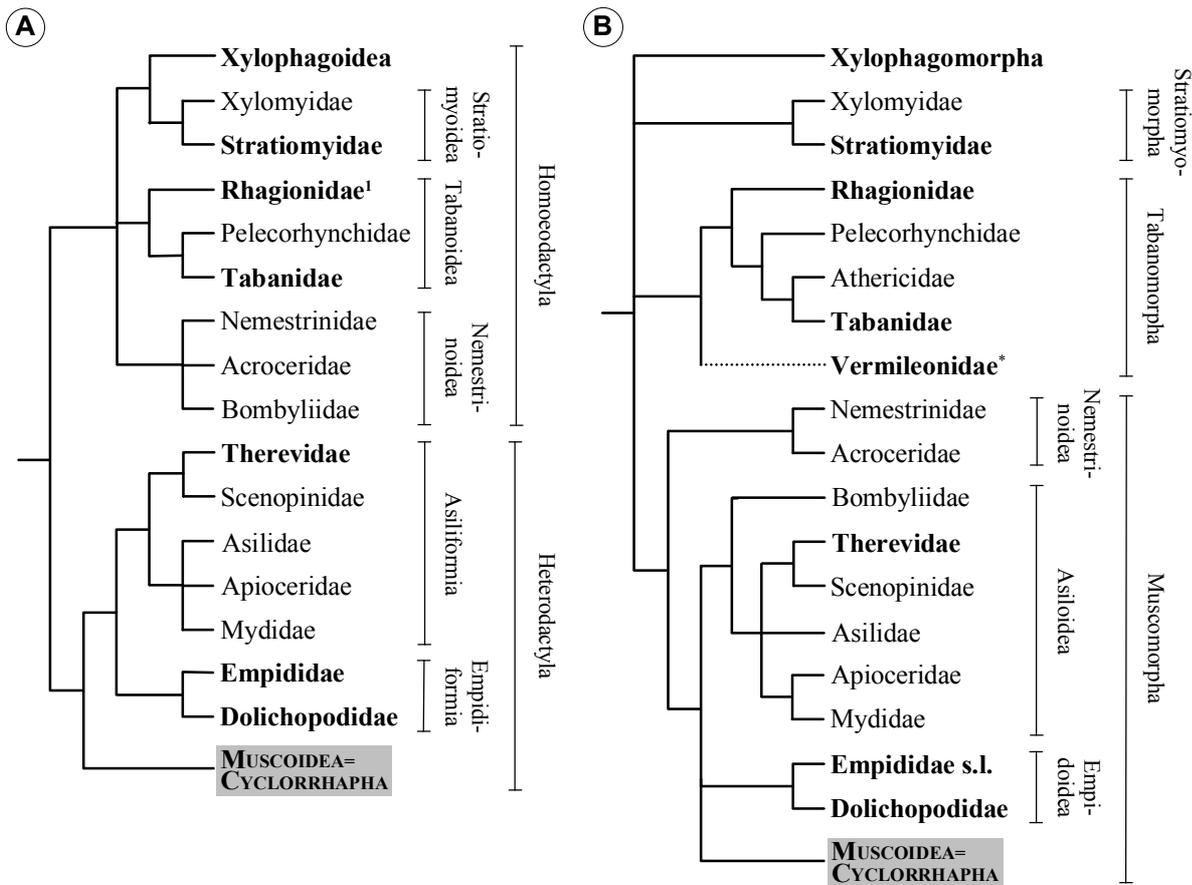
\* s.W&B = *sensu* Wood und Borkent (1989)

\*\* s.l. = *sensu lato* (im erweiterten Sinne), bzw. s.s. = *sensu stricto* (im engeren Sinne);



„Orthorrhapha“

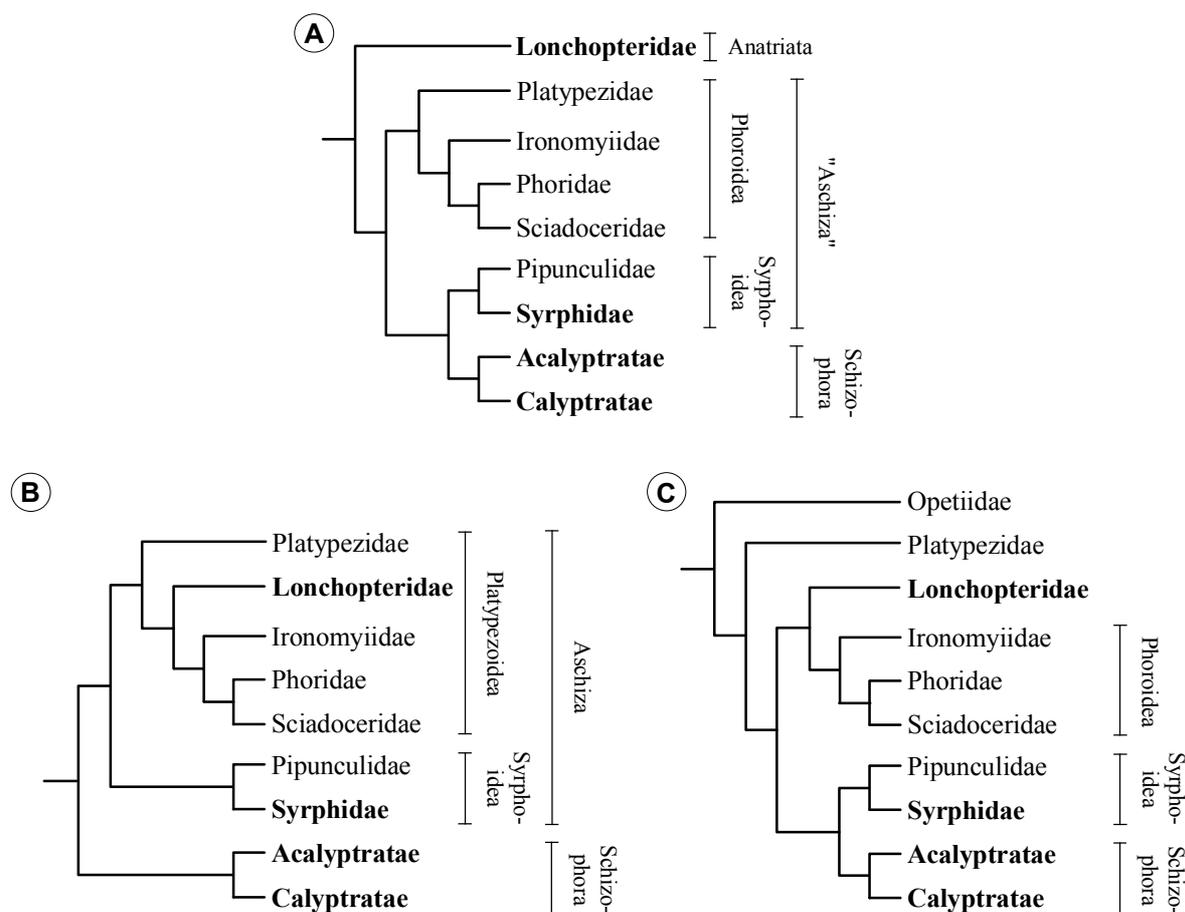
Das grundlegende Konzept, die Brachycera in sieben übergeordnete Taxa einzuteilen, von denen sechs zu den „Orthorrhapha“ zusammengefaßt werden (Xylophagomorpha, Stratiomyomorpha, Tabanomorpha, Nemestrinoidea, Asiloidea, Empidoidea), ist allgemein anerkannt und findet sich auch in den beiden hier vorgestellten Stammbäumen wieder (Abb. 2). Dagegen sind die Beziehungen zwischen den „orthorrhaphen Taxa“, insbesondere zwischen den Xylophagomorpha (Xylophagoidea s.H.\*), Stratiomyomorpha (Stratiomyoidea s.H.) und Tabanomorpha (Tabanoidea s.H.) bis heute unverstanden bzw. werden so kontrovers diskutiert (Krivosheina 1991; Sinclair 1992; Nagatomi 1992; Sinclair et al. 1993; Griffiths 1994, 1996), daß sich noch keine weithin anerkannte Theorie durchsetzen konnte; sowohl Hennig (1973), als auch Woodley (1989) lassen die Verwandtschaftsverhältnisse dieser Taxa offen (vgl. Abb. 2). Auffallend unklar scheint auch die systematische Stellung der Vermileonidae („*incertae sedis*“, Woodley 1989), die schon den Rhagionidae (Hennig 1973), den Tabanomorpha (Woodley 1989) und den Asiliformia (Teskey 1989) zugeordnet wurden.



\* s.H.= *sensu* Hennig (1973).

*Cyclorrhapha*

In den letzten Jahren wurden trotz konträrer Interpretationen durch McAlpine (1989) hauptsächlich Hennigs (1973, 1976) Vorstellungen zur Stammesgeschichte der Cyclorrhapha bestätigt (Wada 1991; Cumming et al. 1995); danach sind die „Aschiza“ paraphyletisch in Bezug auf die Schizophora und es besteht ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den [Syrphoidea + Schizophora] (Abb. 3 A, C), die auch als Eumuscomorpha zusammengefaßt werden (Cumming et al. 1995).



**Abb. 3** System der Cyclorrhapha nach **A**) Hennig (1973), **B**) McAlpine (1989) und **C**) Cumming et al. (1995); in der vorliegenden Arbeit untersuchte Taxa sind fettgedruckt.

**Abb. 2**) System der Brachycera insbesondere der „Orthorrhapha“ nach **A**) Hennig (1973), **B**) Woodley (1989); in der vorliegenden Arbeit untersuchte Taxa sind fettgedruckt. <sup>1</sup>, Hennigs Rhagionidae schlossen die Athericidae und die Vermileonidae ein; <sup>2</sup>, Woodley stellte die Vermileonidae als „*incertae sedis*“ zu den Tabanomorpha.

Die Frage nach den Vertretern der Cyclorrhapha, die den ursprünglichsten Merkmalskomplex innerhalb der höheren Fliegen besitzen, ist zwar noch nicht abschließend geklärt, nach neueren Arbeiten sprechen die Hinweise aber eher gegen die Lonchopteridae und für die Platypezidae oder die oft zu den Platypezidae gestellte Gattung *Opetia* (Hennig 1976; Cumming et al. 1995). Die Stammesgeschichte der Diptera ist komplex und in einigen Bereichen sogar auf höherer systematischer Ebene noch unverstanden. Wie ist es erklärbar, daß trotz übereinstimmender Untersuchungsmethode\* die Autoren zu abweichenden, ja oft konträren Schlußfolgerungen kommen und die grundsätzlichen Problempunkte der Dipterensystematik nach wie vor umstritten sind? Viele Autoren sehen die Schwierigkeiten der Dipterensystematik unter anderem in der Unkenntnis homologer Strukturen (Craig 1974; Friedrich & Tautz 1997); aber selbst wenn Strukturen als homolog erkannt wurden, ist eine unterschiedliche Interpretation der Polaritäten dieser Merkmale im Laufe der Stammesgeschichte möglich (vgl. Sinclair 1992 vs. Griffiths 1994, 1996). Häufig können Außengruppenvergleiche Hinweise auf die wahrscheinliche Polarität geben, doch im Fall der Diptera und der meisten anderen Holometabola sind auch die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Insektenordnungen noch umstritten.

#### 2.3.4 Phylogenie der Holometabola mit besonderem Blick auf das mögliche Schwestertaxon der Diptera

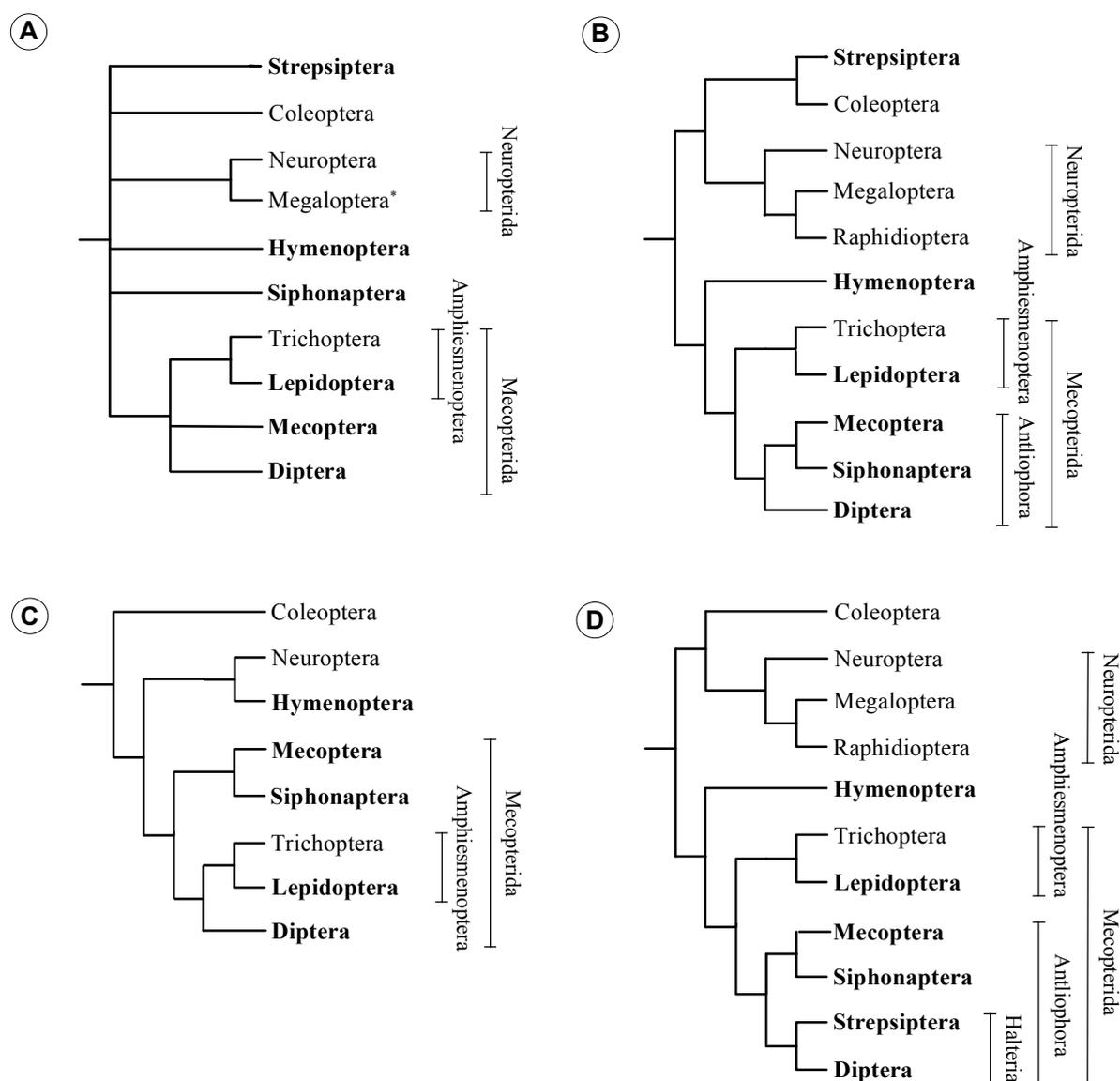
Schon 1953 vertrat Hennig die Ansicht, daß die Holometabola ein durch morphologische Merkmale gut begründetes Monophylum darstellen. Dies wurde inzwischen von zahlreichen Autoren durch morphologische und molekularphylogenetische Untersuchungen bestätigt (z.B. Hinton 1958; Hennig 1969, 1981; Kristensen 1975, 1991, 1995; Boudreaux 1979; Carmean et al. 1992; Schmitt 1992; Whiting et al. 1997). Zumeist werden die folgenden elf holometabolen Insektenordnungen unterschieden: Coleoptera (Käfer), Diptera (Zweiflügler), Hymenoptera (Hautflügler), Lepidoptera (Schmetterlinge), Mecoptera (Schnabelfliegen), Megaloptera (Schlammfliegen), Neuroptera s.s. (oder Planipennia, Haften), Raphidioptera (Kamelhalsfliegen), Siphonaptera (Flöhe), Strepsiptera (Fächerflügler) und Trichoptera (Köcherfliegen). Während auch die Monophylie dieser Ordnungen vielleicht mit Ausnahme der Mecoptera relativ gut abgesichert ist, liegen die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Ordnungen vielfach noch im Dunkeln (Kristensen 1991; Whiting et al. 1997; u.a.). Nur wenige Schwestergruppenbeziehungen werden durch Synapomorphien eindeutig gestützt. Einen Grund für diese Schwierigkeiten sieht man in der frühen und schnell aufeinanderfolgenden Aufspaltung der

---

\* Die große Mehrheit der phylogenetisch systematischen Arbeiten sind morphologischer Natur; erst in den letzten Jahren kamen z.B. molekularphylogenetische Analysen hinzu.

holometabolen Insekten (Pashley et al. 1993), die wohl in das frühe Perm (vor ca. 280 Mio. Jahren) zurückreicht (Hennig 1981; Kukalová-Peck 1991; Whiting et al. 1997).

Wie im vorherigen Kapitel wird auch hier nicht ein einzelnes phylogenetisches System der Holometabola vorgestellt; vielmehr soll eine Gegenüberstellung von vier ausgewählten Stammbäumen die nach wie vor unklaren oder kontrovers diskutierten Fragen zur Phylogenie der Holometabola unterstreichen (Abb. 4). Während die Kladogramme der ersten beiden Arbeiten (Abb. 4 A, B) auf morphologischen Merkmalen beruhen (Hennig 1953; Kristensen 1991), stützen sich die beiden folgenden (Abb. 4 C, D) hauptsächlich auf molekulargenetische Sequenzvergleiche (Pashley et al. 1993; Whiting et al. 1997).



**Abb. 4)** System der Holometabola nach **A)** Hennig (1953), **B)** Kristensen (1991), **C)** Pashley et al. (1993) und **D)** Whiting et al. (1997); in der vorliegenden Arbeit untersuchte Taxa sind fettgedruckt; \*) Hennigs Megaloptera enthalten auch die Raphidioptera.

Die Schwestergruppenverhältnisse [Lepidoptera + Trichoptera] (Amphiesmenoptera; Hennig 1953; Kristensen 1984, 1995; Carmean et al. 1992; Pashley et al. 1993; Whiting et al. 1997), sowie [Megaloptera + Raphidioptera] (Hennig 1981, Kristensen 1991, Whiting et al. 1997) gelten als gesichert, wohingegen die Verwandtschaftsverhältnisse der Diptera, bzw. die Frage nach ihrer Schwestergruppe zu den besonders kontrovers diskutierten Punkten der Stammesgeschichte der Holometabola gehören. Seit der Veröffentlichung von Whiting und Wheeler (1994) ist auch die phylogenetische Stellung der Strepsiptera zu einem der aktuell am meisten umstrittenen Themen der Insektensystematik geworden (vgl. Abb. 4 B vs. 4 D).

Für eine Großzahl von vermuteten Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den holometabolen Ordnungen, ebenso wie zwischen den Subtaxa der Diptera fehlen also gut unterstützte und weithin anerkannte Synapomorphien. Es kann nicht das Ziel dieser Arbeit sein, anhand der Ultrastruktur der antennaler Sensillen von Dipteren- und holometabolen Insektenlarven ein allgemein gültiges Kladogramm der Diptera und der Verwandtschaftsverhältnisse dieser Insektenordnung, womöglich *de novo*, zu erstellen. Vielmehr steht im Zentrum der Arbeit eine mögliche Homologisierung individueller Sensillen und die Frage ob bzw. nach welchen Mechanismen Sensillen strukturellen Veränderungen im Laufe der Evolution unterliegen. Doch wenn es anschließend möglich ist, anhand der Sensillenmerkmale etablierte stammesgeschichtliche Beziehungen nachzuvollziehen, könnten die Ergebnisse vielleicht auch einen Beitrag zur Klärung einiger offener bzw. umstrittener Fragen der Dipteren- und Holometabolen-Systematik leisten.

## 3 Material und Methoden

### 3.1 Tiere

Eine wichtige Voraussetzung für die Aussagekraft einer vergleichenden Studie über eine komplette Insektenordnung ist die Beschaffung von Repräsentanten aus allen wichtigen Unterordnungen. Weiterhin mußten für eine ultrastrukturelle TEM-Untersuchung lebende Tiere zur Verfügung stehen, da nur die Präparation und Fixierung von äußerst frischem Gewebe zu einer zufriedenstellenden Strukturhaltung führen kann.

Einen Großteil des untersuchten Materials konnte ich im Rahmen von Freilandfängen (ganzjährig) und durch gezielte Suche in den entsprechenden Larven-Habitaten (Jacobs & Renner 1988) sammeln. Darüber hinaus waren mir einige Kollegen bei der Beschaffung behilflich, oder haben mir konserviertes Material aus ihren Sammlungen für eine rasterelektronenmikroskopische Untersuchung zur Verfügung gestellt (siehe Tab. 3.1). Nach dem Fang wurden die lebenden Larven entsprechend ihrer Lebensweise unter geeigneten Bedingungen transportiert (z.B. Haltung terrestrischer Formen häufig auf feuchtem Zellstoff, Bergbachbewohner dagegen in gekühltem Wasser bei 4°-10° C). Eine detaillierte Zusammenfassung aller untersuchten Larven und ihrer Herkunft ist Tabelle 3.1 zu entnehmen. Weitere Angaben über Habitate, Lebensweise und Habitus der Larven sind in den entsprechenden „Larven“-Abschnitten im Ergebnisteil beschrieben, sowie in Tabelle 5.2 zusammengefaßt.

Insgesamt wurde bei 32 Dipterenarten aus 27 Familien und bei vier Außengruppenvertretern (Lepidoptera, Mecoptera, Siphonaptera, Strepsiptera) die äußere und die innere Ultrastruktur der larvalen Antennen untersucht; Vertreter aus fünf weiteren Familien (4 Diptera, 1 Hymenoptera) konnten nur alkoholfixiert beschafft und somit auch nur rasterelektronenmikroskopisch analysiert werden. In den meisten bisher veröffentlichten Arbeiten über antennale Sensillen von Dipterenlarven wurde mehr als ein Individuum pro Spezies untersucht (Craig & Batz 1982; Nicastro et al. 1995); dabei konnten die Autoren keine innerartlichen Unterschiede bezüglich des Vorkommens und der Merkmale der antennalen Sensillen feststellen. Auch in der vorliegenden Arbeit wurden zu Kontrollzwecken stets mehrere REM-Präparate einer Art und bei elf TEM-fixierten Spezies (ca. ein Drittel aller untersuchten Arten) mindestens zwei Individuen analysiert (*Aedes mariaae*, *Simulium* sp., *Hapalothrix lugubris*, *Bibio marci*, Mycetophilidae, *Xylophagus cinctus*, *Vermileo vermileo*, *Lonchoptera lutea*, *Panorpa vulgaris*, *Ctenocephalides felis*, *Stylops mellitae*). Um darüber hinaus die Sensillenmerkmale auf mögliche Variabilität oder Konstanz innerhalb der Familien zu testen, wurden von vier Dipterenfamilien mehr als eine repräsentative Art (Tipulidae s.H. Limoniidae s.H., Chironomidae, Blephariceridae), bzw. je eine ergänzende Art zu den sechs in der Literatur bereits beschriebenen Familien (Culicidae, Simuliidae, Cecidomyiidae, Psychodidae, Drosophilidae, Calliphoridae) ultrastrukturell untersucht (insgesamt also etwa bei einem Drittel der einbezogenen Dipterenfamilien).

Sofern die Larven nicht von Kollegen determiniert wurden (siehe Tab. 3.1), erfolgte deren Bestimmung nach Mannheims (1914), Johannsen (1933), Hennig (1948), Brauns (1954), Theowald (1957), Jung und Theodor (1958), Lindner (1959), Peterson (1960, 1989), Brindle (1960, 1967), Mohrig (1969), Disney (1975), Theowald und Theischinger (1979), Fittkau und Roback (1983), Bíró (1988), Smith (1989) und Teskey (1989). Bei einigen Dipterenfamilien ist die Bestimmung der Larven sogar für Spezialisten problematisch, so daß in manchen Fällen nur das Durchzüchten der Larven bis zum Imago eine genaue Artbestimmung ermöglicht (persönliche Mitteilung von Herrn Schacht/ Zoologische Staatssammlung München). Die meist geringe Individuenzahl der Freilandfänge und die Notwendigkeit, die Larven für die Transmissionselektronenmikroskopie frisch zu präparieren, schlossen diese Vorgehensweise jedoch aus. Gegebenenfalls wurde die Priorität auf eine gute Strukturhaltung durch rasches Fixieren gelegt und nicht auf die artgenaue Bestimmung der Larven. Aus diesem Grund ist bei einigen Tieren nur die Gattung, seltener sogar nur die Familie bestimmt worden. Auch die Larvenstadien sind nur in solchen Fällen angegeben (Tab. 3.1), in denen sie zweifelsfrei bestimmbar oder aber bekannt waren (wie z.B. bei Laborstämmen).

Aufgrund ihrer spezialisierten Lebensweise stellten die Strepsipteren-Larven einen Sonderfall bei der Beschaffung von lebendem Material dar, denn die meisten Entwicklungsstadien der Fächerflügler (Strepsiptera) parasitieren in Vertretern anderer Insektenordnungen. Zwar gehört die Primärlarve zu den wenigen freilebenden Stadien (sonst nur noch die männliche Imago), doch ihre geringe Größe (ca. 0,25 mm) macht ein Sammeln im freien Gelände praktisch unmöglich. Aus diesem Grund wurden Mitte April, ca. zwei Wochen nach der ersten beobachteten Begattung der Strepsipteren-Weibchen durch die freifliegenden Männchen 12 stylopsierte\* Sandbienen (*Andrena vaga*) einer durch *Stylops mellitae* infizierten Kolonie in Ostbrandenburg gefangen (siehe Tab. 3.1) und zur Hälterung nach München verschickt. Durch die Haltung der Bienen bei Raumtemperatur (nach Anleitung von Ulrich 1933: in Gazekäfig mit Holzboden, bei feuchter Umgebung und „Einzelfütterung“ der Bienen mit Honigwasser) wird die Embryonalentwicklung ihres Endoparasiten im Vergleich zu Freilandtieren, die normalerweise niedrigeren Temperaturen ausgesetzt sind, um ca. vier Wochen verkürzt (Ulrich 1933). Bereits nach 10 Tagen verschlechterte sich der Allgemeinzustand der Bienen deutlich und unter dem Binokular konnte das Schlüpfen der Primärlarven durch die ventrale Brutraumöffnung des *Stylops*-Weibchens beobachtet werden. Die bereits geschlüpften Larven, die sich auf dem Abdomen des Wirtes verteilt hatten, und das *Stylops*-Weibchen, das einige hundert Larven hervorbringen kann, wurden bis zur Präparation der Larven für REM und TEM auf feuchtes Filterpapier überführt.

---

\* „stylopsierte“ bedeutet, daß ein Wirtsinsekt von einem Fächerflügler befallen ist und das Kopf-Brust-Stück des Strepsipteren-Weibchens zwischen den Tergiten des Wirtsabdomens nach außen tritt.

## 3.2 Präparationstechniken der Rasterelektronenmikroskopie

Für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung wurde der anteriore Körperbereich lebender Larven (der Kopf mit einem Teil des Thorax) abgetrennt und in AAF-Lösung (10 ml 37% Formaldehyd, 5 ml konz. Essigsäure, 85 ml 100% Ethanol) für mindestens 24 Stunden fixiert. Dagegen waren die Larven, die aus staatlichen oder privaten Sammlungen stammten, bereits in 80% Ethanol konserviert (siehe Tab. 3.1). Bei hemicephalen und acephalen Larven, die bei Störungen dazu neigen, den Kopf einschließlich der Antennen in den Thorax zurückzuziehen, mußte in einigen Fällen nach der Fixierung die Oberfläche des Kopfs freipräpariert werden. Vor der Trocknung der Präparate durch die strukturschonende „Kritisch-Punkt-Methode“ (Anderson 1951) wurden die Larven durch eine aufsteigende Acetonreihe entwässert (10' in 80%, 90%, 99.5% und 3 x 20' in 100% Aceton p.a. - d.h. das Aceton wurde zuvor auf granulärem  $\text{CaCl}_2$  getrocknet). In der Druckkammer des „critical-point-Trocknungsgeräts“ (Polaron E 3000 und Refrigerated Recirculator E4850, Fa. Bio-Rad), wurde durch einige Spülvorgänge das Aceton gegen flüssiges  $\text{CO}_2$  ausgetauscht. Durch Erhöhung der Temperatur und dem damit verbundenen Druckanstieg in der Kammer (auf ca.  $40^\circ\text{C}/80$  bar), wurde der kritische Punkt des  $\text{CO}_2$  ( $\text{KP}_{\text{CO}_2}$ :  $31^\circ\text{C}/73.8$  bar) überschritten und ein Durchlaufen der „flüssig-gasförmig“-Phasengrenze, bei der strukturschädigenden Kräfte (z.B. Oberflächenspannung) auftreten, umgangen. Die getrockneten Larven wurden nun auf REM-Präparateteller, die mit selbstklebender Carbon-Leitfolie bestückt waren, montiert und in einem Sputter-Gerät (SC 510 cool sputter coater, Fa. Bio-Rad) mit einer dünnen, leitenden Goldschicht bedampft (2.4 kV, 20 mA, 120-135 sec.) Schließlich wurden die Larvenköpfe in einem Raster-EM XL20 von Philips (Wolfram-high-voltage Kathode) bei einer Beschleunigungsspannung von 10-30 kV untersucht. Dokumentiert wurden die Oberflächenabbildungen auf Agfapan 100 ASA Kleinbildfilmen, bzw. als Graphikdateien auf geeigneten Speichermedien.

## 3.3 Arbeitsmethoden der Transmissionselektronenmikroskopie

### 3.3.1 Präparation der Antennen

Bei ultrastrukturellen Untersuchungen ist es wichtig, Gewebeveränderungen bzw. Strukturschädigungen durch Sauerstoffmangel und autolytische Prozesse so gering wie möglich zu halten. Aus diesem Grund wurde in einen Hohlschliffobjektträger, der auf Eis gebettet war, gekühlte Fixierlösung (siehe 3.3.2) vorgelegt und die noch lebende Larve zügig im Fixans präpariert. Zunächst wurden die Larven dekapitiert und anschließend die Antennen nur wenig unterhalb der Basis vom Kopf abgetrennt, um ein schnelles Eindringen der Fixierlösung zu gewährleisten.

### 3.3.2 Fixierung

Zur Fixierung, das heißt zur Stabilisierung des Gewebes bei gleichzeitiger Erhaltung der Feinstruktur, wurden zwei unterschiedliche Methoden verwendet, die jedoch mit den gleichen chemischen Fixierlösungen und Puffern arbeiten:

- 0.2 M Cacodylat-Stammpuffer pH 7.1-7.3 (4.28 g Cacodylsäure-Natriumsalz-Trihydrat auf 100 ml Aqua bidest., mit 1 n HCL-Lösung auf pH 7.3 eingestellt und nach einem Tag nachjustiert);
- 0.1 M Cacodylat-Waschpuffer (Stammpuffer/ Aqua bidest.=1/1);
- Fix. A: 4% Glutaraldehyd in ca. 0.1 M Cacodylatpuffer (4 ml 25% G(CHO)<sub>2</sub> + 21 ml 0.1 M Cacodylatpuffer);
- Fix. B: 1% Osmiumtetroxid-Lösung in 0.1 M Cacodylatpuffer (2% OsO<sub>4</sub>-Lösung/ 0.2 M Cacodylat-Stammpuffer=1/1).

#### *Sukzedanfixierung* (modifiziert nach Sabatini et al. 1963)

Die Antennen wurden in Fixierlösung A (Fix. A) vom Kopf abgetrennt, in frisches Fixans überführt und mindestens zwei Stunden auf Eis (ca. 4°C) fixiert. Vor der Weiterverarbeitung konnten die Proben bei Bedarf auch über einen größeren Zeitraum im Kühlschrank aufbewahrt werden, ohne daß später Einbußen bei der Fixierungsqualität erkennbar waren (vgl. z.B. Fixierungsqualität bei *Episyrphus balteatus*, deren Antennenpräparate sechs Monate zwischengelagert wurden). Vor dem zweiten Fixierungsschritt wurden die Präparate mit 0.1 M Cacodylatpuffer gewaschen (3-4 x je 10'). Das anschließende Nachosmieren in Fix. B für zwei Stunden auf Eis bewirkte einerseits eine weitere Fixierung, führte aber auch zu einer Kontrastverbesserung im Gewebe. Diese Kontrastierung wird durch die Anlagerung von Schwermetallatomen (z.B. Osmium), die Elektronen stärker streuen als Elemente niedriger Ordnungszahl, an zelluläre Strukturen verursacht. Zuletzt wurden die Antennen sorgfältig mit Waschpuffer gespült (6-10 x je 10').

#### *Simultanfixierung* (modifiziert nach Franke et al. 1969)

Unmittelbar vor der Präparation der Antennen wurde das Simultangemisch wie folgt angesetzt:

- Simultanfix (Fixierlösungen A/B= 1/1, d.h. 2% G(CHO)<sub>2</sub> und 0.5% OsO<sub>4</sub> in gepufferter Lösung).

Nach der Präparation der Larvenköpfe in Fix. A wurden die Antennen in gekühlte Simultanfixierlösung überführt und auf Eis für eine Stunde fixiert. Nach dem Spülen der Präparate mit 0.1 M Cacodylat-Waschpuffer (3 x je 10'), wurden sie für zwei Stunden in Fix. B

postosmiert. Auch hier wurde die Fixierung durch sorgfältiges Waschen mit 0.1 M Cacodylatpuffer (6-10 x je 10') abgeschlossen.

Welche der beiden beschriebenen Fixierungsmethoden bei den Larven jeweils Anwendung fand, ist in Tabelle 3.1 vermerkt.

### 3.3.3 Einbettung

Zur Einbettung in Epoxidharz mußten die fixierten und gewaschenen Proben zunächst in einer aufsteigenden Acetonreihe (10' in 30%, 50%, 70%, 90%, 99.5% und 3 x 20' in 100% Aceton p.a. - d.h. das Aceton wurde zuvor auf granulärem  $\text{CaCl}_2$  getrocknet) entwässert werden (dabei bis 70% Aceton auf Eis gekühlt), da Wasserreste die Polymerisation der Kunstharzmonomere stören. Als Einbettmedium wurde Epon<sup>®</sup> (nach Luft 1961) verwendet; dazu mußten folgende Komponenten (Fa. Roth) sorgfältig miteinander vermischt werden (je 100ml Gebrauchslösung):

- Glycidether 100 (Kunstharzmonomer) 45.6 ml
- Härter DBA (=DDSA, Dodecenylnsuccininsäureanhydrid) 30.9 ml
- Härter MNA (Methylnorbonen-2,3-dicarbonsäureanhydrid) 23.5 ml
- Beschleuniger DMP-30 (2,4,6-Tri[(dimethylamino)-methyl]-phenol) 1.8 g

Dieses Mischungsverhältnis der Komponenten führt zu Kunstharz mit relativ hohem Härtegrad, das sich besonders für Diamantmesserschnitte eignet.

Um eine homogene Durchtränkung der Präparate mit dem hochviskosen Kunstharz zu erreichen, wurden die entwässerten Proben zunächst mit einem weniger viskosen 1:1-Epon/Acetongemisch für zwei Stunden auf der Rotationsscheibe und bei geschlossenem Gefäß infiltriert. Anschließend wurden die Antennen in reines Kunstharz überführt und mindestens 12 Stunden (über Nacht) bei offenem Rollrandglas rotiert, damit das verbliebene Aceton abdampfen konnte.

Die infiltrierten Präparate wurden in Flacheinbettungsformen aus Silikonkautschuk in geeigneter Weise orientiert (meist für Querschnitte) und die Kunstharzblöcke im Wärmeschrank bei 60°C mindestens 48 Stunden auspolymerisiert.

### 3.3.4 Mikrotomie

Von den eingebetteten Antennen wurden an einem RMC MT6000-XL Mikrotom Ultradünnschnittserien angefertigt, die je nach Größe der Präparate zwischen 300 und 8000 Schnitte umfaßten (entspricht ca. 30  $\mu\text{m}$  bzw. 800  $\mu\text{m}$ ). Nur bei besonders langen Antennen (z.B. von *Simulium*, *Liponeura*, u.a.) wurden unter Einbeziehung der REM-Ergebnisse bestimmte Bereich der Antennen durch Semidünnschnitte (ca. 1  $\mu\text{m}$ ) überbrückt.

Vor dem Schneiden mußten die Kunstharzblöcke noch getrimmt werden, d.h. die Schnittfläche wurde durch Rasierklingschnitte freigelegt und minimiert. Anschließend wurden unter Verwendung eines Diamantmessers (Fa. Diatome) Schnitte von 70-110 nm Dicke (Interferenzfarbe: silber bis blaßgold) am Ultramikrotom hergestellt.

Als TEM-Objektträger dienten Lochblenden aus Kupfer (Grids), die mit einer Formvarfolie beschichtet waren. Das Befilmen der Grids mit dieser 60-70 nm dicken Trägerfolie, auf die schließlich die Ultradünnschnitte aufgenommen werden, erfolgte mittels Eintauchverfahren modifiziert nach Schaefer und Harker (1942);

- 1,2% Formvar-Lösung: 1,2 g Formvar 15/95 E (Polyvinylformal, Fa. Agar Scientia Ltd.) ad 100 ml Chloroform p.a.

Zur Kontrasterhöhung wurden die Schnitte anschließend mit Uranylacetat- (60'/40°C) und Bleicitrat-Lösung (30'/26°C) „doppelt nachkontrastiert“ (Kontrastierautomat: LKB Ultrastainer 2168, Fa. Leica).

### 3.3.5 TEM und Dokumentation

Die Auswertung der Ultradünnschnittserien erfolgte an einem Transmissionselektronenmikroskop CM 10 der Fa. Philips mit einer LaB<sub>6</sub>-Kathode bei einer Beschleunigungsspannung von 80 kV. Der fotografischen Dokumentation dienten Agfa Scientia EM Negativfilmplatten. Einzige Ausnahme sind die 216 Aufnahmen für Abbildung 74; diese wurden an einem CM 120 Biotwin der Fa. Philips bei 120 kV mit einer 1024 x 1024 Pixel CCD-Kamera aufgenommen.

Die im Text und in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen sind im Anhang zusammengefaßt.

**Tab. 3.1) Art, Herkunft und Fixierung des verwendeten Tiermaterials**

Klassifikation	Familie	Spezies	Herkunft	Fixierung
Stamm: U.-Stamm: Ordnung: U.-Ordnung/ Üb.-Familie:	Arthropoda Insekta Diptera Tipulomorpha	<i>Nephrotoma</i> sp.	Erde, Garten des Zoologischen Instituts München, XI.1997	Sukzedan für TEM
		<i>Tipula lunata</i>	feuchtes Laubstreu, Gräfelting (München), IV. 1996	Sukzedan für TEM
		<i>Tipula pruinosa</i>	feuchter Boden, Gräfelting (München), V. 1996	Simultan für TEM
	Limoniidae s.H.	<i>Austrolimnophila ochracea</i>	Totholz am Würmufer, Gräfelting (München), IV. 1996	Sukzedan für TEM
		<i>Phylidorea</i> sp.	Schlamm in einer Kiesgrube, Gräfelting (München), III. 1998	Sukzedan für TEM; in AAF für REM
	Ptychopteridae	<i>Bittacomorpha</i> sp.	Pickens Co., Clemens U. Experimental Forest, Six-Mile Creek, SC. (USA), III. 1997, leg. & det. G. Courtney	in 80% Ethanol für REM
		<i>Ptychoptera</i> sp.	Benton Co., middle Parker Creek, OR. (USA), VI. 1996, leg. Alverson & G. Courtney, det. G. Courtney	in 80% Ethanol für REM
	Dixidae	<i>Dixa</i> sp.	Bergbach, nahe Garmisch , VII. 1996	Simultan für TEM
		<i>Dixella</i> sp.	Murn, Wasserburg, leg. W. Schacht, det. H. Hruschka	in 80% Ethanol für REM
	Culicidae	<i>Aedes mariae</i>	Spritzwassertümpel, Elba (I), III. 1996, leg. P. Ludwig, det. H. Hruschka	Simultan für TEM, in AAF für REM
	Simuliidae	<i>Simulium</i> sp.	Tiroler Aachen, III. 1997, leg. C. Laforch & A. Wanninger, det. H. Hruschka	Simultan für TEM, in AAF für REM

Klassifikation	Familie	Spezies	Herkunft	Fixierung
	Ceratopogonidae	<i>Bezzia</i> sp.	Teich, Garten des Zoologischen Instituts München, VI. 1996	Simultan für TEM, in AAF für REM
	Chironomidae	<i>Chironomus</i> sp.	Teich, Garten des Zoologischen Instituts München, VII. 1996	Simultan für TEM
		<i>Tanytus</i> sp.	Elba (I), III. 1996 leg. P. Ludwig	Simultan für TEM
		<i>Chironomus riparius/piger</i> *	Fundort unbekannt, leg. & det. W. Schacht	in 80% Ethanol für REM
	Blephariceridae	<i>Hapalothrix lugubris</i> (darunter eine Präecdysis-Larve)	Tiroler Aachen, III. 1997, leg. & det. C. Laforsch & A. Wanninger	Sukzedan für TEM, in AAF für REM
		<i>Liponeura</i> sp.	Tiroler Aachen, III. 1997, leg. & det. C. Laforsch & A. Wanninger	Simultan für TEM, in AAF für REM
	Deuterophlebiidae	<i>Deuterophlebia inyoensis</i>	Lane Co., Roaring River, OR. (USA), V. 1996, leg. & det. G. Courtney	in 80% Ethanol für REM
	Nymphomyiidae	<i>Nymphomyia walkeri</i>	Rutland Co., Ten Kilns Brook@ Fs Rd 10, Vt. (USA), VI. 1995, leg. & det. G. Courtney	in 80% Ethanol für REM
	Bibionidae	<i>Bibio marci</i>	Laubstreu im Wald, Gräfelting (München), XI. 1997	Sukzedan für TEM, in AAF für REM
	Mycetophilidae	Gen. sp.	in Pilzen am Würmufer, Gräfelting (München), VI. 1996	Simultan für TEM; in AAF für REM
	Sciaridae	<i>Sciara</i> sp.	Totholz, Rovinj (HR), VI. 1996, det. H. Hruschka	Sukzedan für TEM, in AAF für REM
	Cecidomyiidae	Gen. sp.	auf Blättern, Garten des Zoologischen Instituts München, XI. 1997	Sukzedan für TEM
		<i>Lasioptera rubi</i>	in Himbeergallen, Schöngesing, Bayern, XI. 1994, leg. & det. W. Schacht	in 80% Ethanol für REM

\* Die Larve war als *Tendipes thummi* bestimmt; inzwischen ist jedoch klar, daß sich hinter dieser Bezeichnung zwei Arten (*Chironomus riparius* und *C. piger*) verbergen; leider ist nicht mehr nachvollziehbar, um welche der beiden Arten es sich hier handelte.

Psychodomorpha/ Psychoidea	Psychodidae	<i>Satchelliella</i> sp.	Ebner Achen (Chiemgau), I. 1998	Sukzedan für TEM
		<i>Satchelliella</i> sp.	Bayarcal, Sierra Nevada E, Prov. Almeria (S), VI. 1988, leg. W. Schacht	in 80% Ethanol für REM
Psychodomorpha/ Trichoceridea	Trichoceridae	<i>Trichocera</i> sp.	Laubhauften, Garten des Zoologischen Instituts München, I. 1996	Simultan für TEM; in AAF für REM
	Anisopodidae	<i>Sylvicola</i> sp.	Fallobst, Gräfelting (München), X. 1996	Simultan für TEM; in AAF für REM
Tabanomorpha	Rhagionidae	<i>Rhagio</i> sp. I	Feofania bei Kiev (UK), IV. 1998, leg. & det. R. Andreeva	Sukzedan für TEM
		<i>Rhagio</i> sp. II	Kathrinenhof, Lauterbach (Rosenheim), Oberbayern, 1992, leg. anonym	in 80% Ethanol für REM
	Tabanidae	<i>Haematopota pellucens</i>	Ettersschlag, leg. & det. W. Schacht	in 80% Ethanol für REM
		<i>Hybomitra bimaculata</i>	Feofania bei Kiev (UK), IV. 1998, leg. & det. R. Andreeva	Sukzedan für TEM;
	Vermileonidae	<i>Vermileo vermileo</i>	Giglio (I), IV. 1996, leg. & det. P. Ludwig	Simultan für TEM; in AAF für REM
Xylophagomorpha	Xylophagidae	<i>Xylophagus cinctus</i>	unter Baumrinde, Forstenrieder Park (München), III. 1998	Sukzedan für TEM; in AAF für REM
Stratiomyomorpha	Stratiomyidae	<i>Sargus bipunctatus</i>	Laubhauften, Garten des Zoologischen Instituts München, I. 1996, det. M. Kühbandner	Simultan für TEM; in AAF für REM
Muscomorpha/ Asiloidea	Therevidae	<i>Thereva</i> sp.	im Gras, Garten des Zoologischen Instituts München, XI. 1997	Sukzedan für TEM
		Gen. sp.	„Kleiner Palu“, Rovinj (HR), IV. 1998, leg. R.R. Melzer	in AAF für REM
Muscomorpha/ Empidoidea	Empididae	<i>Empis</i> s.l.	geflorene Erde, Gräfelting (München), III. 1996, det. K. Hövemeyer	Simultan für TEM; in AAF für REM
	Dolichopodidae	Gen. sp.	Laubhauften, Garten des Zoologischen Instituts München, IV. 1996	Simultan für TEM; in AAF für REM

Klassifikation		Familie	Spezies	Herkunft	Fixierung
	Muscomorpha/ Muscoidea/ Aschiza	Lonchopteridae	<i>Lonchoptera lutea</i>	Laubhaufen, Garten des Zoologischen Instituts München, III. 1996	Simultan für TEM; in AAF für REM
		Syrphidae	<i>Episyrphus balteatus</i>	Laborstamm, Fa. Sautter & Stepper GmbH/ Ammerbuch	Sukzedan für TEM; in AAF für REM
			<i>Eristalis tenax</i>	Glottertal, leg. & det. R.R. Melzer	in 80% Ethanol für REM
			<i>Volucella</i> sp.	Hummelnest, Dachau, leg. & det. S. M. Blank	in 80% Ethanol für REM
	Muscomorpha/ Muscoidea/ Schizophora (Acalyptratae)	Drosophilidae	<i>Drosophila</i> sp.	Laubhaufen, Garten des Zoologischen Instituts München, III. 1996	Sukzedan für TEM
			<i>Drosophila melanogaster</i>	Laborstamm (R. Schröder), Zoologisches Institut München, V. 1996	in AAF für REM
	Schizophora (Calyptratae)	Calliphoridae	Gen. sp.	in Fleischabfall, Gräfelting (München), XI. 1997	Sukzedan für TEM; in AAF für REM
Ordnung:	Siphonaptera	Pulicidae	<i>Ctenocephalides felis</i> (Larvenstadium III)	Laborstamm, Fa. Bayer Leverkusen/ Parasitologie	Simultan für TEM; in AAF für REM
Ordnung:	Mecoptera	Panorpidae	<i>Panorpa vulgaris</i> (Larvenstadium IV)	Laborstamm (Prof. Sauer), Institut für angewandte Zoologie der Universität Bonn	Simultan für TEM; in AAF für REM
Ordnung:	Lepidoptera	Sphingidae	<i>Manduca sexta</i> (Larvenstadium II & III)	Laborstamm (Prof. Wiczorek), Zoologisches Institut München	Simultan für TEM; in AAF für REM
Ordnung:	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Craesus septentrionalis</i>	Maulbeerbaum, Elba (I), VI.1998, leg. K. Schönitzer, det. S. M. Blank	in AAF für REM
Ordnung:	Strepsiptera	Stylopidae	<i>Stylops mellitae</i> (Larvenstadium I)	ex. <i>Andrena vaga</i> , Bad Freienwalde, östl. Brandenburg, IV. 1998, leg. S. M. Blank & D. Nicasastro, det. S. M. Blank	Sukzedan für TEM; in AAF für REM

## 4 Ergebnisse

### 4.1 Sensillentypen auf den larvalen Antennen der Diptera und einiger Außengruppenvertreter: Lage und allgemeine Ultrastruktur

Eine rasterelektronenmikroskopische Untersuchung der larvalen Antennen von 49 Dipterenarten (Diplomarbeit von H. Hruschka; 1996) offenbarte wie vielfältig die kutikulären Anhänge der antennalen Sensillen sein können und deutete durch diverse Sonderbildungen und Übergangsformen auch die Grenzen der aktuellen Nomenklatur an. Dennoch zeigt die vorliegende Untersuchung, daß diese antennalen Sensillen auf der Grundlage ihrer inneren Ultrastruktur einer erstaunlich geringen Anzahl distinkter Typen zugeordnet werden können. Dabei erfolgt die Einteilung hauptsächlich nach funktionsmorphologischen Kriterien (Altner 1977a, Keil & Steinbrecht 1984) in nur neun verschiedene Sensillentypen bei den Diptera und einen weiteren Typ bei den hier eingeschlossenen Außengruppenvertretern.

Im folgenden Abschnitt sollen vor allem die gemeinsamen Charakteristika dieser Typen beschrieben werden; auf Besonderheiten der einzelnen Sensillen bei den untersuchten Spezies wird dagegen in der detaillierten Beschreibung der Arten in Kapitel 4.2 bzw. 4.3 eingegangen.

#### 4.1.1 Cone (C)

Die erste ultrastrukturelle Beschreibung eines Chemosensillum mit Wandporen auf den Antennen einer Insektenlarve, genauer gesagt von *Calliphora erythrocephala*, wurde von Richter (1962) veröffentlicht. Auch bei der Untersuchung der larvalen Antennen von *Aedes aegypti* wurde ein vielporiges Chemosensillum gefunden (Zacharuk et al. 1971); in Anlehnung an dessen äußere Form prägen die Autoren hierfür den Namen „sensory cone“. Trotz wiederholter Beschreibungen dieses aufgrund seiner inneren Struktur sehr markanten Chemosensillum bei weiteren Dipterenlarven (Chu & Axtell 1971; Jez & McIver 1980; Craig & Batz 1982; Singh & Singh 1984; Solinas et al. 1987; Honda & Ishikawa 1987a; Seifert et al. 1990; Nicastro et al. 1995) waren vergleichende Betrachtungen bisher selten und die Namengebung uneinheitlich. Wie bereits bei der Beschreibung der antennalen Sensillen von *Chaoborus crystallinus* (Nicastro et al. 1995) wird auch in der vorliegenden Arbeit der Begriff „Cone“ als Eigenname für das im Folgenden beschriebene Sensillum übernommen, ungeachtet seiner äußeren Form.

Der Cone ist meist das auffälligste und dominierende Sensillum larvaler Dipteren-Antennen (maximal gemessene Länge: ca. 100 µm bei *Lonchoptera lutea*, bzw. maximale Breite: ca. 280 µm bei *Bibio marci*). Seine äußere Architektur stellt sich bei den untersuchten Larven sehr vielfältig dar, so kommt er als S. basiconicum ebenso vor, wie als großflächiges S. placodeum. Dennoch fallen bereits bei der rasterelektronenmikroskopischen Betrachtung gemeinsame

Merkmale auf. So liegt der Cone bei allen untersuchten Arten, deren Antennen erkennbare Antennenglieder besitzen, am apikalen Ende des ersten larvalen Antennenglieds. Zudem unterscheidet sich die Sensillenkutikula von der umgebenden Kutikula zumeist durch eine unregelmäßige Oberflächenstruktur, sei es in Form von Rillen, Falten oder winzigen, trichterartigen Vertiefungen. In vielen Fällen sind auch die Häutungsporen des Cones sichtbar; sie kommen stets in Mehrzahl, nicht selten in siebenfacher Ausführung vor und sind meist kreisförmig um die Basis des Sensillum angeordnet. Diese Poren bleiben nach einer Ecdysis als sichtbare Narben der mitgehäuteten Dendritenscheiden zurück, so daß die Anzahl der Poren bereits darauf hinweist, daß sich das Cone-Sensillum aus mehreren Sinneszellen oder sensorischen Einheiten mit jeweils eigener Dendritenscheide zusammensetzt.

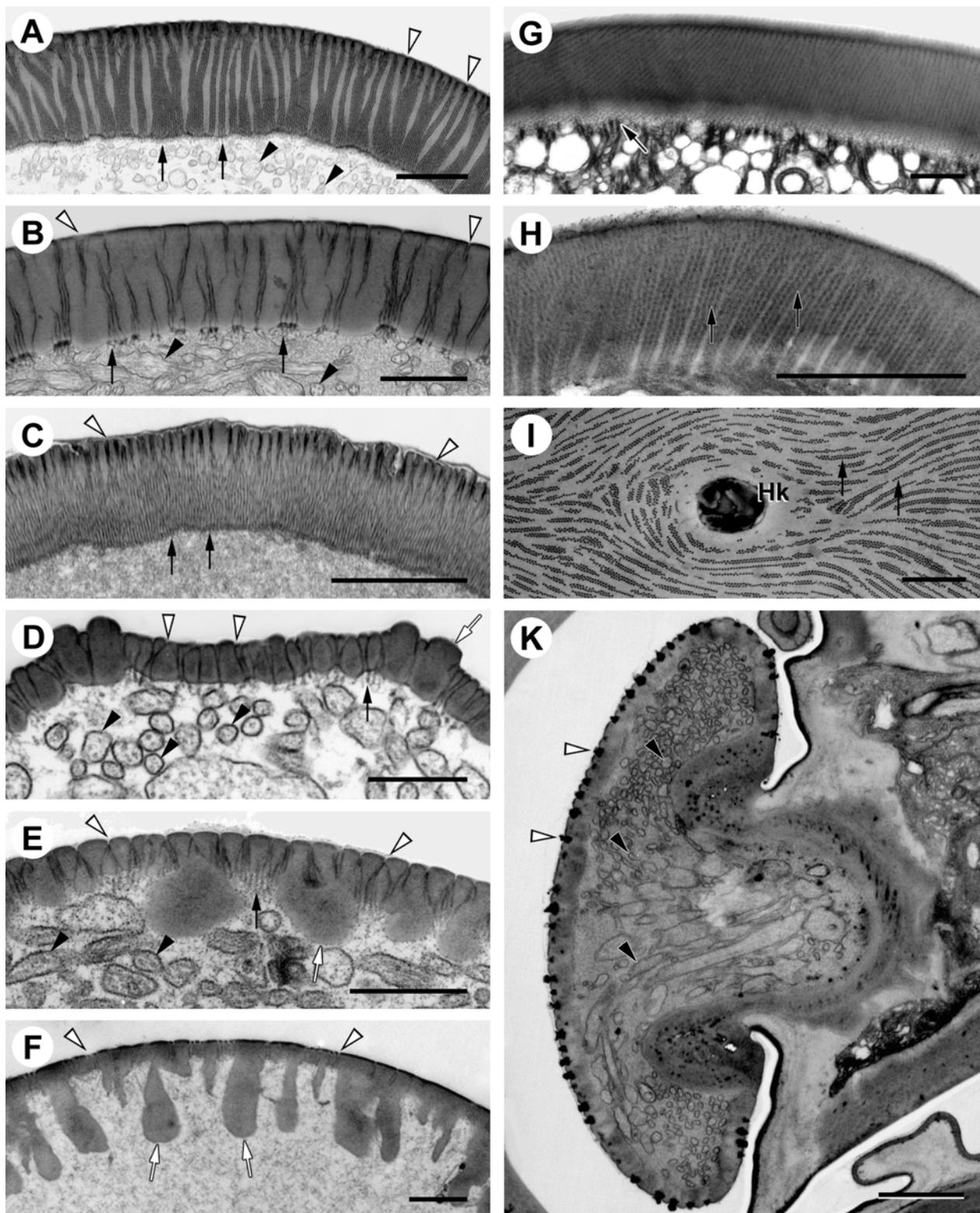
#### *Ultrastruktur*

Bei fast allen untersuchten Arten ist die einfache Kutikulawand des Cone-Sensillum in großen Bereichen oder zumindest distal mit zahlreichen Wandporen ausgestattet, die radial nach außen verlaufen und so den äußeren Sensillenlymphraum über Kanäle mit der Außenwelt verbinden (Abb. 5; 6 A, B). In diesen Porenkanälen verlaufen parallel angeordnete, extrazelluläre Porentubuli, die distal nahe der Epikutikula und proximal frei in der Peripherie des äußeren Sensillenlymphraums enden (Abb. 5). Anhand der Kutikulastruktur und des Porentubulussystems lassen sich morphologisch die folgenden vier Typen und ein fünfter, dem sichtbare Wandporen fehlen, unterscheiden:

- (I) Regelmäßig gebaute Kutikulawand mit einheitlichem Wanddurchmesser (je nach Larve 0,8 - 2  $\mu\text{m}$ ) (Abb. 5 A-C); die Porendichte und -größe ist zwar unterschiedlich (vgl. Abb. 5 A-C), sie sind jedoch nicht spaltenförmig; in einigen Fällen verzweigen sich die Porenkanäle distal (Abb. 5 A, B); eizelne Poren können etwa 3-15 Porentubuli enthalten.
- (II) Dieser Typ ähnelt dem ersten (I), jedoch ist die Kutikulawand weniger regelmäßig bzw. teilweise sogar stark verwinkelt gebaut; dies trifft in geringem Maße für die äußere Oberfläche zu (weite Porenöffnungen), doch im Besonderen auf die Wandinnenseite mit unterschiedlich stark ausgeprägten Kutikulafortsätzen (Abb. 5 D-F; 6 A, B); in extremen Fällen kann der Durchmesser der inneren Kutikulaleisten den der Kutikulawand zwischen den Leisten um ein fünffaches übersteigen (siehe Abb. 5 F: Wanddicke zwischen 0,15  $\mu\text{m}$  und 0,95  $\mu\text{m}$ ). Die Poren durchziehen die Kutikula vor allem in den Bereichen geringster Wanddicke (Abb. 5 E, F) und enthalten verhältnismäßig wenig Porentubuli (1-5).

---

**Abb. 5)** Ultrastruktur der Kutikulawand und des Porentubulussystems einiger Cone-Sensillen; (**A-H, K**) Querschnitte, (**I**) Längsschnitt der Sensillenwand; Orientierung in (**A-H**) so, daß das Sensillenumen mit den Dendritenverzweigungen (*schwarze Pfeilspitzen*) unten und das Außenmedium oberhalb der Kutikula liegt. **A-C**) Wandtyp I bei *Sargus bipunctatus* (Stratiomyidae, **A**), *Austrolimnophila ochracea* (Limoniidae s.H., **B**) und *Empis s.l.* (Empididae, **C**). **D-F**) Wandtyp II bei *Dixa* sp. (Dixidae, **D**), *Lonchoptera lutea*



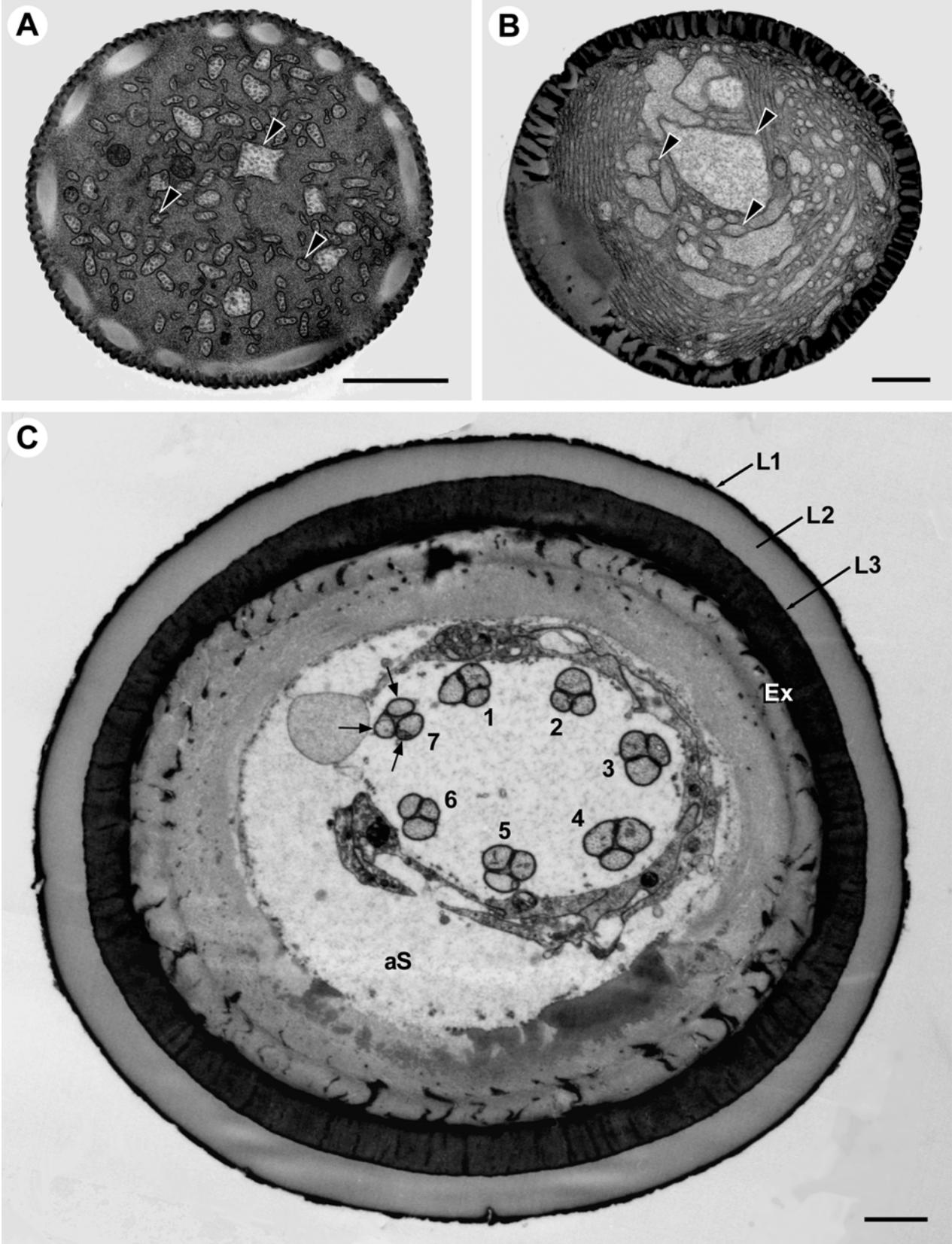
(Lonchopteridae, **E**) und *Tipula pruinosa* (Tipulidae s.H., **F**); innen sind unterschiedlich stark ausgeprägte Kutikulafortsätze (*weiße Pfeile*) zu sehen. **G-I**) Wandtyp III bei *Sciara* sp. (Sciaridae, **G**), *Rhagio* sp. (Rhagionidae, **H**) und *Bibio marci* (Bibionidae, **I**); die Häutungskanäle (*Hk*) der neuronalen Einheiten des Cones sind wesentlich größer als die Porenspalten und mit elektronenoptisch dichtem Material gefüllt. **K**) Wandtyp IV bei *Bezzia* sp. (Ceratopogonidae). *Weiße Pfeilspitzen*, Poren; *schwarze Pfeile*, Porentubuli; Balken: (A-C, G-K) 1  $\mu\text{m}$ ; (D-F) 0,5  $\mu\text{m}$ .

- (III) Die Sensillenwand ist gleichmäßig gebaut wie bei Typ I, doch die Poren haben die Form feiner Spalten; darin sind die Porentubuli in ein (Abb. 5 G) bis vier Reihen (Abb. 5 H) streng parallel angeordnet, so daß eine sehr hohe Anzahl von Porentubuli pro Spalte (bis zu 100) beobachtet wird (Abb. 5 H, I).
- (IV) Dieser Wandtyp zeichnet sich durch große, trichterförmige Porenöffnungen auf der Sensillenoberfläche aus (Abb. 5 K); diese Form tritt selten auf und wurde nur bei den Vertretern einer Dipterenfamilie gefunden. Während bei REM-Präparaten diese Trichter frei liegen und damit von außen gut sichtbar sind (Abb. 29 B), enthalten sie bei TEM-fixierten Tieren elektronenoptisch dichtes Material (Abb. 5 K).
- (V) Bei diesem Typ fehlen der Sensillenwand sichtbare Poren und Porentubuli; auch hier wurde der Wandtyp nur bei einer Dipterenfamilie gefunden (Abb. 26 G).

Wie die rasterelektronenmikroskopischen Beobachtungen bereits vermuten lassen, enthält der Cone stets mehrere Sinneszellen; bei den hier untersuchten Dipterenarten besitzt der Cone zwischen 7 und ca. 190 Rezeptorzellen. Ein besonderes Charakteristikum ist dabei die Anordnung der Zellen, denn jeweils zwei oder drei Sinneszellen sind zu einer sensorischen Einheit (Dyade bzw. Triade) zusammengefaßt (Abb. 6 C); dabei werden die Sinneszellen einer Einheit von einem eigenen Hilfszellkomplex und die Dendritenaußenglieder von einer gemeinsamen Dendritenscheide umgeben. Das Sensillum selbst setzt sich wiederum aus mehreren neuronalen Einheiten zusammen, die nicht selten kreisförmig angeordnet sind (Abb. 6 C). Zwar variiert die Anzahl der neuronalen Einheiten bei den hier untersuchten Arten zwischen 3 und 42 Einheiten, doch bei etwa drei viertel der Larven finden sich sieben Einheiten mit jeweils drei Dendriten [C7x3] (Abb. 6 C). Der äußere Sensillenlymphraum des Cones ist verhältnismäßig groß und nimmt den distalen Bereich des Sensillums ein; proximal etwa auf Höhe der Sensillenbasis wird er durch die tormogenen und trichogenen Hilfszellen abgeschlossen. Die Dendritenscheiden der Einheiten enden relativ weit proximal nahe der Sensillenbasis und entlassen die Dendritenaußenglieder frei in den äußeren Sensillenlymphraum. Hier verzweigen sich die Außenglieder sukzessive, wodurch eine Vielzahl feiner Dendritenverästelungen entsteht, die einen Großteil des äußeren Sensillenlymphraums ausfüllen (Abb. 5 A, B, D, E, K; 6 A, B). Die zelluläre Organisation der Rezeptorzellen entspricht dem üblichen Bau ciliärer Sinneszellen (vgl. 2.1).

---

**Abb. 6)** Ultrastruktur des Cone-Sensillums. **A, B)** Distale Querschnitte des Cones von *Tanytus* sp. (Chironomidae, **A**) und *Vermileo vermileo* (Vermileonidae, **B**), beide mit Kutikulatyp II; *Pfeilspitzen*, Dendritenverzweigungen. **C)** Proximaler Querschnitt des Cones von *Empis s.l.* (Empididae); im äußeren Sensillenlymphraum (*aS*) befinden sich sieben neuronale Einheiten (*I-7*), die jeweils wieder aus drei Sinneszellen (*Pfeile*) bestehen. Gut zu erkennen ist auch der Aufbau der Kutikulawand aus einer elektronenoptisch dichten Zementschicht (*L1*-Schicht nach Steinbrecht 1997), einer hier ungewöhnlich dicken Lipid- oder Wachsschicht (*L2*-Schicht nach Steinbrecht 1997), einer dünnen Kutikulinschicht (*L3*-Schicht nach Steinbrecht 1997) und der Exokutikula (*Ex*), von der der äußere Teil hier offensichtlich stärker sklerotisiert (dunkel) ist als der innere. Balken: 1 µm.



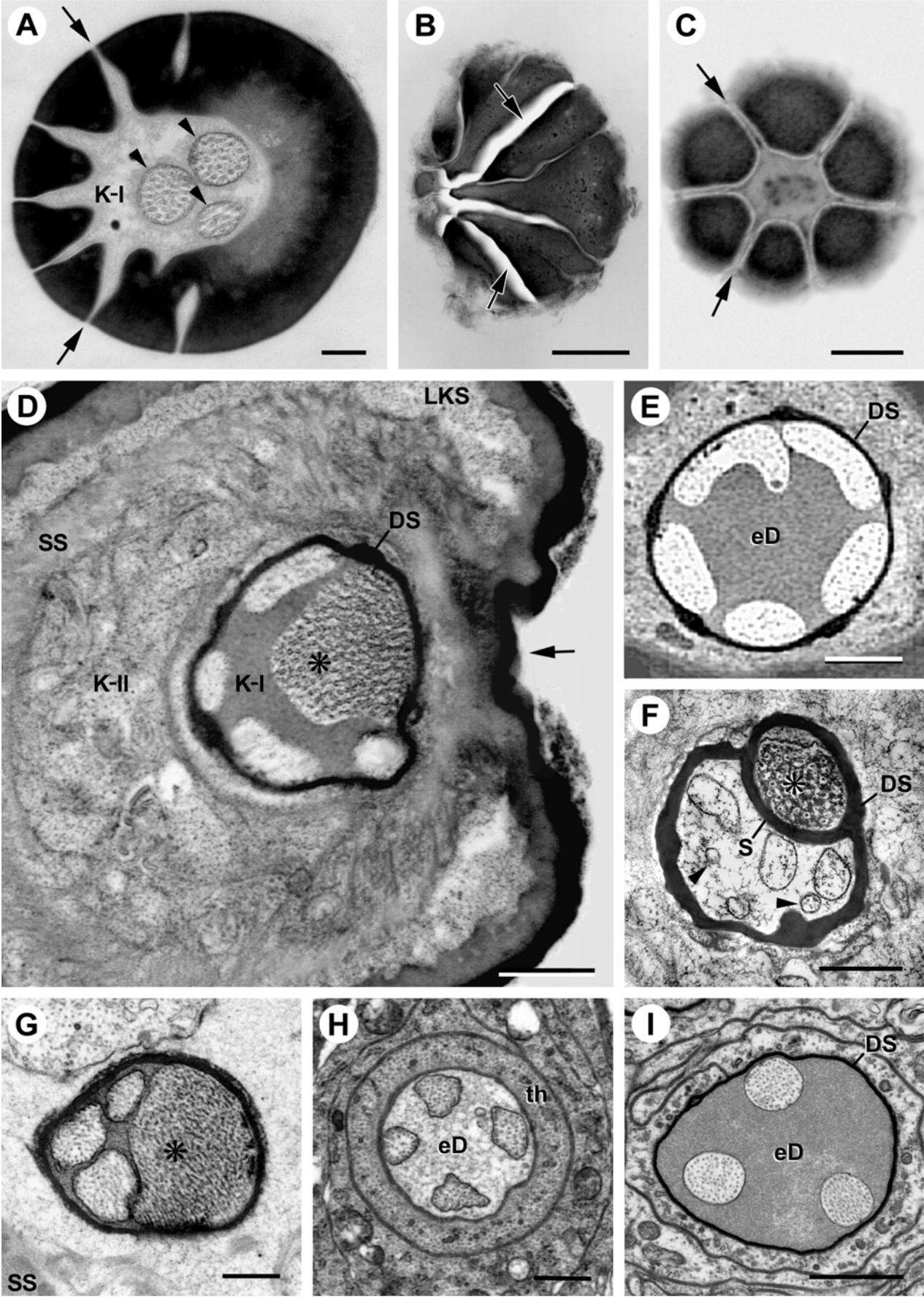
#### 4.1.2 Peg (P)

Der Begriff „Peg“ wird vor allem für Geschmacks- und Kontaktchemosensillen verschiedenster Regionen des Arthropodenkörpers verwendet (z.B. Bloom et al. 1982a, b; Hansen & Heumann 1971); unter anderem auch von Zacharuk und Blue (1971a) sowie nachfolgenden Autoren (Jez & McIver 1980; Nicastró et al. 1995) für ein spezifisches Sensillum auf den larvalen Antennen von Stechmücken (Culicidae) und Büschelmücken (Chaoboridae). Wie zuvor beim Cone-Sensillum, wird auch hier die Bezeichnung „Peg“ zur Benennung eines anhand verschiedener Kriterien deutlich abgrenzbaren Sensillums herangezogen, unabhängig von dessen äußerer Form.

Äußerlich betrachtet, könnte man die meisten antennalen Pegs für *S. styloconica* halten, da in den überwiegenden Fällen ein schmaler Endzapfen auf einem etwas breiteren Kutikulasockel sitzt. Selbst bei stark gestauchten Antennen oder solchen, deren Antennenglieder völlig zurückgebildet sind und die Sensillen scheinbar direkt am Caput einlenken, ist der basale Sockel meist vorhanden. Die ultrastrukturellen Ergebnisse und im Besonderen der Nachweis einer beweglichen Gelenkregion des Endzapfens zeigen jedoch, daß der Kutikulasockel nicht Bestandteil des Sensillums ist. Dennoch ist diese Zusammensetzung sehr charakteristisch und erlaubt häufig schon rasterelektronenmikroskopisch die Identifikation des Pegs, bzw. des Peg-Organ\*. Bei den eigentlichen Peg-Sensillen handelt es sich aber meist um *S. basiconica*, die bei den untersuchten Arten vorwiegend in Größe und Länge variieren; einschließlich des Kutikulasockels wurde in der vorliegenden Untersuchung eine Länge des Peg-Organ von bis zu 40 µm (bei *Aedes mariaae*) gemessen, womit es nach dem Cone zu den auffälligsten Sensillen auf den Antennen zählt. Die Untersuchung von deutlich mehrgliedrigen Antennen zeigt, daß der Peg immer an der distalen Spitze der Antennen liegt. Die Oberflächenstruktur des Peg-Organ ist überwiegend glatt und gleichmäßig, nur die äußerste Spitze des Pegs ist mit einer terminalen Pore oder sternförmig zusammenlaufenden Spalten versehen.

**Abb. 7)** Ultrastruktur des Peg-Sensillums; Querschnitte. **A)** Distaler Schnitt durch den [3+1] Peg von *Liponeura* sp. (Blephariceridae); die drei chemosensitiven Dendriten (*Pfeilspitzen*) befinden sich in Kanal I (*K-I*); die Dendritenscheide ist hier bereits komplett mit der Innenseite der Kutikulawand „verschmolzen“; *Pfeile*, terminale Spalten. **B, C)** Terminale Öffnungen (*Pfeile*) bei *Satchelliella* sp. (Psychodidae, **B**) und *Sciara* sp. (Sciaridae, **C**). **D-F)** [P4+1] Peg von *Rhagio* sp. (Rhagionidae, **D, E**) und einer Mycetophilidae (**F**); in der beweglichen Gelenkregion des Sensillums (**D**) steht der mechanosensitive Dendrit mit Tubularkörper (*Stern*) über die Dendritenscheide (*DS*) und das Sockelseptum (*SS*) mit der Außenkutikula in Kontakt (*Pfeil*). In einigen Fällen (**F**) ist der mechanosensitive Dendrit (*Stern*) durch ein Septum (*S*) der Dendritenscheide (*DS*) von den chemosensitiven Dendriten abgetrennt; letztere besitzen sehr selten einige dünne Verzweigungen (*Pfeilspitzen*). Proximal der Gelenkregion (**E**) befinden sich die Dendriten in der Peripherie des erweiterten Dendritenscheidenlumens (*eD*). **G, H)** [3+1] Peg von *Aedes mariaae* (Culicidae, **G**) und *Hapalothrix lugubris* (Blephariceridae, **H**); *Stern*, Tubularkörper. **I)** [P3+0] Peg von *Episyrphus balteatus* (Syrphidae). *DS*, Dendritenscheide; *eD*, erweitertes Dendritenscheidenlumen; *K-I*, Kanal I; *K-II*, äußerer Sensillenlymphraum; *LKS*, Lumen des Kutikulasockels; *SS*, Sockelseptum; *th*, thekogene Hilfszelle; Balken: (A) 2 µm; (I) 1 µm; (B, D-H) 0,5 µm; (C) 0,2 µm.

\* Als Peg-Organ wird das Gefüge aus Peg-Sensillum und basalem Kutikulasockel bezeichnet.



### *Ultrastruktur*

Das antennale Peg-Sensillum enthält drei bis fünf, bei einigen Außengruppenvertretern auch sechs Sinneszellen; charakteristisch ist dabei die Zusammensetzung aus einer mechanosensitiven und drei bis fünf chemosensitiven Rezeptorzellen [Pn+1] (Abb. 7 D, F, G). Obwohl alle Dendritenaußenglieder des Sensillums von einer gemeinsamen Dendritenscheide umgeben werden (Abb. 7 D, E, G-I), ist der mechanosensitive Dendrit in einigen Fällen an seinem distalen Ende räumlich von den übrigen Sinneszellen getrennt, wobei die Dendritenscheide durch ein zusätzliches Septum eine separate Tasche bildet (Abb. 7 F). Auch strukturell unterscheiden sich die beiden Dendritentypen deutlich; während die chemosensitiven Außenglieder fast bis zur Spitze des Sensillums reichen (Abb. 7 A), endet der mechanosensitive Dendrit an der Sensillenbasis. Hier zeigt letzterer auch modalitätsspezifische Strukturen, wie einen großen Tubularkörper, bestehend aus dicht gepackten, parallel verlaufenden Mikrotubuli, die in elektronenoptisch dichtes Material eingebettet sind (Abb. 7 D, F, G), sowie einen engen Kontakt mit der beweglichen Gelenkregion des Sensillums (Abb. 7 D).

Anders als die chemosensitiven Dendriten des Cones, sind die Dendriten des Pegs in der Regel unverzweigt; nur gelegentlich treten laterale Fortsätze der Dendriten auf, die aber sehr kurz sind und sich nicht weiter verzweigen (Abb. 7 F). Darüber hinaus endet die Dendritenscheide des Pegs nicht wie beim Cone im Bereich der Sensillenbasis, sondern setzt sich bis nahe an die Sensillenspitze fort und geht kurz vor der terminalen Öffnung in die Kutikulawand des Sensillums über. Dadurch bestehen im Peg zwei voneinander getrennte Kanalsysteme: Kanal I oder das Zentrallumen, das von der Dendritenscheide umgeben ist und in dem sich die Dendriten befinden, sowie Kanal II, der morphologisch dem äußeren Sensillenlymphraum entspricht und proximal durch die beiden äußeren Hilfszellen abgegrenzt wird (Abb. 7 D). Die terminale Öffnung ist oft sechs- (Abb. 7 C) oder mehrstrahlig (Abb. 7 A, B) und stellt eine Verbindung zwischen Außenmedium und dem Zentrallumen bzw. den darin befindlichen chemosensitiven Dendriten dar. Diese Pore ist die einzige sichtbare Öffnung der Sensillenwand; zum einen unterscheidet dies den Peg von vielporigen Chemosensillen, zum anderen bedeutet es aber auch, daß die Dendritenscheide des Sensillums durch diese Öffnung gehäutet werden muß. Im Unterschied zu anderen Sensillen wird diese Häutungspore aber nach der Ecdysis offensichtlich nicht mit elektronenoptisch dichtem Material verschlossen.

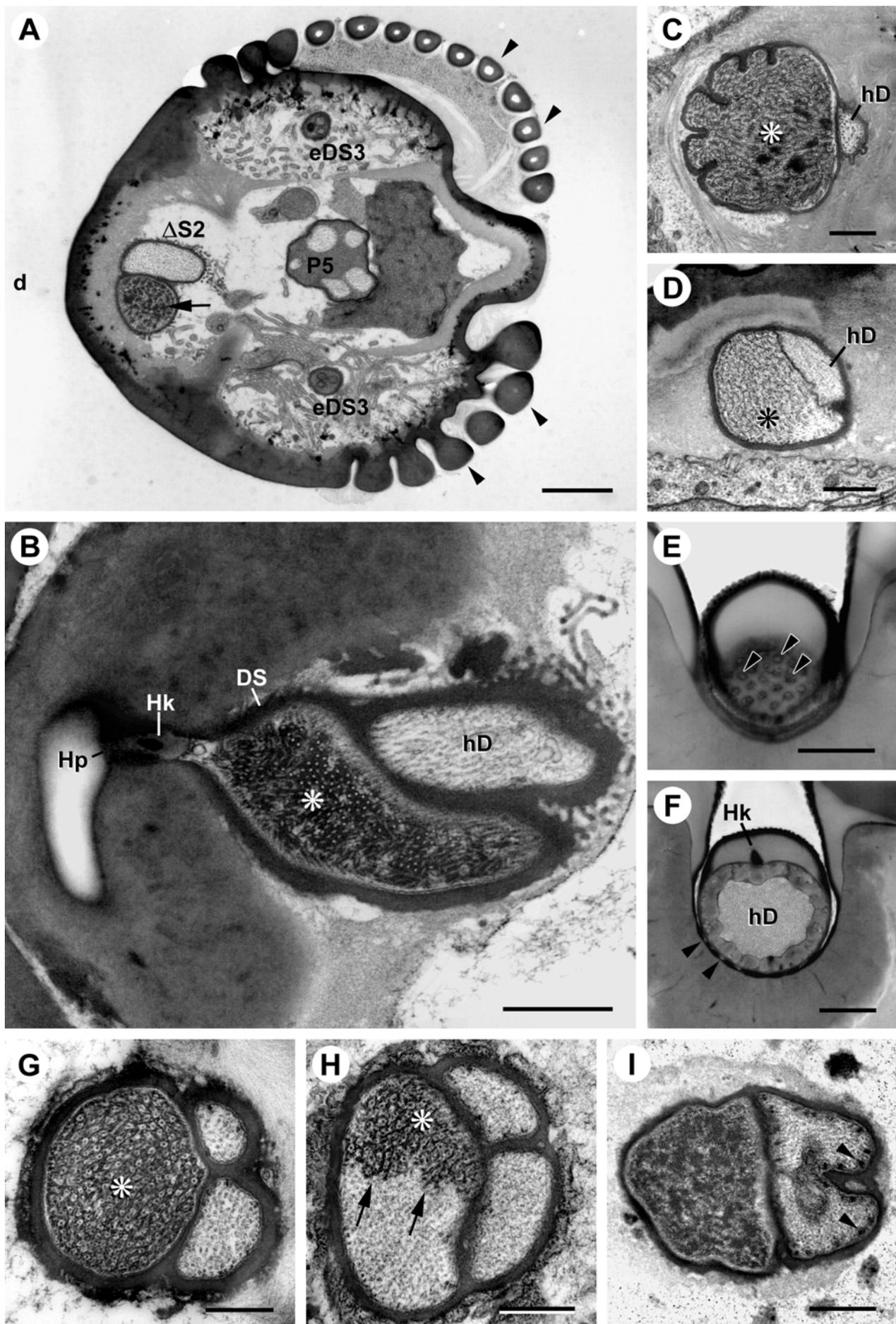
Proximal der Sensillenbasis und des Tubularkörpers der mechanosensitiven Sinneszelle sind die Dendritenaußenglieder morphologisch nicht zu unterscheiden und die Dendritenscheide umschließt ein ungewöhnlich weites Lumen (Abb. 7 E). Proximal steht dieses Lumen, das hier als erweitertes Dendritenscheidenlumen (eD) bezeichnet wird, mit dem inneren Sensillenlymphraum in Verbindung, der die Dendriten auf Höhe ihrer Cilien umgibt; distal der Sensillenbasis geht das erweiterte Dendritenscheidenlumen in den schon erwähnten Kanal I über. Die Form der Dendritenquerschnitte variiert in diesem Bereich zwischen kreisrund (Abb. 7 I) und länglich abgeflacht (Abb. 7 E), doch bei fast allen untersuchten Peg-Sensillen befinden sich die Dendriten in der Peripherie des erweiterten Dendritenscheidenlumens (Abb. 7 E, H, I).

### 4.1.3 Sensillen mit Dendritenaußengliedern unterschiedlicher Elektronendichte ( $\Delta$ S2/3)

Dieser Sensillentyp, der bereits für Culicoidea-Larven beschrieben wurde (Nicastro et al. 1995), faßt äußerlich extrem vielgestaltige Sensillen zusammen. So kommen sie bei den hier untersuchten larvalen Antennen als *S. trichodeum* und kurzes *S. basiconicum* ebenso vor, wie als *S. squamiformium*, *S. coelosphaericum* oder *S. auricullicum*; in anderen Fällen können äußerlich sichtbare Kutikulastrukturen aber auch völlig fehlen. Die meisten untersuchten Taxa sind mit drei oder seltener mit zwei Sensillen dieses Typs ausgestattet. In den überwiegenden Fällen lenken sie, wie der Cone, am distalen Ende des ersten Antennenglieds ein; nur bei einigen Vertretern mit besonders langen oder vielgliedrigen Antennen sind sie teilweise auch distaler zu finden. Interessanterweise kann man fast immer eine dreieckige (bei drei Sensillen) oder symmetrische Anordnung (bei zwei Sensillen) um die übrigen Sensillen feststellen. Dies kann selbst in solchen Fällen gezeigt werden, bei denen die Sensillen auf unterschiedlichen Antennengliedern sitzen, indem man die Antenne von distal betrachtet und sich die Sensillenanordnung in eine Ebene projiziert vorstellt (vgl. 4.2.3.5 Chironomidae und Abb. 91 F).

#### *Ultrastruktur*

Der äußeren Vielgestaltigkeit stehen sehr spezifische und ungewöhnliche Gemeinsamkeiten in der internen Ultrastruktur gegenüber. Die  $\Delta$ (delta)-Sensillen besitzen zwei oder drei Sinneszellen, deren parallel verlaufende Dendritenfortsätze dicht von einer gemeinsamen Dendritenscheide umgeben sind (Abb. 8 A-D, G-I). Wichtigstes Charakteristikum dieses Sensillentyps ist die unterschiedliche elektronenoptische Dichte im distalen Bereich der Dendritenaußenglieder, d.h. bei allen untersuchten Arten bildet einer der zwei bis drei Dendriten distal einen langen, elektronenoptisch dichten Tubularkörper, während der oder die verbliebenen Dendriten mit wesentlich weniger Mikrotubuli und damit heller erscheinendem Cytoplasma ausgestattet sind (Abb. 8 A-D, G-I). Die im Tubularkörper akkumulierten Mikrotubuli sind von dunkel kontrastiertem Material umgeben (Abb. 8 B, C, G, H). Während die strukturellen Übereinstimmungen dieses Sensillentyps bezüglich des mechanosensitiven Dendriten sehr deutlich sind, können für den oder die elektronenoptisch weniger dichten Dendriten keine modalitätsspezifischen Gemeinsamkeiten festgestellt werden; vielmehr zeigen sie sogar recht unterschiedliche Endstrukturen. Bei einem Teil der untersuchten Larven deuten die Strukturen auf Chemorezeption hin; in diesen Fällen setzen sich der oder die „hellen“ Dendriten frei, d.h. ohne Dendritenscheide, über das Ende des mechanosensitiven Dendriten hinaus in eine poröse Kutikulastruktur fort (Abb. 8 E, F). Bei anderen Larven dagegen zeigen der oder die elektronenoptisch weniger dichten Dendritenaußenglieder am distalen Ende entweder keine modalitätsspezifischen Strukturen (Abb. 8 C, D) oder bestenfalls eine Art „Mini-Tubularkörper“ aus Mikrotubuli ohne Intertubulärmatrrix und manchmal mit elektronenoptisch dichten Partikeln, die an MICs („membrane integrated cones“) erinnern (Abb. 8 I).



## 4.1.4 Sensillen mit erweiterter Dendritenscheide (eDS2/3)

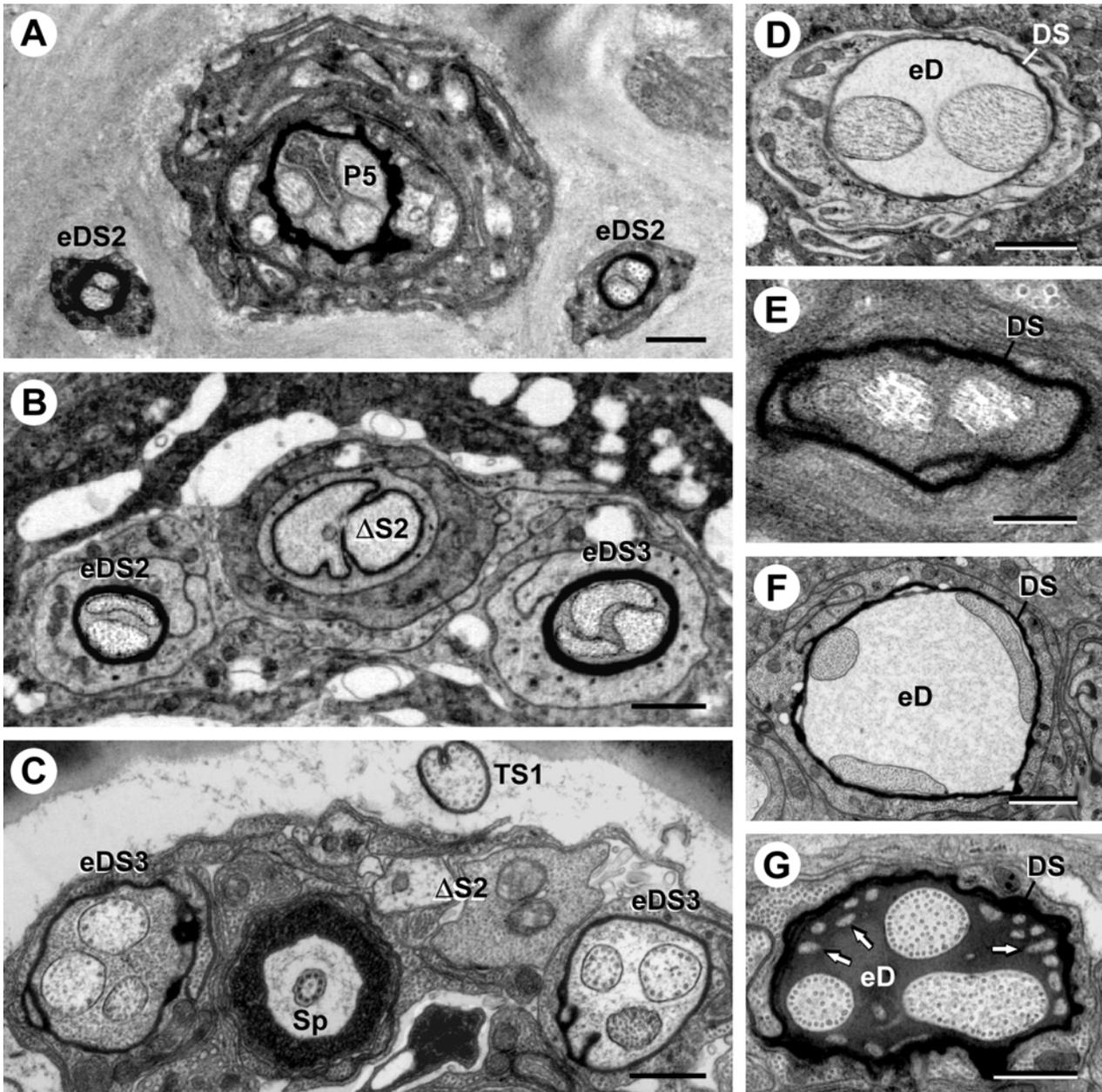
Innerhalb dieser Klasse beobachtet man überwiegend Sensillenpaare, die um andere Sensillen, wie z.B. den Peg, symmetrisch angeordnet sind. Mit dem REM betrachtet, sind es meist sehr unscheinbare und vor allem kurze S. *basiconica*, nur selten bilden sie so ausgefallene Kutikulastrukturen, wie die des „Palisadensensillum“ von *Chironomus* sp. (Chironomidae; Abb. 8 A; 31 C; 33 A, B).

*Ultrastruktur*

Ausgestattet sind die eDS-Sensillen mit zwei bis drei Rezeptorzellen, ähnlich wie die zuvor beschriebenen  $\Delta$ -Sensillen, jedoch sind zwischen den Dendritenaußengliedern keine vergleichbaren Unterschiede zu erkennen; keine der Sinneszellen besitzt einen Tubularkörper (Abb. 9). Als auffälligste Gemeinsamkeit ist vor allem das erweiterte Dendritenscheidenlumen zu nennen (Abb. 9 C-G); dieses Merkmal ist auch eines der Charakteristika des Peg-Sensillum, doch die eDS-Sensillen besitzen weder einen mechanosensitiven Dendriten noch eine bewegliche Gelenkregion. Darüber hinaus sind nicht nur die externen Kutikulastrukturen der eDS-Sensillen meist kleiner als die des Pegs, sondern auch die Sensillengröße im Inneren der Antenne (Abb. 9 A). Meist ist die Form der Dendritenquerschnitte rundlich und nur selten ordnen sich die Dendriten so deutlich in der Peripherie des erweiterten Dendritenscheidenlumens an, wie es beim Peg der Fall ist (Abb. 9 C-E, G). Distal ist meist eine Pore erkennbar, die jedoch im Unterschied zum Peg kleiner und rundlich geformt ist.

---

**Abb. 8)** Ultrastruktur der  $\Delta$ S2/3-Sensillen; (A, C-I) Querschnitte, (B) Längsschnitt. **A)** Eine Übersicht der rechten Antenne von *Chironomus* sp. (Chironomidae) auf Höhe des zweiten Antennenglieds zeigt neben einem  $\Delta$ S2-Sensillum und dem P5-Peg auch zwei „Palisadensensillen“ (eDS3) mit regelmäßig angeordneten Kutikulafortsätzen (*Pfeilspitzen*); *Pfeil*, mechanosensitiver Dendrit. **B)** Basis eines  $\Delta$ S2-Sensillum bei *Simulium* sp. (Simuliidae); die gemeinsame Dendritenscheide (DS) setzt sich in den Häutungskanal (*Hk*) fort; die Häutungspore (*Hp*) ist durch elektronenoptisch dichtes Material verschlossen. **C, D)**  $\Delta$ S2-Sensillen von *Satchelliella* sp. (Psychodidae, **C**) und *Lonchoptera lutea* (Lonchopteridae, **D**). **E, F)** Distaler (**E**) und etwas proximalerer (**F**) Schnitt durch ein  $\Delta$ S2-Sensillum einer Dolichopodidae; außer dem Häutungskanal (*Hk*) ziehen noch zahlreiche kleinere Poren (*Pfeilspitzen*) durch die Sensillenwand. **G, H)**  $\Delta$ S3-Sensillen bei einer Mycetophilidae (**G, H**); etwas proximal der Sensillenspitze (**H**) beginnt mit der elektronenoptisch dichten Intertubulärmatrize (*Pfeil*) auch der Tubularkörper (*Stern*). **I)**  $\Delta$ S3-Sensillum bei *Sciara* sp. (Sciaridae); ungewöhnlicherweise sind an den Dendritenmembranen der beiden „hellen“ Außenglieder elektronenoptisch dichte Strukturen (*Pfeilspitzen*) zu erkennen. *d*, dorsal; *hd*, elektronenoptisch weniger dichter, „heller“ Dendrit; *Stern*, Tubularkörper; Balken: (A, E, F) 1  $\mu$ m; (B-D, G-I) 0,5  $\mu$ m.



**Abb. 9)** Ultrastruktur der eDS2/3-Sensillen; Querschnitte. **A-C)** eDS-Sensillenpaare; bei *Trichocera* sp. (Trichoceridae, **A**) flankieren zwei eDS2-Sensillen den Peg (*P5*), bei *Hapalothrix lugubris* (Blephariceridae, **B**) zwei unterschiedliche eDS-Sensillen distal ein  $\Delta$ S2-Sensillum und bei *Chironomus* sp. (Chironomidae, **C**) zwei eDS3-Sensillen ebenfalls ein  $\Delta$ S2-Sensillum, zu dem proximal noch ein Scolopalorgan (*Sp*) hinzukommt. **D, E)** eDS2-Sensillen; die Sensillenlymphe im erweiterten Dendritenscheidenlumen (*eD*) von *Sargus bipunctatus* (Stratiomyidae, **D**) ist elektronenoptisch wenig dicht, während sie bei einer Cecidomyiidae (**E**) elektronenoptisch dicht und granulär erscheint. **F, G)** eDS3-Sensillen bei *Nephrotoma* sp. (Tipulidae s.H., **F**), mit peripher gelegenen Dendriten, und bei *Austrolimnophila ochracea* (Limoniidae s.H., **G**), das außer einer elektronenoptisch dichten Sensillenlymphe auch noch feine Dendritenverzweigungen (*Pfeile*) besitzt. *DS*, Dendritenscheide; *eD*, erweitertes Dendritenscheidenlumen; *TS1*-Sensillum; Balken: (D, F) 1  $\mu$ m; (A-C, G) 0,5  $\mu$ m; (E) 0,2  $\mu$ m.

#### 4.1.5 Sensillen mit lamelliertem Dendritenaußenglied (IS2/3)

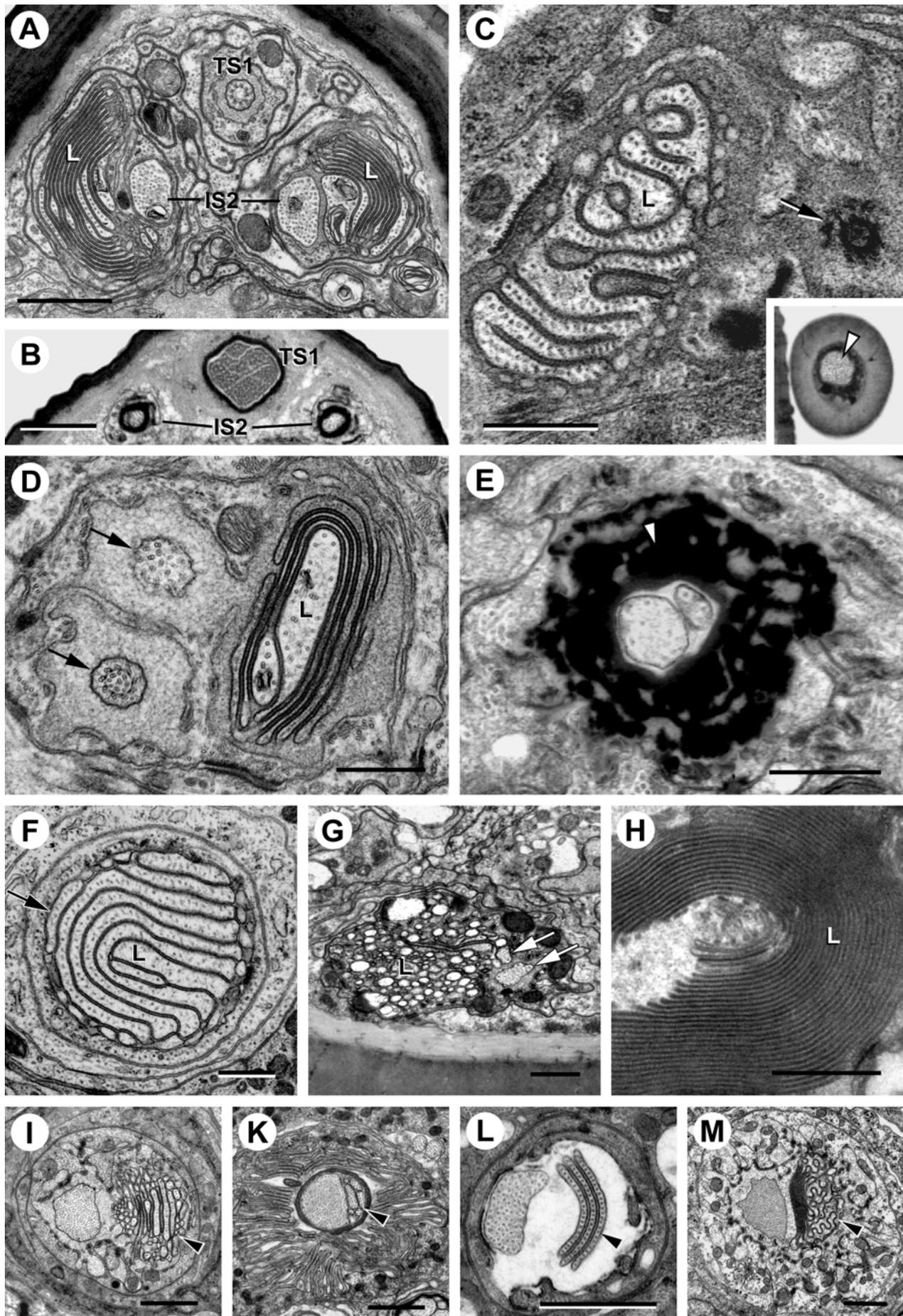
Ähnlich wie zuvor bei den eDS-Sensillen sind viele IS-Sensillen von außen betrachtet kleine *S. basiconica*, *S. trichodea* oder Sensillen, denen äußerlich sichtbare Strukturen fehlen. Eine Sonderstellung unter den IS-Sensillen nimmt der akzessorische Fortsatz des Cones von *Aedes mariae* (Culicidae) ein, der zwar die strukturellen Merkmale eines IS-Sensillum zeigt, aber im Hilfszellkomplex des Cones integriert ist und distal von diesem Sensillum abzweigt.

##### *Ultrastruktur*

Die IS-Sensillen sind mit zwei bis drei Sinneszellen ausgestattet und die Dendritenaußenglieder werden von einer gemeinsamen, aber oft sehr dünnen und unscheinbaren Dendritenscheide umgeben (Abb. 10 F, G, I, L, M).

Anhand der distalen Merkmale lassen sich zwei IS-Typen unterscheiden: solche, die einen distalen Kutikulafortsatz besitzen, bzw. Sensillen ohne äußerlich sichtbaren Fortsatz. Im ersten Fall projizieren ein bis zwei conoterminal Sinneszellen unverzweigt und ohne Bildung intrazellulärer Spezialisierungen bis in die Spitze des Sensillum und füllen dort das Lumen bis zur Kutikulawand vollständig aus (Abb. 10 C Insert, 10 E). Bei einigen der untersuchten IS-Sensillen fallen auch ungewöhnlich verschlungene, elektronenoptisch dichte Kutikulaendstrukturen auf, die den oder die unverzweigten Dendriten ebenfalls eng umschließen (Abb. 10 E). Fehlt jedoch ein externer Fortsatz, ist das bzw. sind die Außenglieder meist schmal und enden nahe der Ecdysialpore (Abb. 10 B). Eine große terminale Pore, wie sie beim Peg ausgebildet wird, ist bei IS-Sensillen ebensowenig vorhanden, wie ein vielporiges Wandporensystem.

Darüber hinaus ist stets eine stratoterminal Rezeptorzelle vorhanden, die ein komplexes Lamellensystem bildet, das distal des Ciliums beginnt und bereits relativ weit proximal enden kann. Die stratoterminal Sinneszelle ist also meist nur tief im Inneren der Antenne oder sogar des Caputs zu finden. Das lamellierte Dendritenaußenglied zeigt die größte Formenvielfalt aller in dieser Arbeit untersuchten Rezeptorzellen; die Gestalt reicht von Lamellenstapeln unterschiedlicher Größe (Abb. 10 A, D, F, H, L), über fingerförmige Ausstülpungen (Abb. 10 G, I, K) bis hin zu verzahnten Mäandersystemen (Abb. 10 C, M). Trotz des meist voluminösen Lamellensystems ist das Auffinden von IS-Sensillen ohne äußere Kutikulafortsätze zum Teil schwierig, da sich die auffälligen Strukturen wie erwähnt meist tief im Körperinneren befinden und sich die unverzweigten Dendriten ebenso wie der äußere Sensillenlymphraum distal des lamellierten Dendriten stark verjüngen. Ähnlich den eDS-Sensillen treten auch IS2-Sensillen bisweilen als Sensillenpaar auf (Abb. 10 A, B).



#### 4.1.6 Labyrinth-Sensillum (LaS2)

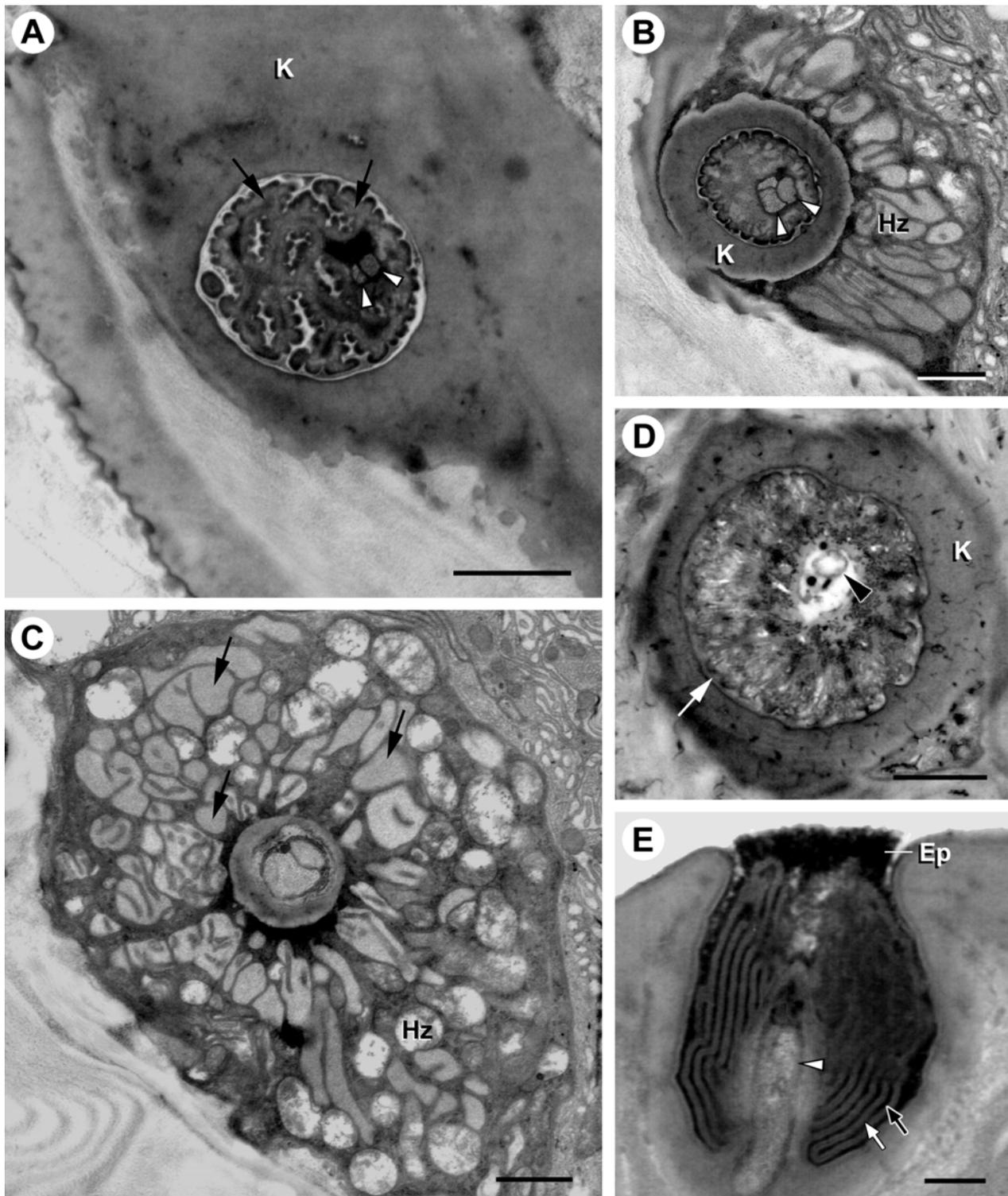
Dieses ungewöhnliche Sensillum wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nur bei den Vertretern der Bibionomorpha gefunden. Rasterelektronenmikroskopisch betrachtet, unterscheidet sich das Labyrinth-Sensillum zunächst kaum von den anderen knopfförmigen Sensillen, die jeweils in der Nachbarschaft des LaS-Sensillums liegen. Bei höherer Vergrößerung ist jedoch zu erkennen, daß es als *S. coeloconicum* offensichtlich tief in die Antennenkutikula eingelassen ist und die Sensillenkutikula eine unregelmäßige Oberfläche besitzt. Das Labyrinth-Sensillum kann keinem bestimmten Antennenglied zugeordnet werden, da beinahe alle Antennen, auf denen dieses Sensillum vorkommt, plattenförmig reduziert sind; es befindet sich aber immer in unmittelbarer Nachbarschaft zum Peg-Organ.

##### *Ultrastruktur*

Das Labyrinth-Sensillum besitzt zwei Sinneszellen, deren Dendritenaußenglieder weitgehend unverzweigt bis zur Sensillenspitze reichen (Abb. 11); besonders im proximalen Abschnitt des Außenglieds können jedoch, ähnlich wie beim Peg, vereinzelt kurze Seitenverzweigungen auftreten (Abb. 11 B). In den distalen Dendritenausläufern sind zwar Mikrotubuli vorhanden, eine deutlich erhöhte Mikrotubulidichte ähnlich einem Tubularkörper konnte jedoch nicht festgestellt werden (Abb. 11 A, B). Spezifische Merkmale, durch die sich diese Sensillenklasse von allen anderen Typen unterscheidet, zeigen vor allem die Hilfszellen und die extrazellulären Strukturen. So variiert der Bau des apikalen Kutikulaapparats zwischen den einzelnen Spezies zwar leicht, doch allen ist eine starke Oberflächenvergrößerung gemein (Abb. 11 A, D, E). Anstatt in ein Haarlumen zu projizieren, enden die Dendriten der LaS-Sensillen in einem zentralen Kanal, der in ein eng anliegendes, labyrinthartig (Abb. 11 A, D) bis lamellig (Abb. 11 E) verzweigtes Kutikulasystem hineinreicht. Bei den elektronenoptisch dichten und weniger

---

**Abb. 10** Ultrastruktur der IS2/3-Sensillen; Querschnitte. **A, B** Proximal (**A**) und distal (**B**) geschnittenes IS2-Sensillenpaar von *Episyrphus balteatus* (Syrphidae); die Lamellensysteme (*L*) sind jeweils nach außen zur Kutikulawand gerichtet. Darüber hinaus ist das Cilium (**A**) bzw. der Tubularkörper (**B**) eines TSI-Sensillums zu sehen. **C**) IS2-Sensillum von *Dixa* sp. (Dixidae) mit distalem Kutikulafortsatz (Insert, Vergrößerung: x 9500); *Pfeilspitze*, unverzweigter Dendrit; *Pfeil*, Cilium des unverzweigten Dendriten. **D, E**) IS3-Sensillen; bei *Episyrphus balteatus* (Syrphidae, **D**) ohne Kutikulafortsatz; beachte die ungewöhnlich hohe Anzahl von Mikrotubuli in den Cilien (*Pfeile*) (siehe Kapitel 4.1.11). Bei einer Calliphoridae (**E**) ziehen die unverzweigten Dendriten distal in eine elektronenoptisch dichte und labyrinthartig gebaute Kutikulastruktur (*weiße Pfeilspitze*). **F-H**) Unterschiedliche Lamellensysteme (*L*) beim IS2-Sensillum von *Aedes mariae* (Culicidae, **F**), sowie den IS3-Sensillen von *Lonchoptera lutea* (Lonchopteridae, **G**) und einer Cecidomyiidae (**H**); *Pfeile*, unverzweigte Dendriten. **I-M**) Unterschiedliche Lamellensysteme (*Pfeilspitzen*) bei den IS2-Sensillen der Tipulomorpha-Larven: *Nephrotoma* sp. (Tipulidae s.H., **I**), *Phylidorea* sp. (Limoniidae s.H., **K**), *Austrolimnophila ochracea* (Limoniidae s.H., **L**) und *Tipula lunata* (Tipulidae s.H., **M**). *L*, Lamellensystem; Balken: (A, B, I-M) 1 µm; (C-H) 0,5 µm.



**Abb. 11)** Ultrastruktur des Labyrinth-Sensillum; (A-D) Querschnitte, (E) Längsschnitt. A-C) Ultradünnschnittserie des Labyrinth-Sensillum einer Mycetophilidae; apikal (A) ist eine labyrinthartige Kutikulastruktur (*Pfeile*) in der Antennenkutikula (K) versenkt; letztere reicht als Kutikulaschaft bis weit proximal (B). Auf dem basalsten Schnitt (C) sind die zahlreichen Zisternen und Vesikel (*Pfeile*) einer stark vergrößerten Hilfszelle (Hz) zu erkennen. D) Labyrinth-Sensillum von *Sciara* sp. (Sciaridae); *Pfeil*, feinporige Kutikulastruktur mit elektronenoptisch dichtem, fibrillärem Material. E) Labyrinth-Sensillum einer Cecidomyiidae; das apikale Kutikulalabyrinth setzt sich lamellenartig aus hellen (*weißer Pfeil*) und dunklen Schichten (*schwarzer Pfeil*) zusammen; *Ep*, Epikutikula. *Pfeilspitzen*, Dendriten; Balken: (A-D) 1  $\mu$ m; (E) 0,2  $\mu$ m.

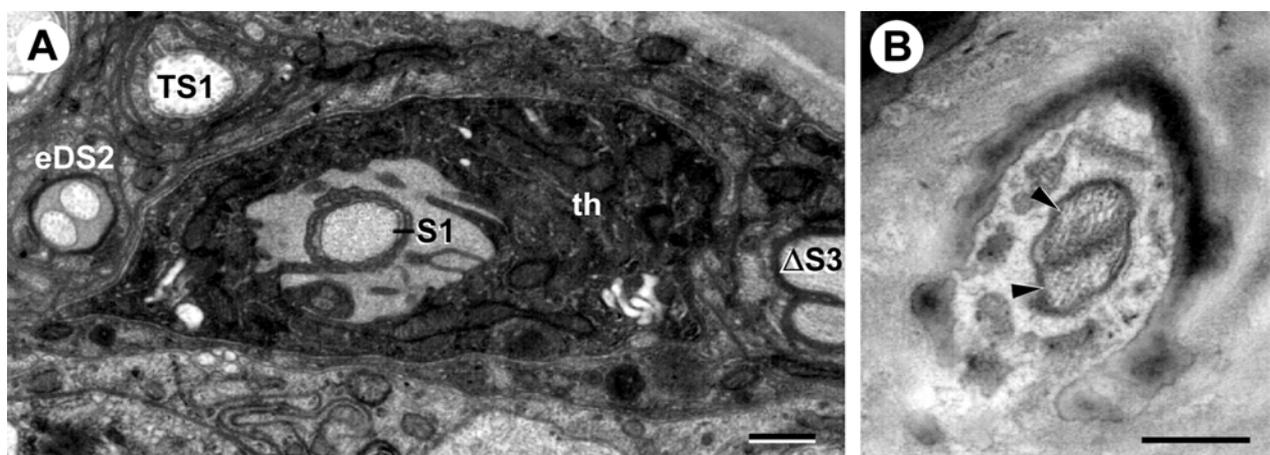
dichten Schichten könnte es sich jeweils um Epi- und Exokutikula handeln (Abb. 11 A, E). Die Sensillenkutikula und die Dendriten des *S. coeloconicum* werden bis relativ weit proximal von einem Schaft aus Antennenkutikula umgeben (Abb. 11 B-D). Eine der Hilfszellen ist stark vergrößert und ihr Cytoplasma enthält zahlreiche Zisternen und Vesikel (Abb. 11 B, C), die offensichtlich mit dem Material gefüllt sind, das teilweise auch in den Kanälen der apikalen Kutikulastruktur zu finden ist. So reichen Ausläufer dieser spezialisierten Hilfszelle auch bis an das proximale Ende des Kutikulaapparats.

#### 4.1.7 Sensillen ohne modalitätsspezifische Strukturen (S1/2)

Äußerlich betrachtet sind von diesen Sensillen häufig keine oder aber nur winzige Kutikulafortsätze erkennbar.

##### *Ultrastruktur*

Ebenso unauffällig wie die äußeren Strukturen stellt sich auch die innere Morphologie dar. Von den ein bis zwei Sinneszellen gehen stets unverzweigte Dendriten aus, die zwar keinen Tubularkörper enthalten, deren Mikrotubulidichte distal aber leicht erhöht sein kann (Abb. 12 B). Die Dendritenscheide schließt direkt an die Membran der Außenglieder an und zeigt keine Besonderheiten, wie etwa Falten (Abb. 12). Sind zwei Rezeptorzellen vorhanden, unterscheiden sie sich weder in ihrer Länge, noch in der elektronenoptischen Dichte ihres Cytoplasmas (Abb. 12 B). Weder die zelluläre Organisation noch die Kutikulastrukturen dieser Sensillen weisen modalitätsspezifische Strukturen auf. Vereinzelt tritt jedoch eine Besonderheit des Hilfszellkomplexes auf; dabei erscheint die thekogene Hilfszelle elektronenoptisch dichter als die Zellen der Nachbarschaft (Abb. 12 A). Dies könnte durch eine Vielzahl dicht angeordneter Mikrotubuli im Cytoplasma hervorgerufen werden. Auch die beiden äußeren Hilfszelle können Unterschiede gegenüber anderen antennalen Sensillen aufweisen, indem sie den oder die Dendriten bis weit in die Peripherie des Sensillum begleiten und somit ungewöhnlich weit nach distal reichen.



**Abb. 12)** Ultrastruktur von Sensillen ohne modalitätsspezifische Strukturen; Querschnitte. **A)** S1-Sensillum von *Trichocera* sp. (Trichoceridae); *eDS2*, *TS1* und  $\Delta$ S3, benachbarte Sensillen; *th*, thekogene Hilfszelle. **B)** S2-Sensillum von *Sciara* sp. (Sciaridae); *Pfeilspitzen*, Dendriten. Balken: 0,5  $\mu$ m.

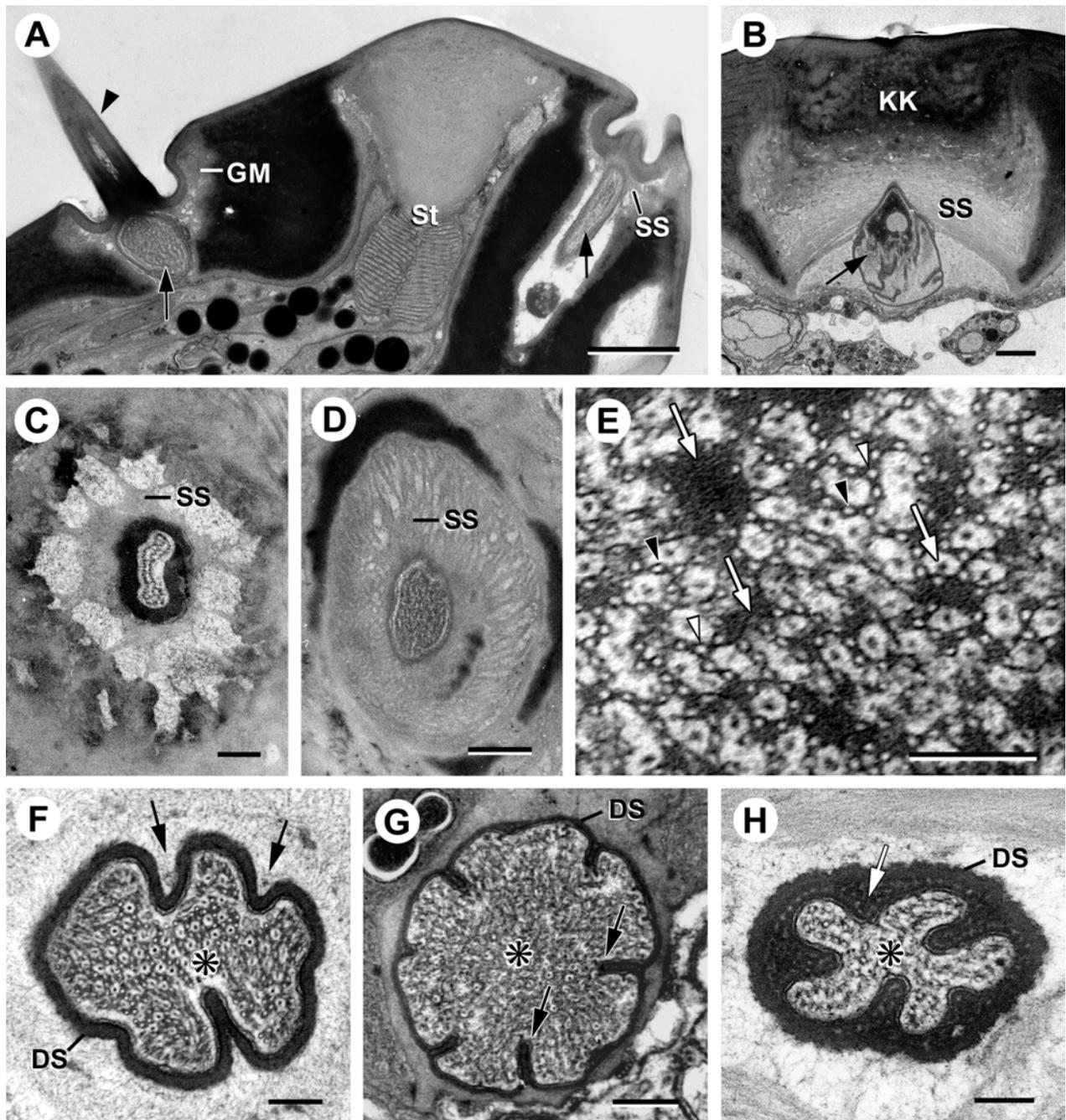
#### 4.1.8 Sensillen mit Tubularkörper und gefalteter Dendritenscheide (TS1)

Diese Sensillenklasse ist weit verbreitet und kommt bei fast allen untersuchten Arten vor. Dabei variieren Anzahl und Position der Sensillen ebenso, wie deren äußeres Erscheinungsbild. Kein anderer Sensillentyp erreicht diesen äußeren Formenreichtum, der von Sensillen ohne Kutikulafortsätze über *S. campaniformia*, *S. trichodea*, *S. basiconica*, *S. squamiformia* bis hin zu ausgefallenen keulen- oder pinselförmigen Sensillen reicht.

##### *Ultrastruktur*

Die TS1-Sensillen besitzen stets nur eine Rezeptorzelle, die apikal auf Höhe der Haarbasis oder bei Propriozeptoren kurz vor dem Ecdysialkanal einen großen Tubularkörper ausbildet (Abb. 13). Bei hoher Vergrößerung zeigt sich, daß die Vielzahl parallel verlaufender Mikrotubuli nicht isoliert und zufällig im Tubularkörper verteilt sind, sondern daß sie jeweils mit zwei, seltener auch mit drei weiteren Mikrotubuli verbunden sind; in Querschnitten sind deshalb Tubuliketten zu erkennen, die etwa an jeder vierten Stelle zu einem Maschenwerk quervernetzt sind (Abb. 13 E). Innerhalb der Maschen dieses Mikrotubulinetzes befindet sich elektronenoptisch dichte Intertubulärmatrix (Abb. 13 E); häufig verläuft parallel zu den Mikrotubuli nur ein schmaler Matrixstrang, es gibt aber auch Bereiche in denen sich das Material weiter und über mehrere Maschen hinweg ausdehnt (Abb. 13 E). Welchen Anteil diese elektronenoptisch dichten Bereiche einnehmen, variiert zwischen den gefundenen Tubularkörpern. Distal des Tubularkörpers mündet ein feiner Ausläufer des stets unverzweigten Dendriten in den Häutungskanal. Die Dendritenscheide umschließt das Außenglied über seine gesamte Länge und hat distal Kontakt zur Kutikula. Eines der Hauptmerkmale dieses Sensillentyps sind longitudinal verlaufende Falten der Dendritenscheide im distalen Bereich des Außenglieds; d.h. die Dendritenscheide bildet flächige Invaginationen (Abb. 13 F-H), die entweder rund um den Dendriten regelmäßig verteilt sind oder aber auch nur auf einer Seite des Dendriten auftreten können. Nicht immer ist festzustellen wodurch die Invaginationen stabilisiert werden; bei einigen Sensillen scheinen die beiden Lagen der Dendritenscheide miteinander verbunden zu sein (Abb. 13 G, H). Der Hilfszellkomplex endet relativ früh und formt keinen erkennbaren äußeren Sensillenlymphraum (Abb. 13 A-D, F-H). Distal ist der Dendrit also nur von der Dendritenscheide umgeben und beide enden nahe der Sensillenbasis oder, wenn Kutikulafortsätze fehlen, noch in der Antennenkutikula kurz vor dem Ecdysialkanal.

Bei Exterorezeptoren ist der distale Kutikulafortsatz über die Gelenkmembran mit der umgebenden Kutikulawand verbunden (Abb. 13 A). Der Kontakt zwischen Kutikulaapparat und Dendrit wird durch das Sockelseptum hergestellt, das je nach den gestellten Anforderungen sehr stabil (Abb. 13 D) bis locker-fädig (Abb. 13 C) gebaut sein kann. Bei *S. campaniformia* wird der Dendrit durch eine Kutikulakappe überdacht, die seitlich zangenartig nach innen verlängert sein kann (Abb. 13 B). Auch hier wird der Dendrit distal durch das Sockelseptum (nach Keil 1997a) oder den sogenannten „spongy layer“ (nach Smith 1964) in Position gehalten (Abb. 13 B).



**Abb. 13** Ultrastruktur der TS1-Sensillen; (A, B) Längsschnitte, (C-H) Querschnitte. **A**) Zwei TS1-Haarsensillen bei *Stylops mellitae* (Strepsiptera); der Haarschaft (*Pfeilspitze*) ist über die Gelenkmembran (*GM*) mit der umgebenden Kutikulawand und der Dendrit (*Pfeil*) über das Sockelseptum (*SS*) mit der Sensillenbasis verbunden; *St*, Stemma (Larvalauge). **B**) *S. campaniformium* bei *Phylidorea* sp. (Limoniidae s.H.); *Pfeil*, Dendrit mit Tubularkörper; *KK*, Kutikulakappe. **C, D**) Sockelregionen von TS1-Sensillen; das Sockelseptum (*SS*) ist bei *Rhagio* sp. (Rhagionidae; **C**) schwach entwickelt, bei *Satchelliella* sp. (Psychodidae; **D**) ist es dagegen sehr dicht. **E**) Ausschnitt aus dem Tubularkörper eines TS1-Sensillum von *Bibio marci* (Bibionidae); die Mikrotubuli (*schwarze Pfeilspitzen*) sind nicht nur kettenartig aneinandergereiht, sondern Mikrotubuli mit drei „Bindungsstellen“ (*weiße Pfeilspitzen*) bewirken zudem eine Quervernetzung dieser Ketten; *weiße Pfeile*, elektronenoptisch dichte Intertubulärmatrix. **F-H**) Gefaltete Dendritenscheide (*DS*) bei TS1-Sensillen; die Einfaltungen (*Pfeile*) sind bei *Episyrphus balteatus* (Syrphidae; **F**) relativ weit geöffnet, bei einer Calliphoridae (**G**) regelmäßig flach und bei *Empis* s.l. (Empididae; **H**) auch weit, aber massiv durch die Dendritenscheide gefüllt; *Stern*, Tubularkörper. Balken: (A, B) 1  $\mu$ m; (D, G) 0,5  $\mu$ m; (C, E, F, H) 0,2  $\mu$ m.

#### 4.1.9 Scolopalorgan (Sp)

Bei mindestens einem Drittel der untersuchten Diptera sind die larvalen Antennen mit einem Scolopalorgan ausgestattet; während bei den Diptera stets nur eines dieser Sensillen vorkommt, wurden bei einem Außengruppenvertreter auch zwei Scolopidien gefunden. Es ist der einzige Sensillentyp, der bei keiner der untersuchten Larve äußerlich sichtbar ist, da ein Kutikulafortsatz ebenso wie ein Häutungsporus stets fehlen. Oft ist das Sensillum basal im Bereich der Antenneneinlenkung gelegen oder zieht in das erste Antennenglied hinein; in keiner der hier untersuchten Dipteren-Antennen erreicht das Scolopidium das zweite Antennenglied - sofern eines vorhanden ist. Bei den Außengruppenvertretern reicht dagegen immer zumindest ein Scolopidium bis in das zweite Antennenglied. Bei einigen Diptera liegt das antennale Scolopalorgan sehr tief im Inneren des Larvenkopfs, so daß nicht auszuschließen ist, daß dieser Sensillentyp bei der einen oder anderen Larve zwar vorhanden ist, aber bei der vorliegenden Untersuchung nicht entdeckt wurde. Innerhalb der Antenne ist das Scolopidium zumeist apikobasal orientiert, nur bei einer der hier untersuchten Dipterenlarven verläuft der Dendrit horizontal unter der plattenförmig zusammengeschnittenen Antenne. Bei Dipterenlarven haben diesen Sensillentyp bisher Zacharuk und Blue (1971b) für *Aedes aegypti*, sowie Solinas et al. (1987) für diverse Cecidomyiidae beschrieben.

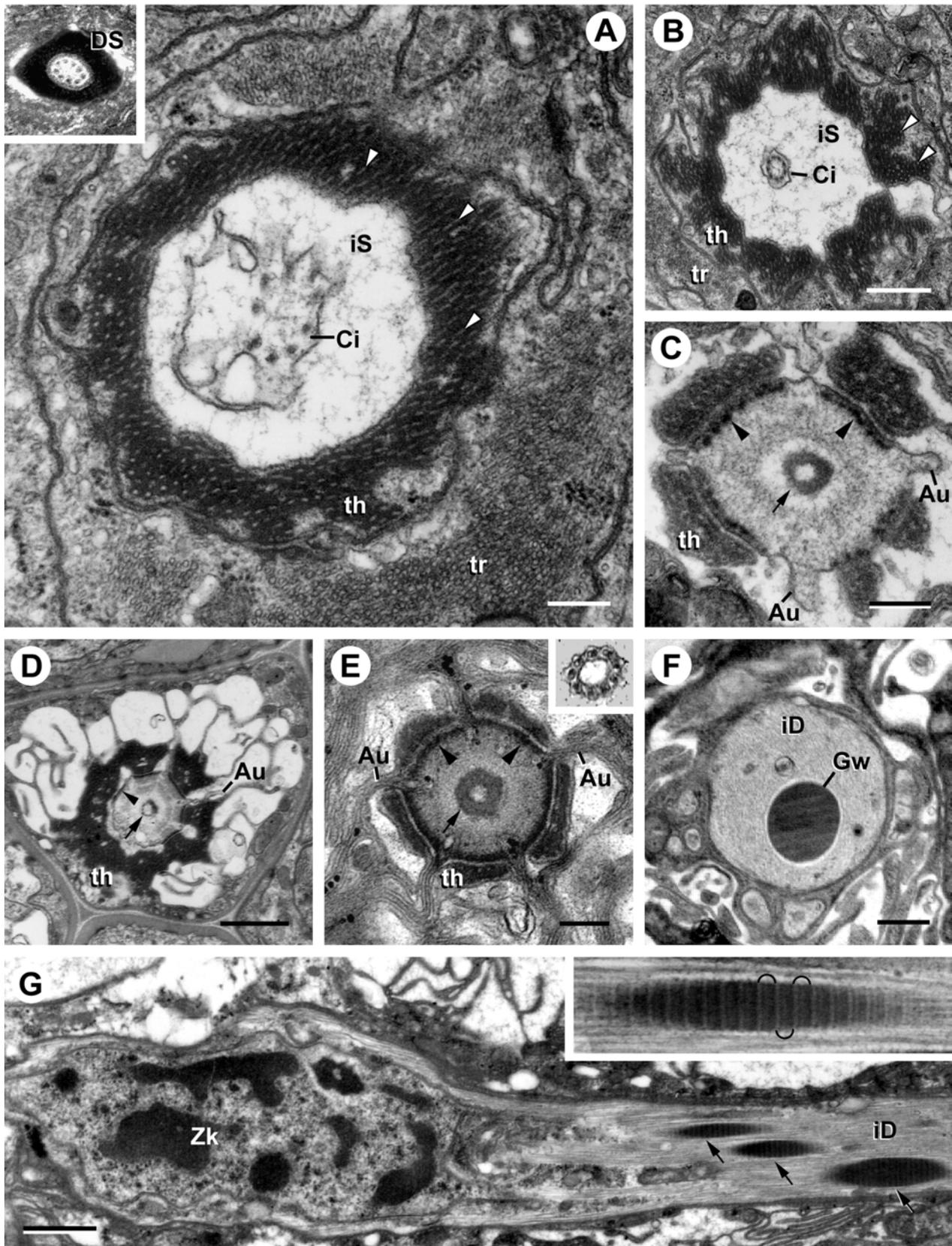
##### *Ultrastruktur*

Die antennalen Scolopalorgane der hier analysierten Larven sind stets mit nur einer Sinneszelle ausgestattet (Abb. 14). Verglichen mit den zuvor beschriebenen Sensillen sind die Dendritenabschnitte dieser Rezeptorzellen ungewöhnlich proportioniert. Das unverzweigte Dendritenaußenglied und mit ihm die umgebende Dendritenscheide sind extrem kurz und enden noch bevor das Sensillum die Antennenkutikula erreicht; dadurch steht das Scolopidium nur über die sogenannte Kappenzelle (tormogenen Hilfszelle) mit der Außenkutikula in Kontakt (Abb. 49 A). Die Dendritenscheide ist distal geschlossen und bildet so eine Kappe über dem distalen Ende des Dendritenaußenglieds. Die Geißelregion bzw. die Geißel selbst sind dagegen ungewöhnlich lang. Das Cilium, das stets die für Insektengeißeln typische [9x2+0] Mikrotubuli-Anordnung aufweist (Abb. 14 A, B), mißt bei den hier untersuchten Scolopidien bis zu 6 µm und ist damit etwa zwei mal länger als die Cilien der anderen Sensillen. Umgeben werden die Geißel und der innere Sensillenlymphraum von einem elektronenoptisch sehr dichten Schaft, bei dem es sich nicht etwa um die extrazelluläre Dendritenscheide handelt, die wie üblich auch bei diesem Sensillentyp erst mit dem Dendritenaußenglied beginnt, sondern um eine intrazelluläre Spezialisierung der thekogenen Hilfszelle (Abb. 14 A-E). Im Inneren der Hilfszelle ist eine Vielzahl longitudinal verlaufender und dicht gepackter Mikrotubuli zu einem kompakten Hohlzylinder zusammengelagert; durch das elektronenoptisch dichte Material, das die Mikrotubuli umgibt (Abb. 14 A-E), wird die Ähnlichkeit mit einem Tubularkörper noch verstärkt. Auch die trichogene und die distal liegende tormogene Hilfszelle weisen eine sehr hohe

Mikrotubulidichte auf (Abb. 14 A, B; 49 A). Obwohl auch hier die Mikrotubuli zu Bündeln zusammengelagert sind, fehlt ihnen die elektronenoptisch dichte Intertubulärsubstanz und sie formen im Gegensatz zur thekogenen Zelle keine erkennbare Sekundärstruktur (Abb. 14 A, B). Proximal im Bereich der Cilienbasis ist die Anordnung des thekogenen Mikrotubulischäfts teilweise aufgelockert (Abb. 14 B-E) und der Dendrit schließt ohne dazwischenliegenden inneren Sensillenlymphraum unmittelbar an die thekogene Zelle an (Abb. 14 C-E). Zusätzlich gehen vom Dendriten vier bis sieben laterale Fortsätze aus, die zwischen den aufgelockerten Mikrotubulischafft der thekogenen Zelle hineinreichen und so eine Art Verzahnung der beiden Zellen bewirken (Abb. 14 C-E). Zwischen diesen Ausstülpungen ist die Innenseite der Dendritenmembran mit elektronenoptisch dichten Partikeln besetzt, die den „membrane integrated cones“ mechanosensitiver Exterorezeptoren ähneln (Abb. 14 C-E). Diesem kompakten Gefüge aus Dendrit und thekogenem Mikrotubulikomplex steht ein ausgedehnter und wenig strukturierter Umgebungsbereich gegenüber (Abb. 14 C-E). Die großen, vermutlich extrazellulären Räume werden nur von einigen schmalen Cytoplasmabrücken der thekogenen Zelle durchzogen (Abb. 14 D, E).

Auch im Inneren des Dendriten - besonders in der proximalen Geißelregion - sind charakteristische Unterschiede gegenüber den zuvor beschriebenen Sensillentypen festzustellen. Am proximalen Ende des Ciliums gehen die neun Mikrotubulidoublets nicht direkt in die sonst typischen Mikrotubulitriplets des distalen Basalkörpers über, sondern zunächst in einen elektronenoptisch dichten Ring, bei dem nur in der Übergangszone noch tubuläre Unterstrukturen zu erkennen sind (Abb. 14 C-E). Proximal der Basalkörper beginnt ein einzelner, verhältnismäßig massiver und sehr langer ( $>15 \mu\text{m}$  bei *Sciara* sp.) Geißelwurzelstrang (Abb. 14 F). Nur am proximalen Ende der Geißelwurzel kann es zur Auffächerung in drei bis fünf kleinere Stränge kommen (Abb. 14 G). Auch der Feinbau des elektronenoptisch sehr dichten Geißelwurzelstrangs unterscheidet sich deutlich von der sonst für Geißelwurzeln typischen Strickleiterstruktur. So lassen Längsschnitte zwar eine Faserung parallel zur Wurzellängsachse erahnen, weit auffälliger ist aber eine deutliche Querbänderung der Wurzel, die rein optisch der Struktur quergestreifter Muskelfilamente ähnelt (Abb. 14 G). Die kleinste sich wiederholende Struktureinheit ist etwa 65-70 nm breit und besteht aus jeweils zwei sich abwechselnden elektronenoptisch dichten, bzw. wenig dichten Banden, wobei die beiden „dunklen“ Banden unterschiedlich breit sind (Abb. 14 G, Insert).

Eine Besonderheit, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit nur bei den Larven der Außengruppenvertreter gefunden wurde, ist die Kombination eines IS3-Sensillum mit einer Scolopidien-ähnlichen Sinneszelle (Abb. 80 A-C; 86 B-D).



**Abb. 14)** Ultrastruktur der Scolopalorgane; (A-F) Querschnitte, (G) Längsschnitt. **A, B)** Scolopidium von *Lonchoptera lutea* (Lonchopteridae); das distal (A) kompakte Scolopal aus dicht gepackten Mikrotubuli (Pfeilspitzen) in der thekogenen Hilfszelle (*th*) ist proximal (B) etwas aufgelockert; *tr*, trichogene

#### 4.1.10 Zusätzlicher Sensillentyp der Außengruppen: Einzelchemosensillum mit etwa 50 Sinneszellen (EcS50)

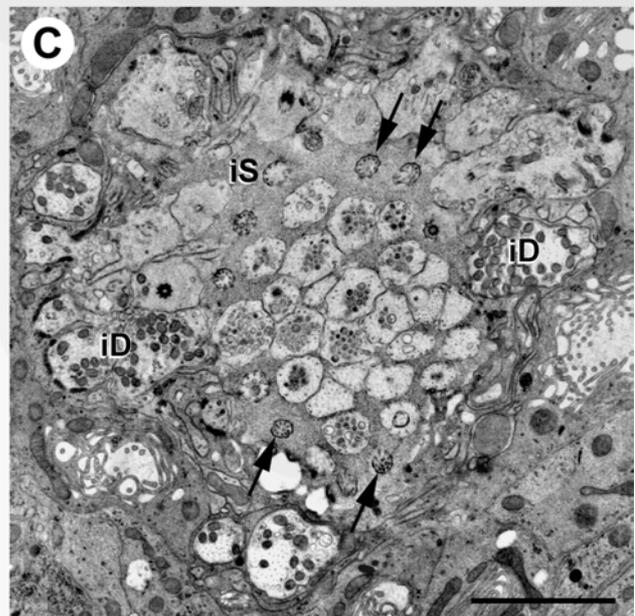
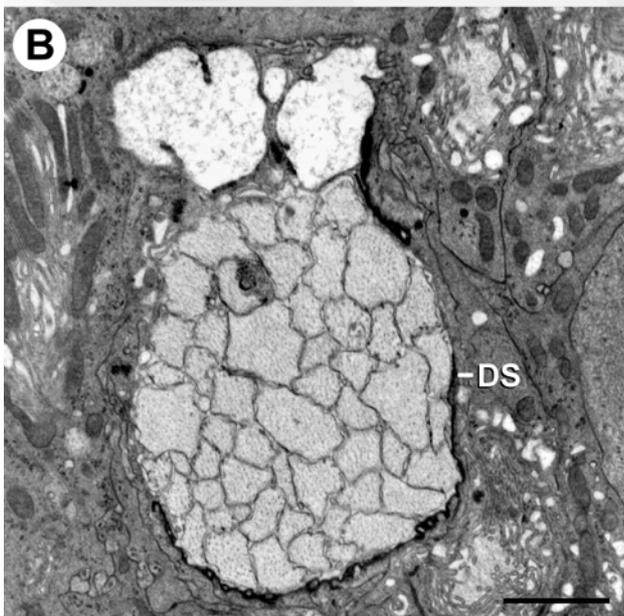
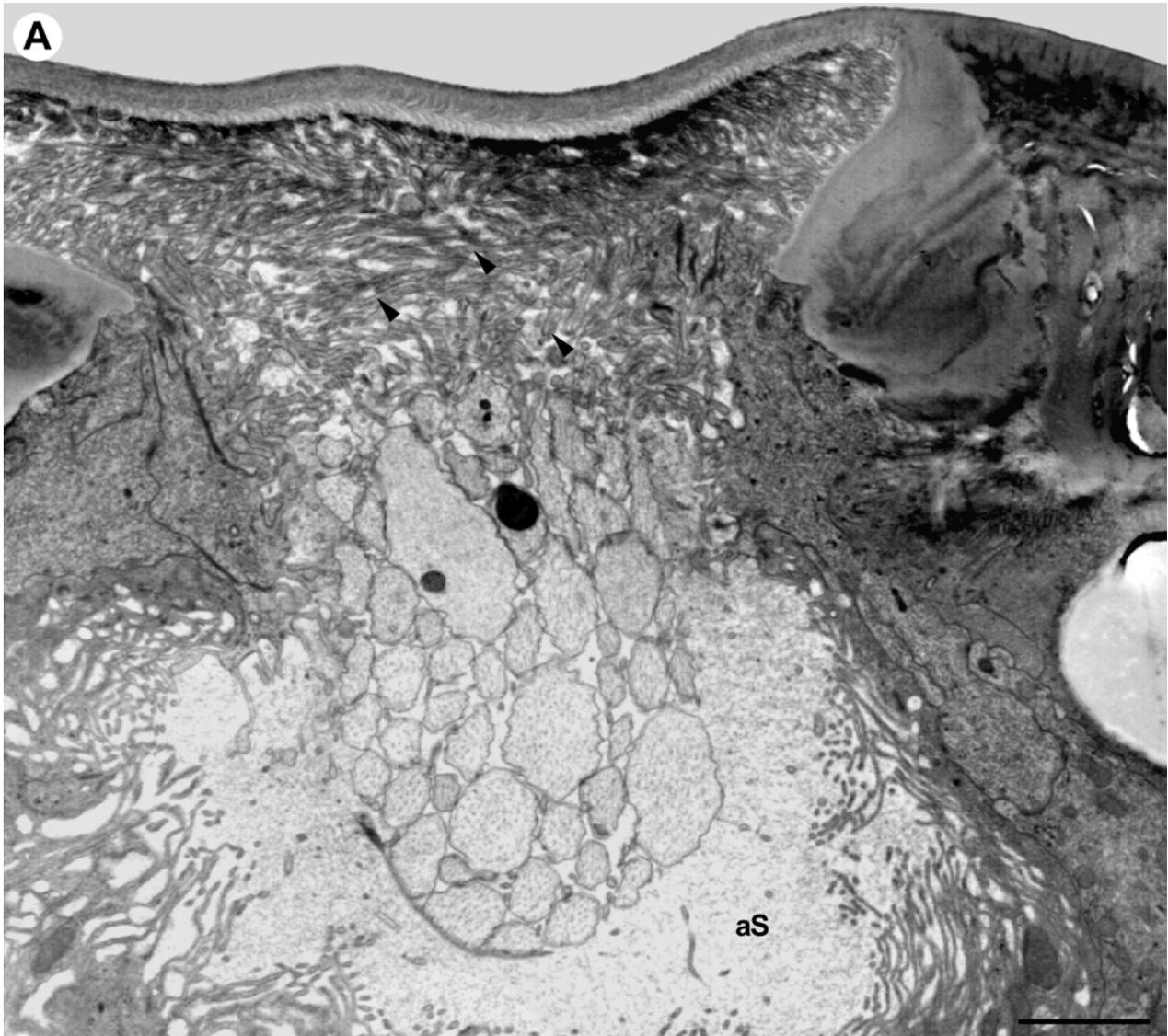
Dieser Sensillentyp wurde nur bei einem der hier untersuchten Außengruppenvertreter gefunden. Dort nehmen die EcS50-Sensillen als großflächige S. placodea weite Teile des zweiten Antennenglieds ein. Im Zentrum der Sensillenplatte befindet sich der Häutungsporus. Darüber hinaus ist fast die gesamte Oberfläche des Sensillum mit kleinen Tröpfchen einer Substanz besetzt, deren chemische Zusammensetzung unbekannt ist.

##### *Ultrastruktur*

Die Sensillenkutikula der EcS50-Sensillen enthält zahlreiche feine Poren und ist in ihrem regelmäßigen Bau mit der Cone-Kutikula vom Typ I vergleichbar (Abb. 15 A; B). Im Gegensatz zu den REM-Präparaten ist bei TEM-fixierten Tieren kein zusätzliches Material auf der Kutikulaaußenseite zu erkennen. Über den Bau der Kutikulawand hinaus gibt es weitere Übereinstimmungen zwischen diesem Sensillentyp und dem Cone-Sensillum. Distal projizieren die Dendriten frei, also ohne Dendritenscheide, in einen weiten äußeren Sensillenlymphraum und bilden dort zahlreiche feine Dendritenverzweigungen (Abb. 15 A; B). Wichtigstes Unterscheidungsmerkmal des Einzelchemosensillum gegenüber dem Komplexchemosensillum Cone sind die 50-55 Sinneszellen, die im basalen Bereich der Außenglieder von einer gemeinsamen Dendritenscheide zu einem einzigen Kabel zusammengefaßt werden (Abb. 15 C). Dieses Dendritenbündel wird auch weiter proximal von nur einem Hilfszellkomplex umschlossen, stellt also trotz der hohen Anzahl von Sinneszellen nur eine einzige neuronale Einheit dar (Abb. 15 D).

---

Hilfszelle. Die Dendritenscheide (*DS*) ist nur an der äußersten distalen Spitze des tief versenkten Dendriten vorhanden (**A**, Insert; Vergrößerung: x 37000); *Ci*, Cilium; *iS*, innerer Sensillenlymphraum. **C-E** Cilienbasis der Scolopidien von *Chironomus* sp. (Chironomidae, **C**), einer Calliphoridae (**D**) und einer Cecidomyiidae (**E**); die Mikrotubulidoublets des Ciliums gehen basal in einen elektronenoptisch dichten Ring (*Pfeil*) über (**E**, Insert; Vergrößerung: x 50000); *Pfeilspitzen*, elektronenoptisch dichte Strukturen an der Dendritenmembran; *Au*, Ausstülpungen des Dendriten. **F** Inneres Dendritenglied (*iD*) des Scolopidiums von *Sylvicola* sp. (Anisopodidae); *Gw*, Geißelwurzel. **G** Scolopidium von *Sciara* sp. (Sciaridae); im basalen Bereich des inneren Dendritenglieds (*iD*) fächert sich die quergestreifte Geißelwurzel in drei Stränge (*Pfeile*) auf; *Klammern*, sich wiederholende Struktureinheiten der Geißelwurzel (Insert; Vergrößerung: x 46000); *Zk*, Zellkern. *th*, thekogene Hilfszelle; Balken: (**D**, **G**) 1 µm; (**B**, **F**) 0,5 µm; (**A**, **C**, **E**) 0,2 µm.



#### 4.1.11 Cilienstruktur und Besonderheiten

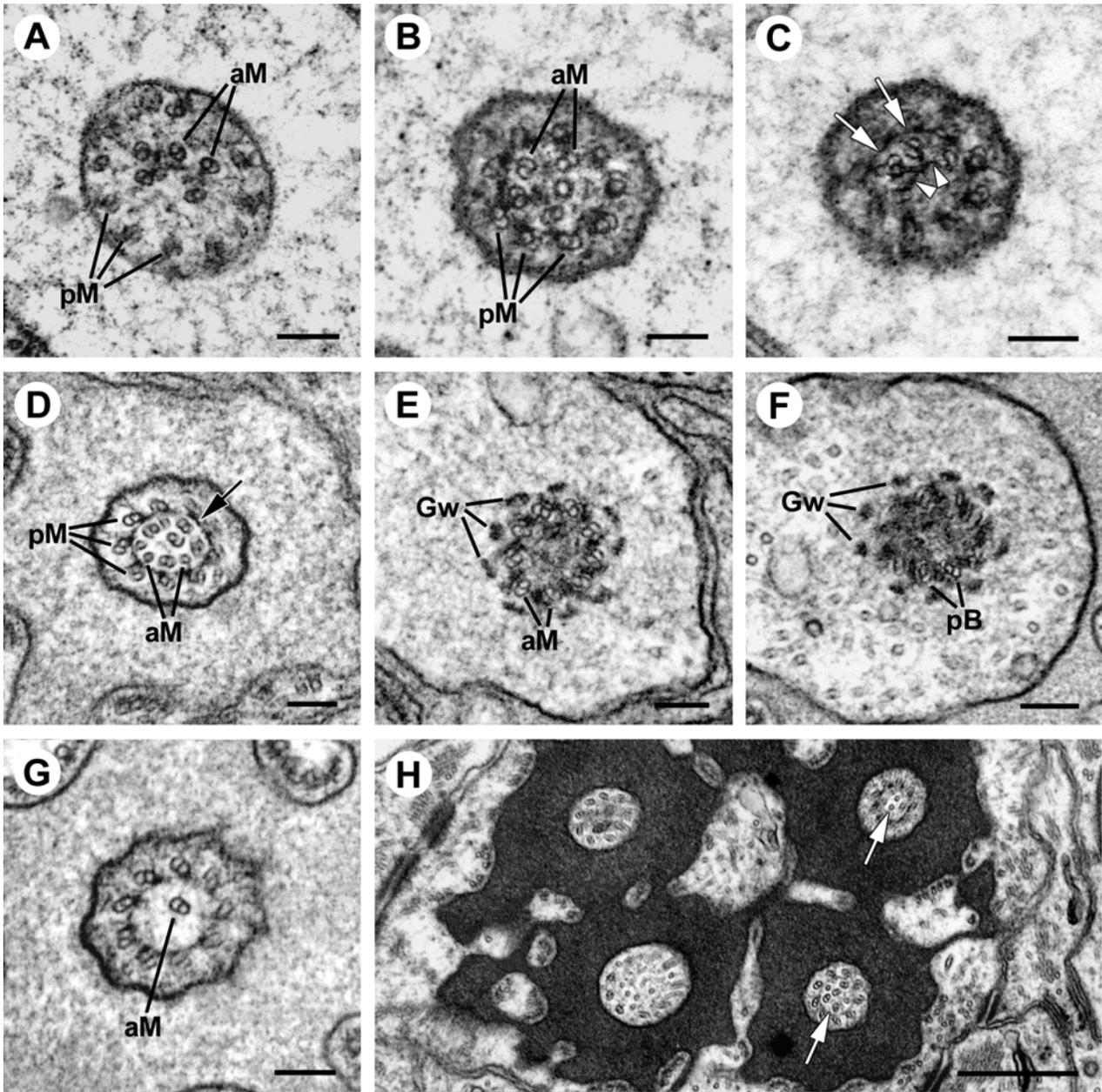
Die meisten hier untersuchten Cilien entsprechen dem für Insektengeißeln üblichen Aufbau, d.h. sie sind nur mit neun peripheren Mikrotubulidoubletts ausgestattet [9x2+0] und zentrale Mikrotubuli fehlen ebenso wie Dyneinarme.

Die Geißeln der cyclorrhaphen Fliegen bilden davon jedoch eine Ausnahme, denn streng auf diese Großgruppe der Diptera beschränkt, weisen hier fast alle untersuchten Geißeln im Zentrum akzessorische Mikrotubuli bzw. Mikrotubulidoubletts auf (Abb. 16). Die Anzahl dieser zentral-akzessorischen Mikrotubuli variiert dabei allerdings scheinbar zufällig zwischen einem Mikrotubulus oder Mikrotubulidoublett (Abb. 16 G) bis hin zu einem zweiten Satz aus neun akzessorischen Mikrotubulidoubletts (Abb. 16 D-F). Während die peripheren Mikrotubulidoubletts im Bereich der Cilienbasis durch eine elektronenoptisch dichte Struktur kreisförmig untereinander verbunden sind (Abb. 16 C, D, G), ist zwischen den zentralen Mikrotubuli eine speichenähnliche Struktur (Abb. 16 C) zu erkennen. Als weiterer Unterschied gehen die peripheren Doubletts in die Mikrotubulitriplets des distalen Basalkörpers über (Abb. 16 D, E), während die zentral-akzessorischen Mikrotubuli den distalen Basalkörper zentral passieren (Abb. 16 E) und erst im proximalen Basalkörper enden (Abb. 16 F). Die Geißelwurzeln gehen scheinbar von beiden Basalkörpern aus.

Auch die Sensillen des Maxillarpalpus der hier untersuchten Cyclorrhapha enthalten Cilien mit zentral-akzessorischen Mikrotubuli (Abb. 16 H). Unter den Sensillen der cyclorrhaphen Fliegen gibt es aber wiederum eine Ausnahme, die diese strukturelle Besonderheit der Cilien nicht aufweist: alle gefundenen Scolopidien, auch die der Cyclorrhapha, besitzen typische Insektengeißeln mit [9x2+0] Mikrotubuli (Abb. 14 A, B).

---

**Abb. 15)** Ultrastruktur der Einzelchemosensillen mit etwa 50 Sinneszellen (EcS50); Ultradünnschnittserie bei *Panorpa vulgaris* (Mecoptera). **A)** Distal projizieren die Dendriten ohne Dendritenscheide in den äußeren Sensillenlymphraum (*aS*) und bilden zahlreiche Dendritenverzweigungen (*Pfeilspitzen*). **B)** Dendritenbündel etwas proximaler als in (A); *DS*, gemeinsame Dendritenscheide. **C)** Auf dem basalsten Schnitt sind im inneren Sensillenlymphraum (*iS*) die Cilien (*Pfeile*) bzw. Dendriteninnenglieder (*iD*) der hier mindestens 51 Dendriten zu sehen. Balken: (A) 2 µm; (B,C) 1 µm.



**Abb. 16)** Ungewöhnliche Cilienstruktur bei cyclorrhaphen Fliegen; Querschnitte. **A-C)** Ultradünnschnittserie eines [9x2+5x2] Ciliums aus dem Cone von *Lonchoptera lutea* (Lonchopteridae); von distal (**A**) nach proximal (**C**); basal scheinen die peripheren Mikrotubulidoublets (*pM*) durch eine ringförmige Struktur (*Pfeile*), die zentral-akzessorischen Doublets (*aM*) durch eine speichenähnliche Struktur (*Pfeilspitzen*) verbunden zu sein. **D-F)** Ultradünnschnittserie eines [9x2+9x2] Ciliums aus einem IS3-Sensillum von *Episyrphus balteatus* (Syrphidae); von einer Ebene distal der Basalkörper (**D**), über einen Schnitt zwischen distalem und proximalem Basalkörper (**E**), bis zum proximalen Basalkörper (*pB*) (**F**); *aM*, zentral-akzessorische Doublets; *Pfeil*, ringförmige Struktur zwischen den peripheren Doublets (*pM*); *Gw*, Geißelwurzeln. **G)** Ein [9x2+1x2] Cilium aus dem Peg von *Episyrphus balteatus* (Syrphidae). **H)** Cilienregion eines Sensillums vom Maxillarpalpus von *Episyrphus balteatus* (Syrphidae); *Pfeile*, zentral-akzessorische Mikrotubuli. Balken: (H) 0,5  $\mu\text{m}$ ; (A-G) 0,1  $\mu\text{m}$ .

## 4.2 Verteilung der antennalen Sensillen bei Dipterenlarven

Nach der Beschreibung der allgemeinen Charakteristika der auf den larvalen Antennen von Diptera und ausgesuchten Außengruppenvertretern gefundenen Sensillentypen soll im Folgenden auf das Vorkommen, die Verteilung und die Besonderheiten dieser Sensillen bei den untersuchten Arten eingegangen werden. Dabei gliedern sich die Kapitel jeweils in:

- Einen einleitenden Überblick zur Grundorganisation der Larve, sowie über Habitat und Lebensweise, soweit dies durch eigene Beobachtungen möglich oder aus der Literatur ersichtlich ist („Larven“). (Verwendete Literatur, soweit keine zusätzlichen Verweise angegeben sind: Weber 1933; Brauns 1954; Hennig 1973; Peterson 1960; Jacobs & Renner 1988; Woodley 1989; Smith 1989).
- Eine kurze Beschreibung der äußeren Antennen- und Sensillen-Architektur, wobei die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung teilweise von H. Hruschka (1996) in Form einer Diplomarbeit durchgeführt und von mir um später untersuchte Larven, bzw. neue Beobachtungen und Ergebnisse ergänzt wurde („REM“).
- Die komplette und detaillierte Beschreibung der antennalen Sensillen, ihrer Ultrastruktur und eventueller Sonderbildungen bei den untersuchten Larven gibt der Abschnitt „Ultrastruktur“.

Darüber hinaus gibt es verschiedene Zusammenfassungen von Ergebnissen in tabellarischer Form:

- Als Abschluß eines übergeordneten Taxons, wie z.B. einer Unterordnung, folgt jeweils eine tabellarische Auflistung der Sensillentypen, die bei den untersuchten Arten dieses Taxons gefunden wurden (Tabellen 4.1-7).
- Am Ende von Kapitel 4.2 sind schließlich nochmals die ultrastrukturellen Ergebnisse aller hier transmissionselektronenmikroskopisch untersuchten Dipterenlarven in Tabelle 4.8 zusammengestellt (einschließlich bereits veröffentlichter Untersuchungen).
- Den Abschluß des Ergebniskapitels bildet Tabelle 4.10, die eine vergleichende Übersicht der äußerlich sichtbaren Sensillen (REM), bzw. aller antennalen Sensillen und Sinneszellen, die bei der TEM-Analyse der larvalen Diptera und Außengruppenvertretern gefunden wurden, darstellt.

Die Benennung und Reihung der Taxa in der folgenden Beschreibung orientiert sich im Wesentlichen an der von Wood und Borkent (1989), Woodley (1989) und Cumming et al. (1995) vorgeschlagenen Dipteren-systematik (siehe 2.3.3).

### 4.2.1 Tipulomorpha

Obwohl in dieser Arbeit überwiegend die Nomenklatur von Wood und Borkent (1989) Anwendung findet, folgt die Gliederung der Tipulomorpha dem Hennigschen System (1973), in dem die Tipulidae, die Limoniidae und die artenarmen *Cylindrotomidae* den Rang von Familien einnehmen. In der vorliegenden Arbeit wurden drei Vertreter der Tipulidae s.H. und zwei der Limoniidae s.H. untersucht. Die Ergebnisse werden im Folgenden gemeinsam beschrieben, da sich das antennale Sensilleninventar und die Sensillenultrastruktur bei den Vertretern der beiden Familien nur geringfügig unterscheiden.

#### *Larven*

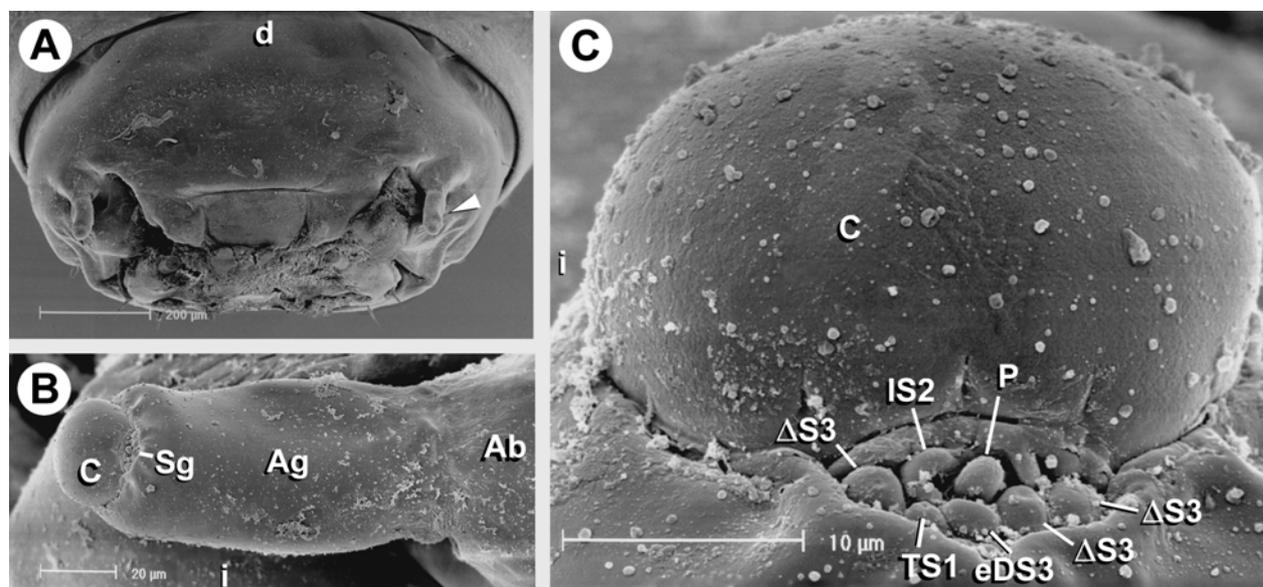
Im Gegensatz zu den meisten „Mückenlarven“ („Nematocera“) sind die Larven der Tipulidae s.H. (Schnaken oder Schnauzenmücken) und Limoniidae s.H. (Stelz- oder Sumpfmücken) nicht eucephal, sondern hemicephal. Zudem zeichnen sich die meist walzenförmigen Larven caudal durch ein artspezifisch gestaltetes Stigmenfeld aus, das auch als Teufelsfratze bezeichnet wird; dieses umfaßt bei den metapneustischen Larven die beiden offenen Stigmen, charakteristische Stigmenfeldfortsätze (Tipulidae s.H.: meist sechs Fortsätze; Limoniidae s.H.: nur fünf), sowie ausstülpbare Analschläuche, die vermutlich der Osmoregulation dienen.

Die Habitate und Ernährungstypen der Tipulomorpha-Larven sind so vielfältig, daß ich mich auf die fünf in dieser Arbeit untersuchten Arten beschränke. Alle drei Vertreter der Tipulidae s.H., *Tipula pruinosa*, *T. lunata* und *Nephrotoma* sp. kommen unter anderem in feuchter Erde oder feuchter Laubstreu vor und ernähren sich phytosaprophag (selten auch phytophag). Viele Vertreter der Tipulidae s.H. besitzen zur Verwertung zellulosereicher Nahrung Darmanhänge, die mit Bakterien gefüllt sind und als Gärkammern dienen. Sie sind daher ökologisch für die Aufarbeitung von Laub oder Fallholz von Bedeutung. Die in einem Baumstumpf gefundenen Larven von *Austrolimnophila ochracea* (Limoniidae s.H.) ernährt sich ebenfalls phytosaprophag, während die zweite Limoniidae s.H., *Phylidorea* sp., semiaquatatisch im Schlamm lebt und sich microphag durch Fressen des Schlammes ernährt.

#### *REM*

Die Antennen aller hier untersuchten Tipulomorpha-Larven inserieren dorsolateral weit voneinander entfernt am dorsoventral abgeplatteten Kopf und sind anterad ausgerichtet (Abb. 17 A). An der Spitze des langgestreckten ersten Antennenglieds befindet sich ein großer, kuppelförmiger Cone und dorsoposterior davon eine Gruppe kleinerer Sensillen (Abb. 17 B, C). Bei *Phylidorea* sp. erreicht der Durchmesser des Cone-Sensillum etwa zwei Drittel des Antennendurchmessers; bei hoher Vergrößerung ist deutlich die poröse Oberfläche der Cone-Kutikula zu erkennen. An der Basis des Cones liegen in einer Aussparung sieben extrem kurze S. *basiconica*, darunter auch im Zentrum der Gruppe das Peg-Sensillum (Abb. 17 C); der Kutikulasockel ist etwas versenkt und deshalb nur schwer zu erkennen. Entweder nahe der

Antennenbasis oder etwa in der Mitte des ersten Antennenglieds befindet sich auf der Dorsalseite der Antennen noch ein *S. campaniformium*. Bei vielen Larven (*Austrolimnophila ochracea*, *Nephrotoma* sp.) ist die Antennenbasis von einem Haarkranz umgeben, der bei *Phylidorea* sp. jedoch fehlt (Abb. 17 B).

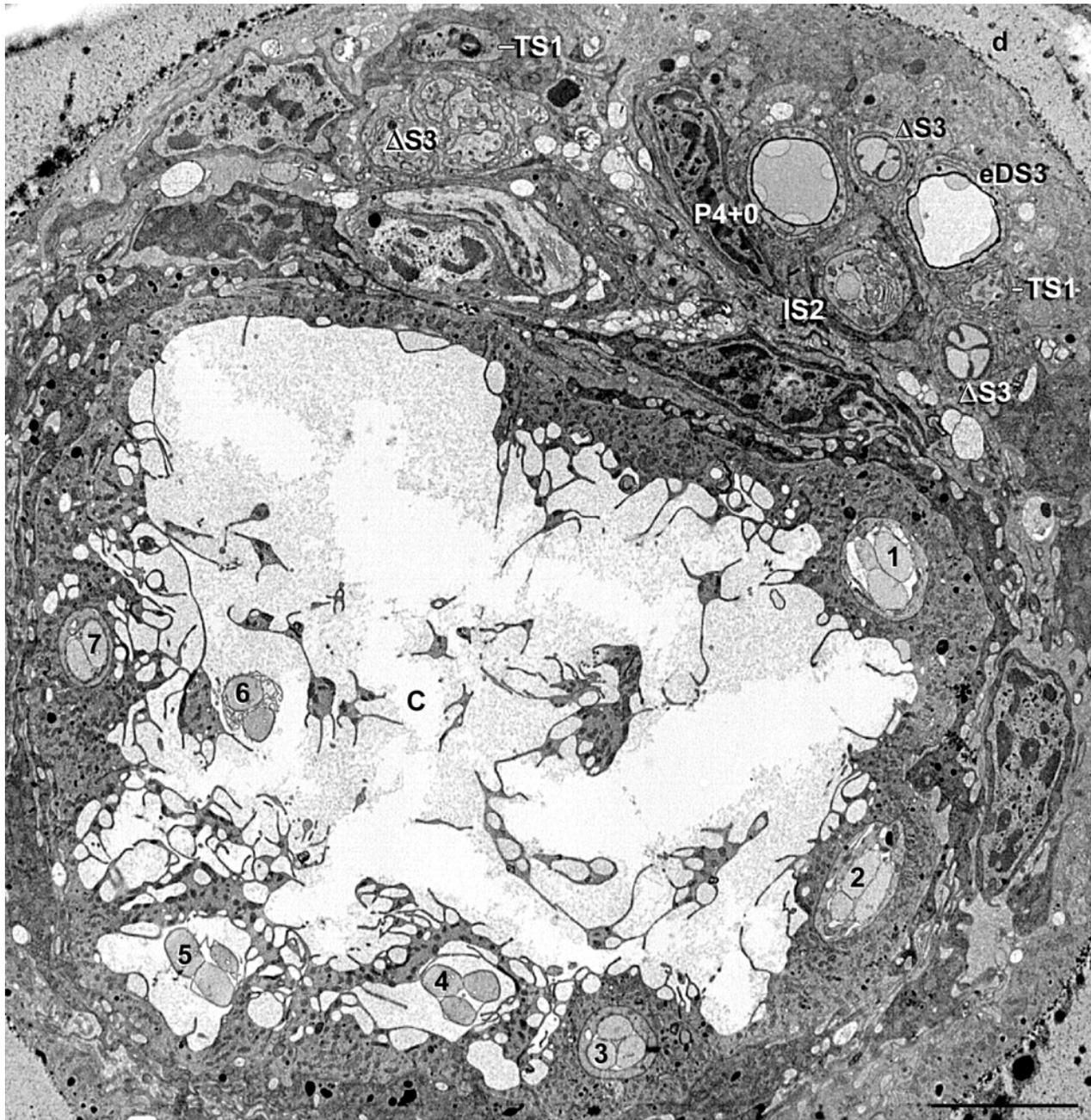


**Abb. 17)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Phylidorea* sp. (Limoniidae s.H.). **A)** Übersicht des Kopfs; Pfeilspitze, linke Antenne. **B)** Dorsalansicht der rechten Antenne; die Antennenbasis (*Ab*) ist hier ohne Haarkranz; *Sg*, Sensillengruppe neben dem Cone (*C*); *Ag*, Antennenglied. **C)** wie **(B)**, aber Detailansicht der Antennenspitze. *C*, Cone; *d*, dorsal; *i*, innen; (Beschriftung der übrigen Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

### Ultrastruktur

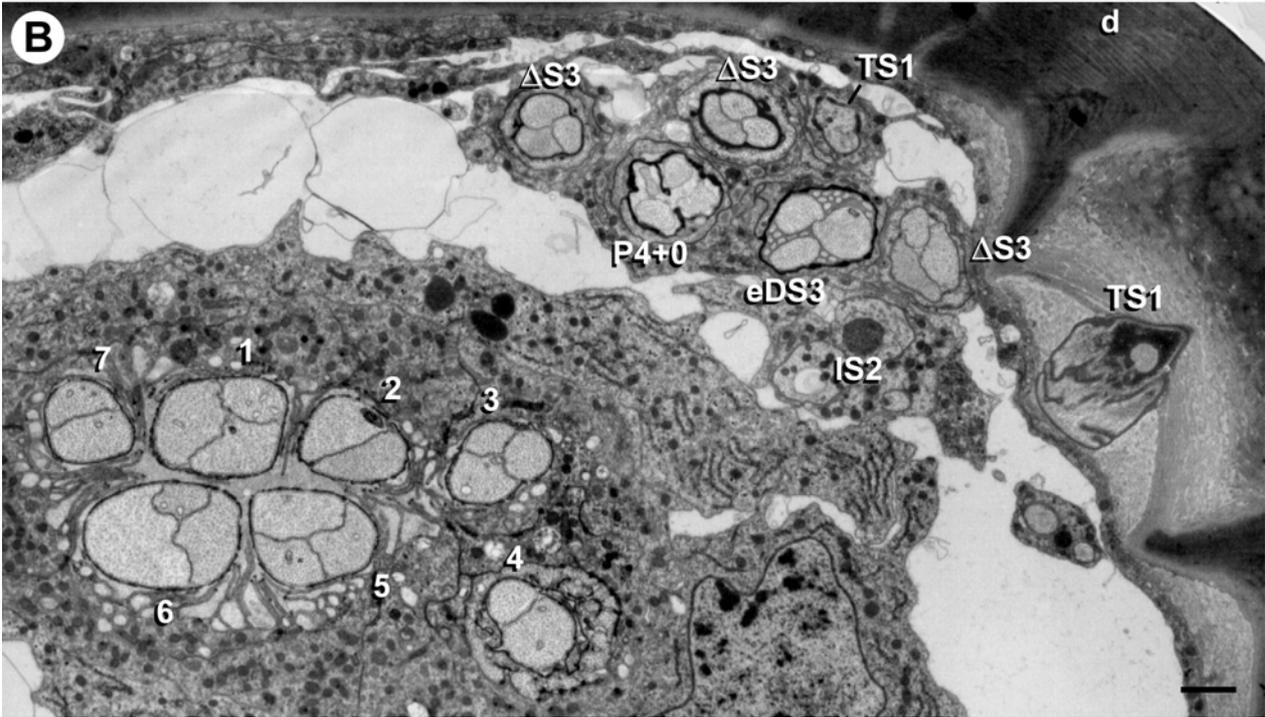
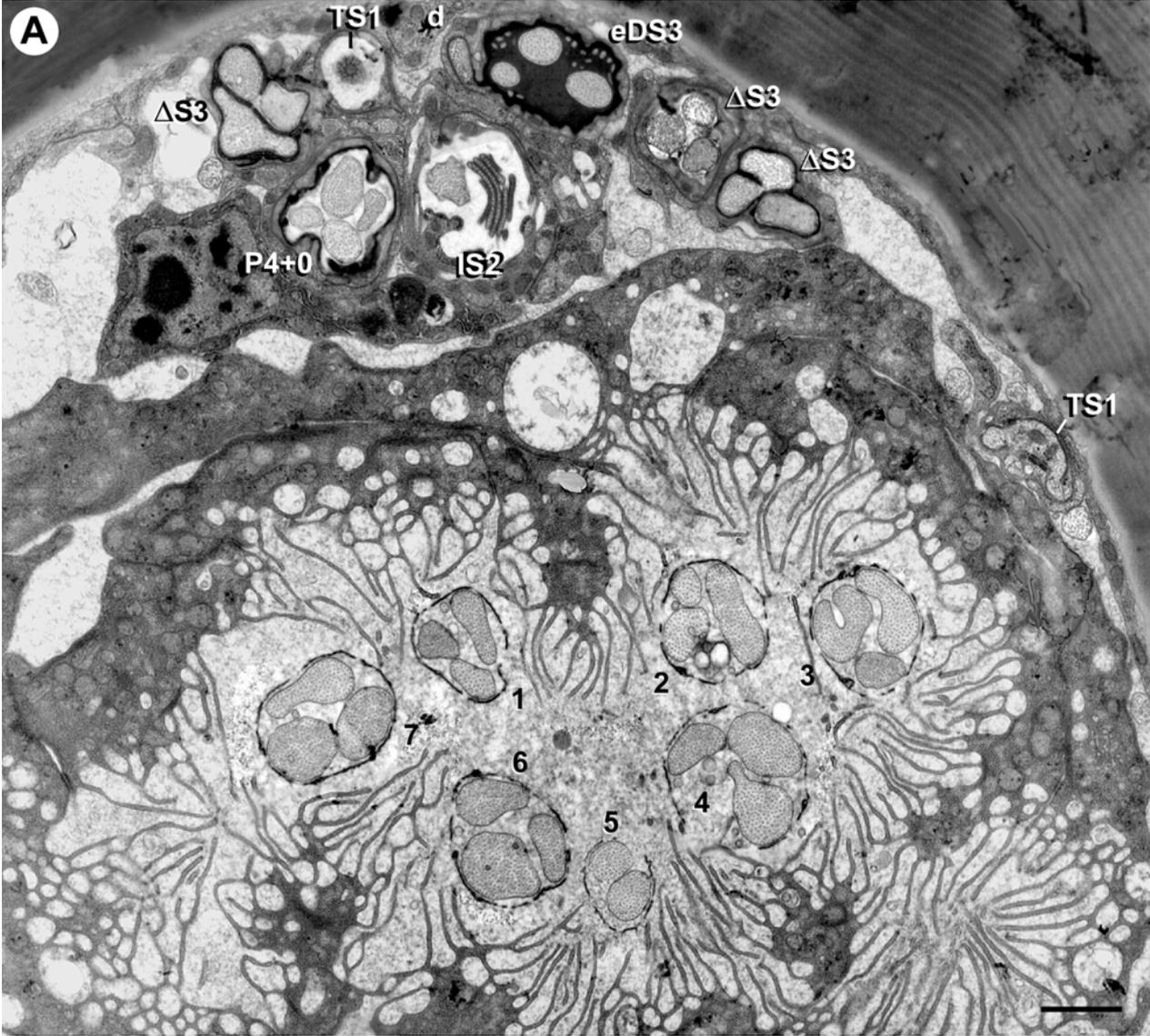
Der Cone setzt sich bei allen untersuchten Tipulomorpha-Larven aus sieben neuronalen Einheiten zusammen, wobei Dyaden und Triaden immer gemischt vorkommen (Abb. 18; 19). Einer der wenigen Unterschiede zwischen den Arten ist das Mischungsverhältnis von zweizelligen und dreizelligen Einheiten. Während sich bei den beiden gut fixierten Vertretern der Tipulidae s.H.\* immer fünf Triaden und zwei Dyaden gegenüber stehen [C 5x3 & 2x2] (Abb. 18), variiert das Verhältnis bei den beiden Limoniidae s.H. mit einer Dyade und sechs Triaden (*Austrolimnophila ochracea*; Abb. 19 A) bzw. drei Dyaden und vier Triaden (*Phylidorea* sp.; Abb. 19 B) [C 6x3 & 1x2] bzw. [C 4x3 & 3x2]. Bei allen Tipulomorpha-Larven bilden die tormogenen und trichogenen Hilfszellen auffallend viele, dünne Zellfortsätze (Mikrovilli), die in den äußeren Sensillenlymphraum reichen (Abb. 18; 19 A). Ein vielleicht familienspezifisches Merkmal stellt die Kutikulawand des Cones mit seinem Porentubulisystem dar, denn die Limoniidae s.H. besitzen den in Kapitel 4.1.1 beschriebenen, regelmäßigen Typ I (Abb. 5 B), während den drei

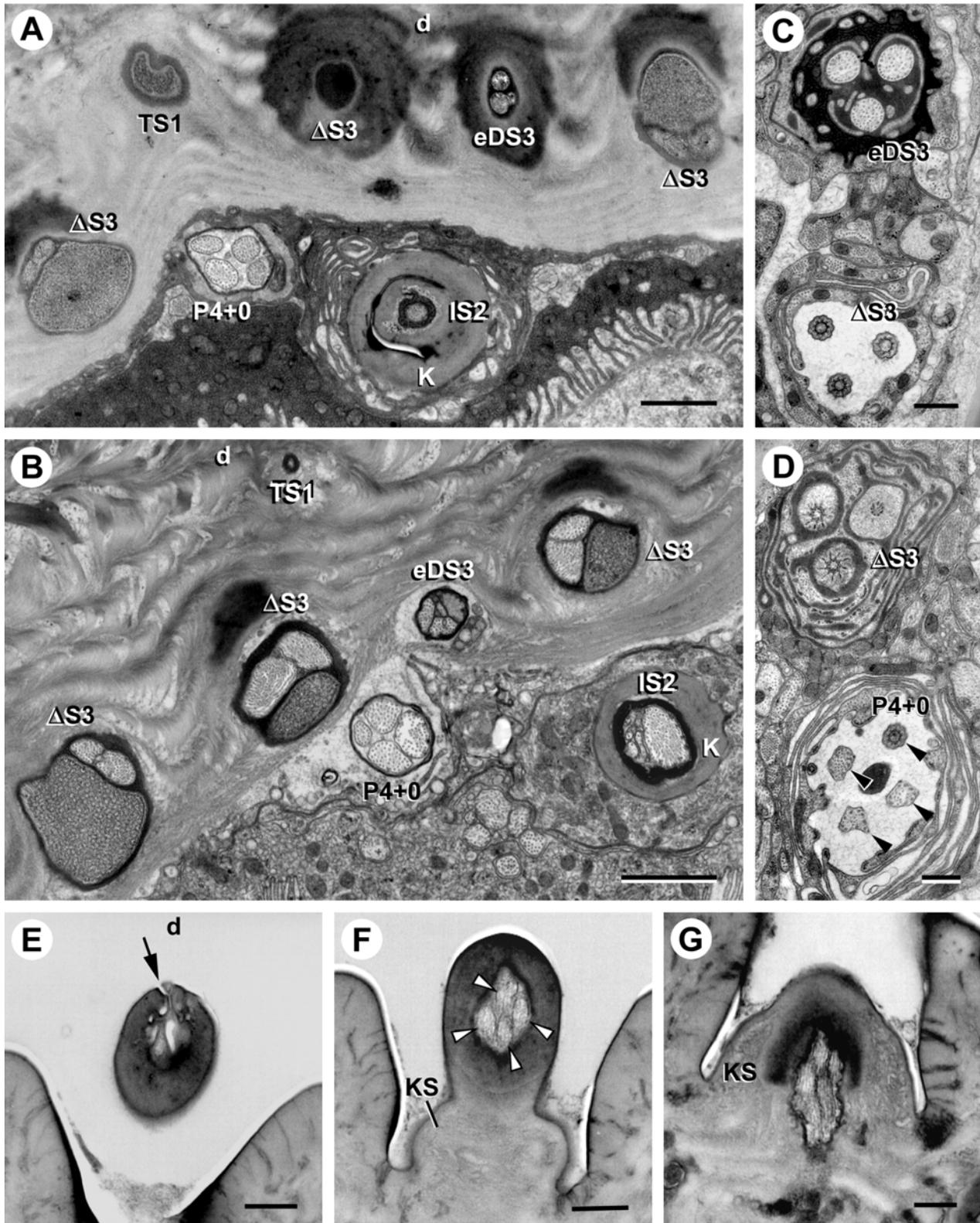
\* Bei der dritten Tipulidae, *Tipula pruinosa*, läßt die schlechtere Fixierung keine Aussagen über die Cone-Einheiten und ihre Hilfszellkomplexe zu.



**Abb. 18)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur bei *Nephrotoma* sp. (Tipulidae s.H.) (Tipulomorpha, Teil I); Übersichtsquerschnitt der rechten Antenne im distalen Bereich des basalen Antennenglieds. Dorsal (*d*) des Cones (*C*) liegen weitere acht Sensillen, die entsprechend ihres Sensillentyps beschriftet sind. Der gemischte Cone enthält fünf Triaden (1-5) und zwei Dyaden (6, 7). Balken: 5  $\mu$ m.

**Abb. 19)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur larvaler Limoniidae s.H. (Tipulomorpha, Teil II). **A, B**) Querschnitte der rechten Antenne auf Höhe des ersten Antennenglieds von *Austrolimnophila ochracea* (**A**) und *Phylidorea* sp. (**B**); dorsal (*d*) des Cones (1-7) sind jeweils acht weitere Sensillen, die entsprechend ihres Sensillentyps beschriftet sind; *Austrolimnophila ochracea* besitzt eine Dyade (5), *Phylidorea* sp. drei (2, 4, 7). Balken: 1  $\mu$ m.





**Abb. 20)** Antennaales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einiger Tipulomorpha-Larven (Teil III); Querschnitte der rechten Antennen. **A, B)** Distale Übersichten der dorsalen Sensillengruppe von *Austrolimnophila ochracea* (Limoniidae s.H., **A**) und *Phylidorea* sp. (Limoniidae s.H., **B**); beim *S. coeloconicum* (IS2) reicht die Kutikula (K) tief in die Antenne hinein. **C)** eDS3-Sensillum und Geißelregion eines  $\Delta S3$ -Sensillums von *Austrolimnophila ochracea* (Limoniidae s.H.). **D)** Geißelregion

Vertretern der Tipulidae s.H. der unregelmäßigere Typ II gemein ist (Abb. 5 F).

Das Peg-Sensillum aller fünf Vertreter enthält ungewöhnlicherweise nur vier chemosensitive Sinneszellen (Abb. 18; 19; 20 A, B, D-G). Die Dendriten setzen sich bis in die Spitze des Sensillums fort und enthalten keinen Tubularkörper (Abb. 20 E-G), d.h. die an der Sensillensbasis endende, mechanosensitive Rezeptorzelle, die für den Peg der meisten anderen „Nematocera“ charakteristisch ist, fehlt den Tipulomorpha. Dennoch erlauben einige Merkmale die Abgrenzung des Pegs gegenüber der ähnlich gebauten Sensillensklasse mit erweitertem Dendritenscheidenlumen (eDS), wie z.B. die zentrale Lage innerhalb der Sensillengruppe und nahe dem Cone (Abb. 17 C), der Kutikulasockel des Peg-Organ (Abb. 20 F, G) oder die typische Sensillenspitze mit feinen terminalen Spalten (Abb. 20 E).

Diese Merkmale fehlen dem ansonsten ähnlich gebauten eDS3-Sensillum nahe dem Peg (Abb. 18; 19; 20 A, B), bzw. sie sind wesentlich kleiner ausgebildet als beim Peg, wie beispielsweise die terminale Öffnung. Der interspezifische Vergleich von Strukturen unterschiedlicher elektronenoptischer Dichte ist nur bedingt aussagekräftig, da die untersuchten Tiere teilweise durch unterschiedliche Verfahren und vor allem getrennt voneinander fixiert bzw. kontrastiert wurden; vergleicht man aber das Peg-Sensillum und das eDS3-Sensillum eines Individuums, fällt auf, daß sich die elektronenoptische Dichte der Lymphe im erweiterten Dendritenscheidenlumen zwischen den beiden Sensillen stets unterscheidet, wobei das Lumen des Pegs „heller“ erscheint. Bei den beiden Limoniidae s.H. zeichnet sich dieses eDS3-Sensillum noch durch eine Besonderheit aus, denn es ist mit zahlreichen Dendritenverzweigungen ausgestattet, die sich über die gesamte Länge der Außenglieder erstrecken (Abb. 9 G; 19; 20 C). Bei allen anderen hier untersuchten eDS-Sensillen treten diese Verzweigungen nicht (Abb. 18) oder nur vereinzelt auf (siehe 4.1.4).

Die Tipulomorpha-Larven besitzen stets drei  $\Delta S3$ -Sensillen, die entweder in einer dreieckigen oder einer linearen Formation um den Peg angeordnet sind (Abb. 18; 19; 20 A-D).

Darüber hinaus besitzen sowohl die Larven der Limoniidae s.H., als auch der Tipulidae s.H., mit Ausnahme der schlecht fixierten *Tipula pruinos*, ein IS2-Sensillum, das direkt neben dem Cone liegt (Abb. 18; 19; 20 A, B). Der Dendrit der stratoterminalen Sinneszelle bildet bei den einzelnen Arten extrem unterschiedliche Lamellensysteme aus, die von gestapelten Lamellenplatten über fingerförmige Ausstülpungen bis hin zu mäandrierenden Fortsätzen reichen (Abb. 10 I-M; 18; 19 A; 20 B). Erst die TEM-Untersuchung zeigt, daß die Sensillenkutikula des IS2-Sensillums tief in die Antenne hineinreicht und es sich demnach um ein S. coeloconicum handelt (Abb. 20 A, B); auf distalen Querschnitten sind zwei Kutikulaschäfte zu erkennen, außen

---

des [P4+0] Pegs und eines  $\Delta S3$ -Sensillums von *Tipula lunata* (Tipulidae s.H.); *Pfeilspitzen*, Cilien des Pegs. **E-G**) Ultradünnschnittserie des Peg-Organ von *Austrolimnophila ochracea* (Limoniidae s.H.) von distal (**E**) nach proximal (**G**); *Pfeil*, terminale Spalten; *Pfeilspitzen*, chemosensitive Dendriten; *KS*, Kutikulasockel. *d*, dorsal; Balken: (A, B) 1  $\mu\text{m}$ ; (C-G) 0,5  $\mu\text{m}$ .

die Antennenkutikula und innen die Sensillenwand (Abb. 20 A). Erst an der eigentlichen Sensillenbasis gehen diese beiden Kutikulae ineinander über (Abb. 20 A, B). Der unverzweigte Dendrit der conoterminalen Sinneszelle nimmt das komplette Volumen des versenkten Kutikulafortsatzes ein, während der lamellierte Dendrit die Sensillenbasis nicht erreicht (Abb. 20 A). Im Fall der schlecht fixierten *Tipula pruinosa* fehlen einem S2-Sensillum in vergleichbarer Lage zwar die lamelligen Verzweigungen, nachdem es sich aber auch hier um das einzige S. coeloconicum der Antenne handelt, liegt die Vermutung nahe, daß die Lamellen nur aufgrund eines Fixierungsartefakts fehlen.

Vervollständigt wird das Sensilleninventar durch drei TS1-Sensillen, von denen zwei in der Peripherie der distalen Sensillengruppe (Abb. 18; 19; 20 A, B) und eines im basalen Bereich des ersten Antennenglieds enden.

**Tab. 4.1)\*** Antennales Sensilleninventar der Tipulomorpha-Larven.  $\Sigma$ , Summe;  $n$ , Anzahl;  $P$ , Porentyp; SZ, Sinneszellen.

Familie	Art	Cone		Peg	$\Delta S2/3$	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
		$\Sigma n \times SZ$ ( $n \times 3$ & $n \times 2$ )	$P$			$n \times SZ$	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	
Tipulidae (s. H.)	<i>Nephrotoma</i> sp.	7 x 3/2 (5x & 2x)	II	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> * 1 x TS1 <sub>b</sub>	
	<i>Tipula lunata</i>	7 x 3/2 (5x & 2x)	II	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
	<i>Tipula pruinosa</i>	?	II	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x ? S2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
Limoniidae (s. H.)	<i>Austrolimnophila</i> <i>ochracea</i>	7 x 3/2 (6x & 1x)	I	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
	<i>Phylidorea</i> sp.	7 x 3/2 (4x & 3x)	I	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	

#### 4.2.2 Ptychopteromorpha

Wood und Borkent (1989) fassen die Ptychopteridae und die Tanyderidae zu der Unterordnung Ptychopteromorpha zusammen. Von keiner der beiden Familien standen lebende Larven zur Verfügung; es konnten jedoch zwei alkoholfixierte Ptychopteridae-Larven rasterelektronenmikroskopisch untersucht werden.

\* Soweit eine sinnvolle Unterscheidung zwischen der Lage der jeweils vorkommenden TS1-Sensillen möglich ist, wird diese Information in allen folgenden Tabellen als Index angegeben (*d*, distal; *m*, median; *b*, basal).

### Larven

Die zum Teil mehrere Zentimeter langen und stets eucephalen Larven der Ptychopteridae (Faltenmücken) sind schlank und besitzen caudal ein retraktiles Atemrohr (metapneustisch), sowie zwei schlauchförmige Tracheenkiemen. Sie leben rein aquatisch und bevorzugen flache, stehende Gewässer, in denen sie in senkrechter Position mit dem Siphon Kontakt zur Wasseroberfläche halten können, während der Kopfbereich in Bodenschlamm oder verrottenden Pflanzenteilen steckt. Ihre Ernährungsweise wird unterschiedlich angegeben (mikro-, sapro- oder nekrophag). Die Gattung *Bittacomorpha* ist nur in der nearktischen Region vertreten, *Ptychoptera* ist dagegen holoarktisch.

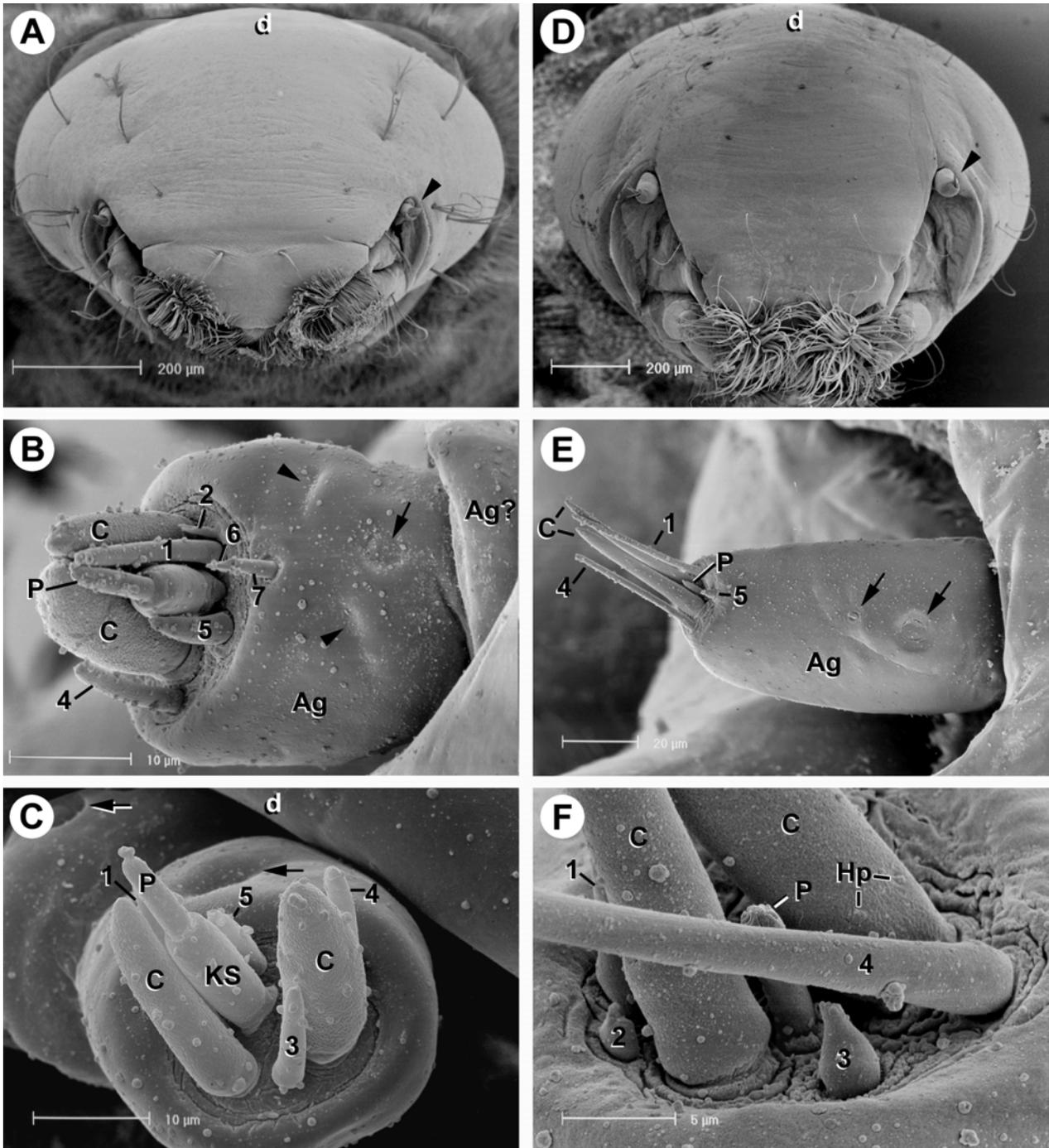
### REM

Die relativ kurzen Antennen inserieren bei beiden hier untersuchten Arten dorsolateral neben dem breiten Clypeus (Kopfschild) (Abb. 21 A, D). Äußerliche Unterschiede zwischen *Ptychoptera* sp. und *Bittacomorpha* sp. fallen auf den ersten Blick vor allem hinsichtlich der Längenverhältnisse der Antennen und ihrer Sensillen auf; zudem scheint die stämmigere Antenne von *Ptychoptera* sp. aus zwei Antennengliedern zu bestehen (Abb. 21 B, C). Beide Larven besitzen neben einer endständigen Sensillengruppe dorsal noch zwei weitere Sensillen; allerdings liegt das große basale S. campaniformium bei *Ptychoptera* sp. auf dem ersten (Abb. 21 C) und das distalere S. campaniformium auf dem scheinbar zweiten Antennenglied (Abb. 21 B, C), während bei *Bittacomorpha* sp. ebenfalls ein basales S. campaniformium und dazu ein sehr kurzes S. basiconicum gemeinsam auf dem einzigen deutlich zu erkennenden Antennenglied inserieren (Abb. 21 E). Ob es sich bei den beiden Gruben auf dem vermeintlich zweiten Antennenglied von *Ptychoptera* sp. auch um Sensillen handelt (Abb. 21 B), ist aufgrund einer äußerlichen Untersuchung nicht zu entscheiden.

Sowohl die Antennen als auch die meisten distal liegenden Sensillen sind bei *Bittacomorpha* sp. (Abb. 21 E) eher schmal und langgestreckt verglichen mit denen von *Ptychoptera* sp. (Abb. 21 B). Um so überraschender ist es, daß das zentral liegende Peg-Organ bei den *Ptychoptera*-Larven länger ist als die übrigen antennalen Sensillen, wohingegen bei *Bittacomorpha* sp. kein Kutikulasockel erkennbar ist und der Peg deutlich kürzer ist als die umgebenden Sensillen (Abb. 21 F). Einzig die terminalen Spalten lassen in diesem zentralen Sensillum von *Bittacomorpha* sp. den Peg vermuten (Abb. 21 G).

Innen und außen wird der Peg von zwei S. basiconica flankiert, deren poröse Kutikula sie – wie den Cone – als chemosensitive Sensillen ausweist (Abb. 21 B, C, E, F). Bei beiden S. basiconica sind stets mehrere Ecdysialporen kreisförmig um die Haarbasis verteilt (Abb. 21 F), wobei zumindest beim inneren, etwas breiteren der beiden Cone-ähnlichen Sensillen genau sieben Häutungsporen vorhanden sind. Um diese drei zentralen Sensillen gruppieren sich fünf (*Ptychoptera* sp.; Abb. 21 B, C), bzw. sieben (*Bittacomorpha* sp.; Abb. 21 E, F) weitere, unterschiedlich lange S. basiconica und S. trichodea. Bei *Ptychoptera* sp. sind davon drei etwa gleich lange S. basiconica dreieckig um den Peg angeordnet (Abb. 21 C: Haare 1, 3 und 4),

während bei *Bittacomorpha* sp. nur die lateralen S. trichodea (Abb. 21 E: Haare 1, 4) etwa gleich lang sind und Sensillum Nr. 3 (Abb. 21 F) wesentlich kürzer gebaut ist.



**Abb. 21)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei Ptychopteridae-Larven; (A-C) *Ptychoptera* sp., (D-F) *Bittacomorpha* sp. **A und D)** Frontalansicht der Larvenköpfe; *Pfeilspitzen*, jeweils linke Antenne. **B und E)** Dorsalansicht der rechten Antennen; *Pfeile*, S. campaniformia; *Pfeilspitzen*, Gruben, bei denen nicht klar ist, ob es sich um Sensillen handelt; *Ag*, Antennenglieder. **C und F)** Distale Sensillengruppe der rechten Antennen in Frontalansicht (C) und Ventralansicht (F); die Cone-Sensillen (C) mit den basalen Häutungsporen (*Hp*) und die Peg-Sensillen (P), sind gut zu identifizieren, die übrigen Sensillen an der Antennenspitze sind im Uhrzeigersinn durchnummeriert (1-7, bzw. 1-5); *KS*, Kutikulasockel. *d*, dorsal.

### 4.2.3 Culicomorpha

Die Gliederung dieser großen Unterordnung in zwei Subtaxa mit je vier Familien gilt als allgemein anerkannt (Wood & Borkent 1989). In der vorliegenden Arbeit wurden Vertreter aus zwei Familien der Culicoidea-Linie (4.2.3.1-2) und aus drei Familien der Chironomoidea (4.2.3.3-5) untersucht; bei den Chironomidae wurden zwei verschiedene Arten in die TEM-Analyse einbezogen. Zwischen den untersuchten Culicomorpha-Larven wurden einige Unterschiede in der Antennenanatomie, der Sensillenausstattung und Sensillenstruktur festgestellt, so daß die Beschreibung der äußeren und inneren Ultrastruktur im Anschluß an den einführenden Abschnitt („Larven“) für die einzelnen Familien getrennt erfolgt; um den Vergleich innerhalb der Culicomorpha zu erleichtern, werden die ultrastrukturellen Ergebnisse für die gesamte Unterordnung in Tabelle 4.2 zusammengefaßt. Zusätzlich wurden bereits früher Untersuchungen der Antennen von einigen Culicomorpha-Larven veröffentlicht, wie z.B. von den Culicidae (Zacharuk & Blue 1971a, b; Zacharuk et al. 1971; Jez & McIver 1980), den Chaoboridae (Nicastro et al. 1995) und den Simuliidae (Craig & Batz 1982); die Ergebnisse dieser Arbeiten sollen ebenfalls in einen umfassenden Vergleich einfließen und sind deshalb in Tabelle 4.8 mit eingeschlossen.

#### *Larven*

Die stets eucephalen Larven der Culicomorpha leben in der Mehrzahl aquatisch, nur bei den Ceratopogonidae und Chironomidae gibt es auch Larven, die in terrestrischen Habitaten anzutreffen sind; allerdings wird vermutet, daß diese Vertreter sekundär zum Landleben zurückgekehrt sind. Die Larven besitzen meist lange und zum Teil mehrgliedrige Antennen, die bis zu sechs Antennenglieder umfassen können (z.B. bei Vertretern der Gattung *Tanytarsus*, Chironomidae; Hennig 1973).

Die Antennen der hier nicht weiter behandelten Chaoboridae (Büschelmücken) haben eine ungewöhnliche Funktionserweiterung erfahren, von einem reinen Sinnesorgan hin zu spezialisierten Beutegreifantennen (Schremmer 1950; Nicastro et al. 1995).

Die Larven der Dixidae (Tastermücken) halten sich grundsätzlich an der Wasseroberfläche und in seichten Regionen stehender oder langsam fließender Gewässer auf. Charakteristisch für Dixidae-Larven ist die U-förmige Ruhestellung des Körpers an der Wasseroberfläche, sowie ein schwanzartiger Fortsatz am Abdominalsegment mit zwei lateralen Lappen und langen Haaren. Die Nahrungsaufnahme erfolgt durch Abweiden des Oberflächenhäutchens (microphag), wozu sie den sehr beweglich eingelenkten Kopf weit zurückbeugen können.

Ein charakteristisches Merkmal der Stechmücken-Larven (Culicidae) ist die Verschmelzung der drei Thorakalsegmente. Die Larven ernähren sich vorwiegend microphag in kleinen, ruhigen Gewässern und schwimmen zum Atmen an die Wasseroberfläche. Einige Vertreter sind aber auch carnivor, wie z.B. *Toxorhynchites* sp. (Hennig 1973). Die Culicidae gehören neben den Chaoboridae zu den wenigen Familien, deren Larven den dreidimensionalen Raum des

Wasserkörper bewohnen, während fast alle anderen Culicomorpha-Familien trotz aquatischer Lebensweise entweder stärker substratgebunden sind (Simuliidae, Chironomidae) oder sich an der Grenze zwischen Land und Wasser aufhalten (Dixidae). Der hier untersuchte Vertreter *Aedes mariaae* lebt unter extremen Bedingungen in sogenannten rock-pools, d.h. in marinen Spritzwasser- oder Gezeitentümpeln.

Die Larven der Simuliidae (Kriebelmücken) bevorzugen schnellfließende Süßgewässer und sind zu einer fast sessilen Lebensweise übergegangen. Mittels einer saugnapfartigen Platte am caudalen Körperende halten sie sich an Steinen oder Pflanzen fest und filtrieren mit ihren großen Mundfächern (Abb. 26 A) Kleinorganismen aus dem Wasserstrom (microphag).

Die Larven der Ceratopogonidae (Gnitzen) treten sowohl in terrestrischen Habitaten (Boden, Laubstreu, Rinde, Kuhfladen) als auch in langsam fließenden bis stehenden Gewässern auf. Die sehr schlanke Larve von *Bezzia* sp. lebt aquatisch und jagt Mückenlarven oder andere Insekten (carnivor).

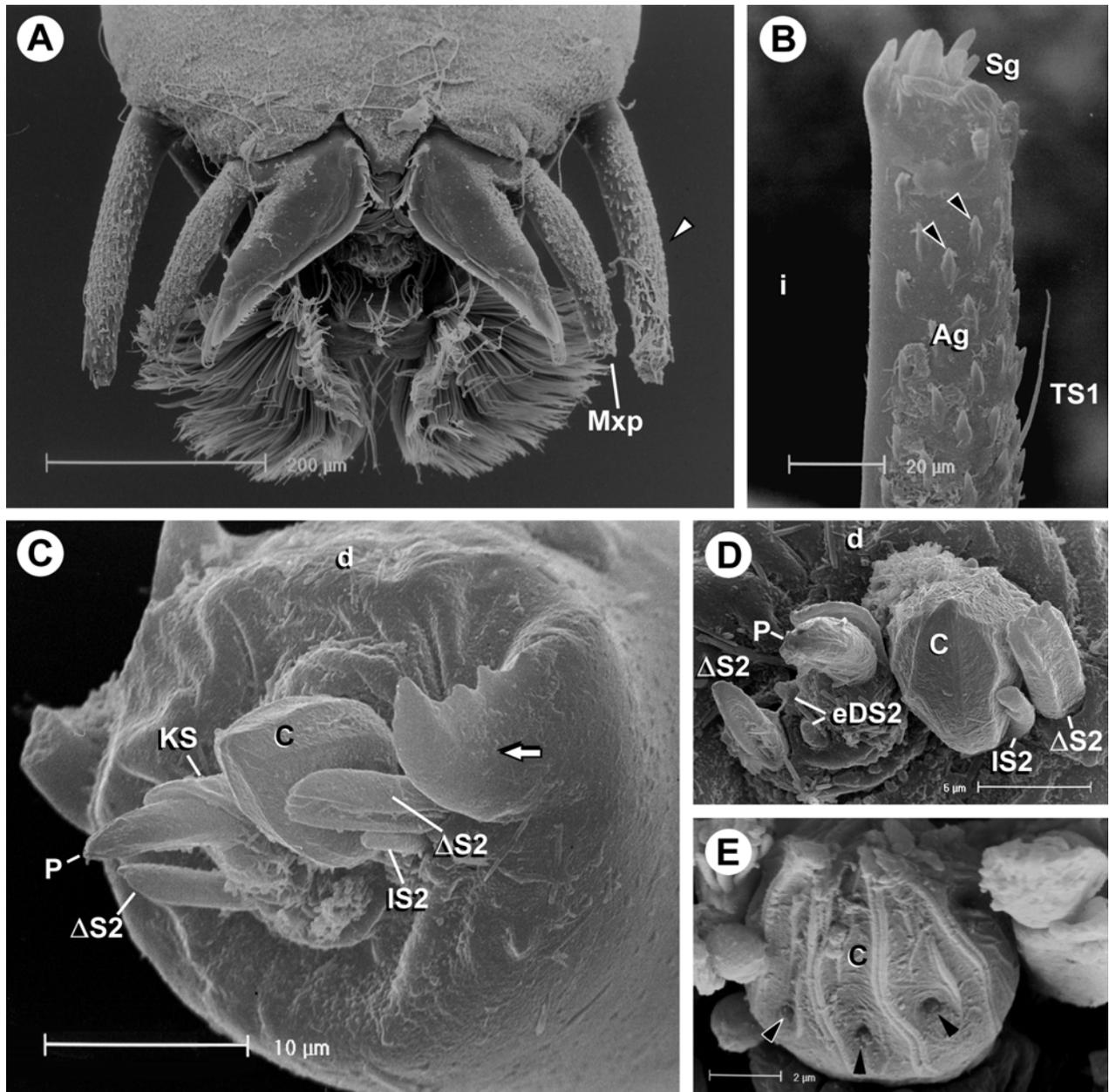
Wie bereits angesprochen gibt es sowohl terrestrische Chironomidae-Larven (Zuckmücken), v.a. in der Unterfamilie Orthoclaadiinae, wie auch viele wasserlebende. Letztere decken ihren Sauerstoffbedarf meist durch Hautatmung und sogenannte Blutkiemen (Tracheenkiemen). Ein morphologisches Charakteristikum der Zuckmücken-Larven sind Stummelfüße, die sich meist am Prothorax, aber auch am Abdomen befinden können. Die Larven haben sich an unterschiedlichste aquatische Habitate angepaßt und kommen limnisch ebenso vor, wie marin, in fließenden und stehenden Gewässern, in Phytohelmen, Thermalquellen und Gletscherseen. Alle drei hier einbezogenen Arten leben aquatisch, die beiden Larven aus der Unterfamilie Chironominae (*Chironomus riparius/piger*, *Chironomus* sp.) sind jedoch Detritus- und Aufwuchsfresser (mikro-, phyto- und phytosaprophag), während *Tanypus* sp. sich räuberisch von kleinen Invertebraten ernährt (carnivor).

#### 4.2.3.1 Dixidae

##### REM

Die Antennen von *Dixella* sp. inserieren am dorsoventral abgeflachten Kopf außen neben den sehr ähnlich gebauten Maxillarpalpen (Abb. 22 A). Die Oberfläche des ersten Antennenglieds ist, abgesehen von der Innenseite, vollständig mit nicht-innervierten Kutikuladornen besetzt (Abb. 22 A, B); ähnliche Dornen gibt es auch bei einigen Culicidae, wie z.B. der Gattung *Culiseta*. Von den neun rasterelektronenmikroskopisch sichtbaren Sensillen sind sieben an der Spitze des ersten Antennenglieds gruppiert (Abb. 22 B-D). Diese sieben Sensillen sind, verglichen mit dem langgestreckten Antennenglied, eher kurz. Zunächst fällt im Zentrum der kuppelförmige Cone auf, dem apikobasal verlaufende Kutikularippen ein kantiges Aussehen verleihen (Abb. 22 C-E). Seitlich außen neben dem Cone liegt das Peg-Organ, das sich aus einem lappig auslaufenden Kutikulasockel und dem eigentlichen Peg-Sensillum zusammensetzt (Abb. 22 C, D). Im

Gegensatz zu den meisten anderen Dipterenlarven inserieren aber noch weitere Sensillen auf dem Sockel, nämlich zwei extrem kurze *S. basiconica* (Abb. 22 D). Dieses ungewöhnliche Merkmal wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit nur noch bei den Blephariceridae beobachtet, bei denen ebenfalls Sensillen im basalen Bereich des Peg-Organes vorkommen. Auf der Innenseite nahe am Cone befinden sich zwei weitere Sensillen, ein kurzes *S. trichodeum* und ein längeres



**Abb. 22)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Dixella* sp. (Dixidae). **A)** Übersicht des Kopfs von dorsal; *Pfeilspitze*, linke Antenne; *Mxp*, Maxillarpalpus. **B)** Distale Hälfte der rechten Antenne; außer einer distalen Sensillengruppe (*Sg*) ist lateral außen auf halber Länge des Antennenglieds (*Ag*) noch ein langes *S. trichodeum* (*TS1*) zu erkennen; *Pfeilspitzen*, Kutikuladornen. **C)** Distale Sensillengruppe der rechten Antenne; *KS*, Kutikulasockel; *Pfeil*, nicht-innervierter Kutikulafortsatz. **D)** Sicht von oben auf die distale Sensillengruppe der rechten Antenne. **E)** Detailaufnahme des Cones (*C*) der rechten Antenne; *Pfeilspitzen*, Häutungsporen der neuronalen Einheiten. *C*, Cone; *d*, dorsal; *i*, innen; *P*, Peg; (Beschriftung der übrigen Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen B, C, D von H. Hruschka).

*S. basiconicum*; letzteres ist auf zwei Seiten abgeflacht und besitzt apikal etwa sechs kurze Kutikulafortsätze (Abb. 22 C, D). Lateroventral vom Peg inseriert ein *S. auricullicum* („Hasenohr“) (Abb. 22 D). Der gezähnte Kutikulafortsatz auf der Innenseite der Antenne besitzt keinen Basalring (Abb. 22 C) und, wie die ultrastrukturelle Untersuchung zeigt, auch keine Sinneszellen; es handelt sich also nicht um ein Sensillum. Zusätzlich zu der distalen Sensillengruppe findet man zwei weitere Sensillen, ein basales *S. campaniformium* auf der Dorsalseite der Antenne und ein langes *S. trichodeum*, das lateral außen etwa auf mittlerer Höhe des Antennenglieds inseriert (Abb. 22 B).

#### Ultrastruktur

Der Cone von *Dixa* sp. setzt sich aus sieben neuronalen Einheiten zusammen, darunter drei Triaden und vier Dyaden [C 3x3 & 4x2] (Abb. 23). Von diesen Einheiten fällt die am weitesten innen liegende, also dem Peg zugewandte Triade, durch einen über weite Strecken sehr großen Zellendurchmesser der Dendriten auf (Abb. 23 B). In der zu Typ II zählenden Kutikulawand verlaufen sieben bis zehn longitudinale Kutikularippen, wodurch der Cone auf Querschnitten einen vieleckigen statt wie gewöhnlich runden Umfang zeigt (Abb. 5 D).

Zwar besitzt der Peg von *Dixa* sp. wie der Peg der zuvor beschriebenen Tipulomorpha-Larven auch vier Sinneszellen (Abb. 23 A), doch bei *Dixa* sp. ist die für den Peg typische Trennung in einen früh mit Tubularkörper endenden Dendriten und drei bis zur Spitze des Sensillums projizierende chemosensitive Dendriten zu erkennen [P3+1] (Abb. 23 A, Insert). Der mechanosensitive Dendrit endet nicht an der Basis des Peg-Organ, sondern weiter distal an der Basis des eigentlichen Peg-Sensillums, das beweglich in den Kutikulasockel eingelenkt ist.

Die Anzahl von nur zwei  $\Delta$ S2-Sensillen ist zwar nicht so häufig zu finden wie drei  $\Delta$ -Sensillen, sie kommt aber neben den Dixidae auch noch bei einigen weiter unten beschriebenen Arten vor, wie z.B. den Simuliidae und Blephariceridae. Bei *Dixa* sp. inserieren die  $\Delta$ S2-Sensillen weit voneinander entfernt, innen als abgeflachtes *S. basiconicum* und außen neben dem Peg als *S. auricullicum* (Abb. 23). Aufgrund einer leichten Torsion des Sinneszellgefüges innerhalb des Antennenschafts ändert sich die Lage der innen liegenden Sensillen; proximal sind sie weiter ventral zu finden (Abb. 23 B).

---

**Abb. 23)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur bei *Dixa* sp. (Dixidae); Querschnitte der rechten Antenne. **A)** Distale Übersicht; durch einen gewundenen Verlauf der Rezeptorzelle des *TS1*-Sensillums ist neben dem Dendriten auch der Häutungskanal (*Hk*) dieses Sensillums zu sehen; der gemischte Cone (*1-7*) mit vier Dyaden (*1, 2, 5, 6*) ist von sieben Sensillen umgeben, die entsprechend ihres Typs beschriftet sind. Etwas distaler (Insert; Vergrößerung: x 24000) an der Einlenkung des Pegs besitzt die mechanosensitive Sinneszelle des Pegs (*P3+1*) einen Tubularkörper (*Stern*). **B)** Proximale Übersicht als **(A)**; *Sp*, Scolopalorgan. *d*, dorsal; Balken: (B) 5  $\mu$ m; (A) 2  $\mu$ m.



Bei den beiden kurzen *S. basiconica* auf dem Sockel des Peg-Organ handelt es sich um ein eDS2-Sensillenpaar (Abb. 23), dessen erweitertes Dendritenscheidenlumen erst etwas proximal der Antennenspitze zu erkennen ist (Abb. 23 B). In den ersten zwei Dritteln des basalen Antennenglieds flankiert dieses Sensillenpaar symmetrisch ein erstaunlich weit distal reichendes Scolopalorgan (Abb. 23 B).

Etwa auf halber Höhe des Antennenglieds bildet die stratoterminalen Sinneszelle eines IS2-Sensillum ein stark mäandrierendes Lamellensystem aus (Abb. 23 B). Nur der unverzweigte Dendrit der conoterminalen Sinneszelle setzt sich bis zur Antennenspitze fort und füllt das Lumen des kurzen *S. trichodeums* aus (Abb. 23 A).

Bei dem *S. campaniformium* an der Antennenbasis, dem *S. trichodeum* auf halber Höhe des ersten Antennenglieds und einem Sensillum, das ohne äußerlich sichtbare Kutikulaaußenstruktur außen in der distalen Sensillengruppe endet, handelt es sich um TS1-Sensillen (Abb. 23).

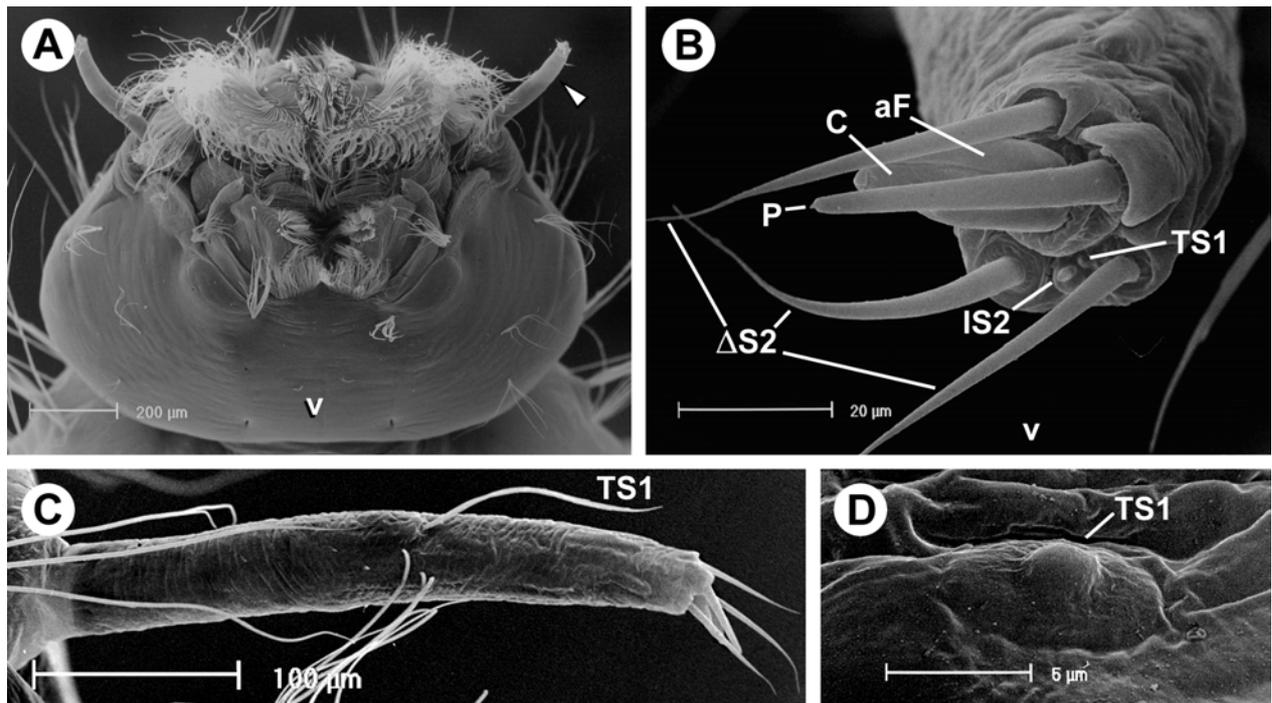
#### 4.2.3.2 Culicidae

##### *REM*

Die langgestreckten Antennen von *Aedes mariaae* liegen, wie bei vielen Culicomorpha-Larven, weit lateral am Kopf und sind anterad ausgerichtet (Abb. 24 A). Äußerlich sind nur wenige Unterschiede zur Antennen- und Sensillen-Architektur von *Aedes aegypti*, die von Zacharuk und Blue (1971a, b) bzw. Zacharuk et al. (1971) beschrieben wurde, festzustellen; allerdings ist hier zusätzlich das für andere Culicoidea (Jez & McIver 1980; Nicastro et al. 1995) scheinbar typische, basale *S. campaniformium* zu erkennen (Abb. 24 D). Darüber hinaus lenkt auf halber Höhe des ersten Antennenglieds außen ein sehr langes *S. trichodeum* ein (Abb. 24 C). An der Spitze des Antennenglieds inserieren sieben weitere Sensillen (Abb. 24 B). Zentral befindet sich der Cone in Form eines *S. basiconicum*s mit einem akzessorischen Fortsatz, der dorsal nahe der Cone-Basis abzweigt und den Cone fast über die gesamte Länge begleitet (Abb. 24 B). Dorsolateral vom Cone liegt der Peg als etwas längeres *S. basiconicum*, dessen Spitze mindestens zehn tiefe Einschnitte aufweist. Die längsten Sensillen an der Antennenspitze sind jedoch drei *S. trichodea*, die die apikale Sensillengruppe in einer dreieckiger Anordnung umgeben (Abb. 24 B). Zwischen den beiden ventralen *S. trichodea* sitzen schließlich noch zwei sehr kleine *S. basiconica* (Abb. 24 B).

##### *Ultrastruktur*

Der Cone von *Aedes mariaae* ist sehr ungewöhnlich gebaut, da von diesem Sensillum dorsal ein akzessorischer Fortsatz abzweigt. Von den sieben Sinneszellbündeln, die basal in den Kutikulafortsatz des Cones ziehen (Abb. 25 A), verbleiben nur sechs neuronale Einheiten im Hauptteil des Cones, genauer gesagt zwei Triaden und vier Dyaden [C 2x3 & 4x2] (Abb. 25 B); dies ist eine Triade weniger als beispielsweise beim Cone von *Dixa* sp. Die verbleibenden drei



**Abb. 24)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Aedes mariae* (Culicidae). **A)** Übersicht des Kopfs; Pfeilspitze, linke Antenne. **B)** Distale Sensillengruppe der linken Antenne; vom Cone (C) zweigt dorsal ein akzessorischer Fortsatz (aF) ab. **C)** Dorsalansicht der linken Antenne. **D)** Basales S. campaniformium (TS1) auf der Dorsalseite der linken Antenne. v, ventral; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen von H. Hruschka).

Sinneszellen projizieren in den Fortsatz (Abb. 25 B-D). Sie werden wie eine Einheit des Cones basal von einer gemeinsamen Dendritenscheide und einem Hilfszellkomplex zusammengefaßt (Abb. 25), einer der drei Dendriten bildet weiter distal jedoch ein Lamellensystem mit fingerförmigen Ausstülpungen, das den akzessorischen Fortsatz prinzipiell als IS-Sensillum ausweist (Abb. 25 C). Dennoch deuten verschiedene Merkmale darauf hin, daß es sich bei diesen Rezeptorzellen um die „fehlende“ siebte Einheit des Cones handelt [C (2x3 & 4x2) & 1x3], die vom eigentlichen Sensillum abgetrennt und umgewandelt wurde. So sind pro Cone-Einheit deutlich eine thekogene und eine trichogene Hilfszelle zu sehen, die die Sinneszellen einer Einheit komplett umgeben (Abb. 25 A, siehe z.B. Einheit Nr. 3). Die tormogenen Hilfszellen bilden jedoch nicht einen geschlossenen Mantel um jeweils eine einzelne Einheit, sondern scheinen sich zu einer gemeinsamen Zellschicht um alle zum Cone gehörenden Einheiten, einschließlich der abgetrennten Sinneszellen des akzessorischen Fortsatzes, zusammenzuschließen (Abb. 25 A). Unterstützt wird diese Beobachtung durch die Tatsache, daß dem Hauptteil des *Aedes*-Cones [C 2x3 & 4x2] verglichen mit den Cones von *Dixa* sp. und *Bezzia* sp. (siehe 4.2.3.4) [C 3x3 & 4x2] genau eine Triade fehlt. Der akzessorische Fortsatz, dessen Kutikulaoberfläche distal zusehends unregelmässiger wird, besitzt terminal eine Pore, die offensichtlich mit Material gefüllt ist, das sich aber vom extrem elektronenoptisch dichten Material in Ecdysialporen deutlich unterscheidet (Abb. 25 B, Insert). Nur einer der Dendriten

dieser spezialisierten Triade reicht mit relativ großem Zelldurchmesser bis in den akzessorischen Kutikulafortsatz, während das zweite unverzweigte Außenglied und der lamellierte Dendrit proximaler enden (Abb. 25 B). Distal ist in die verhältnismäßig dünne Dendritenscheide elektronenoptisch weniger dichtes Material eingelagert (Abb. 25 B). Eine weitere Besonderheit des Cones von *Aedes mariae* ist das Fehlen von Poren und Porentubuli in der Sensillenwand (Typ V) (Abb. 26 G).

Der Peg ist mit vier Rezeptorzellen ausgestattet, die wie bei *Dixa* sp. eine [3+1]-Differenzierung zeigen (Abb. 25 A; 26 A-F). Schon in der Geißelregion sind der mechanosensitive Dendrit und die drei chemosensitiven Sinneszellfortsätze voneinander zu unterscheiden, da letztere ihr Cilium etwas distaler ausbilden (Abb. 26 E, F). In den Kutikulasockel des Peg-Organs projizieren noch alle vier Außenglieder (Abb. 26 D), doch am beweglichen Gelenksockel des Peg-Sensillum endet der mechanosensitive Dendrit mit einem Tubularkörper (Abb. 26 C). Noch immer durch die Dendritenscheide vom äußeren Sensillenlymphraum bzw. Kanal II getrennt, reichen die drei chemosensitiven Dendriten bis zur Spitze des Peg-Sensillum (Abb. 26 A, B). Distal endet das Sensillum mit sechs nach außen führenden Spalten (Abb. 7 C, 26 A).

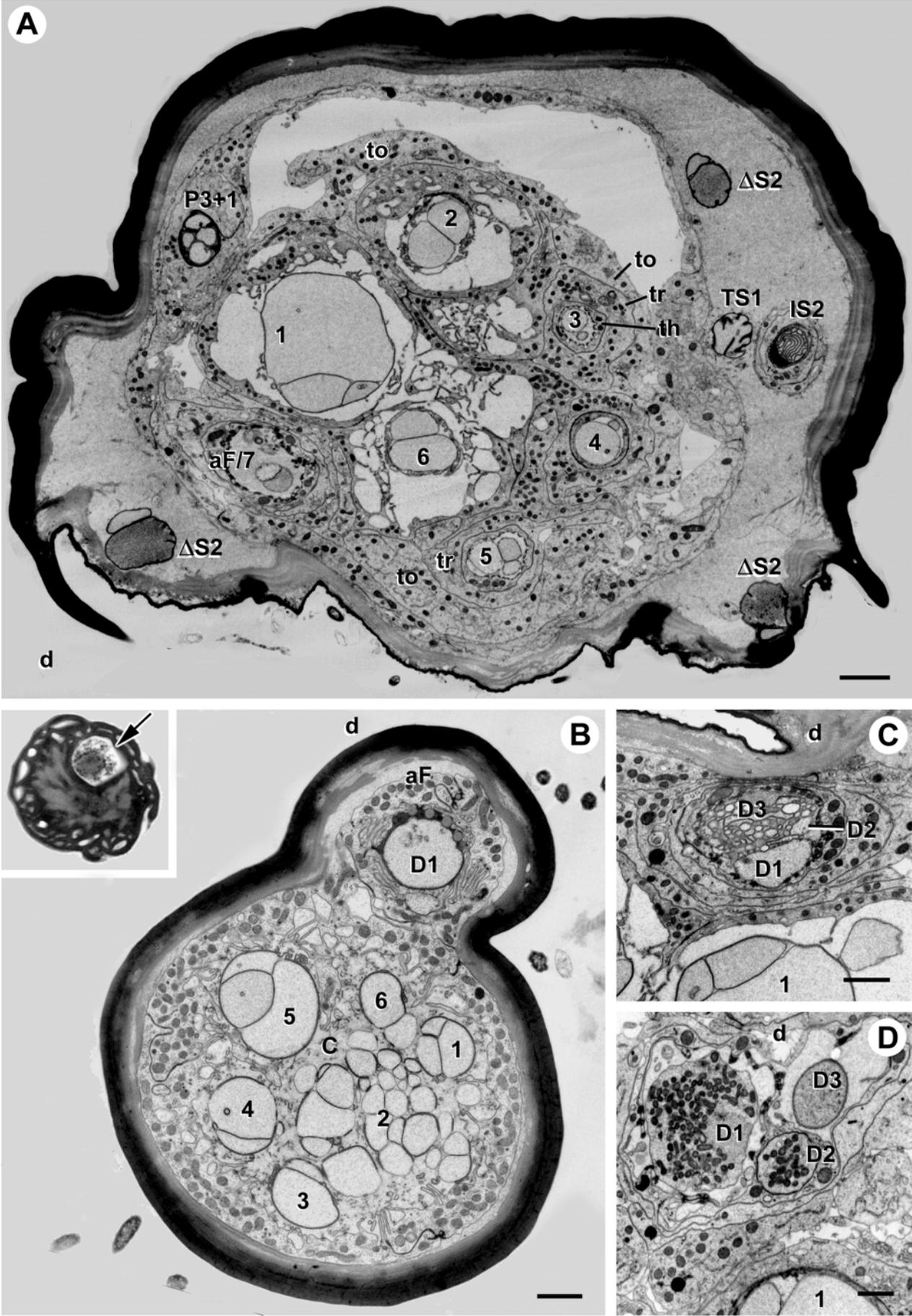
Die langen filiformen Haare der drei  $\Delta S_2$ -Sensillen (S. trichodea) bilden eine dreieckige Anordnung um die distale Sensillengruppe (Abb. 25 A). Der elektronenoptisch weniger dichte Dendrit läuft weiter in das Haar, ohne das Lumen völlig auszufüllen oder Spezialisierungen auszubilden; gelegentlich scheint die Mikrotubulidichte leicht erhöht zu sein.

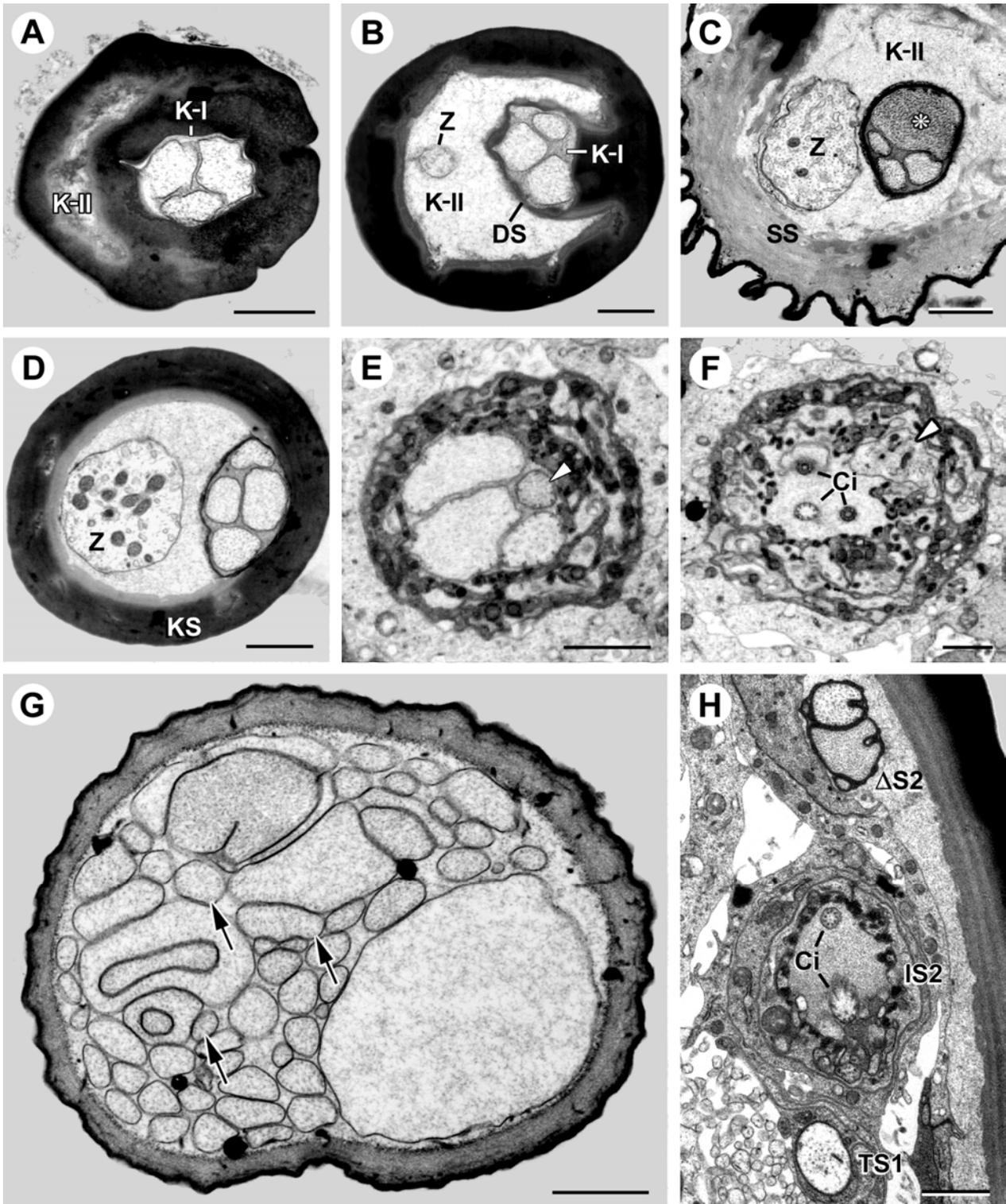
Neben dem lamellierten Dendriten des akzessorischen Fortsatzes, dessen Sinneszellen vermutlich zum Cone gehören, gibt es noch ein eigenständiges IS-Sensillum mit zwei Sinneszellen (IS<sub>2</sub>) (Abb. 25 A; 26 H). Der verzweigte Dendrit bildet relativ dicke, plattenförmige Lamellen, die dicht beieinander liegen (Abb. 10 F; 25 A). Der unverzweigte Dendrit der conoterminalen Sinneszelle reicht bis in den auch äußerlich sichtbaren Kutikulafortsatz (längere der beiden kleinen S. basiconica auf der Ventralseite). Stellenweise kommen Verdickungen der ansonsten eher dünnen Dendritenscheide vor (Abb. 25 A).

Darüber hinaus ist die Antenne von *Aedes mariae* mit drei TS<sub>1</sub>-Sensillen ausgestattet, die sich auf ein basales S. campaniformium, ein S. trichodeum in der Antennenmitte und auf ein extrem kleines S. basiconicum an der Antennenspitze (Abb. 25 A; 26 H) verteilen.

---

**Abb. 25)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Aedes mariae* (Culicidae, Teil I); Querschnitte der linken Antenne. **A)** Übersicht nahe der Antennenspitze; jede Cone-Einheit (1-7) ist von einer thekogenen (*th*) und einer trichogenen (*tr*) Hilfszelle komplett umschlossen, während die tormogenen Hilfszellen (*to*) eine gemeinsame äußere Zelhülle bilden; *aF/7*, Cone-Triade, die in den akzessorischen Fortsatz projiziert. Die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **B-D)** Ultradünnschnittserie des akzessorischen Fortsatzes (*aF*); von der distalen Spitze des Fortsatzes mit terminaler Pore (*Pfeil*) (**B**, Insert; Vergrößerung: x 17000), über die Abzweigung vom Cone-Hauptteil (**C**) (**B**), das proximaler gelegene Lamellensystem (*D3*) (**C**), bis zur mitochondrienreichen Zone der Dendriteninnenglieder (*D1-3*) (**D**). 1-7, neuronale Einheiten des Cones; *d*, dorsal; Balken: (A,B) 2  $\mu\text{m}$ ; (C,D) 1  $\mu\text{m}$ .



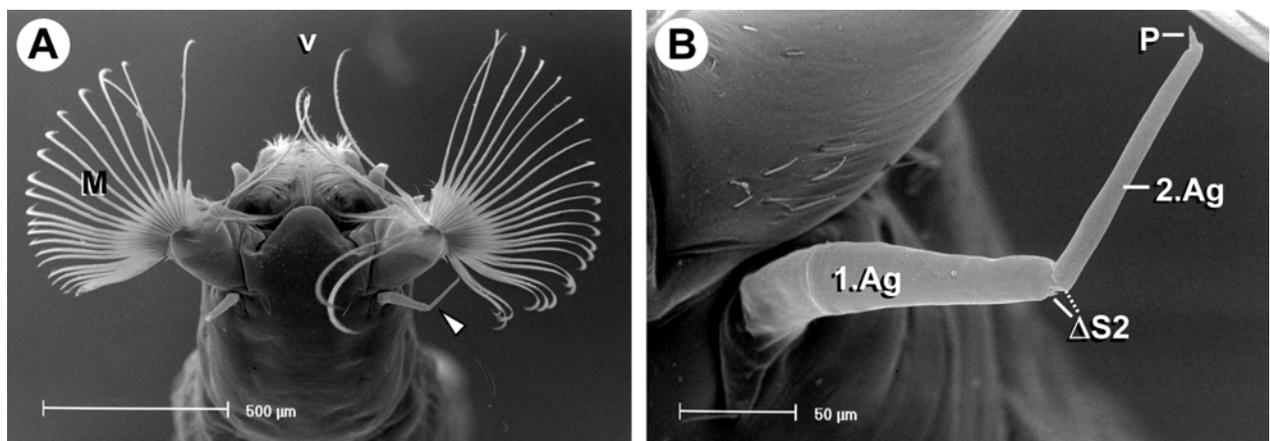


**Abb. 26)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Aedes mariae* (Culicidae, Teil II); A-F) Ultradünnschnittserie des [P3+1] Pegs; von einem distalen Querschnitte (A) in dem Bereich, in dem Kanal II (K-II) endet, über den ersten Kontakt zwischen Dendritenscheide (DS) und Sensillenwand (B), über die flexible Einlenkregion mit Tubularkörper (Stern) in der mechanosensitiven Sinneszelle (C), über einen Schnitt durch den Kutikulasockel (KS) (D), bis zum Cilium der mechanosensitiven Sinneszelle (Pfeilspitze) (E) und noch etwas proximaler (F) zu den Cilien (Ci) der chemosensitiven Zellen; SS, Sockelseptum; K-I, Kanal I; Z, Zellausläufer vermutlich einer Hilfszelle. G) Distaler Schnitt durch den Haupt-Cone mit Kutikulatyp V; Pfeile, Dendritenverzweigungen. H) IS2-Sensillum mit zwei Cilien (Ci); die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. Balken: (C-H) 1  $\mu\text{m}$ ; (A,B) 0,5  $\mu\text{m}$ .

## 4.2.3.3 Simuliidae

*REM*

Zunächst fallen am Kopf der larvalen Simuliidae zwei große Mundfächer auf, mit denen die Larven Nahrungspartikel aus der Wasserströmung filtrieren (Abb. 27 A). Die langen und schlanken Antennen inserieren eher unscheinbar dorsal dieser weit aufgespannten Fächer (Abb. 27 A). Sie sind zweigliedrig und mit extrem wenigen Sensillen ausgestattet (Abb. 27 B). Das äußerlich sichtbare Sensilleninventar beschränkt sich auf zwei pinselförmige Sensillen ventral und dorsal an der Spitze des ersten Antennenglieds, sowie den Peg, der als spitz zulaufendes S. basiconicum am Ende des zweiten Antennenglieds einlenkt (Abb. 27 B). Drei weitere Sensillen, die auch von Craig und Batz (1982) beschrieben werden, liegen proximal der Antennenbasis und werden somit nicht zum antennalen Sensilleninventar gerechnet.



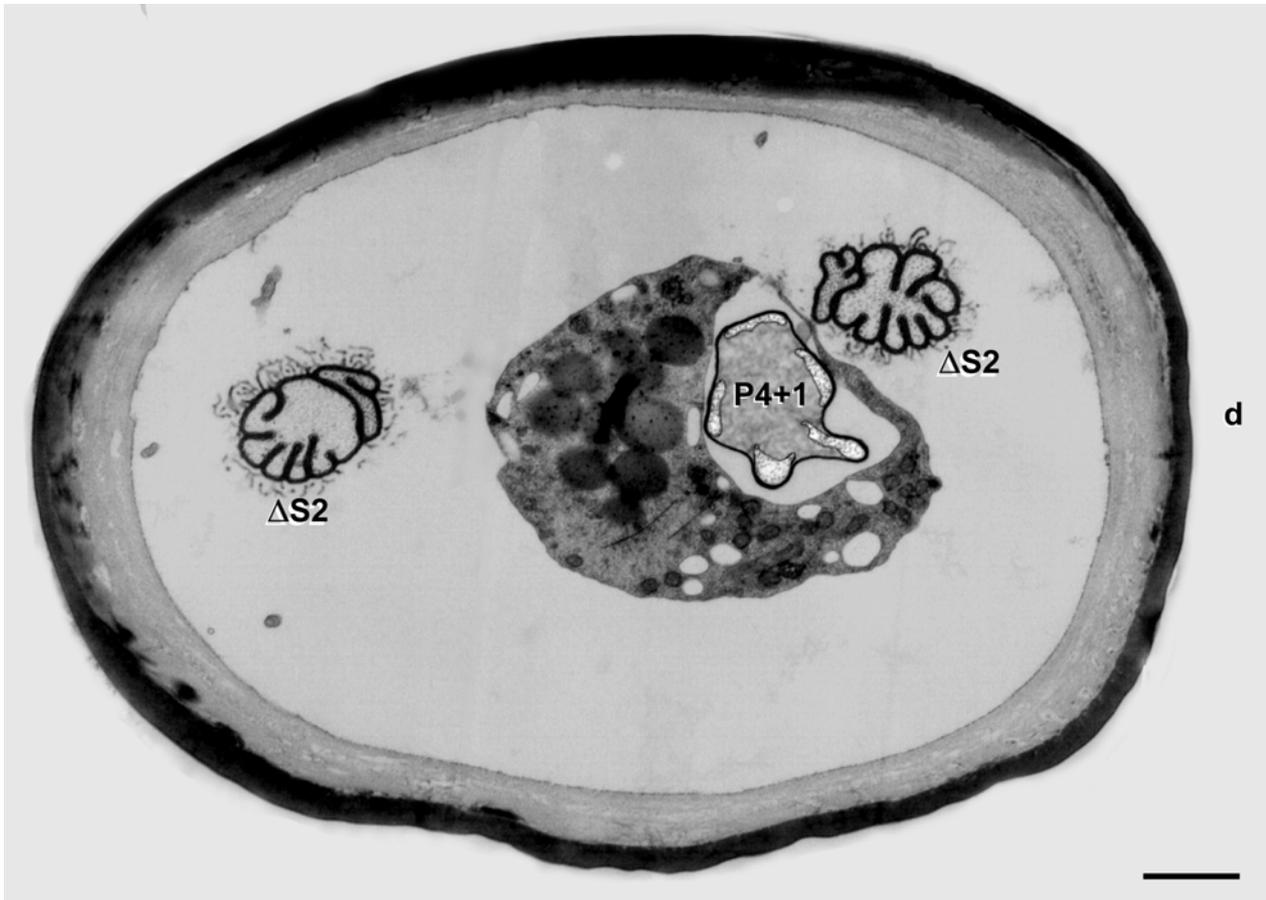
**Abb. 27)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Simulium* sp. (Simuliidae). **A)** Übersicht des Kopfs von anterodorsal; *Pfeilspitze*, rechte Antenne; *M*, Mundfächern; *v*, ventral. **B)** Dorsalansicht der rechten Antenne; *Ag*, Antennenglieder. (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen von H. Hruschka).

*Ultrastruktur*

Auch die ultrastrukturelle Untersuchung der Antennen von *Simulium* sp. bestätigt die geringe Anzahl von nur drei antennalen Sensillen (Abb. 28); dies ist somit im Rahmen der vorliegenden Arbeit die einzige „Mücken-Larve“ mit weniger als neun Sensillen pro Antenne. Ebenso einzigartig ist das Fehlen eines Cone-Sensillums.

Im Gegensatz zu den zuvor beschriebenen Larven der Culicoidea-Linie ist der Peg bei *Simulium* sp. (Chironomoidea-Linie) mit fünf Sinneszellen ausgestattete (Abb. 28), von denen eine mechanosensitiv ist und mit Tubularkörper an der Basis des Peg-Sensillum endet [P4+1]. Während die Dendritenscheide die Dendriten distal noch relativ eng umschließt, ist das Dendritenscheidenlumen proximal stark erweitert (Abb. 28), bevor es sich etwa ab der Mitte des ersten Antennenglieds wieder verjüngt.

Wie bei *Dixa* sp. besitzen auch die Antennen von *Simulium* sp. nur zwei  $\Delta S2$ -Sensillen, die hier symmetrisch um das zweite Antennenglied, respektive das Peg-Organ, angeordnet sind (Abb. 28).



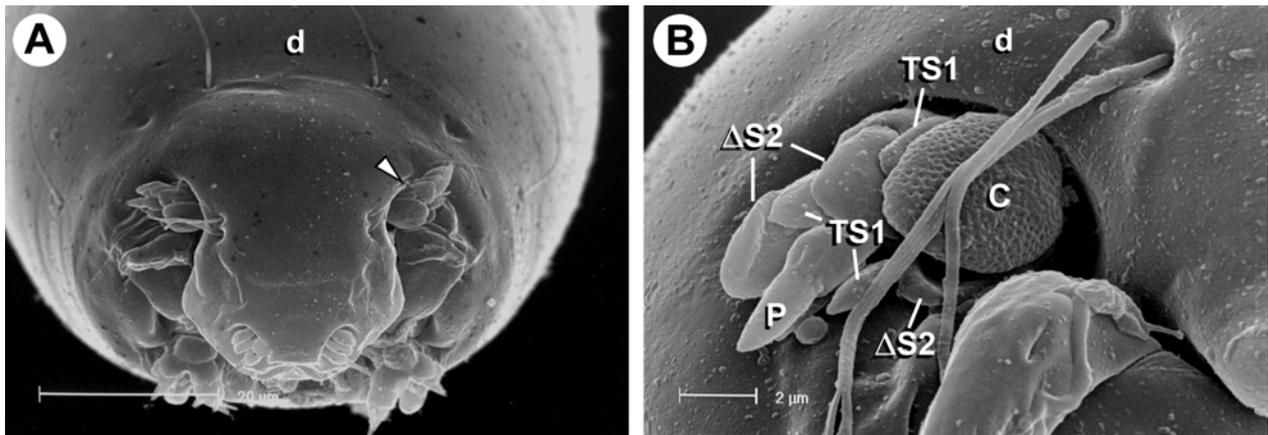
**Abb. 28)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Simulium* sp. (Simuliidae); Übersicht der rechten Antenne durch einen Querschnitt des ersten Antennenglieds; der Peg ( $P4+1$ ) und die beiden  $\Delta S2$ -Sensillen sind die einzigen gefundenen Sensillen; *d*, dorsal. Balken: 2  $\mu\text{m}$ .

#### 4.2.3.4 Ceratopogonidae

##### *REM*

Bei den larvalen Ceratopogonidae findet man mindestens zwei morphologisch grundverschiedene Antennentypen; beim ersten Typ, den z.B. *Forcipomya* sp. repräsentiert, setzen die langen und schlanken Antennen ungewöhnlich weit posterior am Caput an (Diplomarbeit von H. Hruschka, 1996); beim zweiten Typ, den auch die hier untersuchte Larve von *Bezzia* sp. vertritt, liegen die kurzen Antennen sehr weit anterior auf dem langgezogenen Kopf (Abb. 29 A). Das Antennenglied, auf dem die acht rasterelektronenmikroskopisch sichtbaren Sensillen inserieren, ist zu einer flachen Scheibe reduziert, die in einer Vertiefung dorsal des Mandibelgelenks

versenkt ist (Abb. 29 B). Bei dem am weitesten anterior gelegenen Sensillum handelt es sich um den abgeplatteten Cone, dessen trichterartig vertieften Poren ihm die Oberflächenstruktur einer Erdbeere verleihen (Abb. 29 B). Zentral ragt der Peg aus der Sensillengruppe, wobei das S. basiconicum deutlich auf einem Kutikulasockel sitzt (Abb. 29 B). Umgeben ist der Peg von sechs weiteren, dicht gestaffelten Sensillen; ihre Formen weisen sie als S. basiconica und S. squamiformia, bzw. als Übergangsformen zwischen diesen beiden Sensillentypen aus (Abb. 19 B).



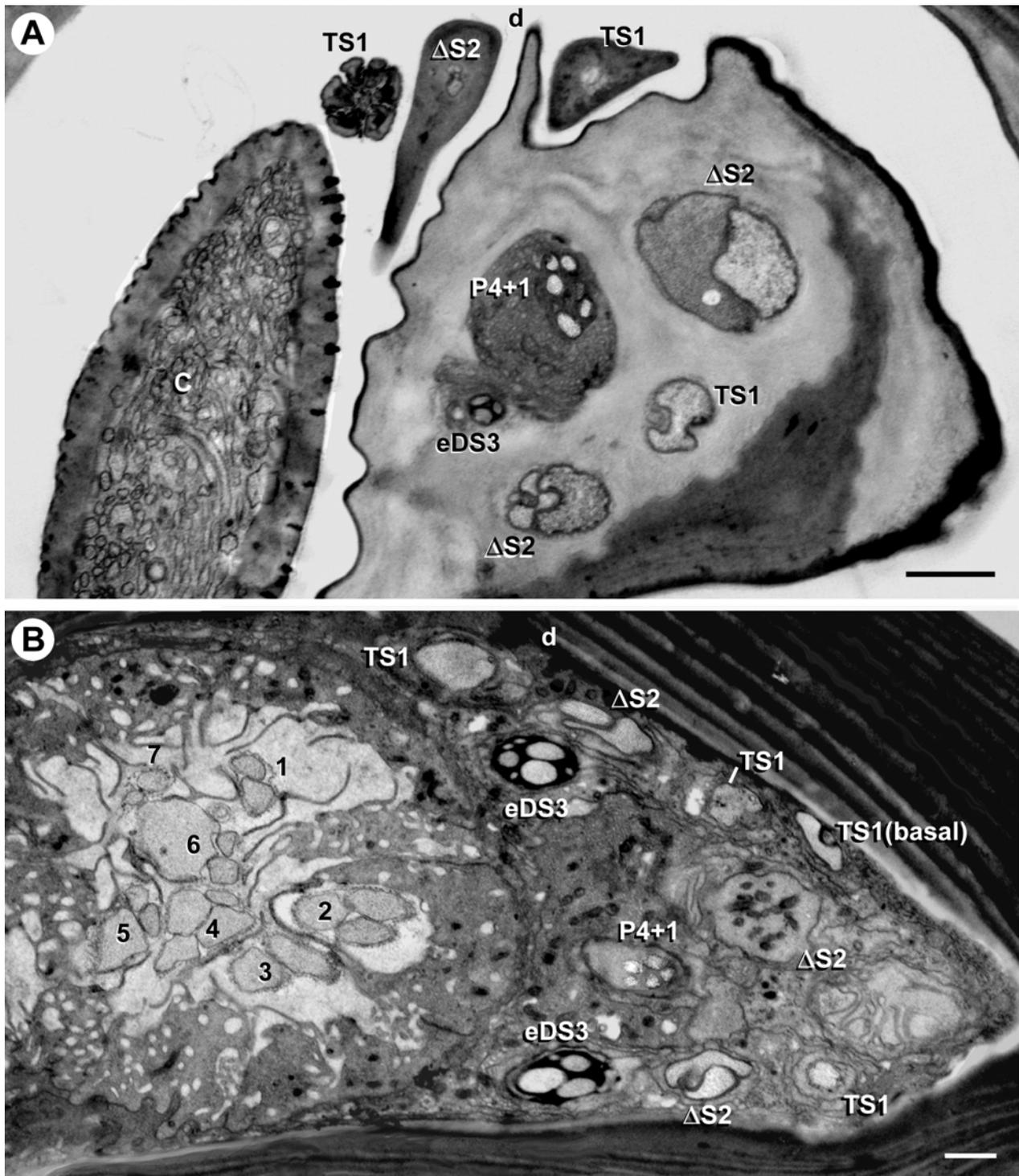
**Abb. 29)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Bezzia* sp. (Ceratopogonidae). **A)** Anteriorer Teil des langgestreckten Kopfs; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B)** Frontalansicht der rechten Antenne; posterior des Cones (*C*) sind sieben weitere Sensillen zu erkennen. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

#### Ultrastruktur

Der Cone von *Bezzia* sp. enthält insgesamt sieben neuronale Einheiten, darunter drei Triaden und vier Dyaden [*C* 3x3 & 4x2] (Abb. 30 B); dieses Mischungsverhältnis entspricht den Verhältnissen im Cone von *Dixa* sp. Dagegen weichen die Kutikulatypen des Cones bei den beiden Arten stark voneinander ab; während die Dixidae den häufig beobachteten Typ II zeigt, besitzen die Ceratopogonidae als einzige der hier untersuchten Dipterenfamilien den Kutikulatyp IV, deren Poren sich, wie bereits bei der äußeren Untersuchung zu erkennen, trichterförmig nach außen öffnen (Abb. 30 A). Die elektronenoptisch dichte Substanz in den Porentrichtern ist offensichtlich nur bei den TEM-fixierten Präparaten vorhanden (Abb. 30 A). Durch einen Engpaß im Bereich der Cone-Basis gelangen die Dendritenaußenglieder in das Haarlumen, wo sie sich sukzessive verzweigen und pilzförmig ausbreiten (Abb. 5 K; 30 A).

Eine der fünf Sinneszellen des [4+1] Pegs bildet, wie bei den meisten „Nematocera“, einen Tubularkörper aus und endet in dem Bereich, in dem der Peg in den Kutikulasockel einlenkt. Das Dendritenscheidenlumen ist verhältnismäßig klein (Abb. 30) und damit eher untypisch, was unter Umständen mit der stark gestauchten Antennenarchitektur zusammenhängt.

Das gleiche Phänomen ist auch bei den beiden eDS3-Sensillen, die beiderseits des Pegs liegen, zu beobachten; auch hier ist das erweiterte Dendritenscheidenlumen, das sonst für diesen Sensillen-



**Abb. 30)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Bezzia* sp. (Ceratopogonidae); Übersichtsquerschnitte der linken Antenne. **A)** In dieser distalen Schnittebene sind nur 9 der 10 distalen Sensillen zu sehen, da ein *eDS3*-Sensillum etwas proximaler zwischen Peg (*P4+1*) und Cone (*C*) endet. Die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **B)** Proximaler sind die sieben Dyaden bzw. Triaden des Cones (*1-7*), sowie ein zusätzliches, basal endendes *TS1*-Sensillum zu erkennen. *d*, dorsal; Balken: 1  $\mu$ m.

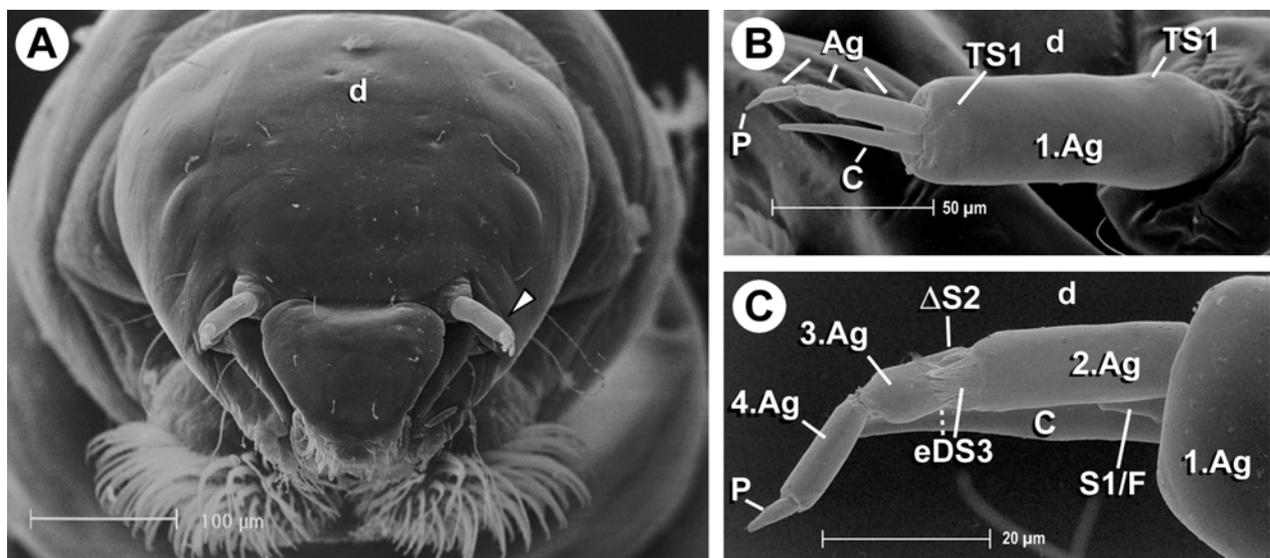
typ charakteristisch ist, in vielen Bereichen nur andeutungsweise zu erkennen (Abb. 30). Die beiden Sensillen enden jeweils mit einer winzigen terminalen Pore zwischen Cone und Peg.

Ein Merkmal, das auch bei anderen hier untersuchten Larven häufiger zu finden ist, sind die drei in einer dreieckigen Anordnung um den Peg gruppierten  $\Delta$ S2-Sensillen (Abb. 30). Ebenso symmetrisch liegt jeweils zwischen zwei  $\Delta$ -Sensillen ein TS1-Sensillum (Abb. 30). Zuletzt kommt zu diesen drei TS1-Sensillen noch ein viertes, das aber weiter basal nahe der Antennenbasis ohne Kutikulafortsatz endet (Abb. 30 B).

#### 4.2.3.5 Chironomidae

##### REM

Die Antennen sitzen bei *Chironomus riparius/piger*\* weit vorne am Kopf dorsal der Mandibelgelenke (Abb. 31 A). Mit drei Antennengliedern bei *Tanytus* sp., bzw. sogar vier bei *Chironomus riparius/piger* (Abb. 31 C) repräsentieren die Chironomidae im Rahmen dieser Arbeit die Dipterenlarven mit den meisten Antennengliedern. Dem langen und zugleich breiten, ersten Antennenglied folgen zwei bis drei schmalere Glieder, deren Abschluß apikal stets der spitz zulaufende Peg bildet (Abb. 31 B, C). Am distalen Ende des ersten Antennenglieds inseriert ventral des zweiten Glieds der Cone (Abb. 31 B, C), der früher auch „Fühleranhang“ oder „Antennenfortsatz“ genannt wurde (Brauns 1954). Bei beiden rasterelektronenmikroskopisch untersuchten Arten zweigt dorsal vom Cone ein Fortsatz („Antennenborste“, Brauns 1954) ab



**Abb. 31)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Chironomus riparius/piger* (Chironomidae). **A)** Übersicht des Kopfs; Pfeilspitze, linke Antenne. **B)** Übersicht der rechten Antenne von innen. **C)** Wie (B), aber vergrößerte Ansicht des distalen Bereichs; an der Basis des Cones (C) zweigt dorsal-innen ein Fortsatz (S1/F) ab. Ag, Antennenglieder; d, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen B und C von H. Hruschka).

\* siehe Tab. 3.1

(Abb. 31 C), wobei sowohl die Lage der Verzweigung, als auch die Länge des Fortsatzes und des Cones bei den beiden Arten variieren. Bei *Chironomus riparius/piger* steht dem sehr langen Cone-Hauptteil ein recht kurzer Fortsatz gegenüber, der etwas distal der Cone-Basis entspringt und nur etwa ein Fünftel der Cone-Länge erreicht (Abb. 31 C). Dagegen sind Cone und Fortsatz bei *Tanypus* sp. annähernd gleich lang.

Die größte Ansammlung von Sensillen befindet sich am distalen Ende des zweiten Antennenglieds; dort umschließen drei Sensillen, ein abgeflachtes S. basiconicum und zwei ungewöhnlich geformte Sensillen („Lauterbornsche Organe“, Brauns 1954), das dritte Antennenglied (Abb. 31 C). Dabei liegt das S. basiconicum zwischen den beiden anderen Sensillen, deren jeweils etwa 20 filiformen Kutikulafortsätze eine Art „Palisadenzaun“ um die Basis des dritten Antennenglieds bilden (Abb. 31 C). Unterschiede zwischen den beiden rasterelektronenmikroskopisch untersuchten Arten bestehen z.B. in der relativen Lage dieser Sensillen-Dreiergruppe; so liegt bei *Chironomus riparius/piger* das mittlere Sensillum dem folgenden Antennenglied dorsal auf (Abb. 31 C), bei *Tanypus* sp. dagegen innen.

Wie schon zuvor bei den beiden Culicoidea-Larven *Dixa* sp. und *Aedes mariaae* verteilen sich auch bei den beiden Chironomidae drei Sensillen auf unterschiedliche Regionen des ersten Antennenglieds; ein S. campaniformium liegt stets nahe der Antennenbasis (Abb. 31 B) („Ringorgan“, Brauns 1954), während ein langes S. trichodeum bei *Tanypus* sp. in der Mitte und bei *Chironomus riparius/piger* ein relativ kurzes Haar fast distal inserieren (Abb. 31 B).

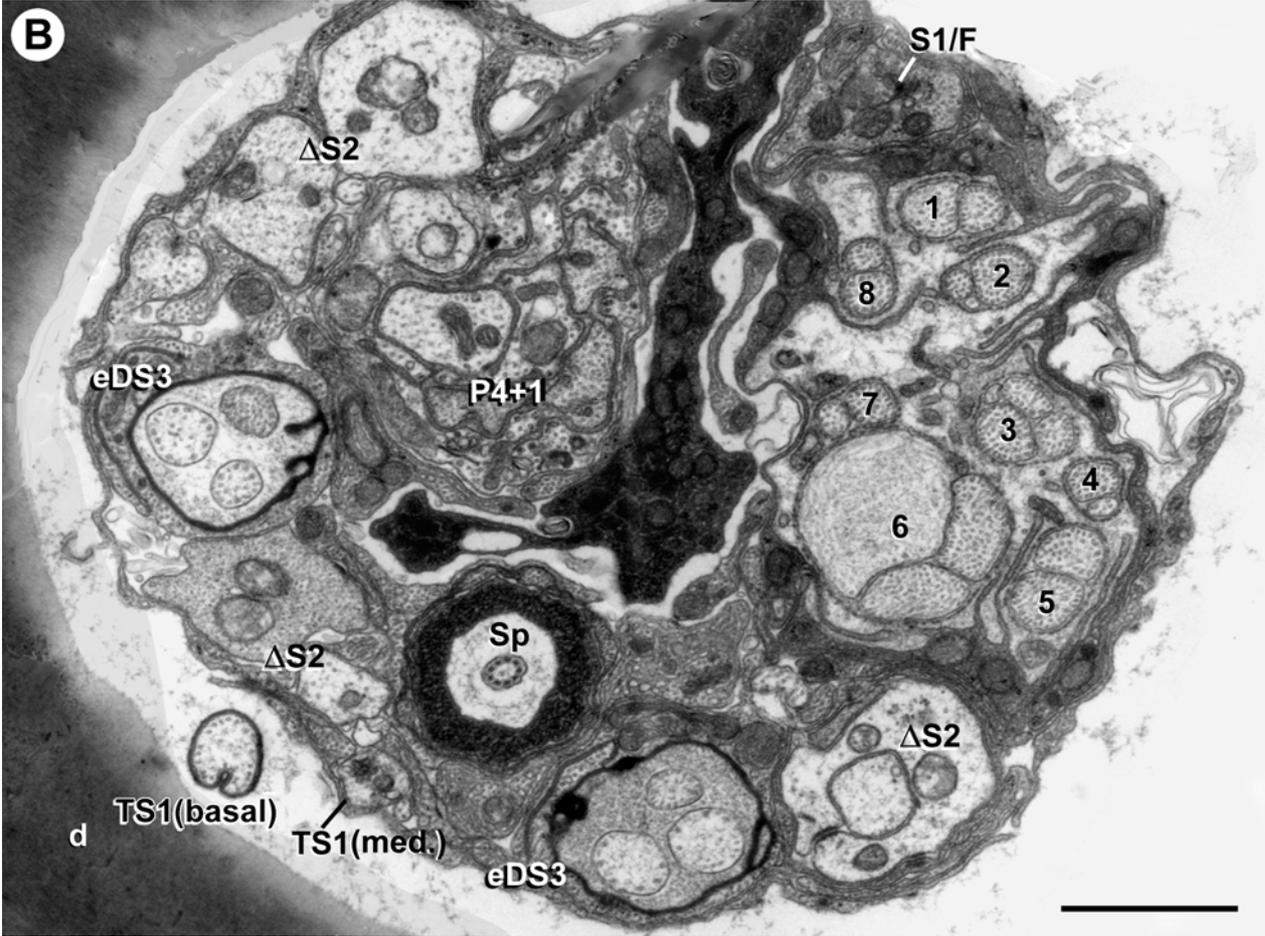
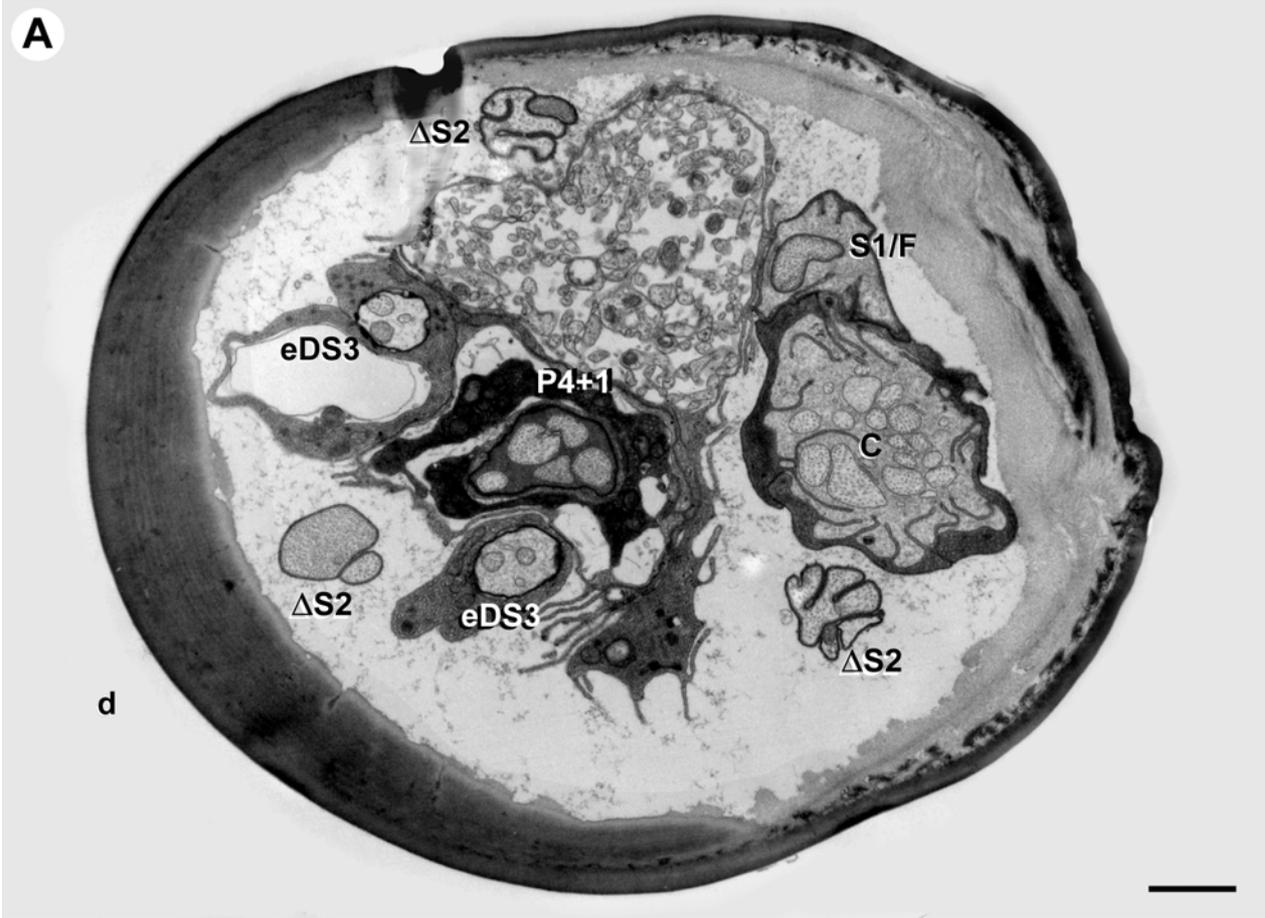
Vergleicht man die Antennen der Chironomidae mit anderen Dipteren-Antennen, wie z.B. denen der Culicoidea-Larven, fällt auf, daß die - in diesem Fall sieben - antennalen Sensillen hier nicht hauptsächlich zu einer großen distalen Sensillengruppe zusammengefaßt sind, sondern sich auf die gesamte Länge der vielgliedrigen Antennen verteilen (Abb. 31 B, C).

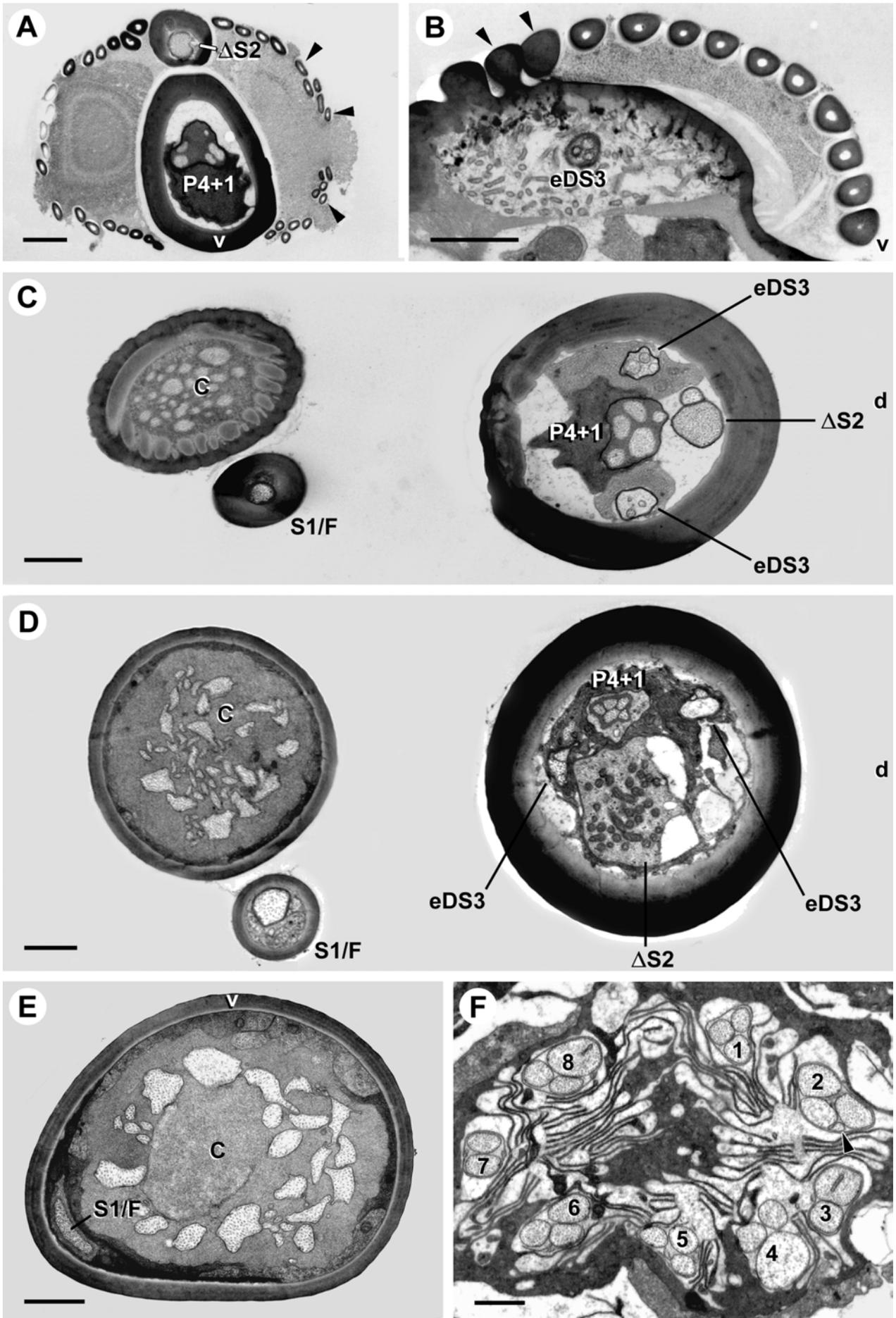
### Ultrastruktur

Wie zuvor bei den Vertretern der Culicoidea-Linie, gibt es auch in der Chironomoidea-Linie neben einer Familie, deren Cone die häufig zu findende Anzahl von sieben neuronalen Einheiten besitzt (Ceratopogonidae), eine Familie (Chironomidae), die davon abweicht. Während sich bei den Culicidae aber scheinbar eine Cone-Einheit abspaltet und sich der eigentliche Cone somit nurmehr aus insgesamt sechs Triaden und Dyaden zusammensetzt, enthält der Cone der beiden untersuchten Chironomidae-Larven neben drei Triaden und vier Dyaden (vgl. Dixidae und Ceratopogonidae) sogar eine zusätzlich Dyade, also insgesamt acht neuronale Einheiten [C 3x3 & 5x2] (Abb. 32 B; 33 F). Distal verzweigen sich die Dendritenaußenglieder zwar sukzessive,

---

**Abb. 32)** Antennales Sensilleninventar und Sensillultrastruktur bei *Chironomus* sp. (Chironomidae, Teil I). **A, B)** Distaler (**A**) und proximaler (**B**) Querschnitt des ersten Antennenglieds der rechten Antenne. Das SI-Sensillum im Fortsatz (SI/F) ist nicht in den Hilfszellkomplex des Cones (C) integriert. Die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. Nahe der Antennenbasis (**B**) sind drei weitere Sensillen zu erkennen: ein Scolopalorgan (Sp), sowie ein mittig (med.) bzw. basal inserierendes TSI-Sensillum. 1-8, Cone-Einheiten; d, dorsal; Balken: 1 µm.





dennoch sind im Vergleich zu vielen anderen Arten weniger und nicht so feine Verzweigungen vorhanden (Abb. 32 A; 33 C, D, E). Nur die distale Hälfte des Cones ist porös, wobei die Kutikula aufgrund der unregelmäßigen Oberflächen zu Typ II zu rechnen ist (Abb. 6 A; 33 C).

Eine Besonderheit der Chironomidae ist ein S1-Sensillum (Fortsatz), das vom Cone abzweigt und dessen einzige Sinneszelle keine modalitätsspezifischen Strukturen zeigt (Abb. 32 A; 33 C, D, E). Im Gegensatz zum akzessorischen Fortsatz bei *Aedes mariae* gibt es aber keine zellulären Hinweise darauf, daß es sich dabei um einen Teil des zusammengesetzten Cones handelt. Die Sinneszelle des Fortsatzes wird von den tormogenen Zellen des Cones nicht in dessen Hilfszellkomplex integriert (Abb. 32; 33 F); es handelt sich also vermutlich um ein eigenständiges S1-Sensillum, dessen Kutikulafortsatz zunächst direkt an der Basis des Cones entspringt (*Tanytus* sp.) und schließlich basal mit der Cone-Kutikula verschmilzt (*Chironomus* sp.) (Abb. 33 F).

Wie bei den beiden zuvor beschriebenen Chironomoidea-Larven (*Bezzia* sp. und *Simulium* sp.) ist auch der Peg der beiden Chironomidae mit fünf Sinneszellen, darunter einer mechanosensitiven, ausgestattet [P4+1] (Abb. 32 A; 33 A, C, D). Auf Querschnitten des ersten Antennenglieds sind drei  $\Delta$ S2-Sensillen zu erkennen, die deutlich eine trianguläre Formation um die restlichen Sensillen bilden (Abb. 32). Obwohl diese Anordnung häufig zu beobachten ist, stellt sie bei den Chironomidae eine Besonderheit dar, denn topologisch enden die  $\Delta$ -Sensillen auf unterschiedlichen Ebenen der vielgliedrigen Antennen; wechselt man daher von der zweidimensionalen zur dreidimensionalen Betrachtungsweise, verlagern sich die Positionen der  $\Delta$ S2-Sensillen entsprechend den Antennengliedern, denen sie zugeordnet sind, wie beim Ausziehen eines Teleskops. Das distale  $\Delta$ S2-Sensillum liegt als S. basiconicum an der Spitze des zweiten Antennenglieds (Abb. 33 A, C, D), die beiden verbleibenden  $\Delta$ -Sensillen enden dagegen an der Spitze des ersten Glieds ohne äußerlich sichtbare Kutikulafortsätze.

Das distale  $\Delta$ S2-Sensillum wird symmetrisch von einem eDS3-Sensillenpaar flankiert, deren ungewöhnlich geformter Kutikulaapparat schon äußerlich auffiel. Die jeweils 18-20 filiformen Kutikulafortsätze dieser „Palisadensensillen“ zweigen zunächst basal als massive Streben ab,

---

**Abb. 33)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von Chironomiden-Larven (Teil II); Querschnitte der rechten Antennen von *Chironomus* sp. (A-C) und *Tanytus* sp. (D-F). **A)** Mittlerer Bereich des dritten Antennenglieds; im  $\Delta$ S2-Sensillum ist distal der Sensillenbasis nur der „helle“ Dendrit zu sehen. Der Bereich, der durch die Kutikulafortsätze (*Pfeilspitzen*) der „Palisadensensillen“ eingefasst wird, ist mit einer granulären Substanz gefüllt und scheint nur an den Stellen „auszulaufen“, an denen die Begrenzung Lücken aufweist. **B)** Basalerer Schnitt als (A) durch das innere eDS3-Sensillum; die distal hohlen Fortsätze sind basal aus massiver Kutikula (*Pfeilspitzen*). **C, D)** Schnitte auf Höhe des zweiten Antennenglieds zeigen zwar das gleiche Sensilleninventar bei den beiden untersuchten Arten, doch auch die verdrehte Lagebeziehung des zweiten Antennenglieds (P4+1,  $\Delta$ S2 und zwei eDS3) zum Cone (C) und seinem Fortsatz (S1/F). **E)** S1-Sensillum im Kutikulafortsatz des Cones (C). **F)** Einige der acht Cone-Einheiten (1-8) haben in dieser Schnittebene noch Dendritenverzweigungen (*Pfeilspitze*). *d*, dorsal; *v*, ventral; Balken: 1  $\mu$ m.

werden distal aber zu hohlen und schließlich terminal wieder geschlossenen Röhren (Abb. 33 A, B). Wie eine Art „Zaun“ grenzen sie einen Vorhof zu dem Teil des Sensillum ab, in dem die Dendriten verlaufen; in den TEM-fixierten Präparaten war dieser Vorraum mit einer granulären oder vielleicht mucösen Substanz gefüllt (Abb. 33 A, B). Die Kutikulaschicht zwischen dem Lumen, in dem die Sinneszellen verlaufen, und diesem Vorraum ist zwar sehr dünn, aber Poren oder Porentubuli sind nicht sichtbar (Abb. 33 B). Wie schon im REM-Teil angesprochen zeigen auch die Antennenquerschnitte von *Chironomus* sp. und *Tanytus* sp., daß die relativen Positionen der distal des ersten Antennenglieds endenden Sensillen um 90° verschoben sind (Abb. 33 C, D). Bei den beiden Sensillen, die basal (*S. campaniformium*) und mittig oder etwas proximal der Spitze des ersten Antennenglieds (*S. trichodeum*) enden, handelt es sich wie bei den Culicoidea-Larven um TS1-Sensillen (Abb. 32 B).

Im proximalen Bereich des ersten Antennenglieds reiht sich zwischen die beiden eDS3-Sensillen ein Scolopalorgan (Abb. 32 B) und bildet mit diesen eine Gruppierung, die in ähnlicher Weise auch schon bei *Dixa* sp. beschrieben wurde, nur daß das Scolopidium dort von zwei eDS2-Sensillen flankiert wird (vgl. Abb. 23 B).

**Tab. 4.2)** Antennales Sensilleninventar der Culicomorpha-Larven.  $\Sigma$ , Summe;  $n$ , Anzahl;  $P$ , Porentyp;  $SZ$ , Sinneszellen.

Familie	Art	Cone		Peg	$\Delta S2/3$	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
		$\Sigma n \times SZ$ ( $n \times 3$ & $n \times 2$ )	P.			$n \times SZ$	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	
Dixidae	<i>Dixa</i> sp.	7 x 3/2 (3x & 4x)	II	3+1	2 x 2	-	-	3	2 x eDS2 1 x 1S2	3	1 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	1
Culicidae	<i>Aedes mariae</i>	[6+1] x 3/2 (2+1x & 4x)	V	3+1	3 x 2	-	-	1	1 x 1S2	3	1 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
Simuliidae	<i>Simulium</i> sp.	-	-	4+1	2 x 2	-	-	-	-	-		
Ceratopogoni- dae	<i>Bezzia</i> sp.	7 x 3/2 (3x & 4x)	IV	4+1	3 x 2	2	2 x eDS3	-	-	4	3 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
Chironomidae	<i>Chironomus</i> sp.	8 x 3/2 (3x & 5x)	II	4+1	3 x 2	2	2 x eDS3	-	-	3	1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub> 1 x S1	1
	<i>Tanytus</i> sp.	8 x 3/2 (3x & 5x)	II	4+1	3 x 2	2	2 x eDS3	-	-	3	1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub> 1 x S1	1

#### 4.2.4 Blephariceromorpha

Dieses Taxon umschließt die drei Familien Nymphomyiidae, Deuterophlebiidae und die namensgebenden Blephariceridae. Die beiden erstgenannten Familien sind nur im nearktischen Bereich verbreitet, und so standen lediglich alkoholfixierte Larven für eine rasterelektronenmikroskopische Untersuchung zur Verfügung. Im Gegensatz dazu konnten zwei unterschiedliche Vertreter der Blephariceridae TEM-fixiert und analysiert werden, was die Möglichkeit eines intrafamiliären Vergleichs eröffnet. Darüber hinaus war für die Beurteilung der Aussagekraft und Konstanz der untersuchten Merkmale auch ein ontogenetischer Vergleich von großer Bedeutung. Durch die Untersuchung einer Präecdysis-Larve von *Hapalothrix lugubris* konnten zwei Larvenstadien der gleichen Art, ja sogar des selben Individuums, miteinander verglichen werden, so daß die Ergebnisse nicht durch andere Parameter, wie z.B. eventuelle innerartliche Variabilität, verfälscht wurden.

##### *Larven*

Die Larven der Nymphomyiidae, Deuterophlebiidae (Bergmücken) und Blephariceridae (Netzflügel­mücken) leben in kalten, schnellfließenden Gebirgsbächen und teilweise sogar in Wasserfällen. Eine Gemeinsamkeit der beiden letztgenannten Familien sind laterale Pseudopodien an den Abdominalsegmenten der abgeflachten Larvenkörper, während die Nymphomyiidae ventral acht Paar lange Stummelfüßchen an den Abdominalsegmenten besitzen (Courtney 1994). Die eucephalen Larven sind stets apneustisch und weiden den Algenaufwuchs von Steinen ab (mikrophytophag) (u.a. Courtney 1994).

Von den extrem kleinen Nymphomyiidae sind weltweit bisher nur sieben Arten beschrieben (Amerika und Asien) (Adler et al. 1985; Courtney 1994).

Die Deuterophlebiidae sind ebenfalls sehr selten; es ist bislang nur eine Gattung (*Deuterophlebia*) mit zehn Arten beschrieben, die ausschließlich in Amerika und Asien verbreitet sind (Courtney 1990). Babcock (1985) berichtet von Funden in Alaska, wobei gerätselt wird, wie die Tiere bei Temperaturen von bis zu  $-50^{\circ}\text{C}$  überwintern.

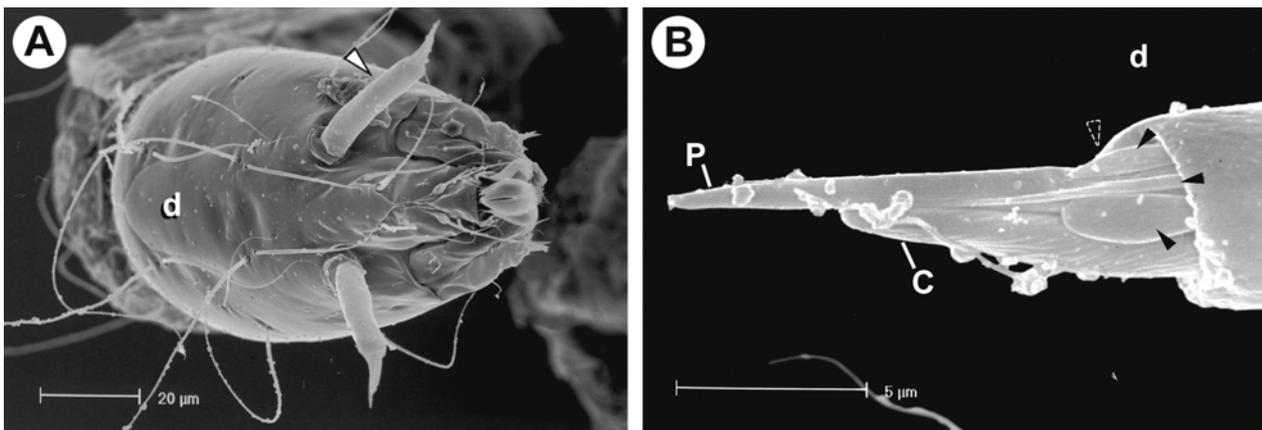
Die Blephariceridae-Larven zeigen sehr spezifische Anpassungen an ihr Habitat: der Kopf, die drei Thorakalsegmente und das erste Abdominalsegment sind ebenso verschmolzen, wie das siebte und achte Abdominalsegment. Die somit verbleibenden, sieben Körperabschnitte sind ventral mit sechs Saugnäpfen ausgestattet, mit denen sie sich am Gewässergrund festhalten. Die Antennen der Larven können extrem lang sein und werden in der Literatur unterschiedlich als ein- bis dreigliedrig angegeben.

Obwohl die Larven der drei Familien unter den gleichen Umweltbedingungen leben und die meisten Vertreter langgestreckte Antennen besitzen, sind doch zwischen den Familien große Unterschiede im Bau der Antennen und in der Zusammensetzung des Sensilleninventars festzustellen.

## 4.2.4.1 Nymphomyiidae

*REM*

Sowohl der schmale Kopf von *Nymphomyia walkeri*, als auch die Antennen und ihr Sensilleninventar weisen große Ähnlichkeiten mit den Antennen einiger Culicomorpha-Larven auf (Abb. 34 A). Darüber hinaus sind aber auch Übereinstimmungen mit den antennalen Sensillen der Blephariceridae feststellbar (vgl. Abb. 34 B und 36 C). An der Spitze des zylindrischen Antennenglieds befinden sich sechs äußerlich sichtbare Sensillen; dorsal liegt das längste S. basiconicum, das aufgrund der terminalen Spalten als Peg interpretiert werden kann (Abb. 34 B). Ventral des Pegs ist der Cone an der porösen Kutikulawand zu identifizieren. Auffallend ist eine feinrippige und leicht spiralig verlaufende Skulpturierung des Cones entlang der Sensillenlängsachse (Abb. 34 B). In einer dreieckigen Formation sind drei etwa gleich große, abgeflachte S. basiconica um den Peg und den Cone angeordnet (dorsal, sowie innen und außen) (Abb. 34 B). Als sechstes Sensillum inseriert außen noch ein mittellanges S. trichodeum zwischen zwei der flachen S. basiconica (Abb. 34 B).



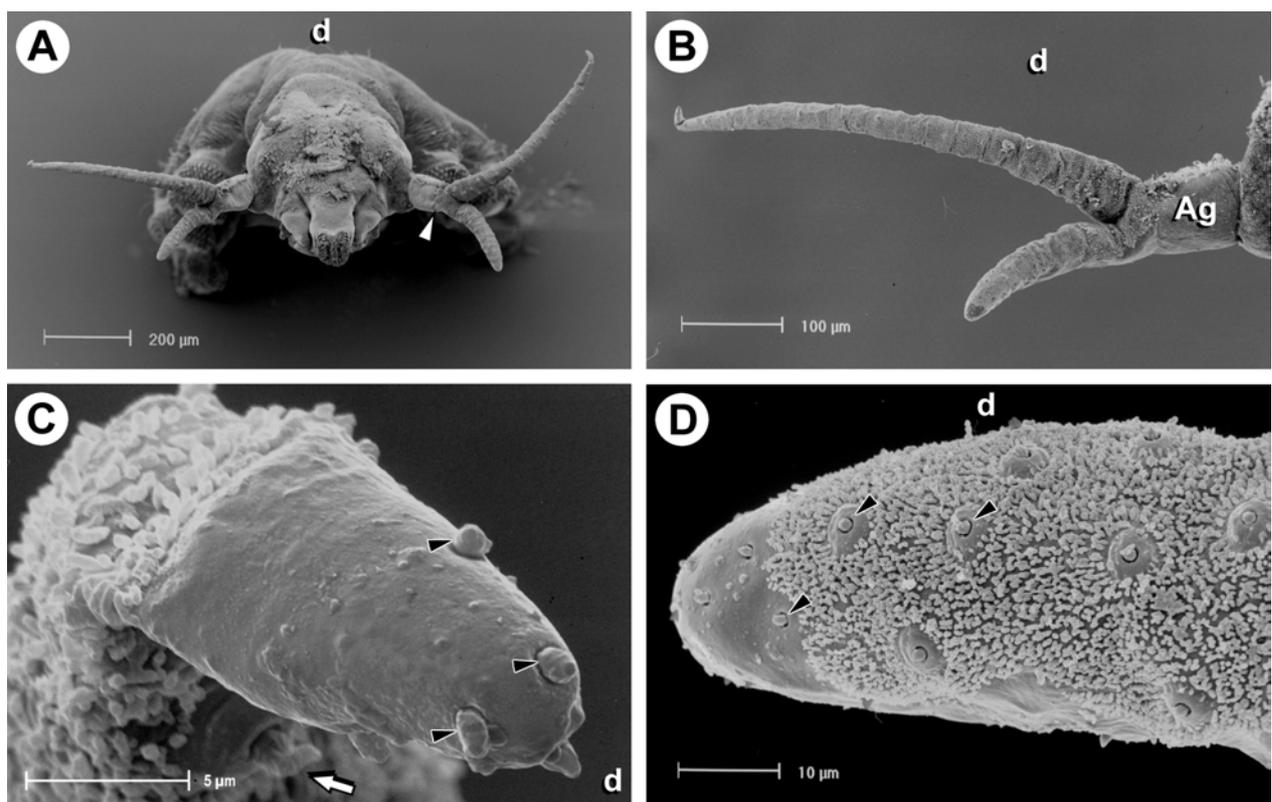
**Abb. 34)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Nymphomyia walkeri* (Nymphomyiidae). **A)** Übersicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B)** Sicht von außen auf die Sensillengruppe an der Spitze der linken Antenne; außer Cone (C) und Peg (P) sind drei weitere Sensillen (*Pfeilspitzen*) zu erkennen, ein viertes auf der Innenseite ist verdeckt (*gestrichelte Pfeilspitze*). d, dorsal.

## 4.2.4.2 Deuterophlebiidae

*REM*

Neben den oben angesprochenen Spezialisierungen, die der Larvenkörper der Deuterophlebiidae erfahren hat, nehmen auch ihre Antennen eine Sonderstellung unter den bisher analysierten Dipterenlarven ein. Auf den ersten Blick scheint es zweifelsfrei, daß es sich bei den paarigen Kopfanhänge von *Deuterophlebia inyoensis*, die zwischen den Stemmata und den Mandibelgelenken inserieren (Abb. 35 A), um die Antennen handelt (siehe auch Courtney 1990),

und doch gibt es Merkmale, die diese Interpretation nicht uneingeschränkt bestätigen; vor allem die scheinbare Aufspaltung des distalen Antennenglieds in zwei Äste ist einzigartig unter den bisher untersuchten larvalen Antennen; an das kurze erste Antennenglied schließen sich also ein langer dorsaler und ein etwa nur ein Drittel so langer, ventraler Fortsatz an (Abb. 34 A, B). Es gibt jedoch auch eine strukturelle Ähnlichkeit mit den Antennen der Dixidae, einiger Culicidae und, wie in der Folge noch zu berichten ist, auch der Blephariceridae; bei all diesen Vertretern sind große Teile der Antennenoberfläche mit zahlreichen, wahrscheinlich nicht-innervierten Kutikulafortsätze bedecken (Abb. 35 B-D; 36 B; vgl. auch Abb. 22 B). Bei *Deuterophlebia inyoensis* sind diese Fortsätze relativ klein und bilden einen dichten, flaumartigen Überzug, der nur an den distalen Enden der beiden Antennenzweige fehlt (Abb. 35 C, D). Neben diesen kleinen Kutikulahaaren gibt es aber noch zahlreiche Fortsätze mit Basalring, bei denen es sich um kurze *S. basiconica* handeln könnte; ungewöhnlich ist aber, daß mehrere hundert dieser möglichen Sensillen sowohl auf dem dorsalen, als auch dem ventralen Antennenast verteilt sind (Abb. 35 C, D). Rasterelektronenmikroskopisch ist es nicht möglich zu entscheiden, bei welchen Fortsätzen es sich nun wirklich um Sensillen oder nur um Kutikuladornen handelt.



**Abb. 35)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Deuterophlebia inyoensis* (Deuterophlebiidae). **A)** Frontalansicht; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B)** Innenansicht der rechten Antenne; *Ag*, basales Antennenglied. **C)** Spitze des dorsalen Asts der rechten Antenne mit fünf bis sieben möglichen *S. basiconica* (*Pfeilspitzen*); etwas proximaler ist dorsal noch ein größeres Sensillum (*Pfeil*) mit unregelmäßiger Kutikulaoberfläche zu erkennen. **D)** Wie (**B**), aber vergrößerte Ansicht der Spitze des ventralen Asts mit mehreren möglichen *S. basiconica* (*Pfeilspitzen*). *d*, dorsal.

## 4.2.4.3 Blephariceridae

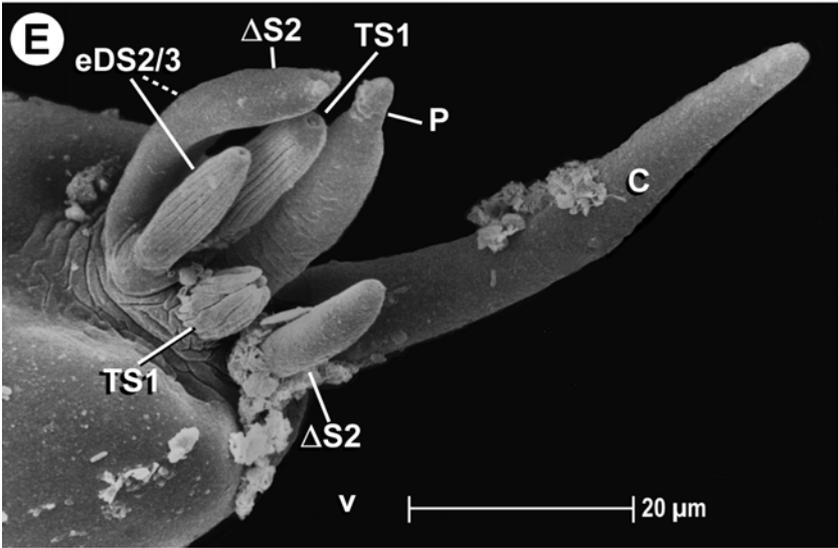
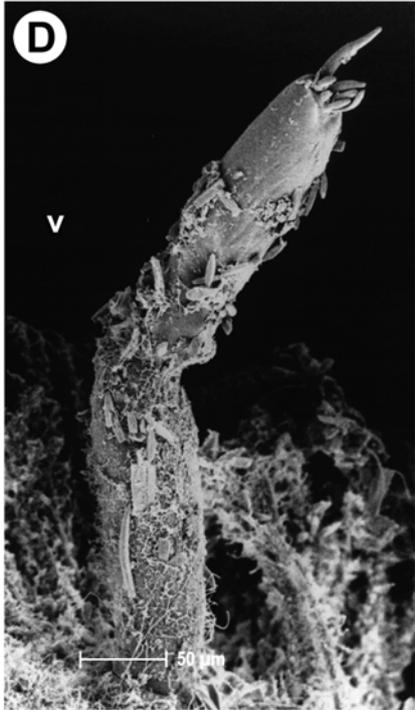
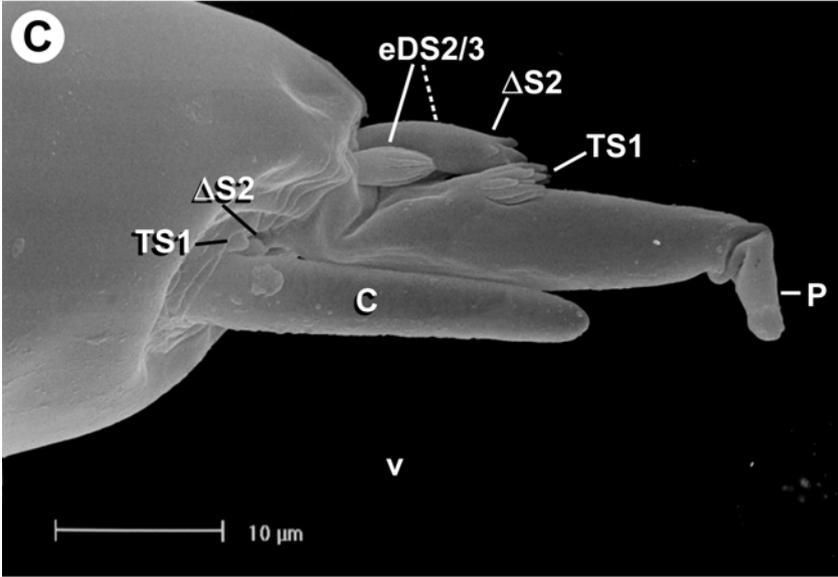
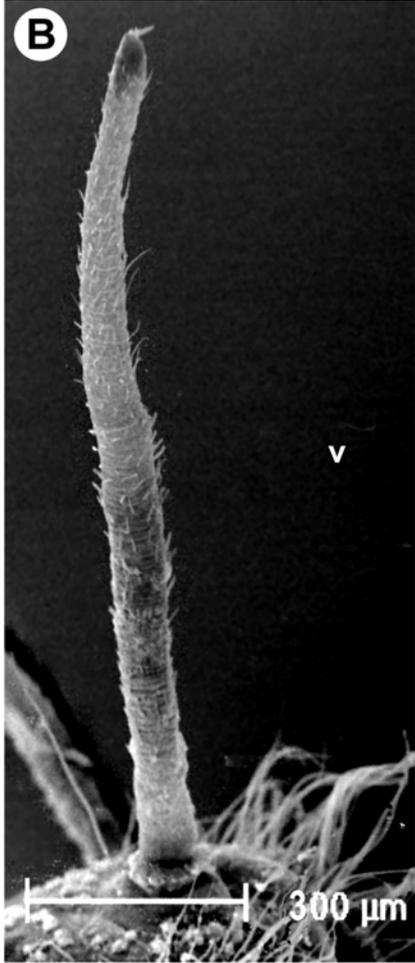
*REM*

Die stets schlanken Antennen der Blephariceridae liegen anterior am relativ breiten Kopf (Abb. 36 A). Bei beiden hier untersuchten Blephariceridae sind alle äußerlich sichtbaren Sensillen an der Spitze der Antenne versammelt (Abb. 36 C-E). Obwohl die Antennen von *Liponeura* sp. extrem lang und filigran sind, ist nur ein basales Antennenglied vorhanden, an dessen Spitze sich die distale Sensillengruppe befindet (Abb. 36 A, B). Bei *Hapalothrix lugubris* sind die Antennen mittig leicht geknickt und scheinen aus zwei Gliedern zu bestehen, obwohl sie deutlich kürzer sind als die Antennen von *Liponeura* sp. (Abb. 36 D).

Die apikale Sensillengruppe umfaßt jeweils acht äußerlich sichtbare Sensillen, wobei eine Tendenz zu Sensillen mit apikalen Fortsätzen oder gar zu pinselförmigen Sensillen feststellbar ist (Abb. 36 C, E). Ein Unterschied zwischen den Antennen von *Hapalothrix lugubris* und von *Liponeura* sp. sind die vertauschten Längenverhältnisse von Cone und Peg-Organ; bei *Liponeura* sp. ist das zentral gelegene Peg-Organ deutlich länger als der sich ventral anschließende Cone, während es sich bei *Hapalothrix lugubris* umgekehrt verhält (Abb. 36 C, E). Ein Großteil der Peg-Organen wird jedoch durch den Kutikulasockel gebildet. An der Basis des Peg-Organen bzw. teilweise sogar auf dem Kutikulasockel befinden sich weitere vier Sensillen (Abb. 36 C, E). Zu dieser Vierergruppe gehören ein distales Sensillum, das bei *Liponeura* sp. deutlich auf dem Peg-Organ liegt (Abb. 36 C; vgl. auch Dixidae), ein dorsales und relativ großes S. basiconicum mit wenigen apikalen Fortsätzen, sowie ein symmetrisch innen und außen angeordnetes Sensillenpaar (Abb. 36 C, E). Obwohl sich die beiden symmetrisch angeordneten Sensillen äußerlich sehr ähneln, ist das innen gelegene stets etwas kleiner. Mit Ausnahme des dorsalen Sensillums sind die meisten verbleibenden Sensillen bei *Liponeura* sp. pinselförmig (Abb. 36 C), während sie bei *Hapalothrix lugubris* eher die Form von S. basiconica haben mit ausgeprägter terminaler Pore und einem längsgerieften Schaft (Abb. 36 E). Zwischen Cone und Peg, bzw. auf der Antenneninnenseite befinden sich die letzten beiden der äußerlich sichtbaren Sensillen. Bei *Liponeura* sp. sind beide Sensillen sehr klein (Abb. 36 C), wohingegen sie bei *Hapalothrix lugubris* größer und unterschiedlich geformt sind; das weiter ventral inserierende ist ein S. basiconicum und dorsal davon liegt ein kürzeres, pinselförmiges Sensillum (Abb. 36 E).

---

**Abb. 36)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei den beiden Blephariceridae *Liponeura* sp. (A-C) und *Hapalothrix lugubris* (D, E). **A)** Ventralansicht des Kopfs und des vorderen Thoraxbereichs; Pfeilspitze, linke Antenne. **B und D)** Übersicht der rechten Antennen. **C und E)** Distale Sensillengruppe der rechten Antennen; zwischen den beiden Larven fallen die unterschiedlichen Größenverhältnisse zwischen Cone (C) und Peg-Organ (P) auf. v, ventral; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen A-C von H. Hruschka).



### Ultrastruktur

Trotz der äußerlichen Unterschiede zwischen den beiden Blephariceridae besitzen sie das exakt gleiche Sensilleninventar, das vor allem bezüglich des Cones einige Besonderheiten gegenüber anderen Diptera aufweist. Mit nur drei neuronalen Einheiten, darunter einer Triade und zwei Dyaden [C 1x3 & 2x2], unterscheidet sich der gemischte Cone der Blephariceridae von allen anderen hier analysierten Larven (Abb. 37 B; 38 C; 39 A, B, F-H). Verblüffenderweise sind dennoch sieben bis acht trichogene Hilfszellen vorhanden, von denen aber nur drei eine Sinneszellgruppe umschließen (Abb. 37 B; 39 F-H). Der poröse Teil der Cone-Kutikula (Typ II) beginnt erst distal der drei Häutungsporen (Abb. 37 A), die basal um den Cone verteilt sind.

Verglichen mit den zuvor beschriebenen Culicomorpha-Larven entspricht der vierzellige Peg der beiden Blephariceridae (Abb. 37) dem [3+1] Peg der Culicoidea, während die Vertreter der Chironomoidea-Linie ja einen fünfzelligen Peg besitzen. Der mechanosensitive Dendrit endet bei voll entwickelten Larven an der Basis des Sensillum und die drei chemosensitiven Außenglieder projizieren weiter in die Spitze des Pegs (Abb. 7 A).

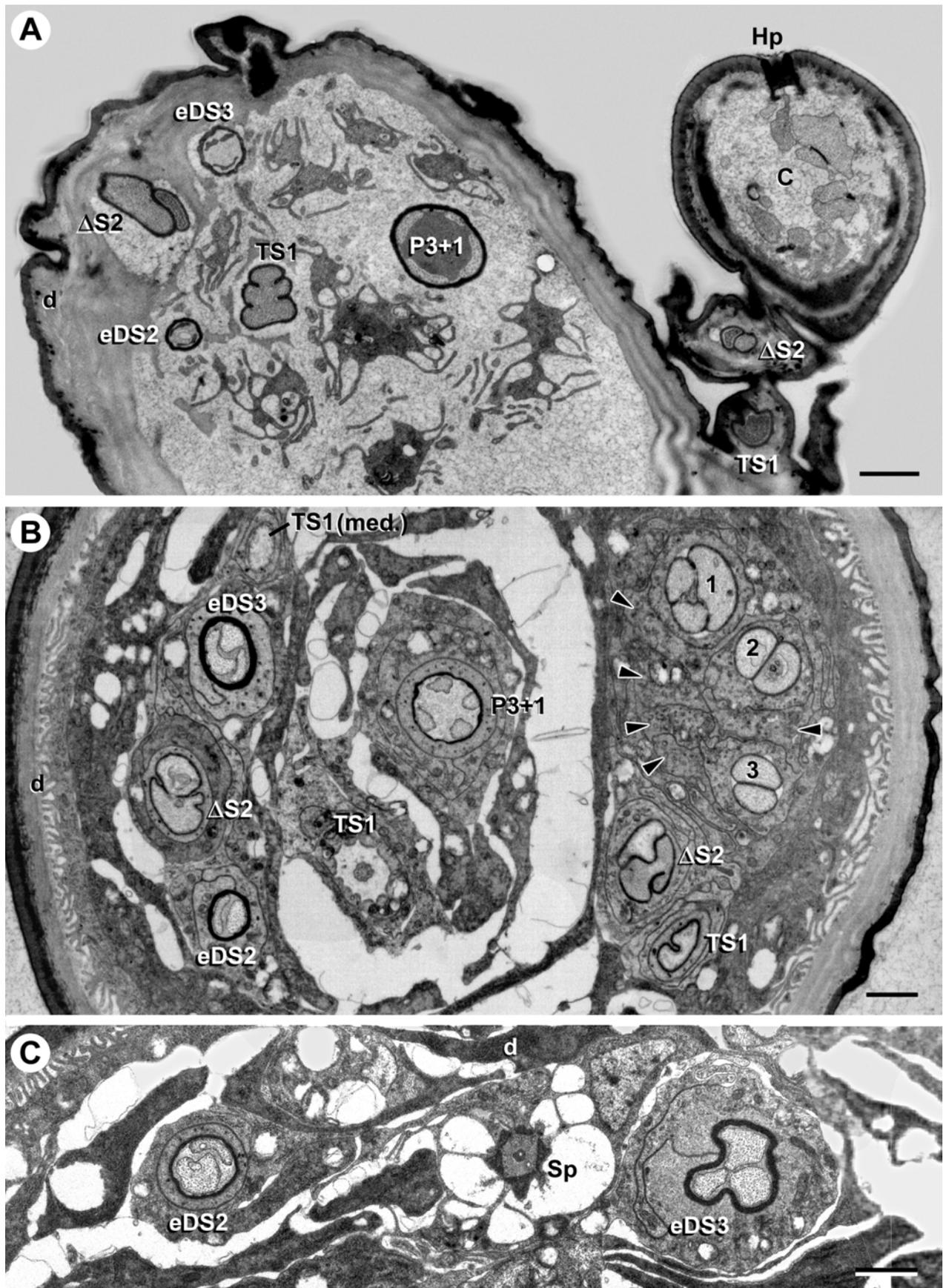
Eine weitere Übereinstimmung mit zwei Familien der Culicomorpha (Dixidae, Simuliidae) ist die Anzahl von nur zwei  $\Delta$ S2-Sensillen (Abb. 37 A, B; 38 C; 39 A, B). Der Vergleich mit *Dixa* sp. zeigt, daß die  $\Delta$ -Sensillen bei diesen Larven sogar ähnliche relative Positionen an der Antennenspitze einnehmen, nämlich weit voneinander entfernt einmal auf der vom Cone abgewandten Seite des Pegs (dorsales S. basiconicum) und leicht ventral neben dem Cone (S. basiconicum).

Sehr ungewöhnlich ist dagegen das symmetrisch angeordnete eDS-Sensillenpaar, denn das etwas größere, außen gelegene Sensillum enthält drei, das innere aber nur zwei Sinneszellen (eDS3, bzw. eDS2) (Abb. 37; 38 B, C; 39 D). Dennoch gibt es neben den äußeren Ähnlichkeiten weitere Anhaltspunkte, die auf ein Sensillenpaar hinweisen. Eine wichtige Eigenschaft, die diese Annahme unterstützt, ist die symmetrische Anordnung der eDS-Sensillen im Lagegefüge; das wird besonders proximal deutlich, bevor das Scolopalorgan endet, denn hier tritt eine Gruppierung auf (Abb. 37 C), die schon bei den Dixidae und den Chironomidae beobachtet wurde (vgl. Abb. 23 B; 32 B). Auffällig sind auch die Kutikulafortsätze der beiden eDS-Sensillen; distal löst sich der Haarschaft in viele fingerförmige Kutikulafortsätze auf, von denen wiederum innen noch feinere Kutikulastränge abzweigen (Abb. 38 A; 39 B).

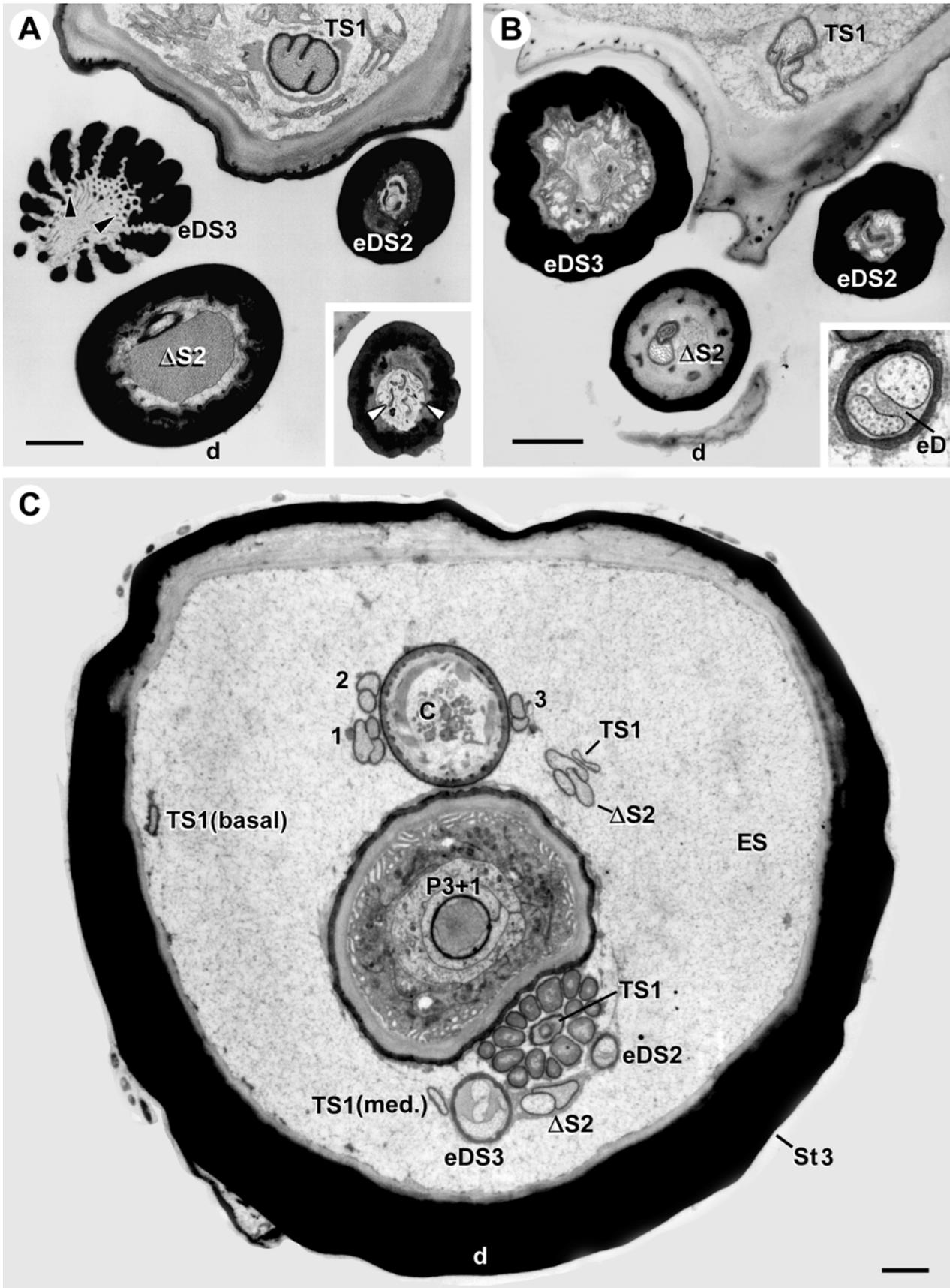
Von den vier TS1-Sensillen der Blephariceridae-Antennen bilden nur das distale Sensillum auf dem Peg-Organ und eines der beiden Sensillen neben dem Cone (pinselförmiges Sensillum bei *Hapalothrix lugubris*) äußerlich sichtbare Kutikulafortsätze (Abb. 37 A). Die beiden anderen TS1-Sensillen enden ohne Kutikulafortsätze basal außen und dorsal etwas proximal der Antennenspitze („median“) (Abb. 37 B; 38 C; 39 A, B, D, E).

---

**Abb. 37)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von Blephariceridae-Larven (Teil I); Querschnitte der rechten Antennen von *Liponeura* sp. (A) und *Hapalothrix lugubris* (B, C). A) Distaler Schnitt durch die Spitze des Antennenglieds; eine Häutungspore (*Hp*) des Cones ist zu erkennen, die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. B) Proximaler als (A) etwa auf halber Länge des Antennenglieds; außer den neuronalen Einheiten (1-3) sind noch 4-5 zusätzliche Hilfszellen



(Pfeilspitzen) im Zell-Cluster des Cones vorhanden; *TS1(med.)*, *TS1*-Sensillum das etwa in der Mitte des Antennenglieds einlenkt. C) Nahe der Antennenbasis befindet sich zwischen dem *eDS*-Sensillenpaar noch ein Scolopalorgan (*Sp*). *d*, dorsal; Balken: 1  $\mu$ m.



**Abb. 38)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von Blephariceridae-Larven (Teil II); Querschnitte der rechten Antennen von *Liponeura* sp. (A) und *Hapalothrix lugubris* (B, C). A, B) Die dorsalen Sensillengruppen; Pfeilspitzen, innere Kutikulafortsätze der Sensillenwand bei den eDS-Sensillen

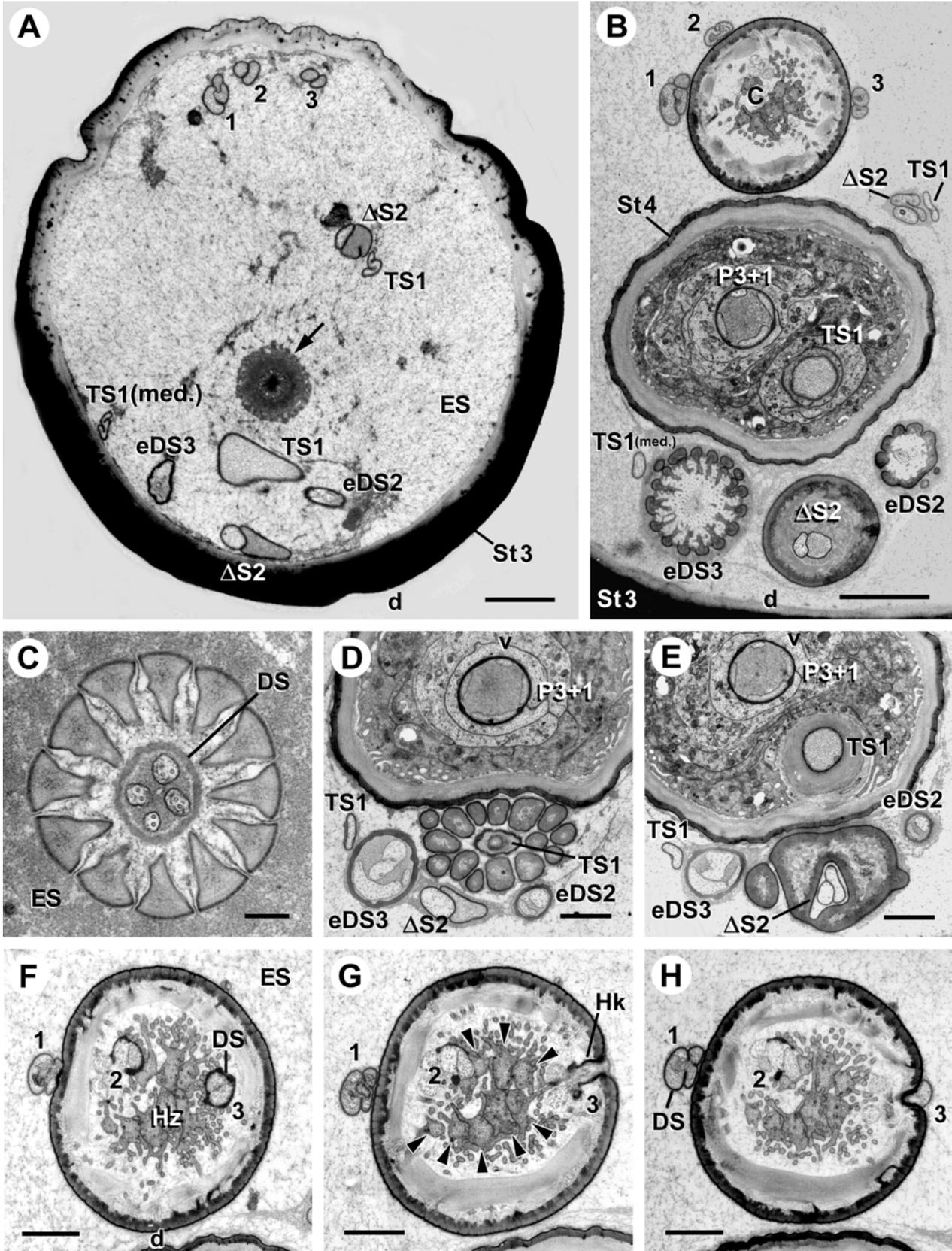
**Tab. 4.3)** Antennales Sensilleninventar der larvalen Blephariceridae.  $\Sigma$ , Summe;  $n$ , Anzahl;  $P$ , Porentyp; SZ, Sinneszellen.

Familie	Art	Cone		Peg	$\Delta S2/3$	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
		$\Sigma n \times SZ$ ( $n \times 3$ & $n \times 2$ )	P.		$n \times SZ$	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	
Blephariceridae	<i>Liponeura</i> sp.	3 x 3/2 (1x & 2x)	II	3+1	2 x 2	1	1 x eDS3	1	1 x eDS2	4	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	1
	<i>Hapalothrix lugubris</i>	3 x 3/2 (1x & 2x)	II	3+1	2 x 2	1	1 x eDS3	1	1 x eDS2	4	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	1

*Präecdysisstadium*

Eine der fixierten Larven von *Hapalothrix lugubris* erwies sich bei der Auswertung als häutungsbereites Stadium. Äußerlich nicht sichtbar, befand sich unter der Larvenkutikula des dritten Larvenstadiums bereits die Antenne des vierten Stadiums (Abb. 38 C; 39 A, B). Die Bildung der neuen Larvenkutikula scheint in dem hier untersuchten Präparat schon weitestgehend abgeschlossen. Zugleich ist die Epidermis der alten Larve nicht mehr zu sehen (Abb. 38 C; 39 A, B), da sie wohl bereits von der Kutikula gelöst (Apolyse) und in den Caput zurückgezogen wurde. Zurückgeblieben ist ein weiter, flüssigkeitsgefüllter Exuvialspalt zwischen der alten und der neuen Kutikula (Abb. 38 C; 39 A, B). Fast alle Dendriten der antennalen Sensillen sind trotz der zurückgezogenen Epidermis- und Hilfszellen mit dem peripheren Kutikulaapparat, also den alten Sensillen, noch in Verbindung; einzige Ausnahme sind die Dendriten des Pegs. Nach Verlassen der neugebildeten Sensillen durch die Häutungsporen überbrücken die Dendritenaußenglieder den Exuvialspalt, wobei sie nur durch eine dünne Dendritenscheide vor der Exuvialflüssigkeit geschützt sind (Abb. 38 C; 39). Bei vielen Sensillen laufen die Dendriten mehr oder weniger eng zusammengeschnürt durch eine apikale Öffnung in der neuen Sensillenkutikula (z.B. eDS-Sensillen) (Abb. 38 C; 39 B, C-E); im Fall des Cones aber liegen die Häutungsporen an der Basis des Sensillum, so daß die beiden Dyaden und die Triade basal austreten und über einen längeren Bereich neben der neuen Cone-Kutikula verlaufen (Abb. 38 C; 39 B, F-H). Im Inneren des neugebildeten Cones befinden sich die apikalen Fortsätze der trichogenen Hilfszellen; wie schon zuvor bei den nicht-häutungsbereiten Larven (Abb. 37 B) sind auch hier sieben bis acht trichogene Zellen vorhanden, obwohl der Cone nur drei neuronale Einheiten besitzt (Abb. 39 H). Die Ausläufer dieser Hilfszellen sind reich an Mikrotubuli und

(siehe auch A, Insert; Vergrößerung: x 11000). Etwas proximaler (B, Insert; Vergrößerung: x 20500) kann man die Dendriten im erweiterten Dendritenscheidenlumen (*eD*) erkennen. C) Übersicht der rechten Antenne einer Präecdysis-Larve; im Inneren der Antenne des dritten Larvenstadiums (*St3*) befindet sich bereits die neu gebildete Antenne des 4. Larvalstadiums, deren Sensillen entsprechend ihres Typs beschriftet sind; 1-3, Cone-Einheiten; ES, Exuvialspalt. *d*, dorsal; Balken: 1  $\mu$ m.



**Abb. 39)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Präecdysis-Larve von *Hapalothrix lugubris* (Blephariceridae, Teil III); Querschnitte der rechten Antenne. **A)** Distal der neu gebildeten Antenne ziehen die Sinneszellen zu den Kutikulastrukturen des dritten Larvenstadiums (*St3*); *Pfeil*, grau-granuläre Substanz um die Spitze des Pegs. **B)** Proximalere Übersicht als (Abb. 38 C) von der Antenne

bilden eine Vielzahl von Mikrovilli aus, wie sie auch von Epidermiszellen in Kutikula-bildungszonen bekannt sind (Abb. 39 B, F-H). In diesem Entwicklungsstadium kommt den trichogenen Zellen die Bildung des Haarschaftes zu und wie bei fertig ausdifferenzierten Larven ist bereits die poröse Kutikula (Typ II) einschließlich der Porentubuli zu erkennen (Abb. 39 F-H). Anders als bei hemimetabolen Insekten, bei denen die Anzahl der antennalen Sensillen mit jeder Häutung wächst (z.B. Wigglesworth 1940), sind zwischen den verschiedenen Larvenstadien von *Hapalothrix lugubris* keine Unterschiede bezüglich der Anzahl der Sensillen, ihrer Lage oder der Sensillentypen festzustellen. Dagegen kann sich die äußere Gestalt der Sensillen bei den unterschiedlichen Entwicklungsstadien offensichtlich ändern; so ist der Cone des dritten Larvenstadiums von *Hapalothrix lugubris* deutlich länger als das Peg-Organ (vgl. Abb. 36 E); bei dem darin befindlichen vierten Larvenstadium ist dagegen das Peg-Organ etwas länger als der Cone (Abb. 39 A), wobei sowohl der Kutikulasockel, also auch das Peg-Sensillum selbst länger ausfallen als beim vorherigen Stadium.

#### 4.2.5 Bibionomorpha

Nach Wood und Borkent (1989) umfaßt diese Unterordnung die vier Familien Bibionidae, Mycetophilidae, Sciaridae und Cecidomyiidae. Obwohl die Antennen der untersuchten Vertreter einige Übereinstimmungen zeigen, werden die strukturellen Ergebnisse jeder Familie für sich beschrieben. Ausgenommen ist der Abschnitt „Larven“, in dem allgemeine Informationen aller vier Familien, bzw. der ausgewählten Vertreter zusammengefaßt sind. Wie bei den Culicomorpha werden abschließend die ultrastrukturellen Ergebnisse für alle untersuchten Bibionomorpha zusammen in Tabelle 4.4 dargestellt.

##### *Larven*

Die eucephalen Larven der Bibionidae (Haarmücken) sind stark behaart, wodurch sie an den Habitus vieler Schmetterlingsraupen erinnern; im Gegensatz zu Raupen fehlen den Bibionidae aber, wie allen Dipterenlarven, echte Thorakalbeine. Sie leben in humusreichen Böden oder in der Laubstreu und ernähren sich phytosapro- bzw. phytophag. Die hier untersuchten Larven von

---

des vierten Larvenstadiums (*St4*); *St3*, Kutikulawand des dritten Larvenstadiums. **C-H**) Detailansichten antennaler Sensillen des noch nicht gehäuteten, vierten Larvenstadiums. **C**) Terminale Spalten des Pegs; vor der Häutung laufen noch alle vier Dendriten des [P3+1] Pegs bis zur Sensillenspitze und die ungewöhnlich locker strukturierte Dendritenscheide (*DS*) hat noch keinen Kontakt zur Sensillienwand. **D, E**) Distaler (**D**) und proximaler (**E**) Schnitt durch die dorsale Sensillengruppe. **F-H**) Ultradünnschnittserie des Cones von proximal (**F**) nach etwas weiter distal (**H**); die neuronalen Einheiten (*1-3*) verlassen das Sensillienlumen durch basale Häutungskanäle (*Hk*). Bei den feinen Zellfortsätzen im Cone-Lumen handelt es sich übrigens nicht um Dendritenverzweigungen, sondern um Mikrovilli der 7-8 (*Pfeilspitzen*) Hilfszellen (*H<sub>z</sub>*). *1-3*, Cone-Einheiten, die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet; *d*, dorsal; *DS*, Dendritenscheide; *ES*, Exuvialspalt; Balken: (A,B) 2 µm; (D-H) 1 µm; (C) 0,2 µm.

*Bibio marci* entstammen einem Massenvorkommen in der Laubstreichschicht eines Mischwalds, was die Angaben bestätigt, daß Bibionidae-Larven „gern gesellig auftreten“ (Brauns 1954).

Die Larven der Mycetophilidae (Pilzmücken) sind meist gesellig und leben, wie die hier analysierte Spezies, häufig in Pilzen; zudem kommen sie in verrottendem, feuchtem und verpilztem Pflanzenmaterial vor. Entsprechend dem Habitat, in dem sie bevorzugt leben, ernähren sie sich mycophag, seltener auch phytosaprophag. Der Körper ist meist hell, die Kopfkapsel der eucephalen Larven dagegen dunkel gefärbt. Einige larvale Vertreter besitzen eine Art Sprungvermögen (eigene Beobachtungen), zudem spinnen viele Larven innerhalb ihres Substrats Röhren, in denen sie sich gleitend fortbewegen können.

In ihrer Lebensweise ähneln die ebenfalls eucephalen Sciaridae-Larven (Trauermücken) denen der Mycetophilidae; sie leben in faulendem und häufig verpilztem, pflanzlichem Material und ernähren sich gleichzeitig von diesem Substrat; die hier untersuchte Spezies *Sciara* sp. wurde aus Totholz isoliert. Weitere Parallelen zu den Pilzmücken sind die stets glänzend schwarze Kopfkapsel und die gesellige Lebensweise, wie nächtliche Wandergesellschaften zeigen („Heerwurm“).

Lebensweisen und Habitate, in denen die Gallmücken (Cecidomyiidae) auftreten, sind vielfältiger als ihr Name zunächst vermuten läßt. Es können drei Ernährungstypen unterschieden werden: a) Räuber (die z.B. andere Gallmückenlarven, Milben, Blattläuse und andere kleine Invertebraten fressen) und Parasiten (oft auf oder in Blattläusen und Milben), b) phytosaprophage und mycophage Larven in modernden Pflanzenteilen, sowie c) phytophage Larven auf oder in frischem Pflanzengewebe, wie die hier untersuchten Arten. Die phytophagen Larven sind häufig Gallenbildner (cecidogen), so daß einige dieser Vertreter große landwirtschaftliche Schäden verursachen können. Der Bau der anterioren Körperregion ist für Mückenlarven sehr ungewöhnlich, da die Kopfkapsel stark reduziert ist, ebenso wie Teile der Mundwerkzeuge. Die Angaben in der Literatur sind etwas widersprüchlich, doch aufgrund der beiden Metacephalstäbe, die sich in den Prothorax fortsetzen, ist der Bau der Kopfregion wohl als hemicephal und nicht als acephal zu bezeichnen (Brauns 1954). Die späten Larvenstadien sind aufgrund des durchscheinenden Fettkörpers gelblich bis rot gefärbt und das letzte Stadium vieler Cecidomyiidae zeichnet sich durch eine ventral am Thorax liegende, chitinige Brustgräte aus.

Bei den vorwiegend terrestrischen Bibionomorpha-Larven lassen sich zwei unterschiedliche Antennenformen beobachten: der reduzierte Typ, bei dem die Antennen zu Sinnesplatten ohne erkennbare Antennenglieder reduziert sind und die meist ebenfalls sehr kurzen Sensillen dem Larvenkopf scheinbar unmittelbar aufsitzen (Bibionidae, Mycetophilidae, Sciaridae), sowie der Cecidomyiiden-Typ, bei dem die Antenne mehr oder weniger langgestreckt ist.

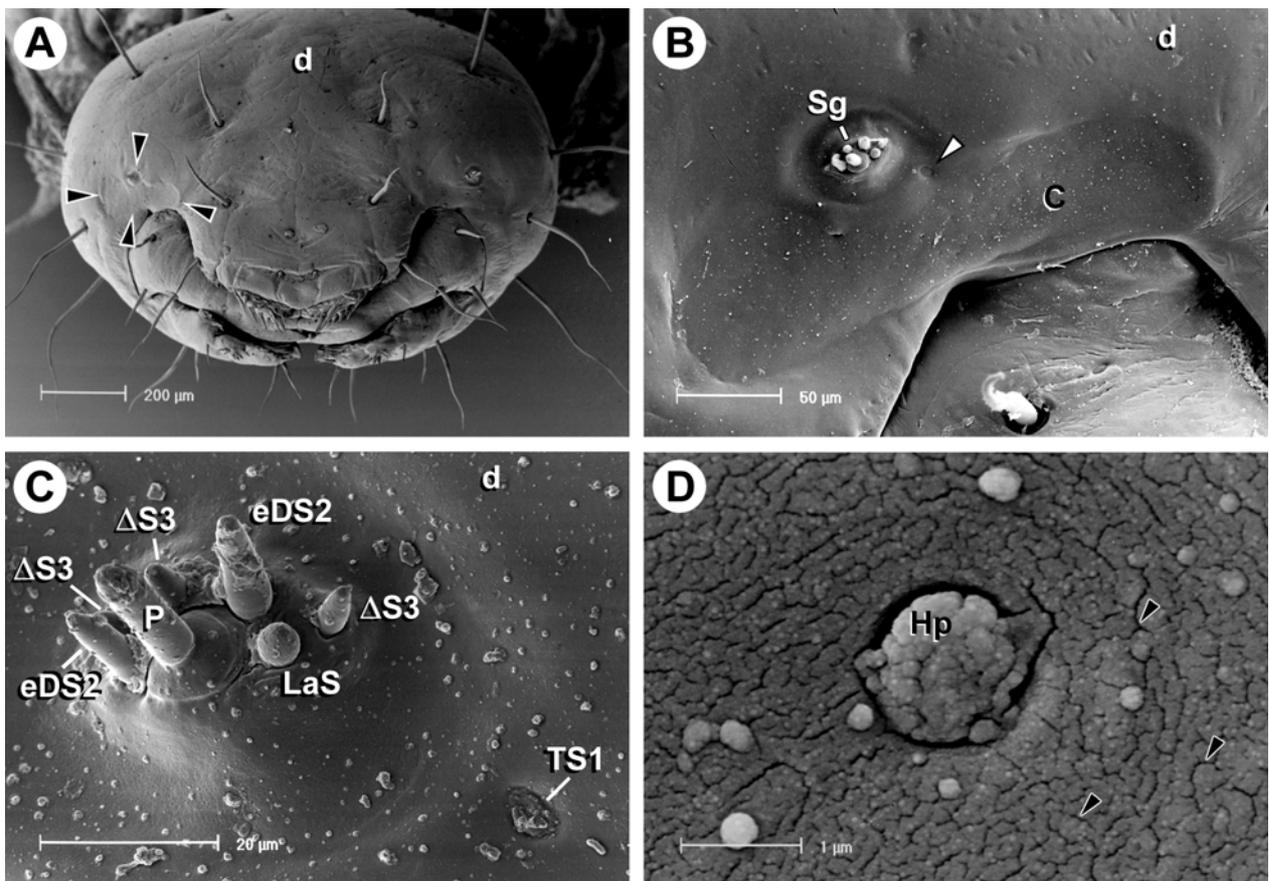
---

**Abb. 40)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Bibio marci* (Bibionidae). **A)** Übersicht des Kopfs; Pfeilspitzen kreisen die rechte Antenne ein. **B)** Aufsicht der rechten Antenne; C, Cone; Sg, dorsale Sensillengruppe; Pfeilspitze, S. campaniformium. **C)** Wie Abbildung (B), aber Detailansicht der

## 4.2.5.1 Bibionidae

*REM*

Die Antennen von *Bibio marci* schließen sich direkt posterior den kräftigen Mandibeln an (Abb. 40 A). Die Bibionidae besitzen den flächenmäßig größten Cone aller hier untersuchten Diptera. Als langgezogenes S. placodeum nimmt er den anterioren Teil der plattenförmig reduzierten Antenne ein (Abb. 40 A, B). Die Kutikulaoberfläche des Cones zeichnet sich zum einen durch sehr feine, spaltförmige Poren und zum anderen durch erstaunlich viele Häutungsporen (>40) aus (Abb. 41 A), denen kutikuläre Pfropfen aufsitzen (Abb. 40 D). Dorsoposterior des Cones schließt sich eine Sensillengruppe an, die neben sieben S. basiconica noch ein etwas abseits gelegenes S. campaniformium umfaßt (Abb. 40 B, C). Innerhalb dieser Gruppe liegt der Peg, der zugleich auch das längste antennale Sensillum darstellt, dem Cone am nächsten; es ist das einzige Sensillum mit einem kutikulären Sockel (Abb. 40 C). Fünf der verbleibenden sechs S. basiconica liegen auf einem Halbkreis posterior des Pegs und unterscheiden sich äußerlich nur durch ihre Länge. Dorsal des Pegs befindet sich schließlich ein relativ kurzes S. basiconicum (Abb. 40 C, siehe „LaS“), dessen Kutikulaoberfläche auffallend unregelmäßig ist.



Sensillengruppe und des S. campaniformiums (*TS1*). **D**) Detailaufnahme der Cone-Kutikula; *Pfeilspitzen*, feine, spaltförmige Poren; *Hp*, Häutungspore mit Pfropfen. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

### Ultrastruktur

Bei den bisher beschriebenen Familien konnten bereits verschiedene Variationen der Sinneszellausstattung des Cones festgestellt werden, wie z.B. die Abspaltung (Culicidae) und die Reduktion (Blephariceridae) von Cone-Einheiten, oder aber auch die Erhöhung um eine einzelne Einheit (Chironomidae). *Bibio marci* zeigt als weitere Sonderbildung eine Vervielfachung, genauer gesagt eine Versechsfachung der sonst meist sieben Cone-Einheiten auf 42 Dendritenbündeln, die meist in drei Reihen angeordnet sind und in den äußeren Sensillenlymphraum unter der Porenplatte projizieren (Abb. 41 B). Dies ist nicht die einzige Besonderheit des Cones, denn auch die Anzahl der Rezeptorzellen pro neuronaler Einheit kann von drei (Triade) auf bis zu sechs Sinneszellen erhöht sein [C 42 x 3-6] (Abb. 41 B). Neben den 42 Ecdysialporen, die mit elektronenoptisch dichtem Material gefüllt sind, durchziehen feine Spalten die Kutikulawand vom Typ -III (Abb. 5 I; 42 F).

Der Peg ist mit fünf Sinneszellen ausgestattet, von denen eine distal durch ein Septum der Dendritenscheide abgetrennt wird und früher als die übrigen Zellen mit einem Tubularkörper endet [P4+1] (Abb. 42 A, B).

Die drei kürzeren der halbkreisförmig angeordneten S. basiconica sind  $\Delta$ S3-Sensillen (Abb. 42 A-C). *Bibio marci* stellt insofern einen Sonderfall dar, als sich hier alle drei Dendriten dieses Sensillums in ihrer Cytoplasmastruktur unterscheiden; neben dem Dendriten mit Tubularkörper gibt es ein Außenglied mit hellem Cytoplasma und wenigen Mikrotubuli, während das Cytoplasma des dritten Dendriten granulär erscheint und keine Mikrotubuli enthält (Abb. 42 E).

Bei dem kurzen S. basiconicum mit unregelmäßiger Kutikulaoberfläche handelt es sich um ein Labyrinth-Sensillum (Abb. 42 A, B, D), das im Rahmen dieser Untersuchung nur bei Vertretern der Bibionomorpha gefunden wurde. Die beiden Dendriten des LaS2-Sensillums werden von der Dendritenscheide eng umschlossen und enthalten zahlreiche Mikrotubuli (Abb. 42 D).

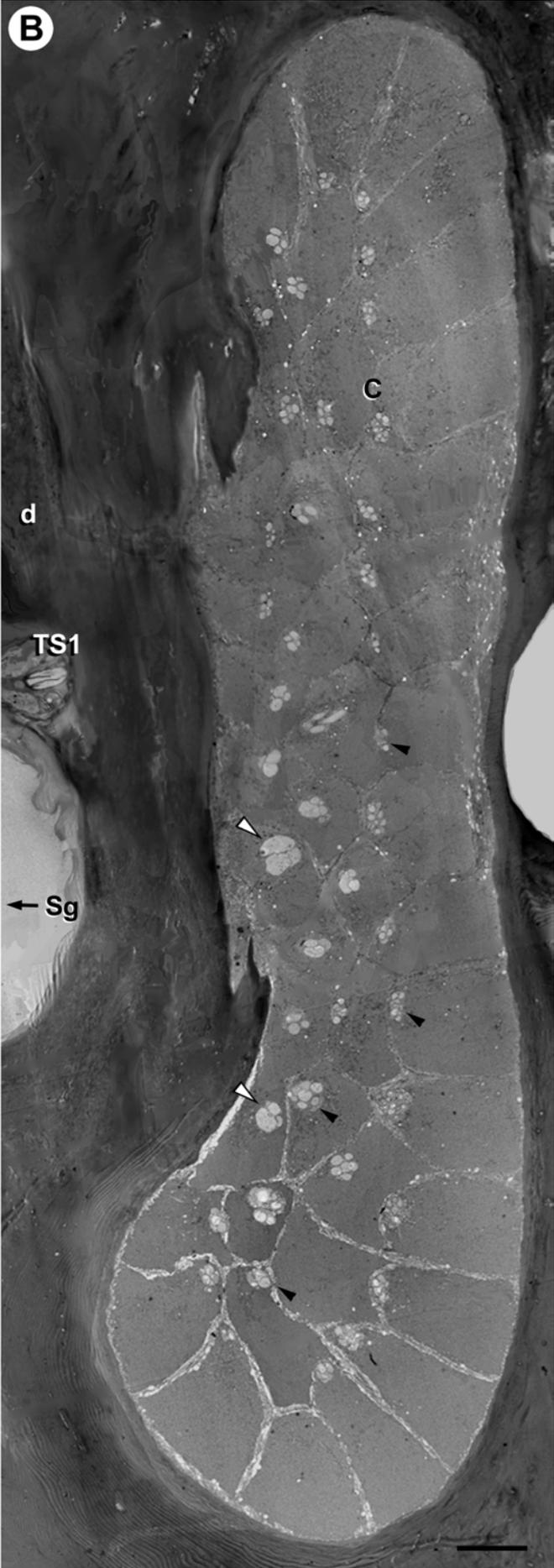
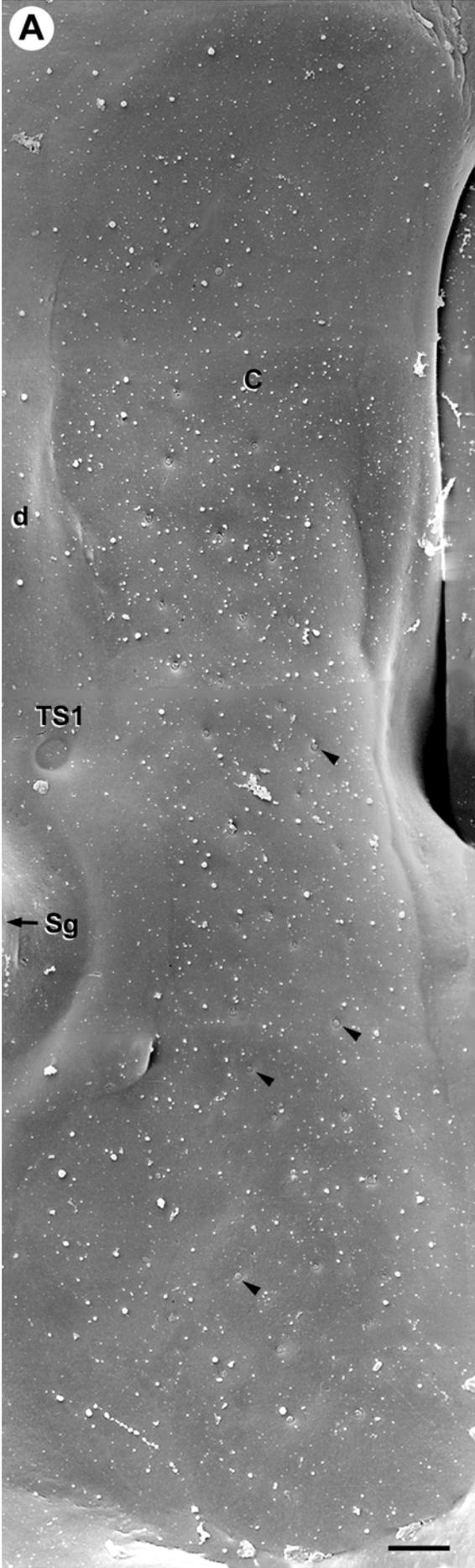
Die beiden verbleibenden, etwas längeren S. basiconica sind eDS2-Sensillen, die als Sensillenpaar symmetrisch dorsal bzw. ventral des Pegs liegen (Abb. 42 A-C).

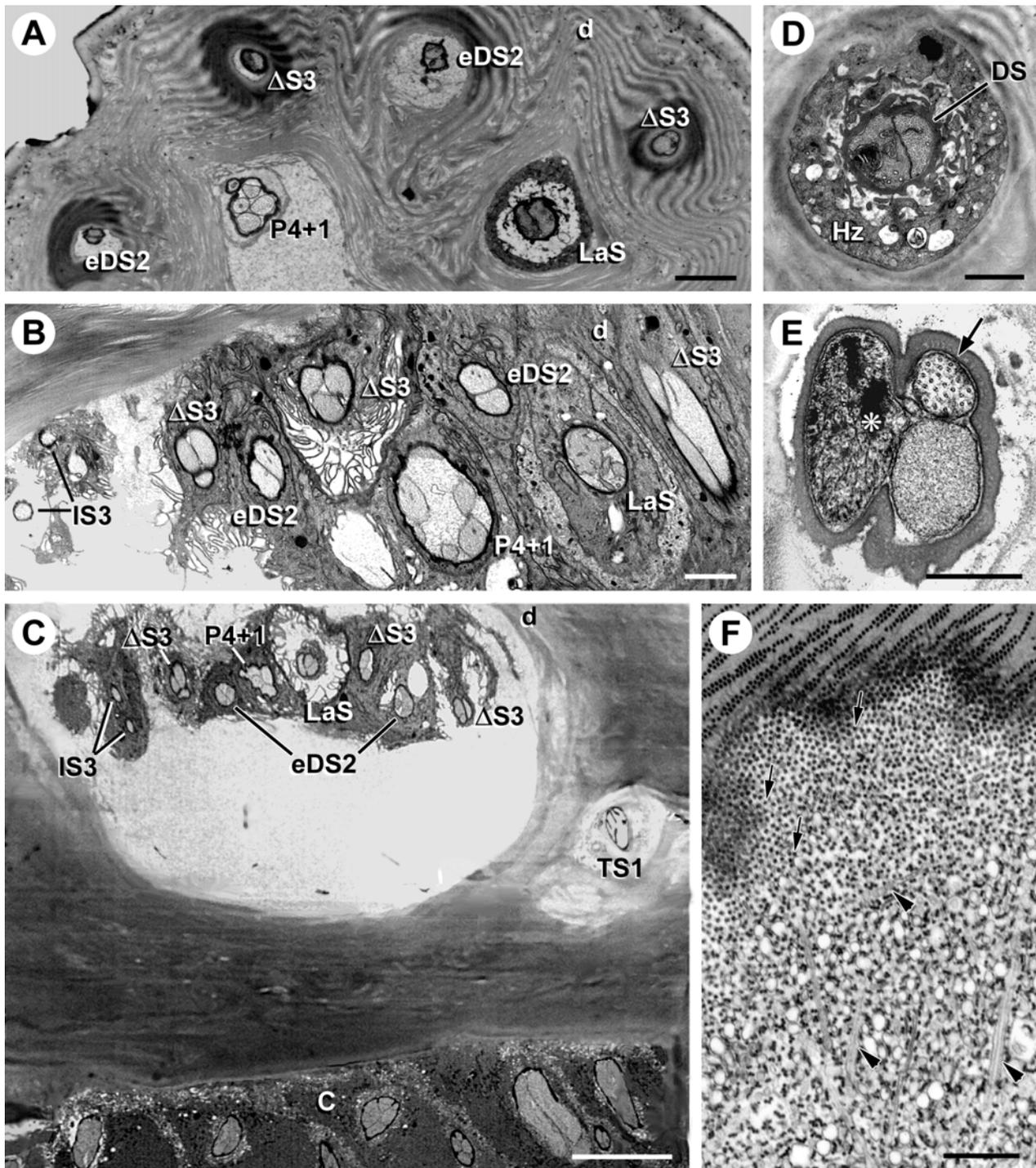
Am ventralen Rand der Sensillengruppe enden als weiteres Sensillenpaar zwei nahe beieinanderliegende IS3-Sensillen ohne äußerlich sichtbare Fortsätze (Abb. 42 B, C). Nur der schmale Ausläufer von einem der drei Dendriten reicht jeweils bis zur Ecdysialpore des Sensillums (Abb. 42 B, C); das Lamellensystem ist tief im Inneren des Larvenkopfs versenkt und endet ebenso proximal der Sensillenspitze wie der zweite unverzweigte Dendrit.

Das einzige TS1-Sensillum befindet sich als S. campaniformium etwas abseits der dorsoposterioren Sensillengruppe (Abb. 41 B; 42 C).

---

**Abb. 41)** Äußere Struktur und Ultrastruktur des Cone-Sensillums von *Bibio marci* (Bibionidae; Teil I); jeweils rechte Antenne. **A)** REM-Aufnahme des S. placodeums (C) mit seinen zahlreichen Häutungsporen (Pfeilspitzen). **B)** Querschnitt des Cones (C); die TEM-Aufnahme zeigt, daß einige der 42 Cone-Einheiten aus drei (weiße Pfeilspitzen), andere aus deutlich mehr Rezeptorzellen (schwarze Pfeilspitzen) bestehen. *d*, dorsal; *Sg*, Rand der dorsalen Sensillengruppe; *TS1*, S. campaniformium; Balken: 10  $\mu$ m.



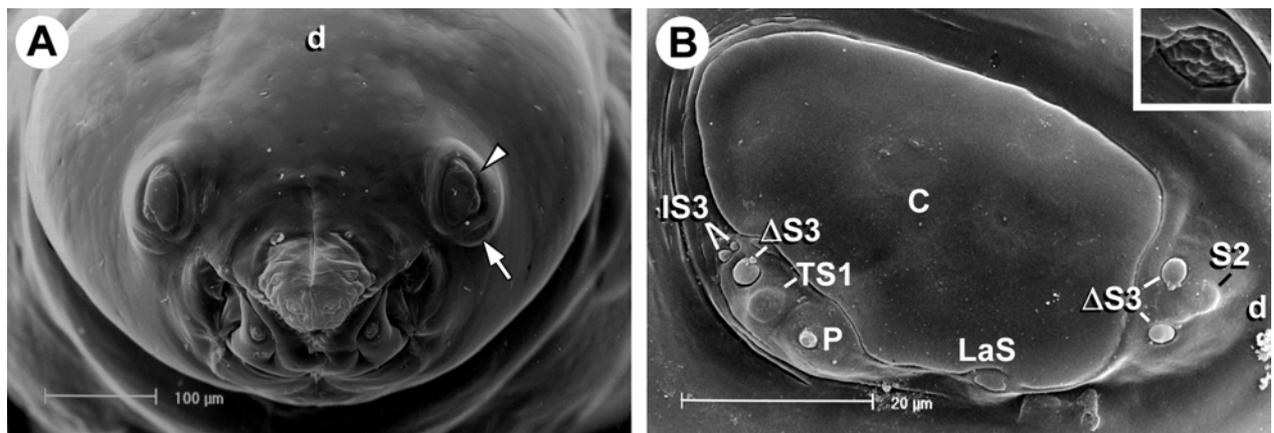


**Abb. 42)** Antennaales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Bibio marci* (Bibionidae; Teil II); Querschnitte der rechten Antenne. **A, B)** Distale (**A**) und proximale (**B**) Übersicht der dorsalen Sensillengruppe. **C)** Proximale Übersicht bei niedrigerer Vergrößerung als (**B**), so daß auch ein Ausschnitt des Cones (**C**) zu erkennen ist. **D)** Detailaufnahme des Labyrinth-Sensillum mit vesikelreicher Hilfszelle (**Hz**); **DS**, Dendritenscheide. **E)**  $\Delta$ S3-Sensillum mit drei unterschiedlichen Dendritentypen; **Stern**, Dendrit mit Tubularkörper; **Pfeil**, Dendrit mit wenigen Mikrotubuli. **F)** Peripherie des äußeren Sensillenlymphraums vom Cone; **Pfeile**, Porentubuli; **Pfeilspitzen**, Dendritenverzweigungen. **d**, dorsal; Beschriftung der Sensillen entsprechend ihres Typs; Balken: (**C**) 10  $\mu$ m; (**A,B**) 2  $\mu$ m; (**D**) 1  $\mu$ m; (**E,F**) 0,5  $\mu$ m.

## 4.2.5.2 Mycetophilidae

*REM*

Durch ihre äußere Erscheinung können die Antennen der Mycetophilidae auf den ersten Blick fälschlich als Larvalaugen interpretiert werden; letztere liegen jedoch halbmondförmig unterhalb der plattenförmig reduzierten Antennen (Abb. 43 A). Wie bei *Bibio marci* scheinen die antennalen Sensillen direkt auf der Kopfkapsel zu inserieren, lediglich einige Kutikulafalten um die Sensillengruppen zeugen möglicherweise noch von reduzierten Antennengliedern (Abb. 43 B). Auffälligstes Sensillum ist auch hier der Cone als großflächiges S. placodeum mit annähernd ovalem Umriß (Abb. 43 B). Die übrigen neun äußerlich sichtbaren Sensillen verteilen sich auf eine ventrale (5 S.) und eine dorsale Gruppe (3 S.), sowie ein isoliert posterior gelegenes Sensillum (Abb. 43 B). Mit Ausnahme des Pegs, der zumindest als kurzes S. basiconicum bezeichnet werden kann, sind die Kutikulaapparate der antennalen Sensillen extrem flach und unterscheiden sich untereinander hauptsächlich durch ihren Durchmesser (Abb. 43 B). Eine Ausnahme bildet das isoliert gelegene Sensillum, das durch seine unregelmäßige Kutikulaoberfläche auffällt (Abb. 43 B, Insert).



**Abb. 43)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei einer Mycetophilidae. **A)** Übersicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, linke Antenne; *Pfeil*, Larvalauge. **B)** Sicht auf die linke Antenne; das posterior einzeln liegende Sensillum (*LaS*) fällt bei höherer Vergrößerung durch seine unregelmäßige Kutikulaoberfläche auf (Insert, Vergrößerung: x 3500). *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahme B von H. Hruschka).

*Ultrastruktur*

Zwar ist bei der hier untersuchten Mycetophilidae die Anzahl der Cone-Einheiten nicht wie bei *Bibio marci* vervielfacht, doch auch hier hat gegenüber den typischen sieben Einheiten eine Erhöhung auf neun Triaden stattgefunden [C 9x3] (Abb. 44 A). Wie fast alle Bibionomorpha-Larven besitzt auch der Cone der Mycetophilidae den feinporigen Wandtyp III. Die tormogenen und trichogenen Hilfszellen des Cones bilden eine Vielzahl dünner Mikrovilli aus, die sich in den weiten äußeren Sensillenlymphraum erstrecken (Abb. 44 A).

Eine weitere Gemeinsamkeit mit *Bibio marci* ist der [4+1] Peg, bei dem der mechanosensitive Dendrit ebenfalls distal in einer separaten Tasche der Dendritenscheide ausläuft (Abb. 7 F; 44 C). Das neben dem Cone auffälligste Sensillum der Mycetophilidae-Antenne verbirgt sich hinter dem isolierten Sensillum mit unregelmäßiger Kutikulaoberfläche; erst die ultrastrukturelle Analyse zeigt die tief ins Kopffinnere reichende Sensillenkutikula dieses *S. coeloconicum* (Abb. 11 A-C). Das apikale Kutikulalabyrinth und die vesikelreiche Hilfszelle, die proximal einen enorm großen Durchmesser erreichen kann, weisen es als LaS2-Sensillum aus (Abb. 11 A-C; 44 A, D).

Drei etwa gleich große, knopfförmige Sensillen mit Basalring sind  $\Delta$ S3-Sensillen; zwei liegen in der dorsalen Gruppe, das dritte dagegen ventral (Abb. 44 A). Im Gegensatz zu *Bibio marci* unterscheiden sich die beiden Dendriten ohne Tubularkörper nicht voneinander; beide besitzen ein elektronenoptisch wenig dichtes Cytoplasma mit einigen Mikrotubuli (Abb. 8 G; 44 B).

Die Lage des IS3-Sensillenpaares stimmt verblüffend genau mit der Antenne von *Bibio marci* überein; die winzigen Kutikulafortsätze liegen am ventralen Rand der Antenne unmittelbar neben einem der  $\Delta$ S3-Sensillen (Abb. 44 A). Auch hier erreicht nur ein sehr schmaler Dendritenausläufer die Sensillenspitze; das tiefliegende Lamellensystem besteht aus relativ unregelmäßigen und ungeordneten Fortsätzen (Abb. 44 A).

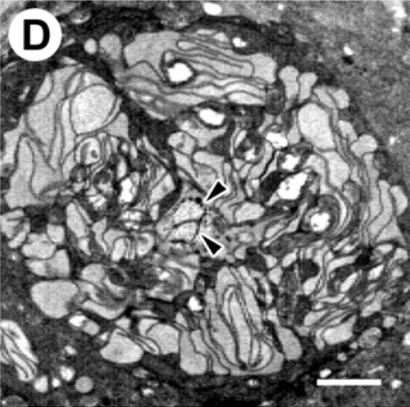
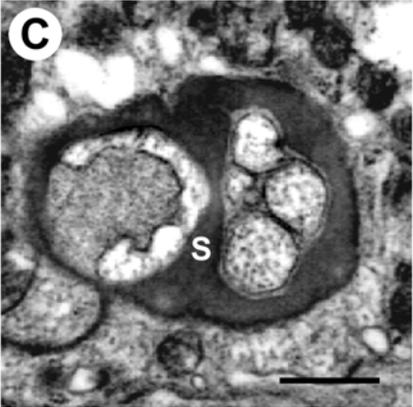
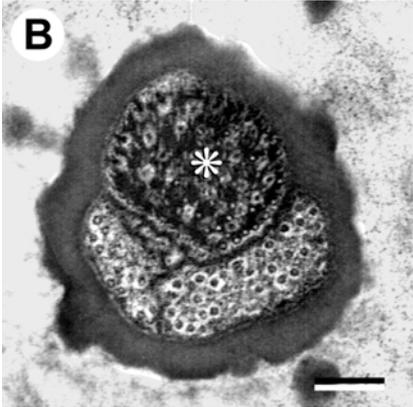
Am dorsalen Rand der Antenne enden zwei TS1-Sensillen ohne äußerlich sichtbare Kutikulastrukturen, während das dritte TS1-Sensillum ventral des Pegs als Kutikulaerhebung sichtbar ist (Abb. 44 A).

Eine ähnliche Erhebung gibt es auch in der dorsalen Sensillengruppe, doch enden darunter zwei Sinneszellen, denen modalitätsspezifische Strukturen scheinbar fehlen (S2). Ein weiteres S2-Sensillum, dessen distales Ende aber äußerlich nicht sichtbar ist, verläuft nahe des ventralen  $\Delta$ S3-Sensillums (Abb. 44 A).

Das Scolopalorgan zwischen Cone und ventraler Sensillengruppe reicht zwar relativ weit nach distal, hat aber keinen Kontakt zur Kutikula (Abb. 44 A).

---

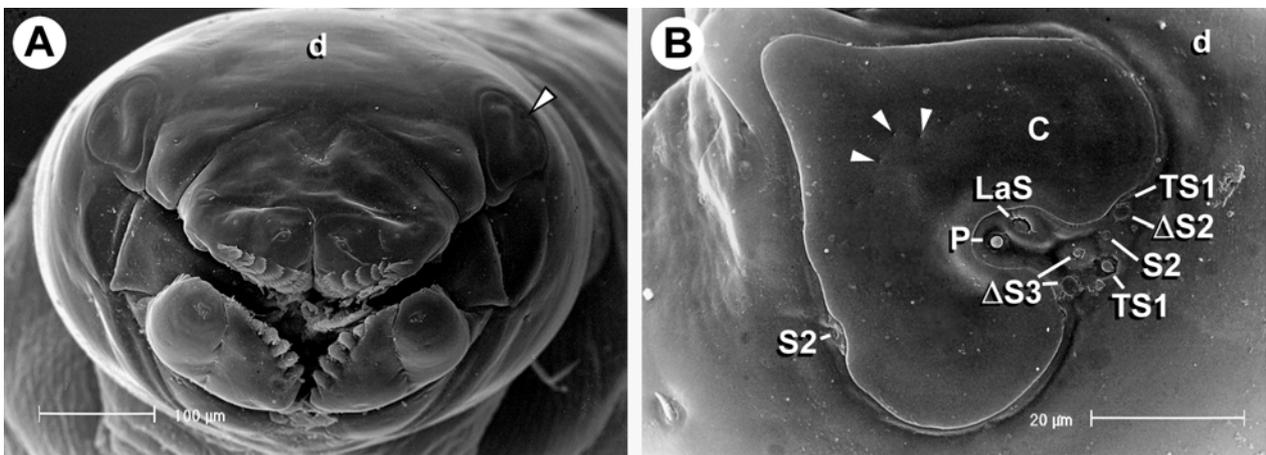
**Abb. 44)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Mycetophilidae; Querschnitte der linken Antenne. **A)** Antennenübersicht; das Labyrinth-Sensillum (*LaS*) erreicht eine beachtliche Größe, wie auch der Extrazellulärraum um das Dendriteninnenglied des Scolopalorgans (*Sp*). 1-9, Triaden des Cones, die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **B)** Detailaufnahme eines  $\Delta$ S3-Sensillums; *Stern*, Tubularkörper. **C)** [P4+1] Peg mit Dendritenscheiden-Septum (*S*). **D)** Distaler Schnitt durch das Labyrinth-Sensillum mit zwei Dendriten (*Pfeilspitzen*). *d*, dorsal; Balken: (A) 5  $\mu$ m; (D) 2  $\mu$ m; (C) 0,5  $\mu$ m; (B) 0,2  $\mu$ m.



## 4.2.5.3 Sciaridae

*REM*

Die ebenfalls plattenförmig reduzierte Antenne von *Sciara* sp. gleicht der zuvor beschriebenen Mycetophilidae-Antenne; allerdings ist der Umriss des Cones eher herzförmig mit nach anterior weisender Spitze (Abb. 45). Ein weiterer Unterschied gegenüber der Mycetophilidae ist die Aufteilung der Sensillen bei *Sciara* sp. in eine kleine, ventrale und eine größere, dorsoposteriore Gruppe, die sieben äußerlich sichtbare Sensillen umfaßt, einschließlich dem Peg-Sensillum (Abb. 45 B). Auch bei *Sciara* sp. gibt es neben vielen ähnlich gebauten Sensillen dorsal des Pegs einen Rezeptor, der durch seine raue Kutikulaoberfläche auffällt (Abb. 45 B). In der ventralen Gruppe ist überhaupt nur ein kleines *S. campaniformium* deutlich zu erkennen, doch einige Kutikulafalten könnten Hinweise auf weitere Sensillen sein (Abb. 45 B).



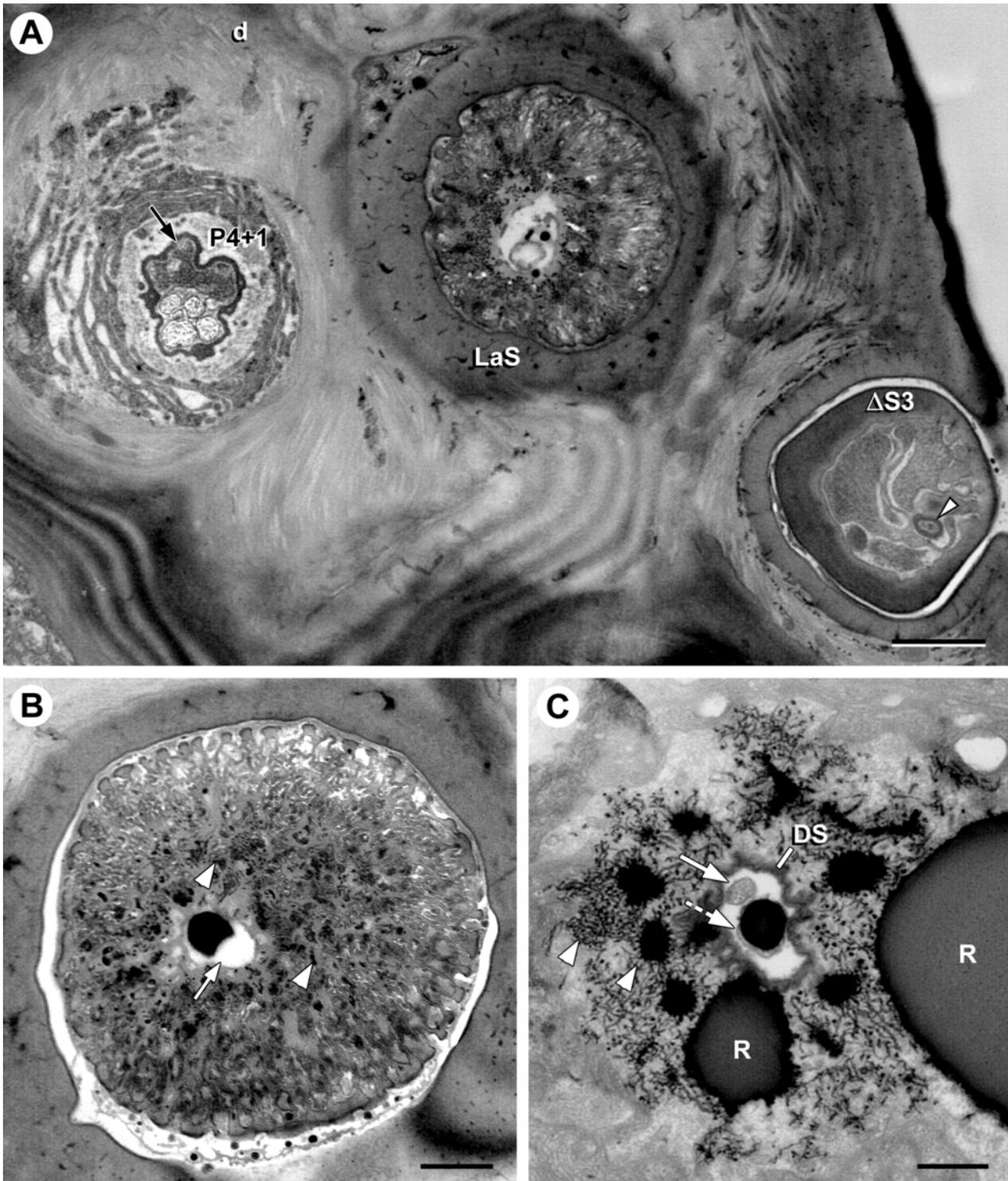
**Abb. 45)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Sciara* sp. (Sciaridae). **A)** Übersicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B)** Sicht auf die linke Antenne; *Pfeilspitzen*, Häutungsporen einiger Cone-Einheiten. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen von H. Hruschka).

*Ultrastruktur*

Auch auf ultrastruktureller Ebene sind zwischen den antennalen Sensillen von *Sciara* sp. und der Mycetophilidae viele Gemeinsamkeiten festzustellen. Der Cone ist ebenfalls mit Kutikulatyp III (Abb. 5 G) und neun Triaden [C 9x3] ausgestattet, wobei die Einheiten nicht reihenförmig sondern in zwei Gruppen (1-4, 5-9) angeordnet sind (Abb. 46). Der Peg enthält eine mechanosensitive und vier chemosensitive Sinneszellen [P4+1], wobei nur die zuletzt genannten die Sensillenspitze mit der sechsstrahligen Öffnung erreichen (Abb. 7 C; 47 A).

**Abb. 46)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Sciara* sp. (Sciaridae, Teil I); Übersichtsquerschnitt der linken Antenne; 1-9, Triaden des Cones, die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. *d*, dorsal; Balken: 5 µm.





**Abb. 47)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Sciara* sp. (Sciaridae, Teil II); Querschnitte der linken Antenne. **A)** Distaler Schnitt durch die Sensillenbasis des [P4+1] Pegs; Pfeil, Tubularkörper; Pfeilspitze, feiner Dendritenausläufer eines ΔS3-Sensillums; LaS, Labyrinth-Sensillum. **B)** Detailaufnahme der porösen Kutikulastruktur des Labyrinth-Sensillums etwas distaler als in (A); Pfeil, zentraler Kanal; Pfeilspitzen, elektronenoptisch dichte Substanz. **C)** Detailaufnahme des Labyrinth-Sensillums (LaS) proximaler als in (A); die elektronenoptisch dichte, fädige Substanz (Pfeilspitzen) sammelt sich in größeren Reservoirs (R); Pfeile, Dendriten; DS, Dendritenscheide. *d*, dorsal; Balken: (A) 1 μm; (B,C) 0,5 μm.

Distal liegt die porös wirkende Außenstruktur des LaS2-Sensillum etwas dorsal des Pegs (Abb. 47 A), doch proximal verschieben sich die Positionen der beiden Sensillen zusehends, bis die Sinneszellen des Pegs ventral der LaS2-Dendriten liegen (Abb. 46). Das LaS2-Sensillum von *Sciara* sp. endet apikal mit einer mächtigen, porösen Kutikulascheibe, die in der Antennenkutikula versenkt ist (Abb. 47 A). Durch feinste Kutikulaverzweigungen entsteht ein kompliziertes Labyrinth mit nur schmalen Zwischenräumen (Abb. 47 A, B), die vor allem um einen zentralen Kanal herum mit elektronenoptisch dichtem Material gefüllt sind (Abb. 47 B). Proximal des Kutikulalabyrinths und im Zentralkanal selbst tritt dieses Material in größeren Reservoirs auf (Abb. 11 D; 47 B, C). In den Bereichen, in denen das Material, das offensichtlich von einer spezialisierten Hilfszelle abgeschieden wird, weniger dicht gepackt ist, kann man fädige Strukturen erkennen (Abb. 47 C). Die Ausläufer der beiden Dendriten reichen innerhalb des Zentralkanals bis in die apikale Kutikulastruktur hinein (Abb. 11 D; 47 C).

Die drei  $\Delta$ -Sensillen verteilen sich im Unterschied zur Mycetophilidae nicht auf verschiedene Gruppen, sondern bilden eine Reihe in der posterioren Sensillengruppe (Abb. 46). Ungewöhnlich ist dabei, daß die drei  $\Delta$ -Sensillen nicht die gleiche Anzahl von Sinneszellen enthalten, sondern daß das am weitesten dorsal gelegenen ein  $\Delta$ S2-Sensillum ist, die verbleibenden dagegen  $\Delta$ S3-Sensillen sind (Abb. 8 I; 46).

Die folgenden vier Sensillentypen unterscheiden sich kaum von denen der Mycetophilidae. So befindet sich auch bei *Sciara* sp. ein IS3-Sensillenpaar am ventralen Rand der Antenne, nur daß hier äußerlich keine Kutikulafortsätze sichtbar sind (Abb. 46). Distal ist jeweils nur ein einzelner, schmaler Dendritenfortsatz erkennbar, während sich der äußere Sensillenlymphraum proximal um das Lamellensystem der stratoterminalen Sinneszelle weitet.

Die drei TS1-Sensillen verteilen sich auf ein ventrales, das keine äußerlich sichtbaren Kutikulastrukturen besitzt, und auf zwei TS1-Sensillen in der dorsoposterioren Gruppe (Abb. 46); dem Sensillum am dorsalen Rand fehlen wiederum Außenstrukturen, wohingegen das TS1-Sensillum am posterioren Rand einen knopfförmigen Fortsatz ausbildet.

Ebenso sind zwei S2-Sensillen vorhanden, von denen eines ventral als *S. campaniformium* endet und das zweite äußerlich nicht sichtbar zwischen den beiden dorsalen  $\Delta$ -Sensillen (Abb. 46).

Schließlich verläuft zwischen den beiden Sensillengruppen noch ein Scolopalorgan, das proximal „abknickt“, um diagonal unter die Porenplatte des Cones zu ziehen (Abb. 14 G; 46).

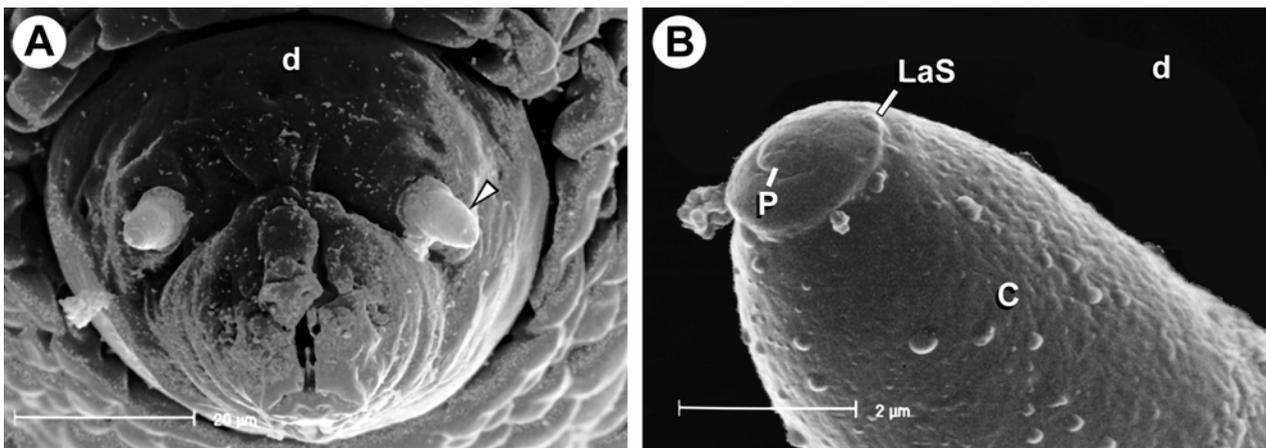
## 4.2.5.4 Cecidomyiidae

*REM*

Bei den Cecidomyiidae-Larven findet sich ein anderer Antennentyp als bei den übrigen Familien der Bibionomorpha. Es ist stets mindestens ein basales Antennenglied erkennbar, auf dem sich die antennalen Sensillen befinden, auch wenn die Antennenlänge zwischen den einzelnen Arten stark variieren kann (Solinas et al. 1987).

Bei *Lasioptera rubi* wirken die langgestreckten Antennen zweiteilig, denn an einen kurzen basalen Teil mit glatter Kutikulaoberfläche schließt sich distal ein längerer Abschnitt an, dessen Oberfläche fast völlig von einem porösen S. placodeum eingenommen wird; nur ein schmaler, apikobasal verlaufender Streifen auf der Dorsalseite und die Antennenspitze selbst sind von dieser Porenplatte ausgespart (Abb. 48 B). Außer dem Cone sind die Kutikulastrukturen von drei weiteren Sensillen äußerlich sichtbar. Am deutlichsten zu sehen ist der Peg als kleines S. basiconicum im Zentrum der apikalen Platte (Abb. 48 B). Verfolgt man den nicht-porösen Kutikulastreifen etwas nach proximal, folgen zwei unscheinbare Sensillen, die offensichtlich als S. coeloconica in der Antennenkutikula versenkt sind; das distalere der beiden zeichnet sich darüber hinaus durch eine unregelmäßige Kutikulaoberfläche aus (Abb. 48 B).

Trotz unterschiedlicher Antennenarchitektur bei den Cecidomyiidae bzw. den übrigen Bibionomorpha-Familien, gibt es dennoch neben dem Cone als großflächiges S. placodeum noch eine bemerkenswerte Gemeinsamkeit. Obwohl die hier untersuchte Cecidomyiidae im Verhältnis zum Kopf langgestreckte Antennen besitzt, sind alle antennalen Sensillen wie bei den drei zuvor beschriebenen Bibionomorpha-Larven extrem flach.



**Abb. 48)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Lasioptera rubi* (Cecidomyiidae). **A)** Übersicht des Kopfs; Pfeilspitze, linke Antenne. **B)** Spitze der linken Antenne; distal der Cone-Platte (C) schließt sich ein Plateau mit zentral gelegenem Peg (P) an. d, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

### *Ultrastruktur*

Die zuletzt erwähnten äußerlichen Gemeinsamkeiten zwischen den Larven der Bibionomorpha setzen sich auch in der Ultrastruktur der antennalen Sensillen fort.

Bei der Cecidomyiidae ist wie bei *Bibio marci* nicht nur die Anzahl der neuronalen Einheiten erhöht, nämlich auf 15 (Abb. 49 A), sondern auch die Anzahl der Sinneszellen pro Einheit variiert zwischen drei und 12 Rezeptorzellen [C 15 x 3-12] (Abb. 49 A, D). Auch bei der Cecidomyiidae ist der Cone ein großes S. placodeum, das jedoch nicht parallel zur Kopfkutikula verläuft, sondern sich wie ein Mantel um den distalen Teil der Antenne legt. Bei den meisten in dieser Arbeit untersuchten Cone-Sensillen erreichen die Dendriten den äußeren Sensillenlymphraum und beginnen nach dem Passieren der Sensillenbasis relativ einheitlich mit der sukzessiven Verzweigung. Zwar gibt es bei den plattenförmigen Cone-Sensillen der zuvor beschriebenen Bibionomorpha-Larven keine derartige Sensillenbasis, dennoch enden die Dendritenscheiden aller Cone-Einheiten, bzw. beginnen die Dendritenverzweigungen etwa auf gleicher Höhe innerhalb des Sensillums. Bei der Cecidomyiidae ist dagegen ein deutlicher Höhengradient festzustellen, d.h. die Dendritenscheiden enden bzw. die Dendritenverzweigungen beginnen in unterschiedlichen Höhenregionen des Cones (Abb. 49 A). In der Struktur der Kutikulawand unterscheidet sich der Cone der Cecidomyiidae mit Typ II von den übrigen Bibionomorpha (Abb. 49 B, C).

Der fünfzellige Peg an der Sensillenspitze zeigt die typische Aufteilung in einen mechanosensitiven und vier chemosensitive Dendriten [P4+1] (Abb. 49 A, B, E).

Etwas proximal des Pegs auf der Dorsalseite der Antenne ist die auffällig unregelmäßige Kutikulaoberfläche eines LaS2-Sensillums zu erkennen (Abb. 49 B). Bei der Cecidomyiidae besteht das Kutikulalabyrinth aus senkrecht verlaufenden und dicht gestapelten Kutikulalamellen; durch einen zentralen Kanal reichen die Dendriten bis in diese apikale Kutikulastruktur hinein (Abb. 11 E; 49 B). Die Hilfszellen sind dagegen wesentlich unauffälliger als bei den anderen in dieser Arbeit analysierten LaS2-Sensillen.

Eine Gemeinsamkeit, die sich nur *Sciara* sp. und die Cecidomyiidae teilen, ist das gleichzeitige Vorkommen von zwei- und dreizelligen  $\Delta$ -Sensillen auf einer Antenne; d.h. die Cecidomyiidae besitzt ebenfalls neben zwei  $\Delta$ S3-Sensillen, die sich als S. coeloconica nahe der Antennenspitze (Abb. 49 C) bzw. im proximalen Bereich des nicht-porösen Kutikulastreifens befinden, noch ein  $\Delta$ S2-Sensillum, das dem proximalen  $\Delta$ S3-Sensillum gegenüberliegt (Abb. 49 A). Die letzten beiden Sensillen waren bei der REM-Untersuchung nicht zu erkennen.

Zwei eDS2-Sensillen enden ohne sichtbare Kutikulaaußenstrukturen innen und außen an der Basis des distalen Antennenabschnitts nahe des proximalen  $\Delta$ S3-Sensillums (Abb. 9 E; 49 A, C).

Auf der gleichen Höhe, aber weiter außen, münden die unscheinbaren Dendritenausläufer zweier IS3-Sensillen. Das Lamellensystem der Sensillen besteht aus sehr schmalen, dicht gestapelten Platten und liegt tief im Inneren der Antenne in einer voluminösen Höhlung (Abb. 10 H).

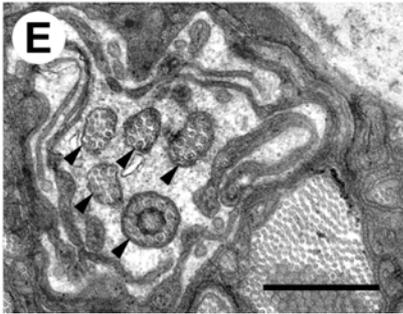
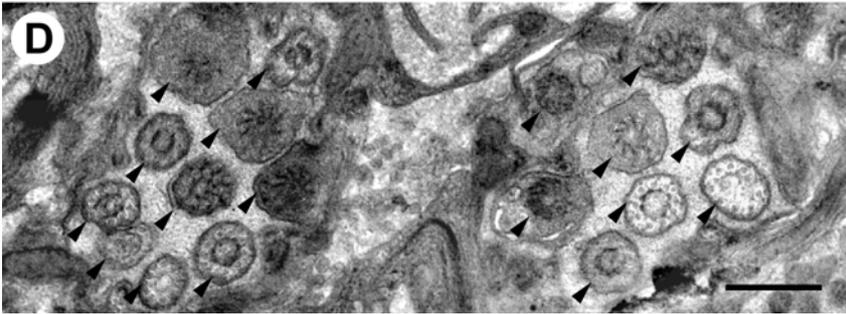
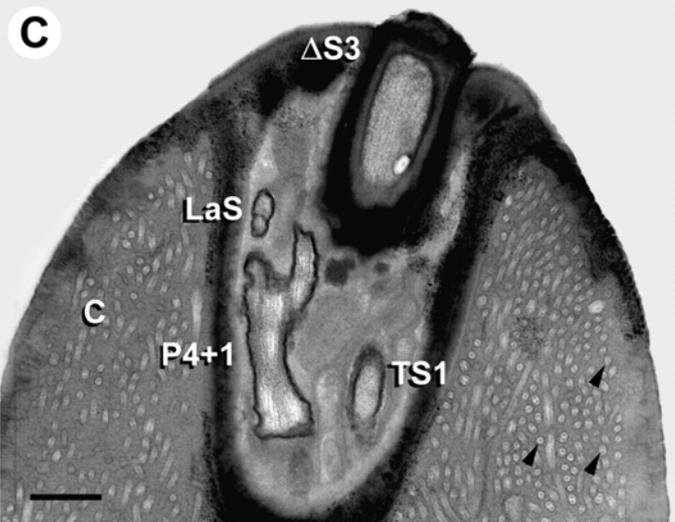
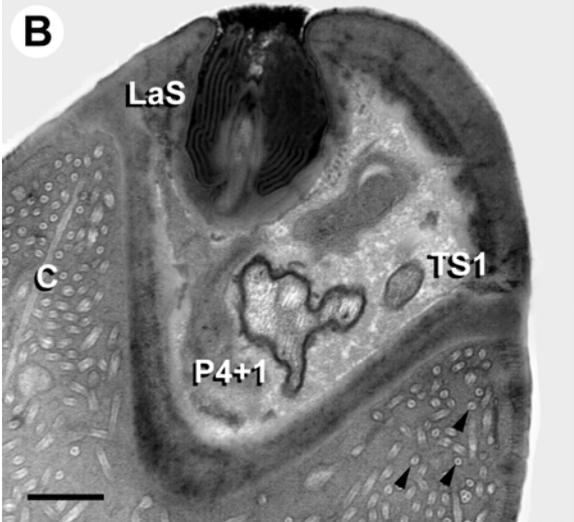
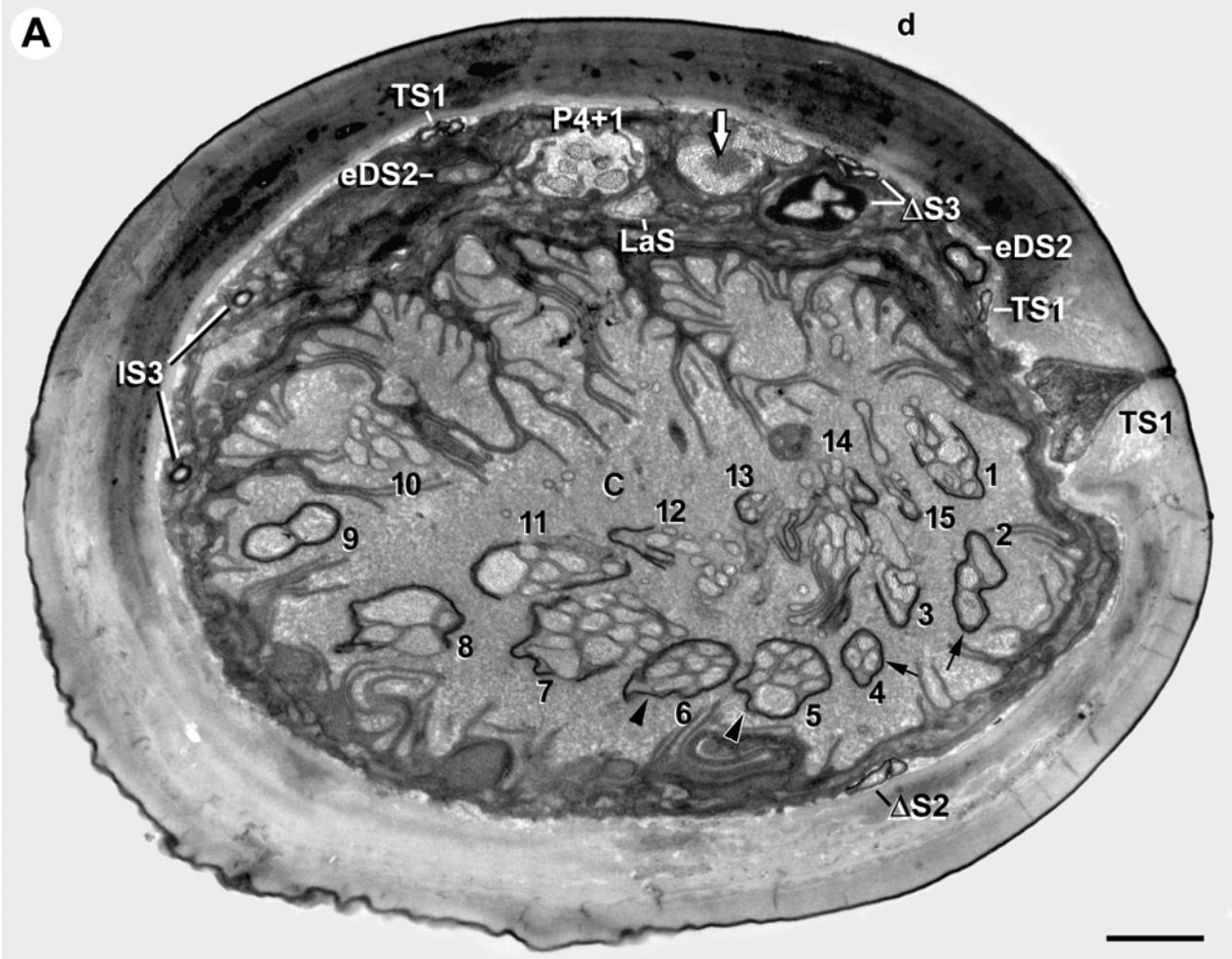
Etwas proximal des Übergangs vom proximalen zum distalen Antennenabschnitt enden zwei TS1-Sensillen, denen äußerlich sichtbare Kutikulafortsätze ebenfalls fehlen; der Dendrit des dritten TS1-Sensillums reicht dagegen bis zur Antennenspitze (Abb. 49 A).

Auf proximalen Antennenquerschnitten ist zwischen den Sinneszellen des Pegs und den beiden  $\Delta S3$ -Sensillen ein Scolopalorgan zu erkennen (Abb. 14 E), dessen Anheftungszelle oder tormogene Zelle reich an Mikrotubuli ist und die dorsale Sensillengruppe bis in den distalen Antennenabschnitt begleitet, wo sie dicht unter der Kutikula endet (Abb. 49 A).

**Tab. 4.4)** Antennales Sensilleninventar der Bibionomorpha-Larven.  $\Sigma$ , Summe;  $n$ , Anzahl;  $P$ , Porentyp; SZ, Sinneszellen.

Familie	Art	Cone		Peg	$\Delta S2/3$ n x SZ	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
		$\Sigma n$ x SZ (nx3 & nx2)	P.			$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	
Bibionidae	<i>Bibio marci</i>	42 x 3-6	III	4+1	3 x 3	2	2 x IS3	3	1 x LaS2 2 x eDS2	1	1 x TS1	
Mycetophilidae	Gen. sp.	9 x 3	III	4+1	3 x 3	2	2 x IS3	3	1 x LaS2 2 x S2	3	3 x TS1	1
Sciaridae	<i>Sciara</i> sp.	9 x 3	III	4+1	1 x 2 2 x 3	2	2 x IS3	3	1 x LaS2 2 x S2	3	3 x TS1	1
Cecidomyiidae	Gen. sp.	15 x 3-12	II	4+1	1 x 2 2 x 3	2	2 x IS3	3	1 x LaS2 2 x eDS2	3	3 x TS1	1

**Abb. 49)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Cecidomyiidae. **A)** Basaler Übersichtsquerschnitt der rechten Antenne; *weißer Pfeil*, Anheftungszelle (tormogene Hilfszelle) des Scolopalorgans; *1-15*, Cone-Einheiten mit drei (*schwarze Pfeile*) oder mehr Sinneszellen (*Pfeilspitzen*). Die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **B, C)** Längsschnitte der linken Antennenspitze mit vier Sensillen ( $P4+1$ ] Peg, LaS2,  $\Delta S3$ , TS1); *Pfeilspitzen*, Dendritenverzweigungen des Cones (C). **D)** Geißelregion zweier Cone-Einheiten mit zehn, bzw. acht Cilien (*Pfeilspitzen*). **E)** Geißelregion des [P4+1] Pegs; *Pfeilspitzen*, Cilien. *d*, dorsal; Balken: (A) 1  $\mu\text{m}$ ; (B-E) 0,5  $\mu\text{m}$ .



#### 4.2.6 Psychodomorpha

Von den sechs Familien, die Wood und Borkent (1989) zu den Psychodomorpha zusammenfassen, wurde in dieser Arbeit je ein Vertreter der Psychodidae, der Trichoceridae und der Anisopodidae untersucht. Seifert et al. (1990) haben bereits eine larvale Psychodidae (*Psychoda cinerea*) ultrastrukturell analysiert. Die in der vorliegenden Arbeit eingeschlossene Psychodidae, *Satchelliella* sp. (Tribus Pericomini), nimmt nicht nur eine andere systematische Stellung im System der Unterfamilie Psychodinae ein (Jung & Theodor 1958), sondern sie repräsentiert auch einen anderen Antennentyp.

Die Beschreibung der äußeren und inneren Morphologie wird nach dem „Larven“-Teil in einzelne Kapitel aufgeteilt, da der Bau der Antennen innerhalb dieser Unterordnung einige Unterschiede aufweist. Abschließend werden jedoch die Ergebnisse aller hier untersuchten Psychodomorpha-Larven in Tabelle 4.5 zusammengefaßt.

##### *Larven*

Die eucephalen Larven der Schmetterlingsmücken (Psychodidae) sind in sehr unterschiedlichen Habitaten anzutreffen, wie z.B. in langsam fließenden Kleingewässern, feuchtem und faulendem Pflanzenmaterial oder auch in Abflußrohren („Abortfliege“). Vor allem bei den aquatischen Formen, wie z.B. *Satchelliella* sp., läuft das letzte Segment in zwei röhrenförmigen, sklerotisierten Fortsätzen aus, die von zwei bis sechs fiedrigen Fortsätzen umgeben sind (vier bei *Satchelliella* sp.). Zwischen den langen Körperborsten sammeln sich Substratpartikel an, die der Tarnung dienen. Die Psychodidae-Larven sind aufgrund ihrer zoo- und phytosaprophagen Lebensweise wichtige Destruenten.

Der Kopfbau der Trichoceridae-Larven (Wintermücken) wird in der Literatur zwar als eucephal angegeben, doch nach eigenen Beobachtungen ist *Trichocera* sp. in der Lage, den breiten Kopf ähnlich den hemicephalen Tipulidae-Larven in den Prothorax zurückzuziehen. Die Larven leben meist terrestrisch, nur selten auch semiaquatisch, doch in ihrer Entwicklung sind sie auf relativ hohe Feuchtigkeit angewiesen. Man findet die Larven deshalb häufig in nasser Laubstreu, so wie die hier analysierte *Trichocera* sp., aber auch in anderen Substraten, wie faulenden Pflanzenteilen (Kompost), die gleichzeitig ihre Nahrung darstellen (phytosaprophag).

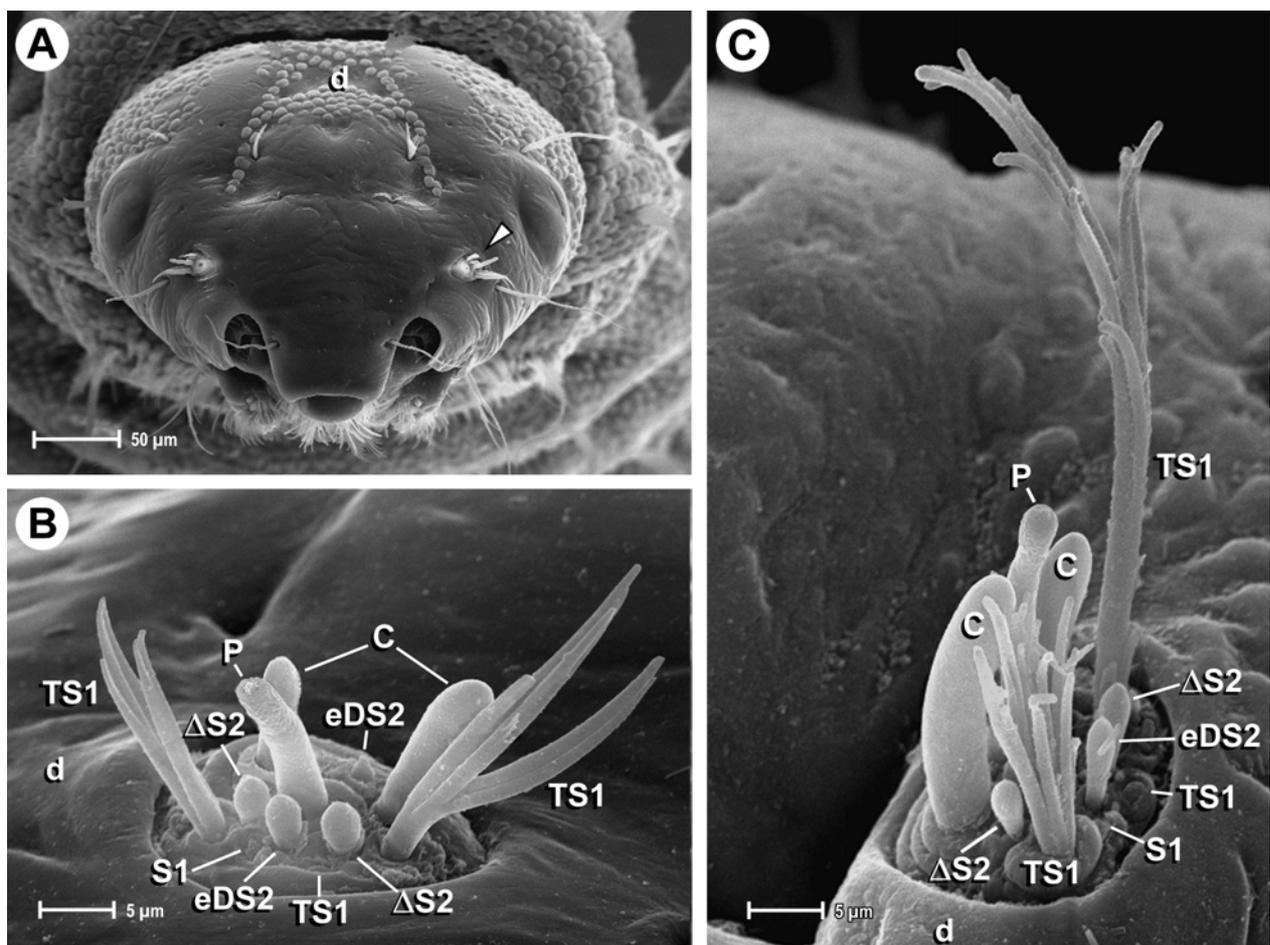
Die Larven der in Europa nur durch relativ wenige Arten vertretenen Anisopodidae (Fenster- oder Pfriemenmücken) leben in faulenden organischen Substraten, von denen sie sich auch ernähren (phytosaprophag). Die hier untersuchte Art *Sylvicola* sp. wurde in Fallobst gefunden und der schlanke Larvenkörper ist markant weiß-orange geringelt.

Eine Gemeinsamkeit, die sich alle hier untersuchten Psychodomorpha-Larven teilen, sind die gestauchten Antennen mit relativ kurzen oder sogar reduzierten Antennengliedern.

## 4.2.6.1 Psychodidae

*REM*

Die Antennen von *Satchelliella* sp. liegen anterodorsal und der plattenförmige Rest eines basalen Antennenglieds ist in der Kutikula der Kopfkapsel versenkt (Abb. 50 A). Auf der Antenne befindet sich bei jungen Larvenstadien, ebenso wie bei älteren, eine Gruppe von elf äußerlich sichtbaren Sensillen (Abb. 50 B, C). Statt eines einzelnen, dominanten Cone-Sensillum ist die Antenne von *Satchelliella* sp. mit zwei vielporigen *S. basiconica* ausgestattet, die dorsal bzw. ventral eines wesentlich kürzeren *S. basiconicum*s am anterioren Rand der Antenne inserieren (Abb. 50 B, C). Der Peg ist bei allen untersuchten Larvenstadien etwas länger als die beiden Cones und liegt posterior versetzt zwischen diesen beiden Sensillen (Abb. 50 B, C). Weiter posterior sind fünf Sensillen fast auf einer Linie angeordnet, wobei drei keulenförmige *S. basiconica* dorsal bzw. ventral von einem langen gefiederten Haar flankiert werden (Abb. 50 B, C). Verglichen mit einem jungen Larvenstadium, bei dem sich die beiden gefiederten Haare nur



**Abb. 50)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Satchelliella* sp. (Psychodidae). **A)** Übersicht des Kopfs bei einem frühen Larvenstadium; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B, C)** Übersichten der rechten Antennen bei einem frühen Larvenstadium (**B**) und einem älteren (**C**); beide Stadien besitzen das gleiche Sensilleninventar, die Größe und äußere Form der Sensillen variieren jedoch leicht. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

wenig unterscheiden, ist bei einer älteren Larve das ventrale Haar deutlich länger und das dorsale stärker verzweigt (Abb. 50 B, C). Darüber hinaus sind bei genauerer Betrachtung noch zwei etwas versteckt gelegene Sensillen zu erkennen, ein *S. campaniformium posterior* der ventralen, keulenförmigen *S. basiconica* und ein *S. coeloconicum* in der Nähe des dorsalen Fiederhaars (Abb. 50 B, C).

#### *Ultrastruktur*

Das dorsale Cone-Sensillum ist mit fünf, das ventrale dagegen nur mit zwei Triaden ausgestattet [C 5x3] & [C 2x3] (Abb. 51 ). Beiden Cone-Sensillen ist der Wandtyp I gemein und abgesehen von der Anzahl der neuronalen Einheiten sind sonst keine ultrastrukturellen Unterschiede feststellbar.

Im Unterschied zu den Larven der Bibionomorpha enthält der Peg von *Satchelliella* sp. nur vier gleich gebaute Sinneszellen, die alle die Sensillenspitze erreichen ohne Spezialisierungen ähnlich einem Tubularkörper auszubilden [P4+0] (Abb. 51 A, Insert). Damit unterscheidet sich dieser Peg-Typ aber nicht nur vom fünfzelligen Peg der Bibionomorpha, sondern trotz übereinstimmender Zellzahl auch vom [P3+1] Peg z.B. der Culicoidea, da ihm - wie bei den Larven der Tipulomorpha - die mechanosensitive Komponente fehlt. An der Spitze den Pegs laufen etwa neun Spalten zu einer sternförmigen Öffnung zusammen (Abb. 7 B).

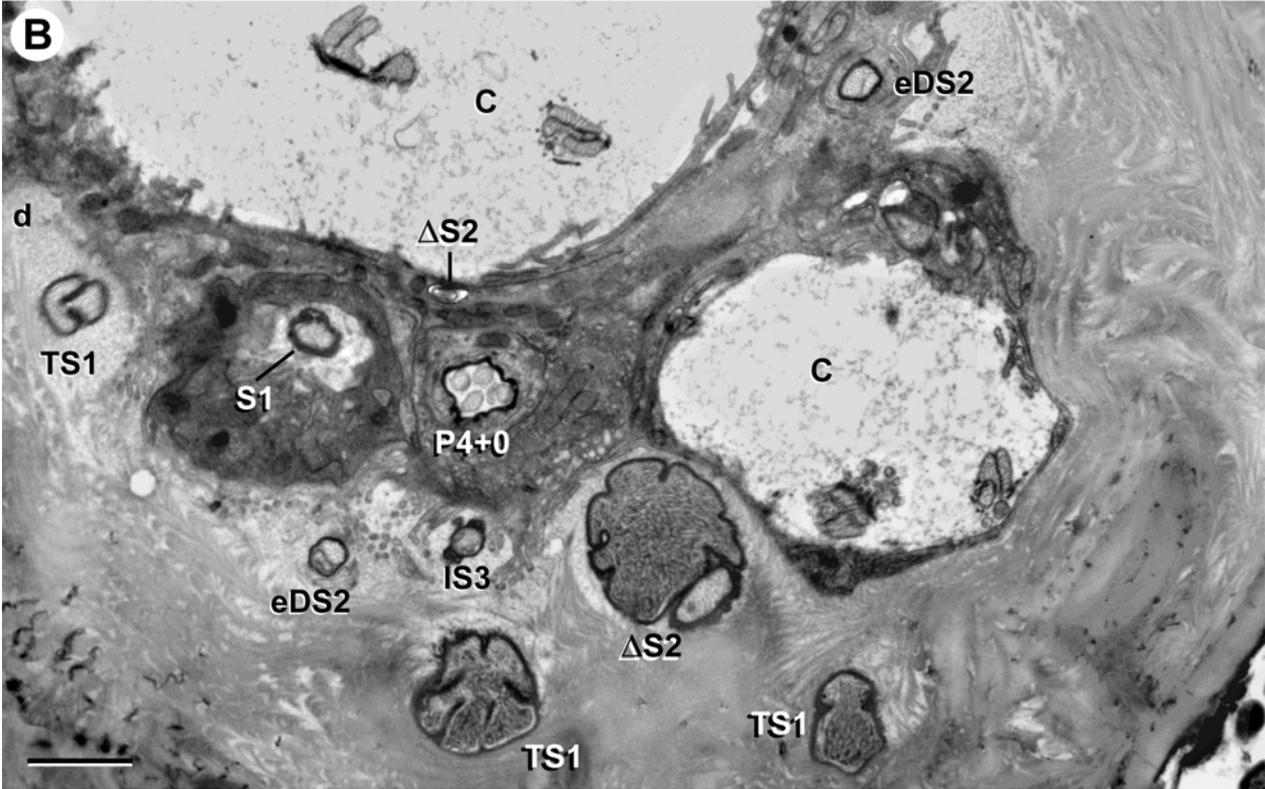
Zwei eDS2-Sensillen liegen symmetrisch anterior (kleines *S. basiconicum*) bzw. posterior (mittleres keulenförmiges *S. basiconicum*) des Pegs (Abb. 51). Die anteriore Lage des einen eDS2-Sensillums noch vor den beiden Cone-Sensillen ist eher ungewöhnlich; so erstaunt es nicht, daß die Sinneszellen dieses Sensillums distal zwischen den äußeren Sensillenlymphräumen der beiden Cones hindurchprojizieren um sich proximal den Zellen der posterioren Sensillengruppe anzuschließen.

Anders als die Bibionomorpha-Larven besitzt *Satchelliella* sp. in Gestalt des dorsalen und ventralen, keulenförmigen *S. basiconicum* nur zwei  $\Delta$ -Sensillen und zwar keine dreizelligen, sondern ausschließlich  $\Delta$ S2-Sensillen (Abb. 8 C; 51 B). Nur der jeweils „helle“ Dendrit reicht bis in den keulenförmigen Fortsatz (Abb. 51 A).

Ein schmaler Dendritfortsatz eines IS3-Sensillums endet ohne deutliche Außenstrukturen zwischen dem Peg und dem ventralen  $\Delta$ S2-Sensillum (Abb. 51).

---

**Abb. 51)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Satchelliella* sp. (Psychodidae); distaler (A) und proximaler (B) Querschnitt der rechten Antenne. A) Die beiden Cone-Sensillen enthalten fünf (1-5) bzw. zwei (1, 2) neuronale Einheiten; die Dendriten des Pegs (P4+0) reichen bis zur Sensillenspitze (Insert, Vergrößerung: x 31000). B) Beachte das elektronenoptisch dichte Cytoplasma der Hilfszelle um das tief eingesenkte SI-Sensillum. Die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. d, dorsal; Balken: 1  $\mu$ m.



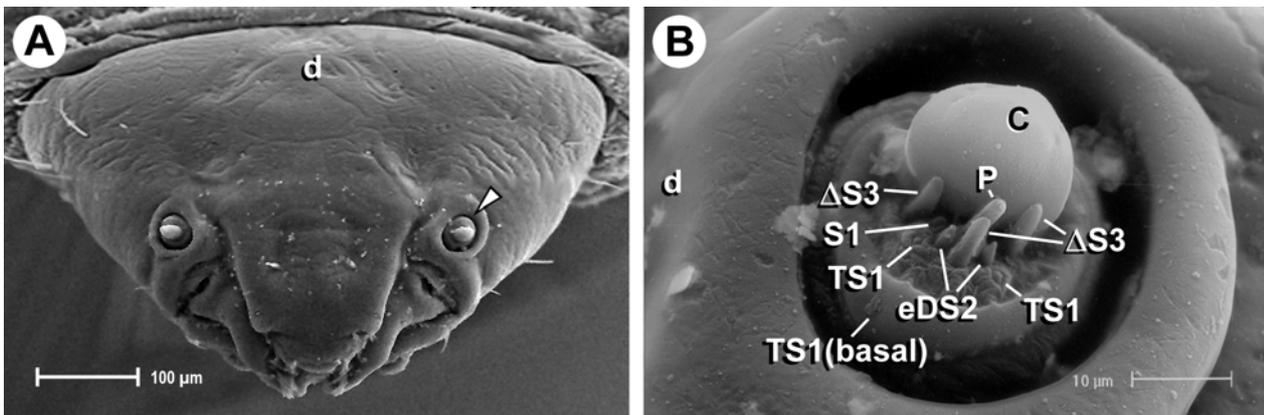
Dorsal dieses IS3-Sensillums reicht die Sensillenkutikula eines *S. coeloconicum* tief in die Antenne hinein. Obwohl nur eine einzelne Sinneszelle ohne modalitätsspezifische Strukturen in diese Kutikulastruktur projiziert, besitzt das S1-Sensillum ein markantes Charakteristikum; der umgebende Hilfszellkomplex ist elektronenoptisch deutlich dichter als die Zellen der umgebenden Sensillen (Abb. 51 B).

Zuletzt sind noch vier TS1-Sensillen rund um die anderen Sensillen verteilt; dazu gehören zum einen die beiden gefiederten Haare, sowie das *S. campaniformium* und ein dorsoposterior an der Antennenbasis endendes Sensillum, das im REM nicht sichtbar ist (Abb. 51).

#### 4.2.6.2 Trichoceridae

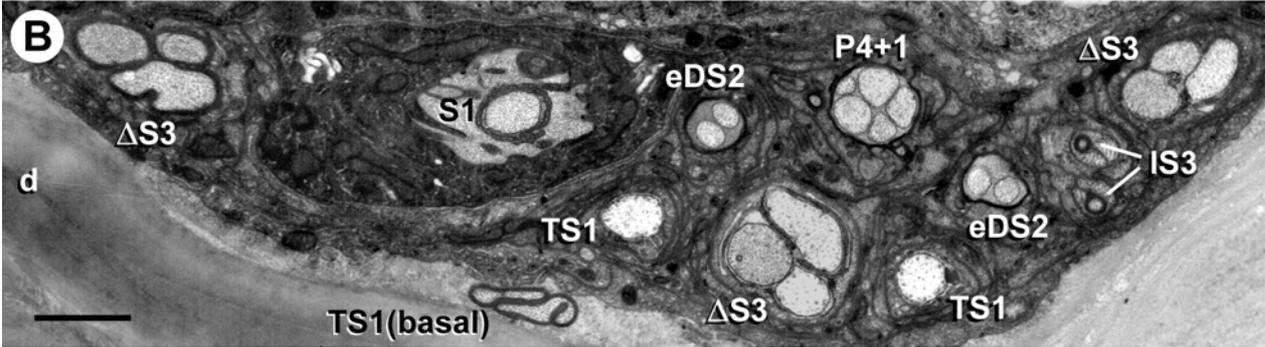
##### REM

Wie bei der Psychodidae liegen auch bei *Trichocera* sp. alle im REM sichtbaren Sensillen auf einem scheibenförmig reduzierten Antennenglied, das anterodorsal leicht in die Kopfkutikula eingesenkt ist und zusätzlich von einem breiten Kutikulawulst umgeben wird (Abb. 52 A, B). Das größte Sensillum ist der kuppelförmige Cone am anterioren Rand der Antenne (Abb. 52 B); die sieben Ecdysialporen sind aber nicht wie sonst regelmäßig um die Cone-Basis verteilt, sondern befinden sich nur auf der anterioren Seite des Sensillums. Posterior des Cones schließt sich eine distale Gruppe mit neun Sensillen an, in der zunächst vier lange *S. basiconica* auffallen: Der Peg in zentraler Position, umgeben von drei weiteren, in einem Dreieck angeordneten Sensillen (Abb.



**Abb. 52)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Trichocera* sp. (Trichoceridae). **A)** Übersicht des Kopfs; Pfeilspitze, linke Antenne. **B)** Übersicht der rechten Antenne. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

**Abb. 53)** Antennaless Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Trichocera* sp. (Trichoceridae); distaler (**A**) und proximaler (**B**) Querschnitt der rechten Antenne. **A)** Antennenübersicht; einige Sensillentypen sind symmetrisch um den Peg (*P4+1*) angeordnet ( $\Delta$ S3, *eDS2*, *TS1*). Insert: Detailaufnahme eines  $\Delta$ S3-Sensillums (Vergrößerung: x 17000); *Stern*, Tubularkörper; 1-7, Cone-Einheiten. **B)** Die posteriore Sensillengruppe. *d*, dorsal; Balken: 1 µm.



52 B). Darüber hinaus gibt es zwei jeweils symmetrisch dorsal und ventral angeordnete Sensillenpaare, zwei kleine *S. basiconica* und weiter posterior zwei *S. campaniformia* (Abb. 52 B). Ein drittes *S. campaniformium* befindet sich ebenfalls posterior, aber nicht distal sondern nahe der Antennenbasis (Abb. 52 B). Von einem *S. coeloconicum* das versteckt zwischen dem Peg und dem dorsalen langen *S. basiconicum* endet, ist nur die Grubenöffnung in der Antennenkutikula und die Spitze des versenkten Sensillums zu sehen (Abb. 52 B).

#### *Ultrastruktur*

Der Cone von *Trichocera* sp. ist mit Kutikulatyp I und mit sieben Triaden ausgestattet [C 7x3], die im äußeren Sensillenlymphraum einen nach posterior offenen Halbkreis formen (Abb. 53 A). Im Gegensatz zur Psychodidae enthält der Peg von *Trichocera* sp. neben vier chemosensitiven Sinneszellen auch eine Rezeptorzelle mit Tubularkörper [P 4+1] (Abb. 53).

Auch bei den  $\Delta$ -Sensillen sind Unterschiede gegenüber *Satchelliella* sp. festzustellen, denn die Trichoceridae besitzt drei  $\Delta$ S3-Sensillen, die als lange *S. basiconica* ein flaches Dreieck um den Peg bilden (Abb. 53).

Bei den beiden Sensillenpaaren handelt es sich einmal um zwei eDS2-Sensillen (kleine *S. basiconica*) (Abb. 9 A; 53), sowie zwei TS1-Sensillen (*S. campaniformia*) (Abb. 53). Auch das dritte etwas basaler gelegene *S. campaniformium* ist ein TS1-Sensillum (Abb. 53 B).

Das *S. coeloconicum* ist mit nur einer Sinneszelle ausgestattet, die im Gegensatz zu den TS1-Sensillen aber keinen Tubularkörper oder andere modalitätsspezifische Strukturen ausbildet (S1-Sensillum). Wie bei dem S1-Sensillum von *Satchelliella* sp. (Psychodidae) fällt jedoch der elektronenoptisch sehr dichte Hilfszellkomplex auf (Abb. 12 A; 53 B).

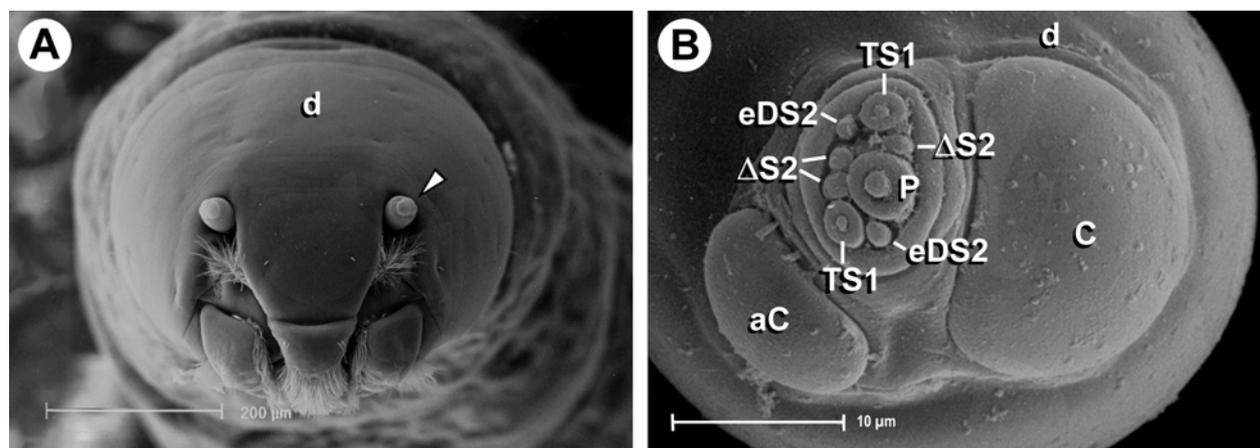
Zum Sensilleninventar gehören zudem noch zwei nahe beieinanderliegende IS3-Sensillen, die keine äußeren Kutikulafortsätze bilden; distal sind nur zwei winzige Ausläufer der Sensillen sichtbar, die schließlich in zwei Ecdysialporen zwischen Peg und ventralem  $\Delta$ S3-Sensillum enden (Abb. 53).

#### 4.2.6.3 Anisopodidae

##### *REM*

Obwohl auch bei *Sylvicola* sp. die Antennen etwas in die Kopfkutikula eingesenkt sind, ist im Unterschied zu den beiden zuvor beschriebenen Psychodomorpha-Larven ein zwar kurzes aber deutlich zu erkennendes Antennenglied ausgebildet (Abb. 54 A). Alle äußerlich sichtbaren Sensillen befinden sich an der Spitze dieses Antennenglieds. Wie bei der Psychodidae sind auch bei *Sylvicola* sp. zwei Cone-Sensillen in Form von ovalen *S. placodea* vorhanden, doch die Platte des anterodorsal gelegenen Cones ist ca. dreimal größer als die des akzessorischen Cones am anteroventralen Rand der Antenne (Abb. 54 B). Posterior zwischen den beiden Cone-Sensillen liegt eine Sensillengruppe, die durch Kutikulafalten deutlich abgegrenzt ist und acht sehr kurze

Sensillen umfaßt. Das Peg-Organ liegt relativ nahe am dorsalen Cone und repräsentiert, nicht zuletzt wegen des relativ breiten Kutikulasockels, das größte Sensillum dieser posterioren Gruppe (Abb. 54 B). Um den Peg bilden sieben sehr kurze *S. basiconica* einen Halbkreis; nur zwei von ihnen heben sich von den übrigen etwas ab, da auch sie scheinbar auf einem kleinen Sockel sitzen (Abb. 54 B).



**Abb. 54)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Sylvicola* sp. (Anisopodidae). **A)** Übersicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B)** Übersicht der rechten Antenne; *aC*, akzessorischer Cone; *C*, Cone. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

#### Ultrastruktur

Trotz der äußerlich recht unterschiedlich gebauten Antennen und Sensillen von *Sylvicola* sp. und *Trichocera* sp. gibt es große ultrastrukturelle Übereinstimmungen zwischen den beiden Arten. So besitzt der größere der beiden Cones sieben Triaden und Kutikulatyp I; der kleinere akzessorische Cone enthält dagegen nur zwei Triaden [*C* 7x3] & [*C* 2x3] (Abb. 55).

Der [4+1] Peg setzt sich aus vier chemosensitiven (Abb. 56 C) und einem mechanosensitiven Dendriten mit Tubularkörper zusammen (Abb. 56 D). Erst auf proximalen Antennenquerschnitten ist das Dendritenscheidenlumen deutlich erweitert (Abb. 55; 56 A).

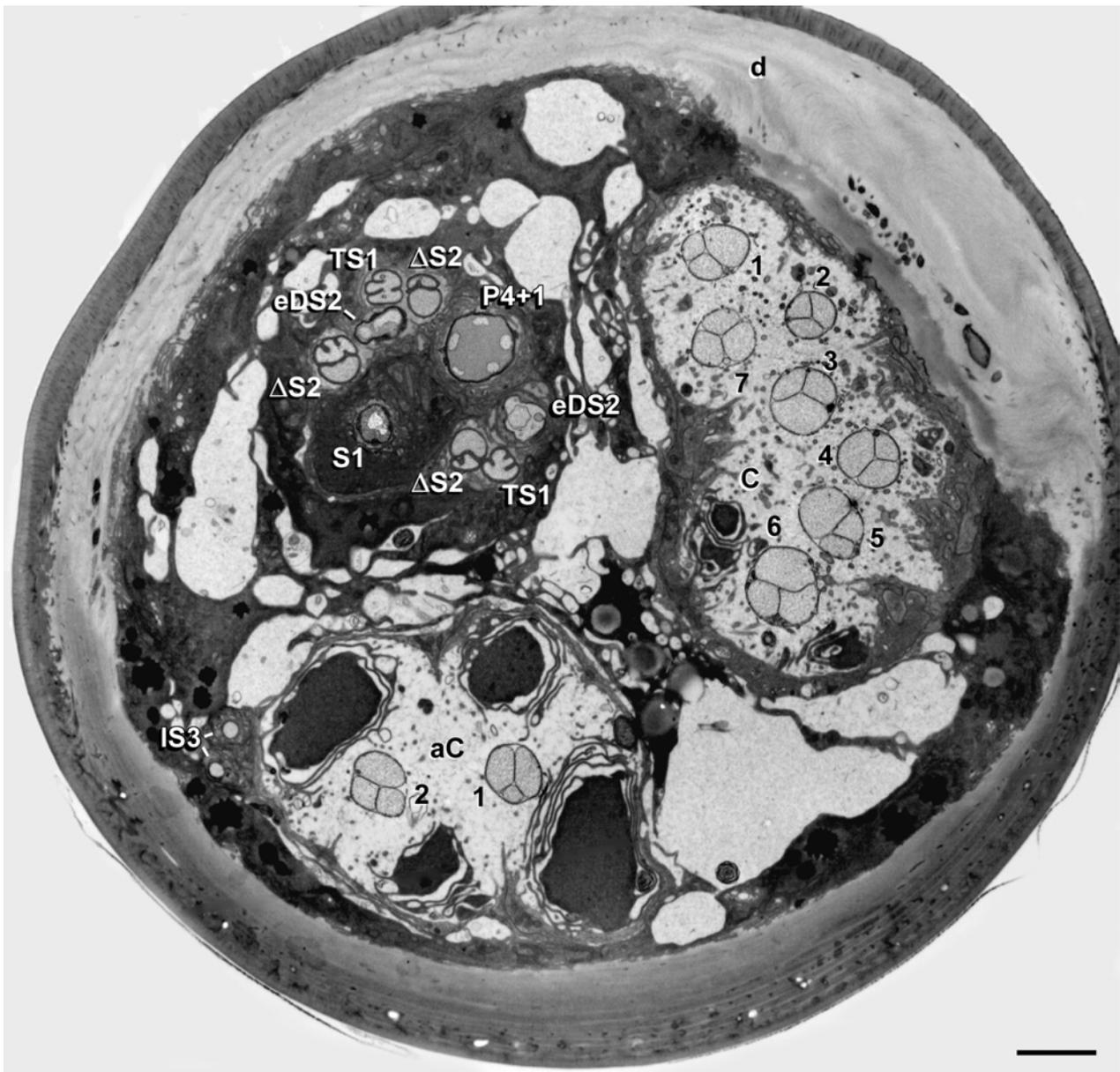
Weitere Gemeinsamkeiten zwischen der Anisopodidae und der Trichoceridae sind die beiden symmetrisch zum Peg angeordneten eDS2- und TS1-Sensillenpaare (Abb. 55); die ersten beiden Sensillen entsprechen einem anterioren und einem posterioren *S. basiconicum*, letztere dagegen den *S. styloconica*.

Zudem liegt auch bei *Sylvicola* sp. ein S1-Sensillum mit elektronenoptisch ungewöhnlich dichtem Hilfszellkomplex in der Nähe des Pegs (Abb. 55; 56 A); das *S. coeloconicum* (Abb. 56 E) endet äußerlich nicht sichtbar zwischen dem Peg und den beiden mittleren *S. basiconica* ( $\Delta$ S2).

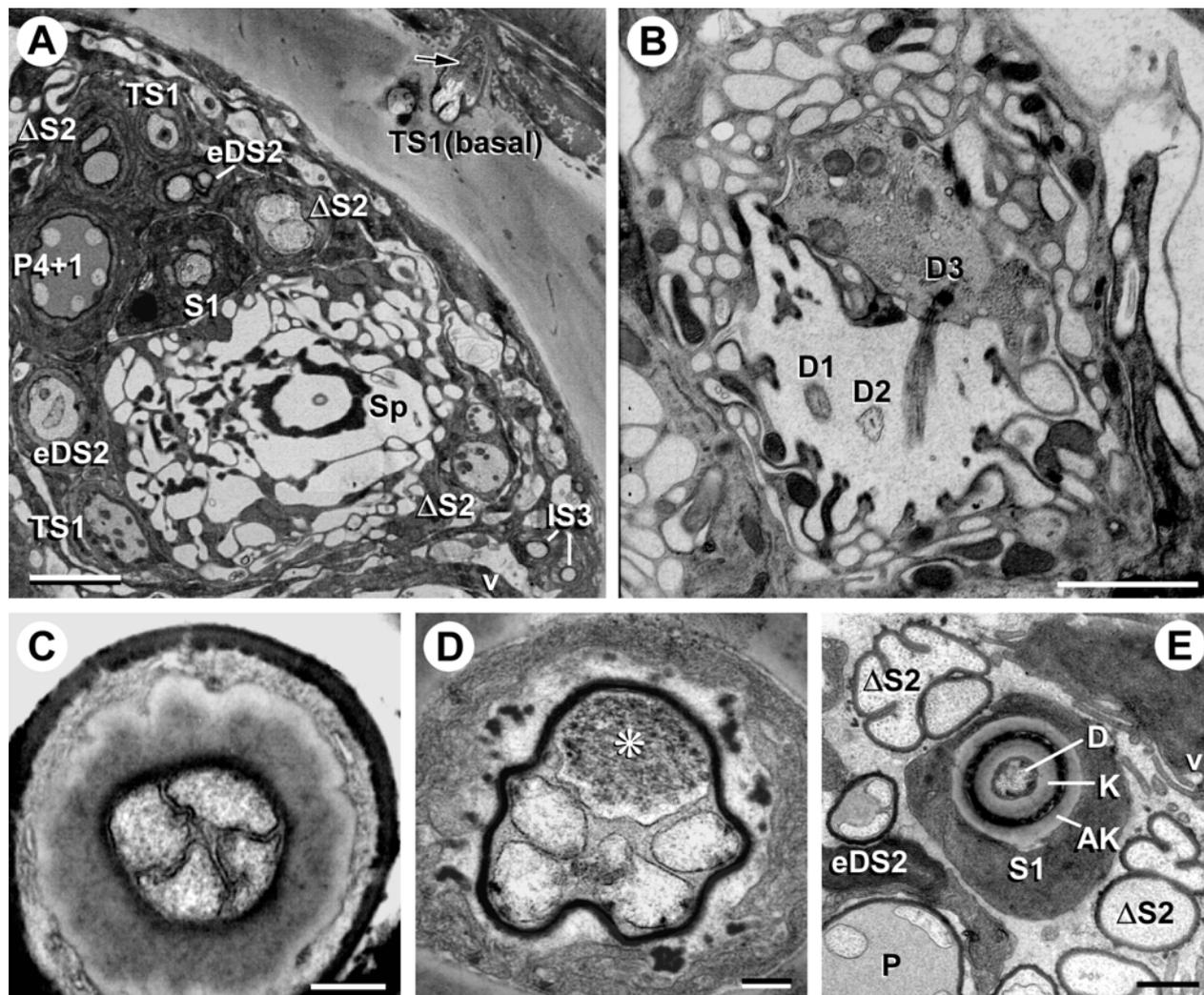
Am ventralen Antennenrand, zwischen dem akzessorischen Cone und der posterioren Sensillengruppe enden zwei IS3-Sensillen (Abb. 55; 56 A, B); wie bei *Trichocera* sp. bilden sie keine Kutikulaußenstrukturen und sind rasterelektronenmikroskopisch nicht sichtbar.

Einer der wenigen Unterschiede gegenüber *Trichocera* sp. sind die drei  $\Delta$ -Sensillen, die zwar auch dreieckig um den Peg angeordnet sind, doch anstelle des dreizelligen Typs besitzt *Sylvicola* sp. nur  $\Delta$ S2-Sensillen.

Im basalen Bereich der Antenne sind weitere zwei Sensillen vorhanden, ein posterior nahe der Antennenbasis endendes TS1-Sensillum ohne äußeren Kutikulafortsatz (Abb. 56 A), sowie ein Scolopalorgan, das zwischen die Sinneszellen der posterioren Sensillengruppe reicht (Abb. 14 F; 56 A).



**Abb. 55)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Sylvicola* sp. (Anisopodidae, Teil I); Übersichtsquerschnitt der rechten Antenne; 1-7, Triaden des Cones (C) und akzessorischen Cones (aC); die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. d, dorsal; Balken: 2  $\mu$ m.



**Abb. 56)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Sylvicola* sp. (Anisopodidae, Teil II); Querschnitte der linken Antenne. **A)** Posteriore Sensillengruppe nahe der Antennenbasis; hier endet ein basales *TS1*-Sensillum mit Tubularkörper (*Pfeil*) und ein Scolopalorgan (*Sp*). **B)** Detailaufnahme eines *IS3*-Sensillums proximal der Antennenbasis; *D1-3*, Sinneszellen. **C, D)** [*P4+1*] Peg distal (**C**) und in der Gelenkregion (**D**); *Stern*, Tubularkörper. **E)** Posteriore Sensillengruppe distaler als (**A**); beachte die tiefe Einlenkung des *S1*-Sensillums; *AK*, Antennenkutikula; *D*, Dendrit; *K*, Sensillenwand. Die Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet; *v*, ventral; Balken: (**A,B**) 2 µm; (**E**) 0,5 µm; (**C,D**) 0,2 µm.

**Tab. 4.5)** Antennales Sensilleninventar der Psychodomorpha-Larven.  $\Sigma$ , Summe; *n*, Anzahl; *P*, Porentyp; *SZ*, Sinneszellen.

Familie	Art	Cone		Peg	$\Delta S2/3$ n x SZ	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
		$\Sigma n$ x SZ	P.			$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	
Psychodidae	<i>Satchelliella</i> sp.	5 x 3 und 2 x 3	I	4+0	2 x 2	1	2 x <i>IS3</i>	2	2 x <i>eDS2</i>	5	1 x <i>S1</i> 3 x <i>TS1<sub>d</sub></i> 1 x <i>TS1<sub>b</sub></i>	
Trichoceridae	<i>Trichocera</i> sp.	7 x 3	I	4+1	3 x 3	2	2 x <i>IS3</i>	2	2 x <i>eDS2</i>	4	1 x <i>S1</i> 2 x <i>TS1<sub>d</sub></i> 1 x <i>TS1<sub>b</sub></i>	
Anisopodidae	<i>Sylvicola</i> sp.	7 x 3 und 2 x 3	I	4+1	3 x 2	2	2 x <i>IS3</i>	2	2 x <i>eDS2</i>	4	1 x <i>S1</i> 2 x <i>TS1<sub>d</sub></i> 1 x <i>TS1<sub>b</sub></i>	1

#### 4.2.7 Xylophagomorpha

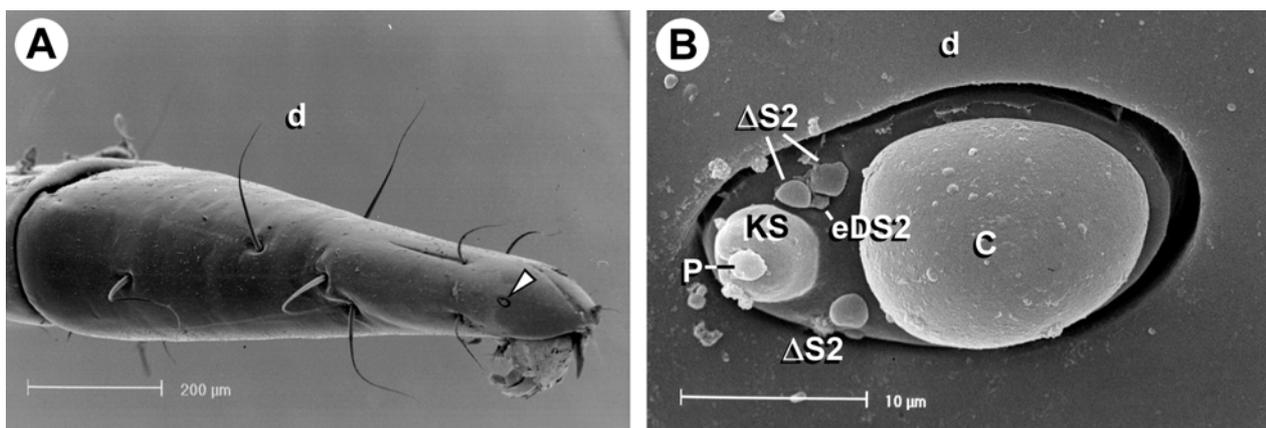
Außer den Xylophagidae ordnet Woodley (1989) auch noch die Pantophthalmidae und zwei isoliert stehende Gattungen als „*incertae sedis*“ den Xylophagomorpha zu. In der hier vorliegenden Arbeit konnte *Xylophagus cinctus*, ein Vertreter der namensgebenden Familie, untersucht werden. Die ultrastrukturellen Ergebnisse aller „orthorrhaphen Fliegen“ werden zum besseren Vergleich in Tabelle 4.6 zusammengefaßt.

##### Larven

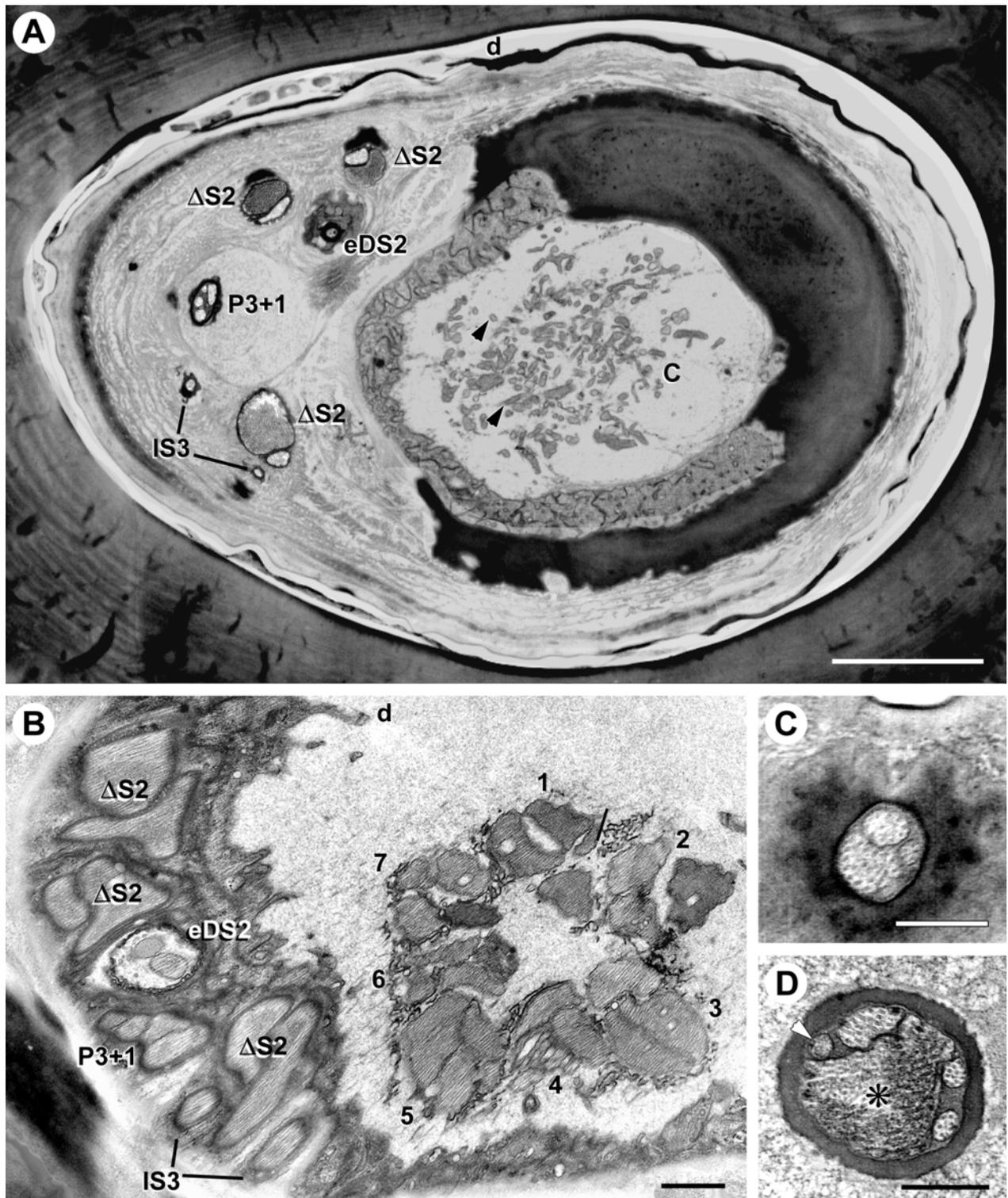
Während Hennig (1973) und andere Autoren nur die Gattung *Xylophagus* mit weltweit relativ wenigen Arten zu der Familie Xylophagidae (Holzfliegen) rechnen, schließt Woodley (1989) neun Gattungen mit insgesamt etwa 110 Arten in diesem Taxon ein. Die stark sklerotisierten, amphipneustischen Larven sind schlank gebaut und leben unter Baumrinde oder in modernem Holz; dort ernähren sie sich - entgegen ihrem lateinischen Namen - räuberisch z.B. von anderen Insektenlarven. Obwohl die Larven hemicephal sind, ist die lange, nicht retraktile und allseitig sklerotisierte Kopfkapsel, an die sich im Innern zwei weit in den Prothorax hineinreichende Metacephalstäbe anschließen, für Fliegenlarven ungewöhnlich gebaut.

##### REM

Die Antennen von *Xylophagus cinctus* inserieren lateral außen an der sehr langen und schmal zulaufenden Kopfkapsel und sind nicht wie bei den meisten zuvor beschriebenen „Mückenlarven“ anterad, sondern nach lateral ausgerichtet (Abb. 57 A). Das basale Antennenglied ist zu einer elliptischen Scheibe reduziert, die in die Kopfkutikula eingesenkt ist (Abb. 57 B). Auf der Antenne befinden sich sechs Sensillen mit äußerlich sichtbaren Kutikulastrukturen;



**Abb. 57)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Xylophagus cinctus* (Xylophagidae). **A)** Lateralansicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, rechte Antenne. **B)** Aufsicht der rechten Antenne; *KS*, Kutikulasockel. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahme B von H. Hruschka).



**Abb. 58)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur bei *Xylophagus cinctus* (Xylophagidae); **A, B**) Distaler (**A**) und proximaler (**B**) Querschnitt der rechten Antenne; *Pfeilspitzen*, Dendritenzweigungen; 1-7, Cone-Triaden; die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. (Die Sinneszellen in Abbildung **B**) sind tangential geschnitten, da sie rasch in Richtung des posterior gelegenen Deutocerebrums „abbiegen“. **C, D**) Distaler (**C**) und proximaler (**D**) Querschnitt des [P3+1] Pegs; *Stern*, Dendrit mit Tubularkörper; *Pfeilspitze*, kleine Verzweigung eines chemosensitiven Dendriten. *d*, dorsal; Balken: (A,B) 1  $\mu$ m; (C,D) 0,5  $\mu$ m.

die vorderen zwei Drittel der Antenne werden vom kuppelförmigen Cone eingenommen (Abb. 57 B). Am posterioren Rand liegen dagegen das Peg-Organ und drei kurze S. basiconica, eines ventral und zwei dorsal (Abb. 57 B). Zwischen den letzten beiden ist schließlich noch ein sehr flaches Sensillum mit unregelmäßiger Oberfläche zu erkennen (Abb. 57 B).

#### *Ultrastruktur*

Das Cone-Sensillum von *Xylophagus cinctus* ist mit sieben Triaden [C 7x3] und Kutikulatyp I ausgestattet (Abb. 58 B). Der Peg enthält, anders als bei den Bibionomorpha und den meisten Psychodomorpha, nicht fünf Sinneszellen, sondern insgesamt nur vier, darunter drei chemosensitive Rezeptorzellen und eine mechanosensitive [P3+1] (Abb. 58 C, D).

Bei den drei kurzen S. basiconica, die zwischen Cone und Peg liegen, handelt es sich um  $\Delta$ S2-Sensillen (Abb. 58 A, B). Das letzte äußerlich sichtbare Sensillum ist ein eDS2-Sensillum, dessen erweitertes Dendritenscheidenlumen erst relativ weit proximal zu erkennen ist (Abb. 58 A, B). Die tief ins Innere der Antenne reichende Kutikula weist es als S. coeloconicum aus. Weiterhin fällt auf, daß der Hilfszellkomplex die Sinneszellen weit nach distal begleitet und daß die Dendritenscheide unregelmäßiger gebaut ist als bei den übrigen antennalen Sensillen von *Xylophagus cinctus* (Abb. 58 B).

Darüber hinaus enden ventroposterior noch die schmalen Dendritenfortsätze von zwei IS3-Sensillen, die keine äußerlich sichtbaren Strukturen auszubilden (Abb. 58 A, B).

#### 4.2.8 Stratiomyomorpha

Nach Woodley (1989) umschließt diese Unterordnung die beiden Familien Xylomyidae und Stratiomyidae. In der vorliegenden Untersuchung wurde mit *Sargus bipunctatus* ein Vertreter der zweiten Familie einbezogen. Auch die ultrastrukturellen Ergebnisse der Stratiomyidae sind in Tabelle 4.6 zusammengefaßt.

#### *Larven*

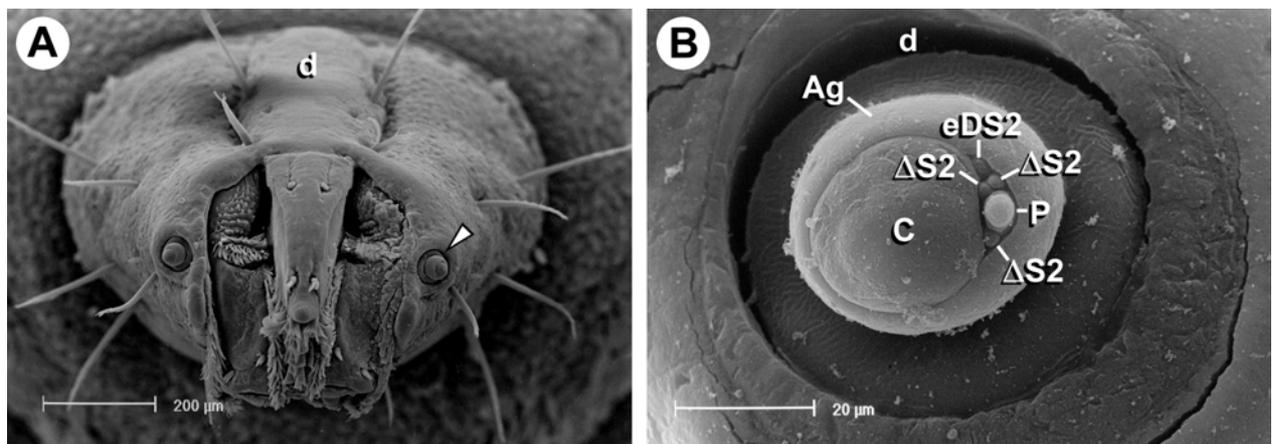
Die meist dorsoventral abgeplatteten und breiter gebauten Larven der Stratiomyidae (Waffenfliegen) sind holo- bis metapneustisch, wobei die caudalen Stigmen versteckt in einer Querfurche (Stigmenkammer) liegen. Charakteristisch sind auch die derbe Larvenhaut mit Kalkeinlagerungen (Kalkwarzen) und ein muskulöser, pharyngealer Saugapparat, der durch verschmolzene Tentorialstäbe gestützt wird (Pharyngealskelett), die bis in den Prothorax reichen (Hennig 1973). Letzteres Merkmal weist auf einen hemicephalen Bau der Kopfregion hin, obwohl die lange und stark sklerotisierte Kopfkapsel nicht rückziehbar ist. Durch das derbe Exoskelett sind die Larven sehr widerstandsfähig gegenüber Umwelteinflüssen.

Aquatische Formen besitzen einen Strudelapparat zur Nahrungsaufnahme, sowie ein caudales und teleskopartig verlängertes Atemrohr; letzteres ist von einem einziehbaren, stark gefiederten

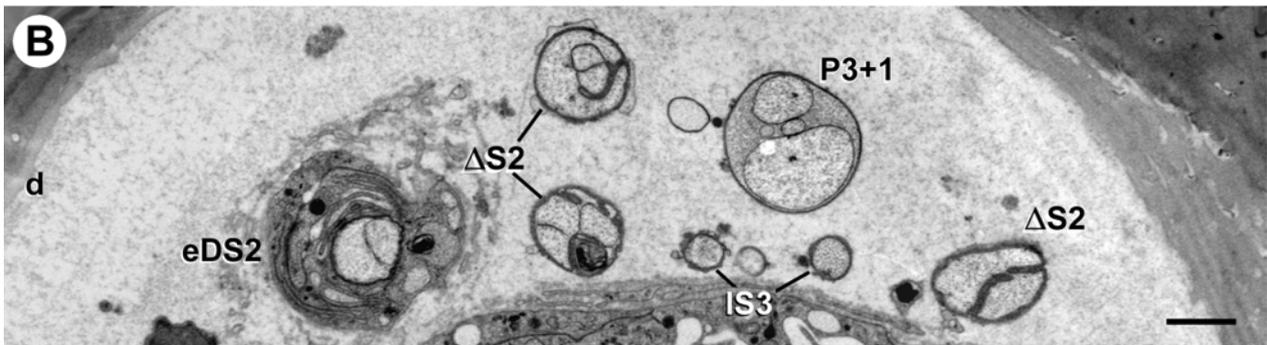
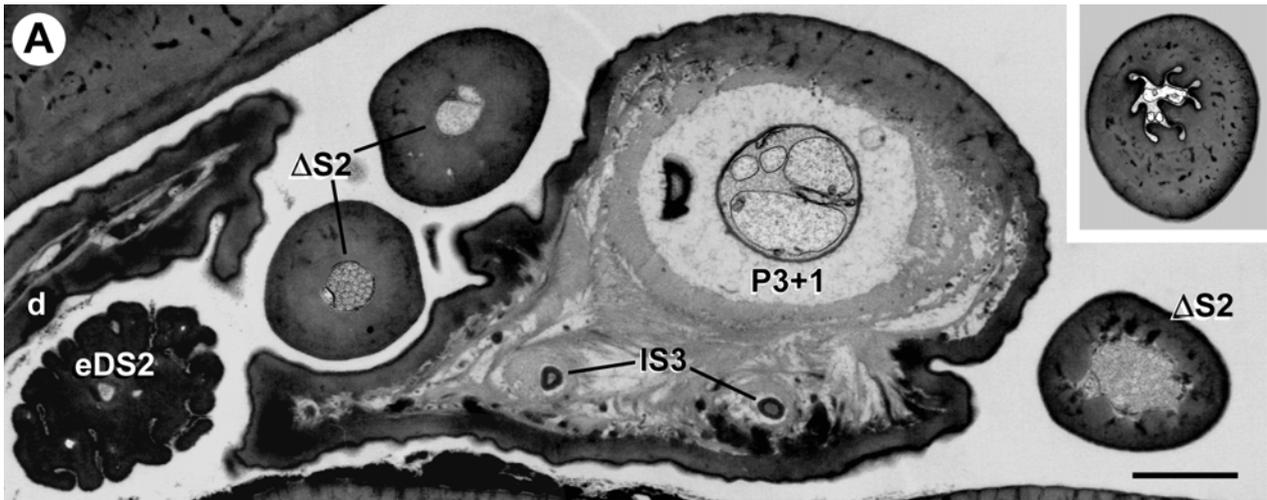
Haarkranz umgeben, mit dem sich die Larven am Oberflächenhäutchen „festhalten“. Zu den aquatischen Formen gehören beispielsweise die Vertreter der Unterfamilie Stratiomyinae, von denen einige Larven mit bis zu 5 cm eine beträchtliche Größe erreichen können. Der Habitus terrestrischer Larven erinnert dagegen eher an den der *Xylophagidae*. Die terrestrischen Stratiomyidae kommen, wie z.B. die hier analysierten Larven von *Sargus bipunctatus*, oft in der Laubstreu von Laubholzbeständen, aber auch unter Rinde, in Fraßgängen moderner Stämme oder in anderen faulenden Pflanzenteilen vor. Die Ernährung erfolgt phytophag, phytosaprophag und seltener auch koprophag (vom Kot anderer Holzbohrer), aber nicht carnivor, wie bisweilen fälschlicherweise angenommen wird.

### REM

Die Antennen von *Sargus bipunctatus* weisen große Ähnlichkeiten mit denen der zuvor besprochenen *Xylophagidae* auf. So liegen die Antennen auch lateral außen am langgestreckten und konisch zulaufenden Kopf (Abb. 59 A). Das erste Antennenglied ist trotz gedrungener Gestalt deutlich zu erkennen und an seiner Spitze sind, wie zuvor bei *Xylophagus cinctus*, sechs Sensillen vorhanden (Abb. 59 B). Der kuppelförmige Cone nimmt beinahe den gesamten Antennendurchmesser ein, während die *S. basiconica* der posterioren Sensillengruppe wesentlich kleiner sind (Abb. 59 B). Diese Gruppe umfaßt den etwas größeren und zentral gelegenen Peg, drei etwa gleich große *S. basiconica*, von denen zwei dorsal und eines ventral des Pegs liegen, und schließlich noch am dorsalen Rand der Gruppe ein sehr flaches Sensillum, dessen Kutikulaoberfläche rauh wirkt (Abb. 59 B).



**Abb. 59)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Sargus bipunctatus* (Stratiomyidae). **A)** Übersicht des Kopfs; Pfeilspitze, linke Antenne. **B)** Aufsicht der linken Antenne; Ag, basales Antennenglied. d, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen von H. Hruschka).



### Ultrastruktur

Die äußerlichen Gemeinsamkeiten zwischen den Antennen von *Sargus bipunctatus* und *Xylophagus cinctus* finden auch in der inneren Morphologie der antennalen Sensillen eine bemerkenswerte Fortsetzung. Beide Larven besitzen fast das exakt gleiche antennale Sensilleninventar; angefangen beim Cone mit sieben Triaden [C 7x3] und Kutikulatyp I (Abb. 5 A), über den [3+1] Peg, zwei dorsale und ein ventrales  $\Delta$ S2-Sensillum als kurze S. basiconica, zwei IS3-Sensillen ohne Kutikulaaußenstrukturen, bis hin zum eDS2-Sensillum (Abb. 9 D) als S. coeloconicum sind keine ultrastrukturellen Unterschiede feststellbar (Abb. 60). Dies gilt auch für die Besonderheiten des eDS2-Sensillums mit weit distal reichendem Hilfszellkomplex, unregelmäßig gebauter Dendritenscheide (Abb. 60 B, C) und unregelmäßiger Oberfläche der Kutikulaaußenstruktur (Abb. 60 A). Lediglich ein basales TS1-Sensillum ist bei der Stratiomyidae zusätzlich vorhanden (Abb. 60 C).

Sogar die Positionen der antennalen Sensillen variieren kaum; so liegen nur das IS3-Sensillenpaar und das eDS2-Sensillum bei *Sargus bipunctatus* jeweils etwas weiter dorsal, ersteres zwischen Cone und Peg, sowie letzteres am dorsalen Rand der Sensillengruppe (Abb. 60).

### 4.2.9 Tabanomorpha

Woodley (1989) faßt in der Unterordnung Tabanomorpha folgende Familien zusammen, die Rhagionidae, die Pelecorhynchidae, die Athericidae und die Tabanidae, sowie als Gruppe „*incertae sedis*“ die Vermileonidae. Die larvalen Vertreter dieser Familien haben mitunter sehr spezielle Lebensräume erobert und die Vielfalt ihrer Lebensweisen spiegelt sich auch in der äußeren Gestalt ihrer Antennen und Sensillen wider. In der vorliegenden Arbeit konnten Repräsentanten aus drei der Familien untersucht werden; während bei den Vermileonidae die gleiche Art, nämlich *Vermileo vermileo*, sowohl raster- als auch transmissions-elektronenmikroskopisch analysiert werden konnte, mußte bei den Rhagionidae und den Tabanidae für die REM- bzw. TEM-Untersuchung auf unterschiedliche Arten zurückgegriffen werden.

Die Antennen und antennalen Sensillen der larvalen Rhagionidae und Tabanidae zeigen viele ultrastrukturelle Gemeinsamkeiten, so daß die Ergebnisse in einem gemeinsamen Kapitel beschrieben werden können. Die Befunde von *Vermileo vermileo* werden dagegen in einem eigenen Abschnitt dargestellt. Eine zusammenfassende Übersicht der drei Tabanomorpha-Larven, sowie aller weiteren hier untersuchten „Orthorrhapha“ gibt Tabelle 4.6.

---

**Abb. 60)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Sargus bipunctatus* (Stratiomyidae); Ultradünnschnittserie der linken Antenne von distal (A) nach proximal (C); A, B) Querschnitte der posterioren Sensillengruppe; im [P3+1] Peg sind bereits alle vier Dendriten zu sehen, aber nur drei der Dendriten reichen bis zur Sensillenspitze (A, Insert; Vergrößerung: x 8100). C) Übersichtsquerschnitt der Antenne; 1-7, Cone-Triaden. Die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet; d, dorsal; Balken: 1  $\mu$ m.

*Larven*

Im Gegensatz zu den Xylophagidae und den Stratiomyidae können die hemicephalen Larven der Tabanomorpha den Kopf bzw. die Reste der Kopfkapsel in den Prothorax zurückziehen. Die meisten Tabanomorpha-Larven ernähren sich carnivor. Als weitere Gemeinsamkeit der Larven nennt Woodley (1989) die Mandibelbürstenhaare („mandibular brush“), die nur den Vermileonidae fehlen.

Die Larven der Rhagionidae (Schnepfenfliegen) leben vermutlich rein terrestrisch z.B. in Moosen, in der Laubstreu, im Boden, unter Rinde oder in moderndem Holz; es gibt jedoch auch einige Arten, deren Larvalstadien noch nicht bekannt sind (Hennig 1973; Smith 1989). Auch die Angaben über ihre Lebensweisen sind teilweise widersprüchlich, doch die Vertreter der Gattung *Rhagio* sollen sich überwiegend räuberisch ernähren, in seltenen Fällen auch saprophag.

Mit weltweit über 3000 Arten sind die Tabanidae (Bremsen) eine der artenreichsten Dipterenfamilien. Bei den Larven sind die Mandibeln als Anpassung an die räuberische Lebensweise mit einem Giftkanal ausgestattet, den sonst nur noch die Larven der Pelecorhynchidae und Athericidae besitzen. Sehr charakteristisch für viele Tabanidae-Larven sind die feine Längsstreifung der Kutikulahaut und die ventralen Kriechwarzen an den Segmentgrenzen. Meist kommen sie in sehr feuchten, teils semiaquatischen oder auch aquatischen Habitaten vor; die beiden hier untersuchten Arten *Haematopota pellucens* und *Hybomitra bimaculata* leben im Schlamm und jagen vor allem weichhäutige Invertebraten, wie z.B. andere Dipterenlarven und Oligochaeten.

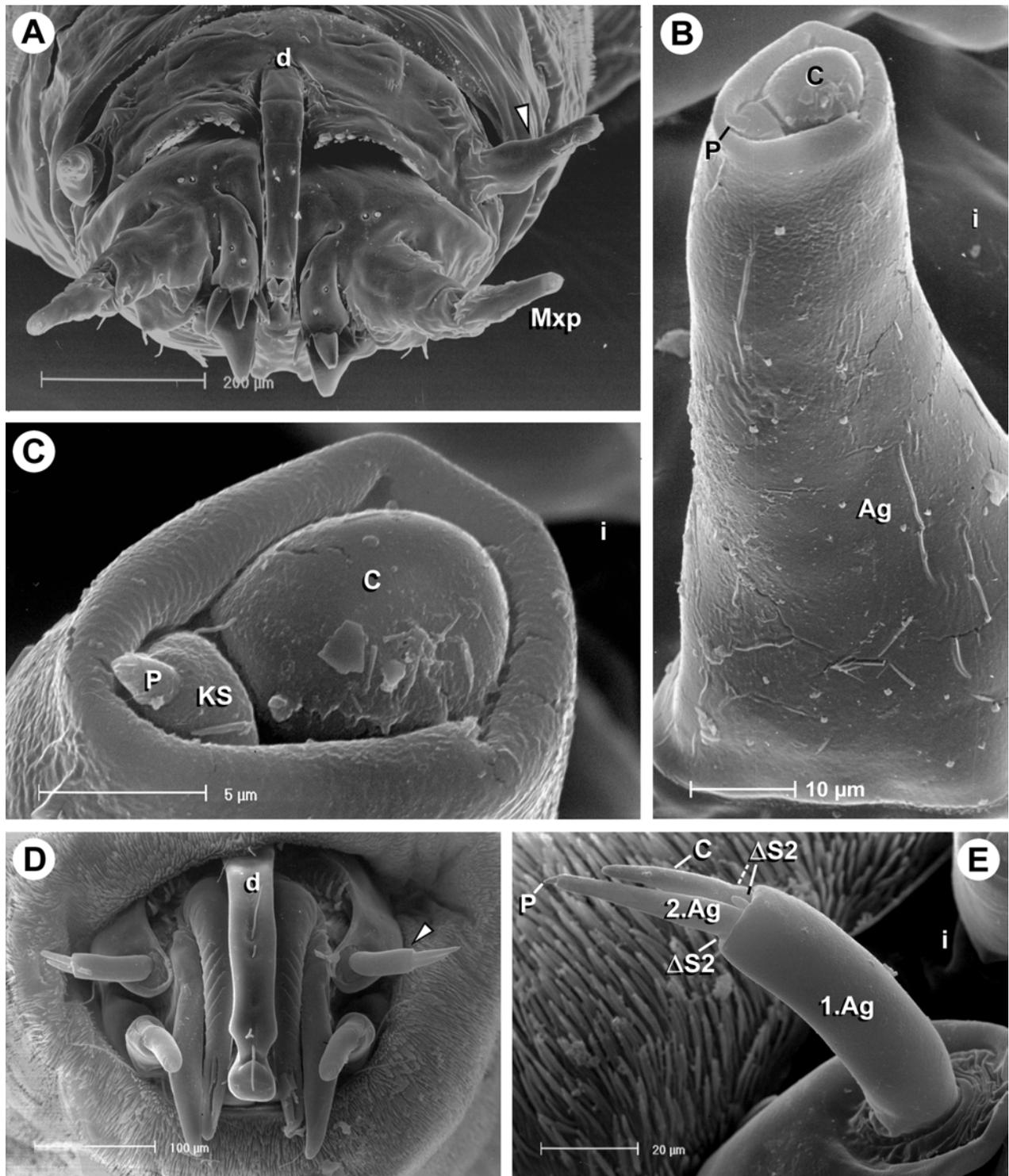
Die Vermileonidae werden in letzter Zeit in sieben Gattungen mit insgesamt nur ca. 40 Arten unterteilt (Hemmingsen 1963; Teskey 1981; Majer 1988; Stuckenberg 1995, 1997, 1998). Die Larven sind nach anterior stark verjüngt und besitzen einen kleinen, einziehbaren Kopf mit teilweise reduzierten Mundwerkzeugen. Analog zur Lebensweise des Ameisenlöwen (Myrmeleonidae, Neuroptera) erbeuten die carnivoren Wurmlöwenlarven kleine Insekten, indem sie am Grund selbstgebaute Sandtrichter auf Beute lauern.

## 4.2.9.1 Rhagionidae und Tabanidae

*REM*

Sowohl *Rhagio* sp. II (Rhagionidae), als auch *Haematopota pellucens* (Tabanidae) besitzen verglichen mit anderen Fliegenlarven sehr lange Antennen, die anterodorsal auf der relativ weichhäutigen Kopfkutikula der hemicephalen Larven inserieren (Abb. 61 A, B, D, E).

Bei *Rhagio* sp. II sind im REM nur zwei antennale Sensillen zu erkennen, der kuppelförmige Cone und dorsoposterior davon der Peg (Abb. 61 B, C). Beide Sensillen liegen an der Spitze des ersten Antennenglieds. Das Peg-Organ ist relativ groß und besteht ähnlich wie bei *Xylophagus cinctus* aus einem kleineren Peg-Sensillum an der Spitze eines relativ breiten Kutikulasockels



**Abb. 61** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Rhagio* sp. II (Rhagionidae; **A-C**) und bei *Haematopota pellucens* (Tabanidae; **D, E**). **A und D**) Frontalansicht der Köpfe; *Pfeilspitzen*, linke Antennen; *Mxp*, Maxillarpalpus. **B und E**) Dorsalseite der linken Antennen; *Ag*, Antennenglieder. **C**) Wie **(B)**, aber Detailaufnahme der Antennenspitze; *KS*, Kutikulasockel. *d*, dorsal; *i*, innen; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen D, E von H. Hruschka).

(Abb. 61 B, C). Diese distale Sensillengruppe ist von einem Kutikulawall umgeben, der den Blick auf mögliche Sensillen mit kleineren Kutikulafortsätzen verhindert (Abb. 61 C).

Im Unterschied zu *Rhagio* sp. II sind bei *Haematopota pellucens* zum einen Cone und Peg wesentlich länger und zum anderen sind noch drei weitere Sensillen sichtbar; diese kurzen S. *basiconica* sind regelmäßig, d.h. innen, dorsal und außen, um den Peg und den ventral gelegenen Cone angeordnet (Abb. 61 B).

#### Ultrastruktur

Äußerlich sind zwar leichte Unterschiede zwischen den Antennen der Rhagionidae bzw. der Tabanidae festzustellen, doch die Untersuchung der inneren Morphologie zeigt eine beinahe gleiche Sensillenausstattung bei den beiden untersuchten Vertretern *Rhagio* sp. I (Rhagionidae) und *Hybomitra bimaculata* (Tabanidae).

Wie bei den beiden zuvor beschriebenen „Orthorrhapha“ besitzt auch der Cone der beiden Tabanomorph-Larven sieben Triaden [C 7x3] (Abb. 62 A; 63 A). Bei den Kutikulawänden der Cones sind jedoch Abweichungen festzustellen, denn *Rhagio* sp. I zeichnet sich durch Wandtyp III aus (Abb. 5 H), wohingegen die Sensillenwand von *Hybomitra bimaculata* als Kutikulatyp I bezeichnet werden kann (mit Tendenz zu Kutikulatyp II, da die Wanddicke zwar sehr einheitlich, die Öffnungen der Porenkessel zum äußeren Sensillenlymphraum jedoch ungewöhnlich weit sind) (Abb. 63 B).

Während die Larven der Xylophagidae und Stratiomyidae jeweils vierzellige [3+1] Pegs besitzen, repräsentieren die Rhagionidae und die Tabanidae die einzigen der hier untersuchten Fliegen, deren Antennen mit einem fünfzelligen [4+1] Peg ausgestattet sind (Abb. 7 D; 62; 63 A, C, D).

Bei den kurzen S. *basiconica* von *Hybomitra bimaculata* handelt es sich um drei  $\Delta$ S2-Sensillen, die auch bei *Rhagio* sp. I vorhanden sind; allerdings liegen hier die kürzeren Kutikulaaußenstrukturen versteckter und sind so im REM nicht sichtbar (Abb. 62 A, 63 A).

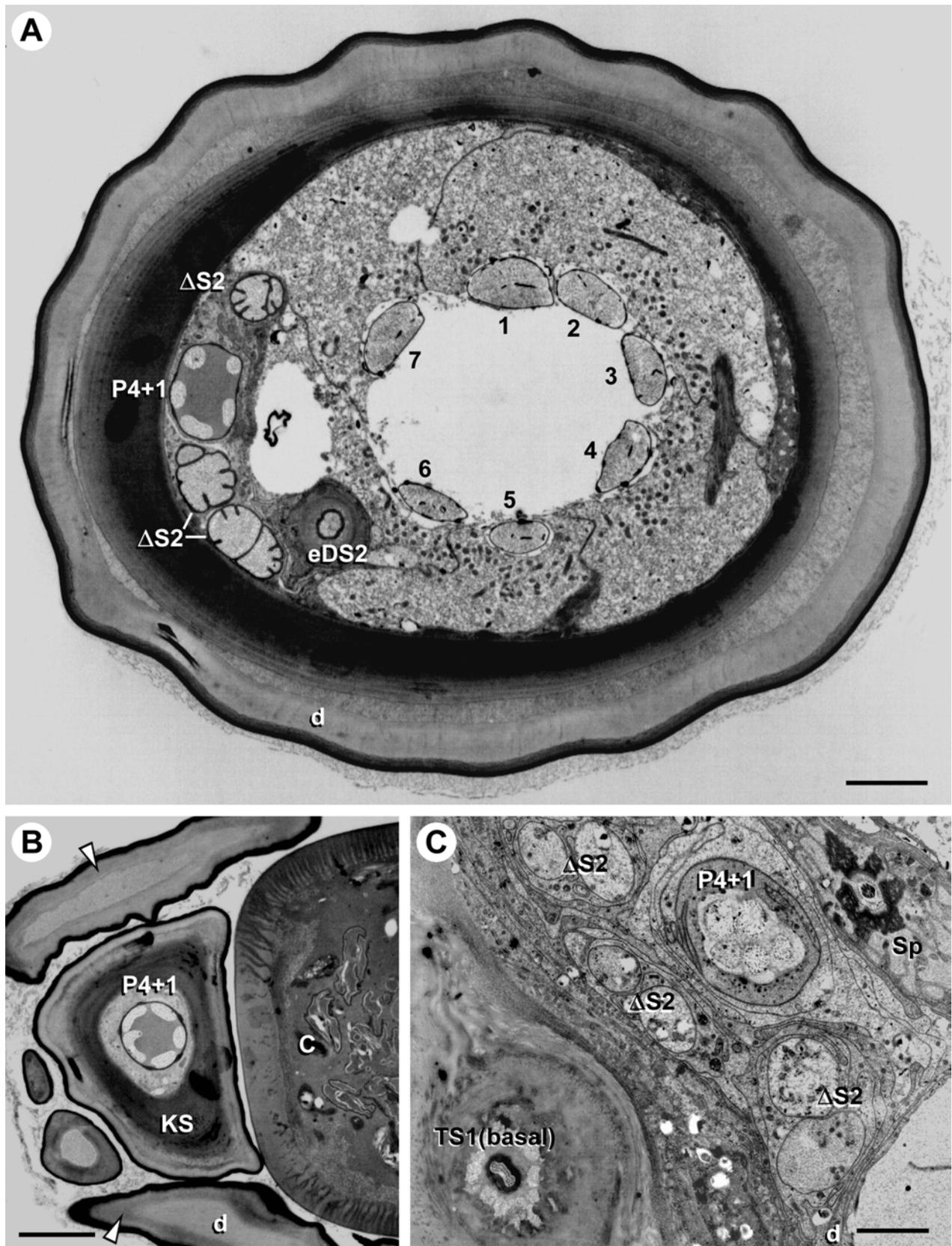
Wie schon bei *Xylophagus cinctus* und *Sargus bipunctatus* beobachtet, liegt auch bei den beiden Tabanomorph-Larven dorsal zwischen den beiden  $\Delta$ S2-Sensillen (Rhagionidae), bzw. zwischen dem Peg und dem dorsalen  $\Delta$ S2-Sensillum (Tabanidae) ein eDS2-Sensillum, dessen apikale Kutikulastrukturen es als S. *coeloconicum* ausweisen (Abb. 62 A; 63 A).

Nahe der Antennenbasis endet dorsoposterior ein TS1-Sensillum ohne einen äußerlich sichtbaren Kutikulafortsatz (Abb. 62 C).

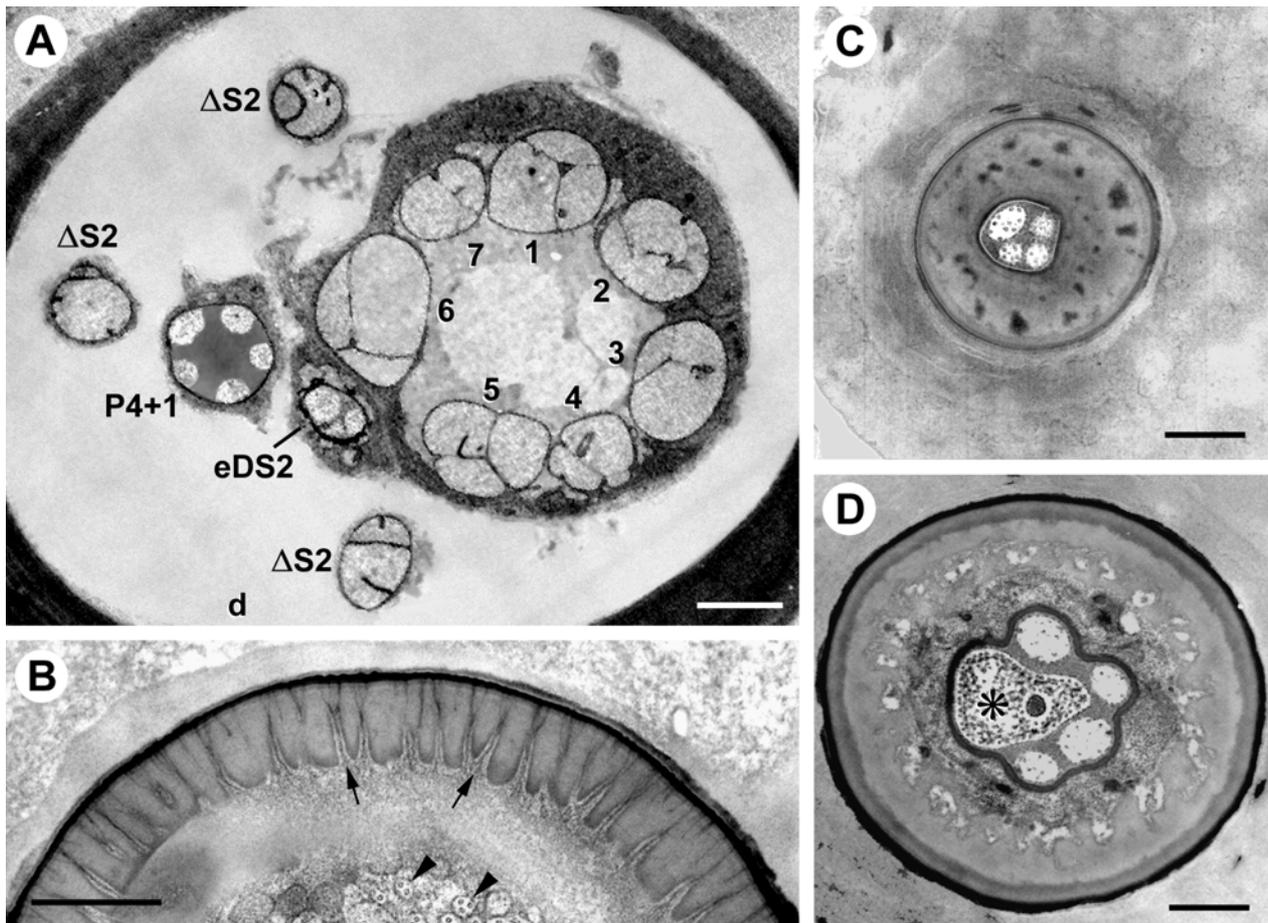
Die folgenden drei Sensillen wurden nur bei *Rhagio* sp. I gefunden: Nahe der Antennenbasis endet zwischen Cone und Peg ein Scolopalorgan (Abb. 62 C); zudem treten in diesem Bereich der Antennen oder noch etwas weiter proximal weite Sensillenlymphräume auf, die die Sinneszellen von mindestens zwei IS3-Sensillen umgeben. Diese zurückhaltende Analyse hängt

---

**Abb. 62)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Rhagio* sp. I (Rhagionidae); Querschnitte der linken Antenne. **A)** Übersicht im distalen Bereich des langen Antennenglieds; im Cone sind die Dendritenmembranen zwar schwer zu erkennen, doch alle sieben Cone-Einheiten (1-7) sind mit



drei Sinneszellen ausgestattet. **B, C** Distaler (**B**) und proximaler (**C**) Schnitt durch die dorsoposteriore Sensillengruppe; *KS*, Kutikulasockel. Die Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet; *d*, dorsal; Balken: 2  $\mu$ m.



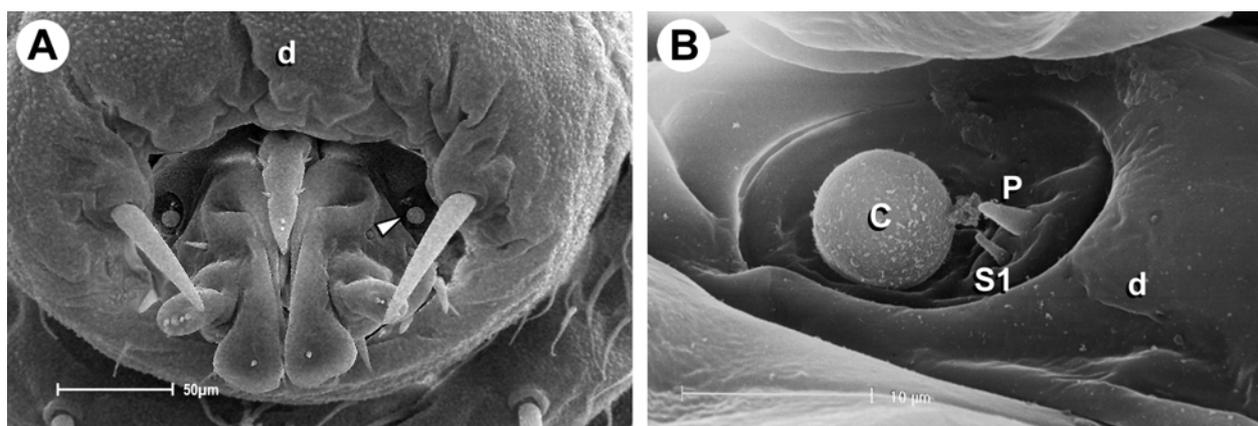
**Abb. 63)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Hybomitra bimaculata* (Tabanidae); Querschnitte der linken Antenne. **A)** Übersicht im distalen Bereich des ersten Antennenglieds; Beschriftung der Sensillen entsprechend ihres Typs. **B)** Sensillienwand des Cones mit Kutikulatyp I; *Pfeile*, Poren mit Porentubuli; *Pfeilspitzen*, Dendritenverzweigungen. **C, D)** [P4+1] Peg distal (**C**) und auf Höhe der Einlenkung (**D**); *Stern*, Tubularkörper. *d*, dorsal; Balken: : (A) 2  $\mu\text{m}$ ; (B-D) 0,5  $\mu\text{m}$ .

damit zusammen, daß die Strukturhaltung in den basalen Regionen der präparierten Antennen nachlassen kann und die sehr tief im Inneren der Antenne oder im Caput gelegenen Spezialisierungen der IS-Sensillen offensichtlich besonders anfällig gegenüber Fixierungsartefakten sind. Dennoch können zwei Sensillienlymphräume mit Überresten eines Lamellensystems, sowie den Geißeln von jeweils drei Sinneszellen der IS3-Sensillen, sicher identifiziert werden. Unklar bleibt jedoch der distale Verlauf der Dendritenfortsätze, bzw. die Lage der Ecdysialkanäle dieser Sensillen.

## 4.2.9.2 Vermileonidae

*REM*

Die Antennen von *Vermileo vermileo* zeigen äußerlich kaum Gemeinsamkeiten mit denen der Rhagionidae oder der Tabanidae. Die Antennen sind scheibenförmig reduziert und wie bei der Stratiomyidae und der Xylophagidae in den Kutikularesten des Kopfs eingesenkt (Abb. 64 A). Auf den Antennen sind drei Sensillen zu erkennen, der fast kugelige Cone und dorsoposterior davon zwei S. basiconica (Abb. 64 B).



**Abb. 64)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Vermileo vermileo* (Vermileonidae). **A)** Frontalansicht des weit in den Prothorax zurückgezogenen Kopfs; Pfeilspitze, linke Antenne. **B)** Übersicht der rechten Antenne. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

*Ultrastruktur*

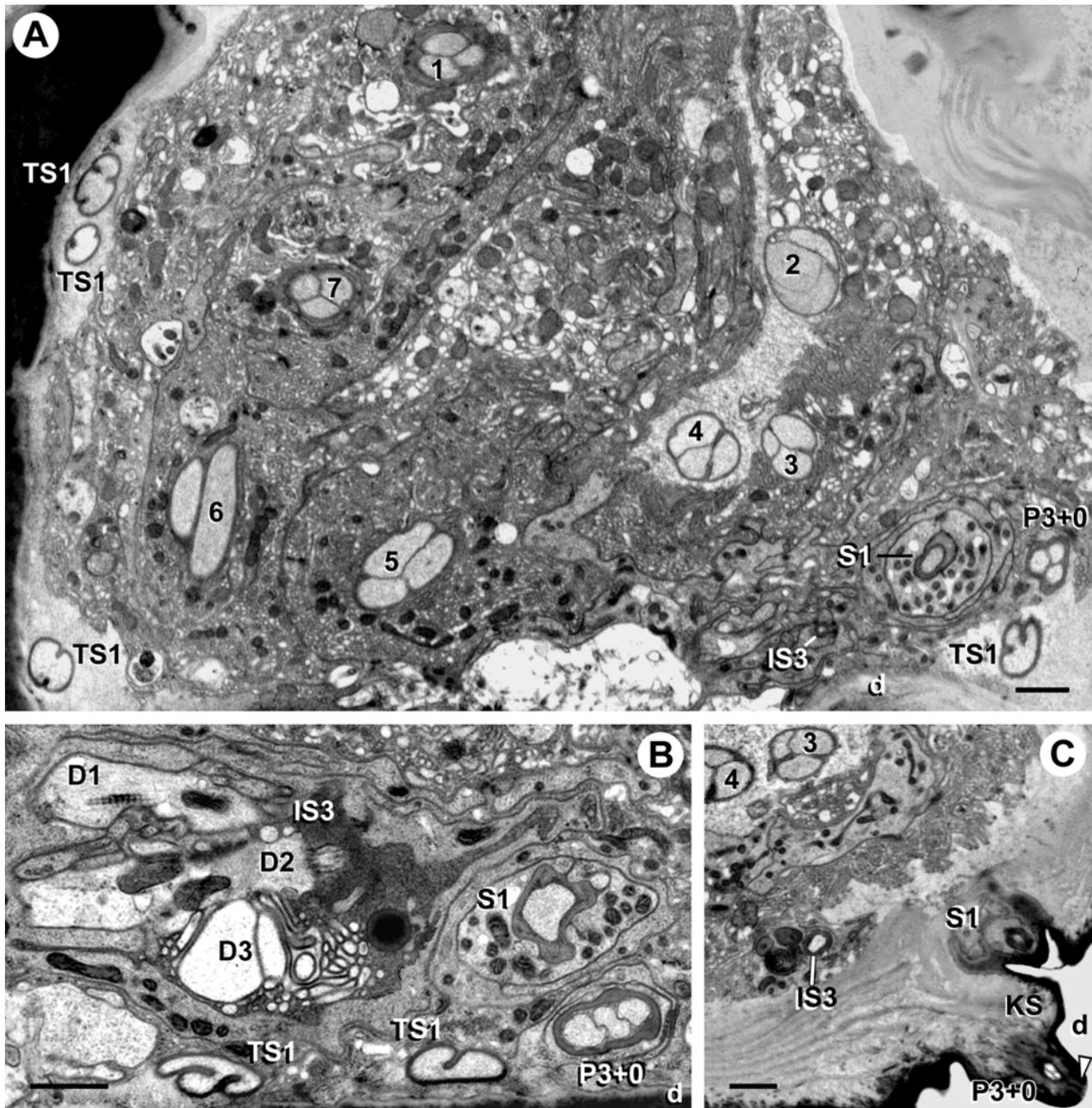
Die Kopfreion ist bei *Vermileo vermileo* ziemlich klein; dies und die stark abgeflachten Antennen erschweren die ultrastrukturelle Untersuchung, da die Sinneszellen der antennalen Sensillen bereits kurz unterhalb der Antennenbasis ihre Richtung ändern und schwer zu verfolgen sind. Dennoch hat sich gezeigt, daß die Antennen von *Vermileo vermileo* neben den drei äußerlich sichtbaren Sensillen sechs weitere Sensillen ohne Kutikulaaußenstrukturen besitzen. Das Sensilleninventar der Vermileoniden-Larve weist jedoch einige Unterschiede gegenüber den bisher beschriebenen Larven auf.

Der Cone von *Vermileo vermileo* besitzt zwar den relativ häufigen Wandtyp II (Abb. 6 B) und sieben neuronale Einheiten, die Vermileonidae-Larve ist jedoch der einzige hier untersuchte Vertreter der Fliegen, dessen Cone-Sensillum nicht nur Triaden, sondern auch eine Dyade enthält [C 6x3 & 1x2] (Abb. 65 A).

Auch die Merkmale des großen S. basiconicums, bei dem es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um den Peg handelt, sind ungewöhnlich; das Sensillum ist mit nur drei chemosensitiven Sinneszellen ausgestattet, die bis zur terminalen Öffnung an der Sensillenspitze reichen [P3+0] (Abb. 65). Ein Dendrit mit Tubularkörper fehlt zwar, aber im Gegensatz zu den REM-Aufnahmen zeigen die Ultradünnschnitte den Kutikulasockel, auf dem der Peg liegt (Abb. 65 C).

Trotz des Fehlens der mechanosensitiven Komponente weisen die Merkmale wie bei den Tipulomorpha und bei *Satchelliella* sp. (Psychodidae) auf das Peg-Sensillum und nicht auf ein eDS-Sensillum hin.

Somit gehören eDS-Sensillen ebensowenig zum antennalen Sensilleninventar der Vermileonidae wie  $\Delta$ -Sensillen. Dagegen endet dorsal des Cones ein IS3-Sensillum, das keine Kutikulaaußenstruktur besitzt und dessen unverzweigte Sinneszellen nur sehr schmale Dendritenfortsätze entsenden (Abb. 65 B, C).



**Abb. 65)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Vermileo vermileo* (Vermileonidae); Querschnitte der linken Antenne. **A)** Übersicht der Antenne. **B, C)** Die dorsale Sensillengruppe proximaler (**B**) und distaler (**C**) als in (**A**); *D1* und *D2*, unverzweigt Dendriten des *IS3*-Sensillums; *D3*, Lamellensystem des *IS3*-Sensillums; *KS*, Kutikulasockel. Die Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet; *d*, dorsal; Balken: 1  $\mu$ m.

In das kleinere *S. basiconicum* zieht eine einzelne Sinneszelle, deren Dendrit offensichtlich weder modalitätsspezifische Strukturen ausbildet (S1-Sensillum), noch einen besonders elektronenoptisch dichten Hilfszellkomplex besitzt (Abb. 65).

Die verbleibenden fünf antennalen Sensillen sind im REM nicht sichtbar; es handelt sich um TS1-Sensillen, deren Ecdysialkanäle auf einem dorsoanterioren Halbkreis um die Antenne liegen (Abb. 65 A, B).

#### 4.2.10 Asiloidea

Nach Woodley (1989) sind die Asiloidea eine von vier Überfamilien der Unterordnung Muscomorpha und werden selbst wieder unterteilt in sechs Familien: In die Bombyliidae, Therevidae, Scenopinidae, Mydidae, Apioceridae und die Asilidae. Bei diesen Familien stellte sich die Beschaffung von lebenden Larven als schwierig heraus. So stand nur eine einzelne Therevidae-Larve für die transmissionselektronenmikroskopische Untersuchung zur Verfügung, deren Fixierungsqualität leider nur unterdurchschnittlich war. Dennoch konnten verschiedene Sensillentypen identifiziert werden, die hier beschrieben und mit den übrigen „Orthorrhapha“ in Tabelle 4.6 nochmals zusammengefaßt werden.

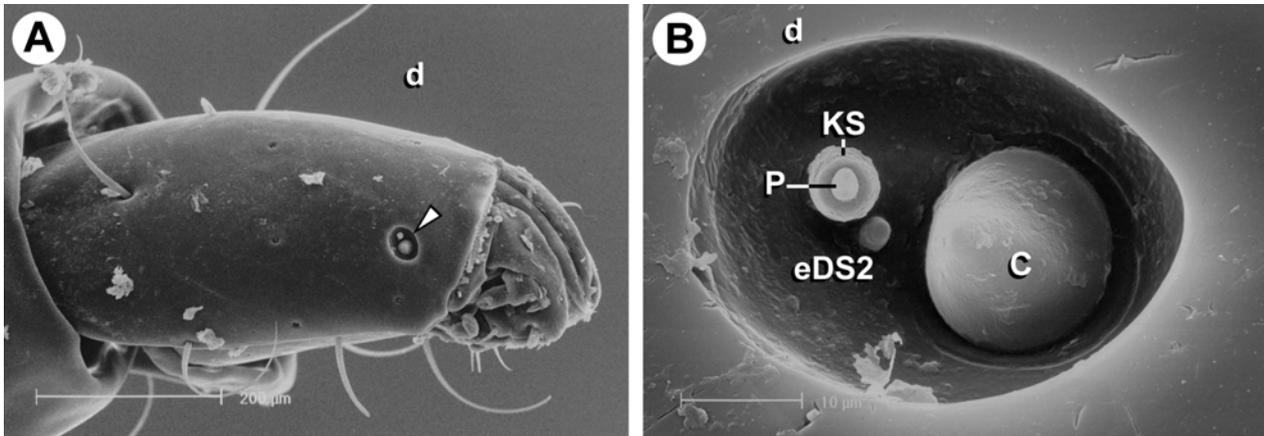
##### *Larven*

Der Körper larvaler Therevidae (Stiletfliegen) ist schlank und durch sekundäre Unterteilung des ersten bis sechsten Abdominalsegments sehr langgestreckt. Der Kopf ist nur schwach in den Prothorax eingesenkt und nicht retraktil, ähnlich dem der Xylophagidae und Stratiomyidae. Die Larven halten sich bevorzugt in sandigen Böden auf, seltener auch in Totholz; ihre schnelle, schlängelnde Fortbewegung ist sehr charakteristisch. Primär ernähren sie sich wohl räuberisch von diversen Invertebraten (insbesondere Käferlarven), unter Laborbedingungen bei Ermangelung von Beute fressen sie aber auch Pflanzenteile und werden deshalb oft als Allesfresser bezeichnet.

##### *REM*

Äußerlich weisen die Antennen der Therevidae Ähnlichkeiten mit *Xylophagus cinctus*, aber auch mit *Vermileo vermileo* auf. Dies beginnt bei der lateralen Lage der Antennen und reicht bis zu den äußeren Formen und Proportionen der Sensillen (Abb. 66). Allerdings ist im Unterschied zu den vorherigen Larven nicht einmal ein scheibenförmiger Rest eines basalen Antennenglieds zu erkennen, so daß die Sensillen scheinbar direkt in einer tiefen Mulde der Kopfkapsel inserieren (Abb. 66 B). Die Anzahl von nur drei im REM sichtbaren antennalen Sensillen gegenüber den sechs der Xylophagidae teilen sich die Therevidae mit den Vermileonidae (Abb. 66 B). Dorsoposterior des kuppelförmigen Cones folgt zunächst ein kleines *S. basiconicum* und

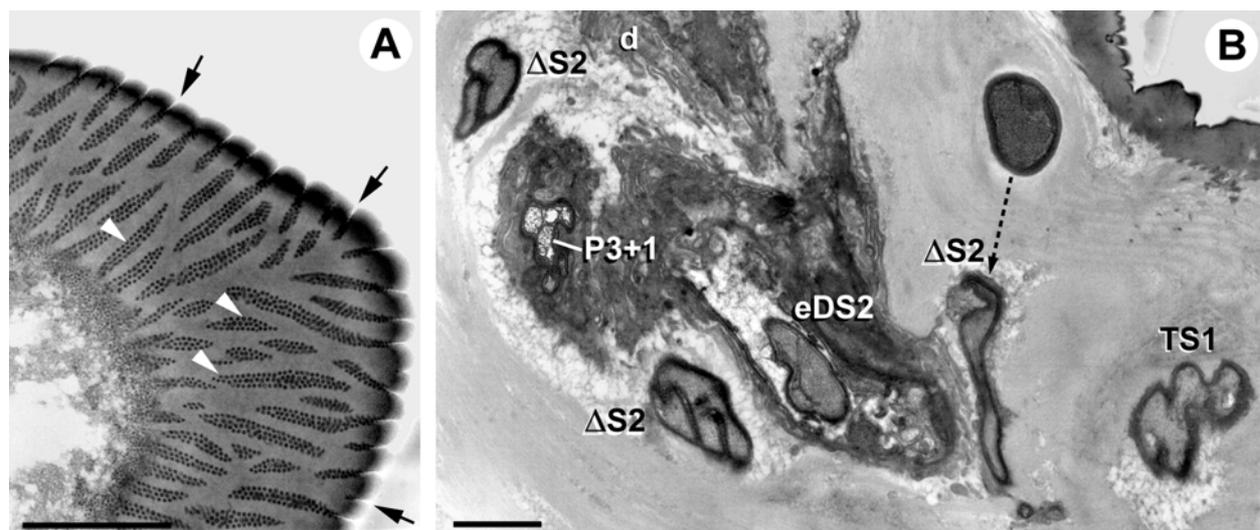
schließlich der Peg, der allerdings wie bei *Xylophagus cinctus* deutlich auf einem breiten Kutikulasockel liegt (Abb. 66 B).



**Abb. 66)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei einer Therevidae. **A)** Lateralansicht des langgestreckten Kopfs; Pfeilspitze, rechte Antenne. **B)** Aufsicht der rechten Antenne; KS, Kutikulasockel. d, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

#### Ultrastruktur

Die schon angesprochenen Mängel in der Strukturhaltung der antennalen Sensillen von *Thereva* sp. treffen im Besonderen auf die Sinneszellen des Cones zu; aus diesem Grund sind Angaben über die Anzahl der Rezeptorzellen nicht möglich. Dagegen ist der Kutikulaapparat des Cones völlig intakt; mehrere Ecdysialporen, sowie Wandtyp III bestätigen, daß es sich bei dem kuppelförmigen Sensillum um den Cone handelt (Abb. 67 A). Anders als beim Cone sind die Rezeptorzellen der übrigen antennalen Sensillen erhalten, so daß der Sensillentyp identifiziert werden kann. Dabei zeigen sich große Übereinstimmungen mit anderen „Orthorrhapha-Larven“, insbesondere mit den Xylophagidae und den Stratiomyidae. Ein wichtiger Unterschied von *Thereva* sp. gegenüber der Rhagionidae und der Tabanidae ist der [3+1] Peg (Abb. 67 B). Die übrigen fünf Sensillen der Therevidae, von denen nur das eDS2-Sensillum als S. basiconicum äußerlich sichtbar ist, sind in ähnlicher Kombination in der vorliegenden Arbeit schon bei der Xylophagidae, der Stratiomyidae, sowie der Rhagionidae und der Tabanidae beschrieben worden. Drei  $\Delta$ S2-Sensillen sind in einer dreieckigen Anordnung um den Peg gruppiert (Abb. 67 B), weisen aber im Unterschied zu den zuvor erwähnten Familien keine Kutikulaaußenstrukturen auf. Anterioventral des Pegs liegt schließlich noch ein TS1-Sensillum, sowie das eDS2-Sensillum, dessen Dendritenscheide wie bei *Sargus bipunctatus* und *Xylophagus cinctus* unregelmäßig gebaut ist (Abb. 67 B). Das sonst regelmäßig anzutreffenden IS3-Sensillenpaar wurde bei der Therevidae nicht gefunden.



**Abb. 67)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Therevidae; Querschnitte der rechten Antenne. **A)** Sensillienwand des Cones mit Kutikulatyp III; *Pfeile*, Poren; *Pfeilspitzen*, Porentubuli. **B)** Dorsoposteriore Sensillengruppe; durch einen etwas gewundenen Verlauf des inneren  $\Delta S2$ -Sensillums ist dieses zweimal angeschnitten (*gestrichelter Pfeil*). Die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. *d*, dorsal; Balken: 1  $\mu\text{m}$ .

#### 4.2.11 Empidoidea

Die Empidoidea sind, wie zuvor die Asiloidea, eines der vier Subtaxa der Muscomorpha (Woodley 1989) und vermutlich die Schwestergruppe der cyclorrhaphen Fliegen (Sinclair 1992; Wiegmann et al. 1993; Griffiths 1994). Woodley (1989) unterscheidet zwei Familien innerhalb dieser Überfamilie, die Dolichopodidae und die Empididae s.l., wobei letztere möglicherweise paraphyletisch ist. Von beiden Familien wurde hier jeweils eine Art analysiert. Die Ergebnisse der beiden Repräsentanten werden gemeinsam beschrieben, da ihre Antennen bezüglich Sensilleninventar und innerer Anatomie kaum Unterschiede aufweisen. Nach diesen beiden letzten „Orthorrhapha“, die hier untersucht wurden, folgt Tabelle 4.6, die einen Überblick aller ultrastrukturellen Ergebnisse der „orthorrhaphen Fliegenlarven“ gibt.

##### *Larven*

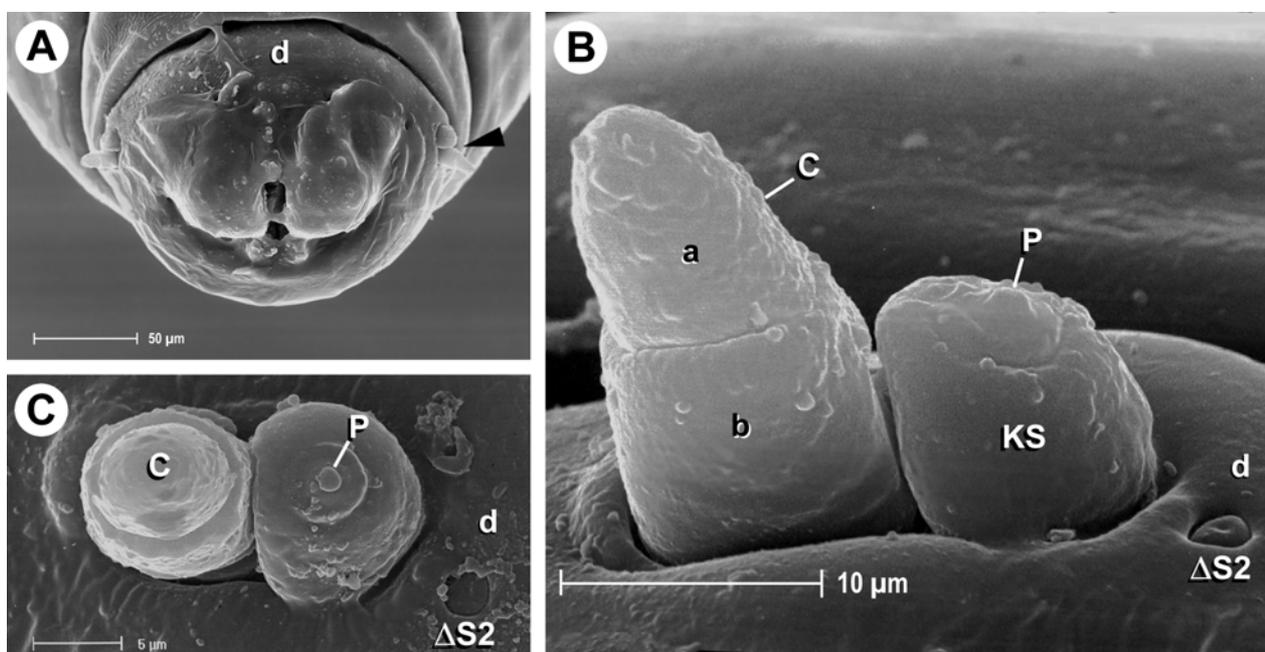
Beide Familien sind mit weltweit ca. 3500 Arten (Empididae), bzw. ca. 6000 Arten (Dolichopodidae) sehr artenreich und zeigen dennoch einen recht einheitlichen Körperbau; dies erleichtert zwar die Bestimmung der Familie, erschwert aber die Determination der Art, ja selbst die Unterscheidung der zahlreichen Gattungen erheblich; dies gilt für die bisher nur lückenhaft untersuchten Larvalstadien ganz besonders. Der Kopf der hemicephalen Larven ist weitgehend membranös, retraktile und die dorsalen Metacephalstäben, sowie die darunter liegenden Tentorialstäbe reichen bis in den Mesothorax (Hypopharyngealskelett).

Soweit bekannt leben die amphipneustischen Larven der Empididae (Tanzfliegen) meist terrestrisch (Erde, Moos, Laub, Totholz), einige aber auch semiaquatisch und es wird eine vorwiegend räuberische Lebensweise vermutet. Das letzte Abdominalsegment ist häufig verdickt und mit einigen Längsfurchen versehen. Im Gegensatz zu den sonst sehr ähnlichen Larve der Dolichopodidae ist ihr Abdomen aber caudal abgerundet und ohne Fortsätze. Die im Rahmen der vorgelegten Arbeit untersuchten Larven von *Empis* s.l. wurden im Januar bei Temperaturen von etwa  $-10^{\circ}\text{C}$  in gefrorener Blumenerde gefunden, wo sie offensichtlich überwinterten.

Die Larven der Dolichopodidae (Langbeinfliegen) ähneln stark denen der Empididae, doch liegen die Hinterstigmata in einer Stigmengrube, die von vier oder mehr, lappig bis spitz zulaufenden Fortsätzen umgeben ist. Wie zuvor bei den Empididae gibt es neben vielen terrestrischen Arten, die im Boden, in faulenden Pflanzenteilen oder unter Rinde vorkommen, auch einige semiaquatische Formen; bezüglich der Ernährung sind sowohl carnivore, als auch rein phytophage Larven bekannt. Die hier untersuchten Larven wurden in Laubstreu gefunden.

### REM

Die Antennen der larvalen Empidoidea sitzen lateral auf dem weichhäutigen Kopf und sind nach außen gerichtet (Abb. 68 A). Ein basales Antennenglied ist nicht zu erkennen, so daß die drei äußerlich sichtbaren Sensillen scheinbar direkt auf der Kopfkapsel inserieren (Abb. 68 B, C). Der kegelförmige Cone liegt ventral des etwas kürzeren Peg-Organ und zeigt eine deutliche Zweiteilung in einen porösen, distalen und einen glatten Basalteil (Abb. 68 B). Auch das Peg- Organ



**Abb. 68)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei einer Dolichopodidae (Empidoidea). **A)** Übersicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B, C)** Seitenansicht (**B**) und Aufsicht (**C**) der rechten Antenne; es ist zu erkennen, daß der Cone (**C**) sich in einen apikalen Bereich (*a*) mit poröser Kutikula und in einen basalen Teil (*b*) mit glatter Sensillenwand unterteilt; *KS*, Kutikulasockel. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

ist unterteilt, und zwar in das distal gelegene, sehr kurze Peg-Sensillum und in den kutikulären Sockel (Abb. 68 B; C). Dorsal des Peg-Organ befindet sich noch tief in der Kutikula versenkt ein *S. coelosphaericum*, dessen versenkte Außenstruktur abgerundet ist und nicht kegelförmig zuläuft wie bei einem *S. coeloconicum* (Abb. 68 B).

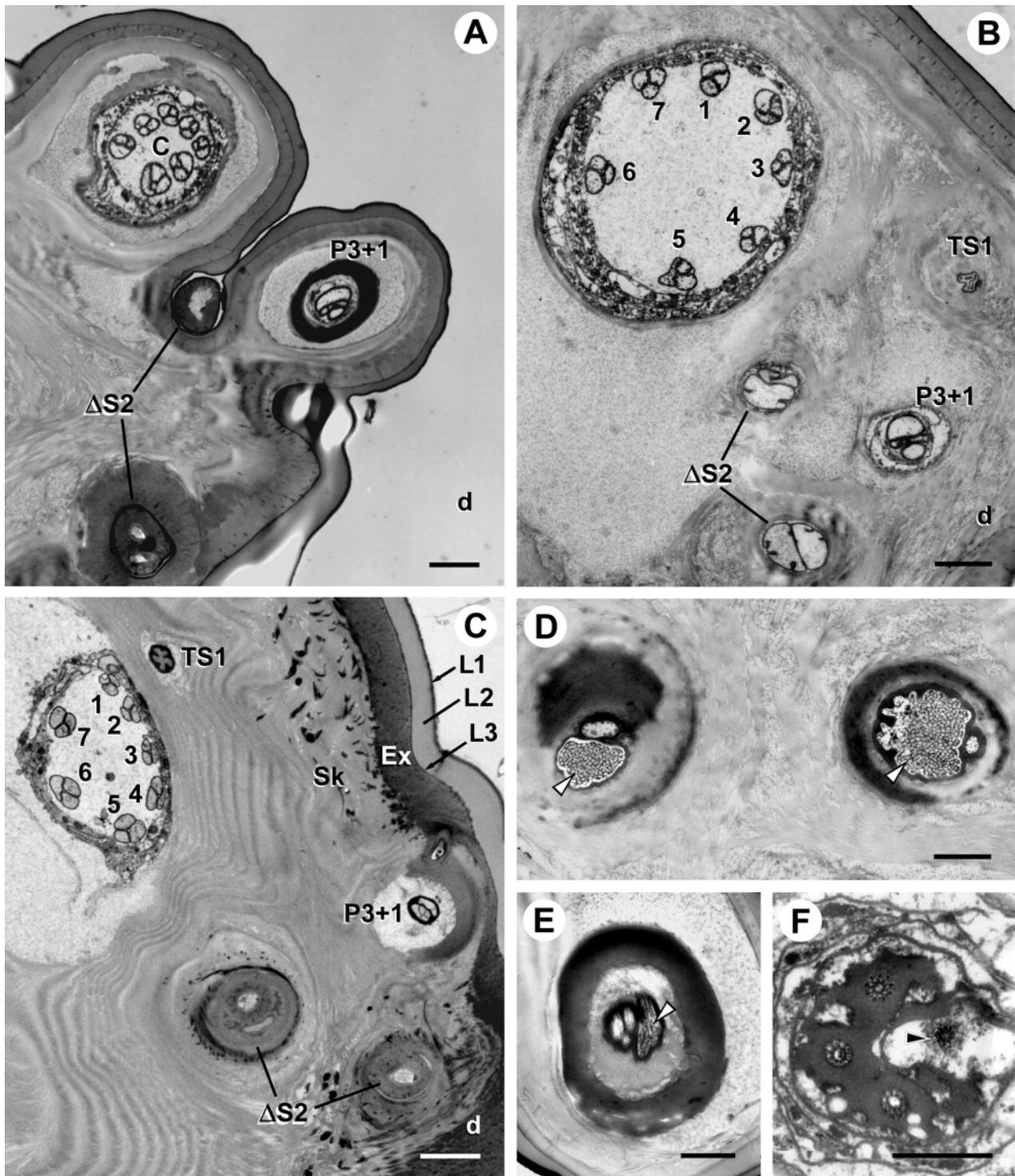
#### *Ultrastruktur*

Die äußeren Ähnlichkeiten finden auch in der inneren Morphologie ihre Bestätigung; die beiden Vertreter besitzen die gleiche Sensillenausstattung und selbst die Positionen der Sensillen variieren nur minimal. Der Cone enthält sieben zirkulär angeordnete Triaden. Im distalen Bereich des Sensillums findet sich Kutikulatyp I (Abb. 5 C; 6 C; 69 A-C). Bei der überwinterten Larve von *Empis* s.l. ist die Lipid- oder Wachsschicht (L2-Schicht; Steinbrecht 1997) der Kutikula besonders dick ausgebildet und überzieht so den gesamten Larvenkörper vermutlich mit einer Art Isolierschicht (Abb. 6 C; 69 C).

Der Peg ist jeweils vierzellig und die [3+1]-Unterteilung der Sinneszellen ist nicht nur distal zu erkennen, wo der mechanosensitive Dendrit mit Tubularkörper endet (Abb. 69 E), sondern sogar auf Höhe der Cilien, da die Geißel der mechanosensitiven Rezeptorzelle etwas distaler liegt als die der chemosensitiven Sinneszellen (Abb. 69 F).

Innen ventral und dorsal vom Peg liegen zwei  $\Delta$ S2-Sensillen, wobei nur das dorsale *S. coelosphaericum* im REM sichtbar und das zweite zwischen Cone und Peg-Organ versteckt ist (Abb. 8 E, F; 69 A-D). In das Lumen der versenkten und porösen Kutikulakugel des *S. coelosphaericum* zieht jeweils nur der elektronenoptisch weniger dichte Dendrit; er gelangt durch eine recht schmale Brücke in die Kugel, wo der Dendritendurchmesser soweit ansteigt, daß das Sensillumen fast völlig ausgefüllt wird (Abb. 8 E, F). Der zweite Dendrit endet dagegen nach Ausbildung eines Tubularkörpers an der versenkten Basis der Sensillums (Abb. 69 D).

Posterior dieser vier Sensillen endet äußerlich nicht sichtbar noch ein TS1-Sensillum; bei *Empis* s.l. liegt es relativ weit ventral nahe der Cone-Basis (Abb. 69 C), bei der Dolichopodidae dagegen etwa gleich weit von Cone und Peg entfernt (Abb. 69 B). Wie bei der Therevidae wurden auch bei den Empidoidea keine IS-Sensillen gefunden.



**Abb. 69)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von Empidoidea-Larven; Querschnitte der rechten Antennen einer Dolichopodidae (**A, B, D-F**) und von *Empis s.l.* (Empididae, **C**). **A-C**) Distale (**A**) und proximale (**B, C**) Übersichten der Antennen; Beschriftung der Sensillen entsprechend ihres Typs. **D**) Detailaufnahme der beiden  $\Delta S2$ -Sensillen; *Pfeilspitzen*, Dendriten mit Tubularkörper. **E, F**) [P3+1] Peg nahe der Sensillenbasis (**E**) und proximaler in der Geißelregion (**F**); *Pfeilspitze*, mechanosensitiver Dendrit. *d*, dorsal; Balken: (A-C) 2  $\mu\text{m}$ ; (D-F) 1  $\mu\text{m}$ .

**Tab. 4.6)** Antennales Sensilleninventar der larvalen „Orthorrhapha“.  $\Sigma$ , Summe;  $n$ , Anzahl;  $P$ , Porentyp; SZ, Sinneszellen.

Familie	Art	Cone		Peg	$\Delta S_{2/3}$	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
		$\Sigma n \times SZ$ ( $n \times 3$ & $n \times 2$ )	P.			$n \times SZ$	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	
Xylophagidae	<i>Xylophagus cinctus</i>	7 x 3	I	3+1	3 x 2	2	2 x IS3	1	1 x eDS2	-		
Stratiomyidae	<i>Sargus bipunctatus</i>	7 x 3	I	3+1	3 x 2	2	2 x IS3	1	1 x eDS2	1	1 x TS1 <sub>b</sub>	
Rhagionidae	<i>Rhagio</i> sp. I	7 x 3	III	4+1	3 x 2	2	2 x IS3	1	1 x eDS2	1	1 x TS1 <sub>b</sub>	1
Tabanidae	<i>Hybomitra bimaculata</i>	7 x 3	I	4+1	3 x 2	?		1	1 x eDS2	1	1 x TS1 <sub>b</sub>	
Vermileonidae	<i>Vermileo vermileo</i>	7 x 3/2 (6x + 1x)	II	3+0	-	1	1 x IS3	-		6	5 x TS1 1 x S1	
Therevidae	<i>Thereva</i> sp.	?	III	3+1	3 x 2	?		1	1 x eDS2	1	1 x TS1	
Empididae	<i>Empis</i> s.l.	7 x 3	I	3+1	2 x 2	-		-		1	1 x TS1	
Dolichopodidae	Gen. sp.	7 x 3	I	3+1	2 x 2	-		-		1	1 x TS1	

## 4.2.12 Muscoidea (= Cyclorrhapha)

Neben den in dieser Arbeit nicht berücksichtigten Nemestrinoidea, sowie den zuvor erwähnten Asiloidea und Empidoidea sind die Muscoidea oder Cyclorrhapha das vierte Subtaxon der Muscomorpha (Woodley 1989). Je nachdem ob, das Herausdrücken des Pupariendeckels durch eine deutlich sichtbare Stirnblase der Imago unterstützt wird oder nicht, werden traditionell die Schizophora und die „Aschiza“ unterschieden. Dabei fehlt den Vertretern der „Aschiza“ nicht nur die Stirnblase, sondern sie zeigen auch sonst überwiegend ursprüngliche Merkmalszustände im Vergleich zu den Schizophora. Aufgrund ihrer phylogenetischen Stellung sind die Familien der „Aschiza“ zweifelsfrei bedeutend für das Verständnis der Stammesgeschichte der Cyclorrhapha; dennoch sind bisher keine feinstrukturellen Untersuchungen der larvalen Antennen „aschizer Fliegen“ veröffentlicht worden, ganz im Gegensatz zu bereits fünf beschriebenen schizophoren Fliegen aus vier verschiedenen Familien (*Calliphora erythrocephala*, Richter 1962; *Musca domestica*, Chu & Axtell 1971; *Drosophila melanogaster*, Singh & Singh 1984; *Hylemyia antiqua* und *H. platura*, Honda & Ishikawa 1987a).

Von den sieben Familien, in die die „Aschiza“ zumeist unterteilt werden (siehe Abb. 3), wurde in der vorliegenden Arbeit je ein Vertreter der Lonchopteridae und der Syrphidae untersucht. Zudem wurden zu Vergleichszwecken auch zwei Repräsentanten der Schizophora in die Studie mit eingeschlossen und zwar je eine acalyptrate (Drosophilidae) und eine calyptrate Art (Calliphoridae).

Die Ergebnisse der REM- und TEM-Untersuchung der beiden „Aschiza“ werden zur besseren Übersicht nacheinander beschrieben, während die der Schizophora gemeinsam dargestellt werden können. Einen zusammenfassenden Überblick des Sensilleninventars der Cyclorrhapha gibt Tabelle 4.7.

### *Larven*

Neben dem Absprengen eines runden Pupariendeckels sind die acephalen Larven als weitere Gemeinsamkeit der cyclorrhaphen Fliegen anzusehen; zwar besitzen die Larven der Lonchopteridae kleine Reste einer äußeren Kopfkapsel, diese sind jedoch mit dem Prothorax verschmolzen und völlig in den Thorax zurückziehbar. Der gesamte Habitus der Lonchopteridae-Larven ist ungewöhnlich vor allem für die sonst meist recht ähnlich gebauten Cyclorrhapha-Larven: der Körper ist abgeflacht, asselförmig und besitzt auf der Dorsalseite anterior wie posterior lange, paarige Borsten. Die Lonchopteridae sind die einzigen cyclorrhaphen Vertreter, bei denen die vordere Kopfpattie nicht dauerhaft in den Thorax eingesenkt ist, womit ihnen das Atrium vor der eigentlichen Mundöffnung fehlt (Anatriata; siehe 2.3.3). Eine weitere Besonderheit der larvalen Vertreter dieser Familie sind die langgestreckten Antennen. Bedenkt man zudem, daß die kleinen, langbeinigen Imagines durch einen mehr T-förmigen Spalt als durch eine runde Öffnung aus dem Puparium schlüpfen (Brauns 1954) ist verständlich, daß diese Familien lange Zeit als Schwestergruppe aller übrigen Cyclorrhapha angesehen wurde (Hennig 1953). Zu der Familie wird nur eine einzige Gattung (*Lonchoptera*) gerechnet, die weltweit wiederum nur 37 Arten zählt. Ihre Larven leben rein terrestrisch und bewegen sich in ihren Habitaten, wie z.B. feuchter Laubstreu und faulenden Pflanzenteilen, nur sehr träge fort. Die Ernährungsweise ist phytosapro- oder koprophag.

Die Syrphidae (Schwebfliegen) werden anders als die Lonchopteridae als eine Familie der „Aschiza“ mit relativ abgeleiteten Merkmalen angesehen. Zusammen mit den Pipunculidae sind sie vermutlich das Schwestertaxon (Syrphoidea) der monophyletischen Schizophora. Die Imagines besitzen bereits ein schwach entwickeltes Ptilinum (Stirnblase) und bei den Larven sind die Antennen (dorsal organ or „dorsal papilla“; Bolwig 1946) bereits im sogenannten Antennen-Maxillar-Komplex (AMK) integriert, den auch alle Schizophora-Larven besitzen. In diesem Komplex teilen sich die Antenne und der stark angenäherte Maxillarpalpus („terminal organ“; Bolwig 1946) einen gemeinsamen kutikulären Sockel. Viele der terrestrisch lebenden Larven werden als biologische Schädlingsbekämpfer geschätzt, da sie sich carnivor, insbesondere aphidivor (von Blattläusen) ernähren (siehe z.B. Tinkeu & Hance 1998); das Beutespektrum kann aber auch andere Insekten, wie z.B. Afterraupen von Pflanzenwespen, einschließen (Röder 1990). Die Körperformen der oft bunt gefärbten Larven sind sehr verschieden, aber stets liegen die hinteren Stigmen (amphipneustisch) auf einer gemeinsamen Chitinplatte oder auf einem unpaaren Atemrohr. Bei aquatischen Formen kann der Siphon recht lang ausgezogen sein, wie z.B. bei den Rattenschwanzlarven der Unterfamilie Eristalini. Andere Formen sind semiaquatisch oder leben in terrestrischen Habitaten, wie z.B. die Vertreter der Volucellini, die in Nestern von Hummeln,

Wespen oder Hornissen parasitieren. *Episyrphus balteatus* oder die Gemeine Winterschwebfliege, deren Larve in dieser Studie mittels TEM analysiert wurde, verdankt ihren deutschen Namen der Verhaltensweise, daß die begatteten Weibchen überwintern und an den ersten warmen Frühlingstagen, mitunter sogar an warmen Wintertagen, bereits fliegen (Kormann 1988). Die gelb gefärbten Larven dieser Art werden als gefräßige Schädlingsvertilger kommerziell gezüchtet (siehe Tab. 3.1), sind aber auch in ihren natürlichen Habitaten, wie z.B. auf Kohlpflanzen zahlreich vertreten.

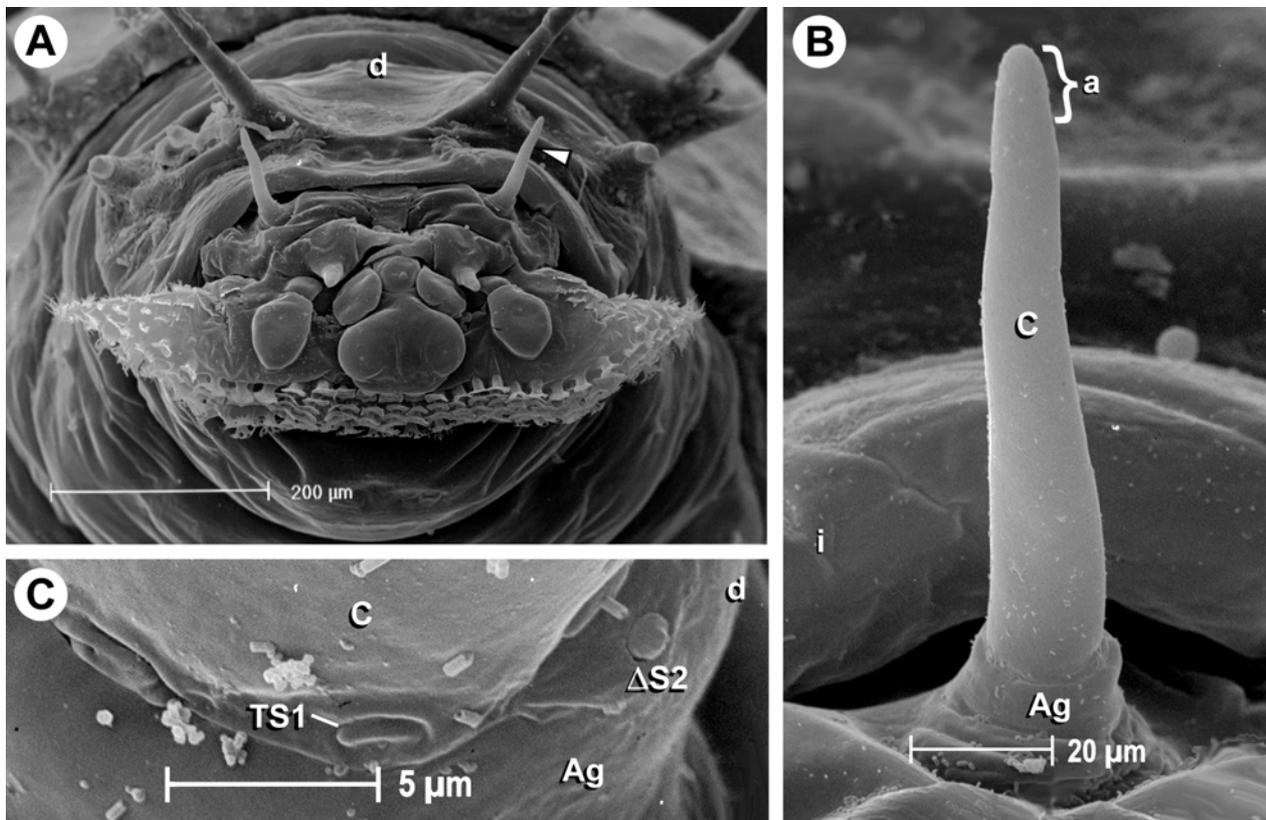
Die Larven der Schizophora besitzen einen recht gleichförmigen Habitus. Die meist einfach gebauten Antennen sind stets im Antennen-Maxillar-Komplex (AMK) integriert. Bei den Schizophora unterscheidet McAlpine (1989) 79 Familien, von denen er 65 Familien in der Sektion Acalyptratae zusammengefaßt und den 14 calyptraten Familien gegenüberstellt. Die traditionellen Unterscheidungsmerkmale acalyptrater und calyptrater Fliegen sind zum einen die Größe der unteren Calypteren, sowie der Kopfbau der adulten Tiere (Brauns 1954).

Zur Sektion Acalyptratae gehören beispielsweise die Drosophilidae (Obst-, Essig- oder Taufliegen), deren Larven in verschiedenen terrestrischen Habitaten (wie z.B. in faulendem Obst und Gemüse, in Pilzen, Milch) leben. Sie ernähren sich dabei zumeist von den Bakterien und Hefen, die sich auch in diesen Substraten entwickeln (microphag); einige Formen sind aber auch Blattminierer, andere Parasiten oder Räuber (aphidivor). Ihre Genügsamkeit (z.B. bezüglich synthetischer Substrate) und die rasche Entwicklungsrate unter Laborbedingungen waren ideale Voraussetzungen für den Einzug von *Drosophila melanogaster* in die wissenschaftlichen Labors. Die Calliphoridae (Aas- oder Schmeißfliegen) sind arten- und individuenreich weltweit vertreten und als Besonderheit sind einige Spezies sogar larvipar, gebären also bereits die Larven. Die Larven entwickeln sich häufig in faulenden organischen Substanzen, wie z.B. Aas (auch menschliche Leichen – was sie bedeutsam macht für forensischen Untersuchungen, siehe z.B. Bourel et al. 1999), Exkrementen und Nahrungsmitteln; andere Larven sind Ekto- oder Endoparasiten bei Insekten, Regenwürmern, Schnecken, Kröten, Vögeln oder Säugetieren, unter anderem auch Wundparasiten beim Menschen. Letzteres machte man sich zeitweilig in der Medizin sogar zu Nutzen: Larven von *Lucilia sericata* wurden unterstützend zur Wundheilung eingesetzt, da sie nekrotisches Gewebe auffressen und ihre Ausscheidungen den Heilungsprozess stimulieren (Pavillard & Wright 1957).

## 4.2.12.1 Lonchopteridae

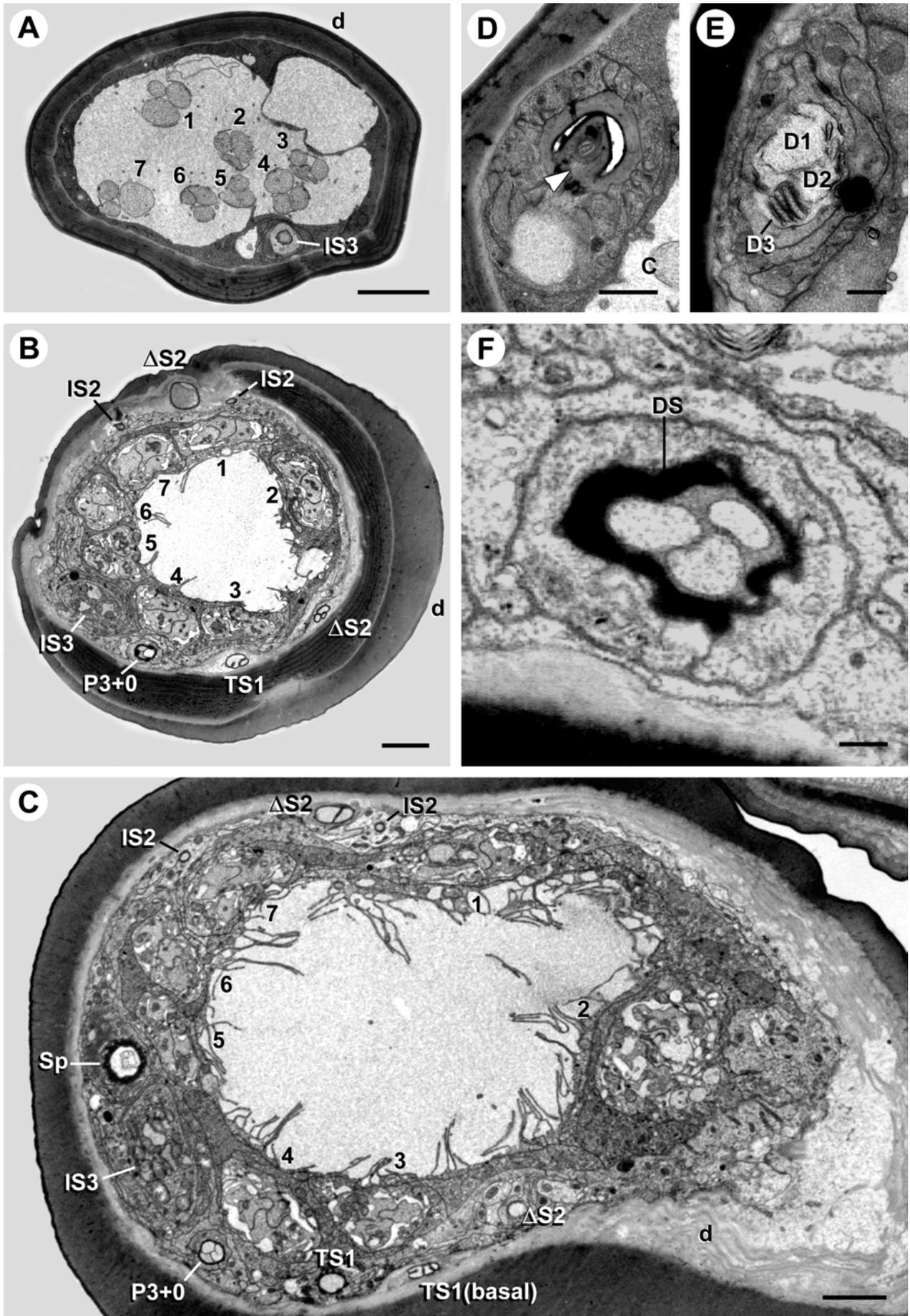
*REM*

*Lonchoptera lutea* besitzt für cyclorrhaphe Fliegen scheinbar sehr untypische, langgestreckte Antennen (Abb. 70 A). Bei genauer Betrachtung im REM erkennt man jedoch, daß es sich dabei nicht um die Antenne selbst, sondern um ein langes *S. basiconicum*, genauer gesagt um den Cone handelt, der einem kurzen ersten Antennenglied aufsitzt (Abb. 70 B). Schon lichtmikroskopisch ist zu erkennen, daß im distalen Bereich des Cones die Kutikulawand sehr dünn ist; im REM erscheint dieser Bereich der Sensillenwand zudem porös. Um die Cone-Basis sind etwa drei bis fünf weiteren Sensillen verteilt, die im REM nur schwer von Kutikulafalten zu unterscheiden sind (Abb. 70 C).



**Abb. 70)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Lonchoptera lutea* (Lonchopteridae). **A)** Frontalansicht des Kopfbereichs; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B)** Ventralansicht der linken Antenne; dem kurzen Antennenglied (*Ag*) sitzt ein extrem langer Cone (*C*) auf, dessen Kutikula nur im apikalen Bereich (*a*) porös ist. **C)** Detailaufnahme vom distalen Ende des basalen Antennenglieds (*Ag*) der linken Antenne. *d*, dorsal; *i*, innen; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen A, C von H. Hruschka).

**Abb. 71)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Lonchoptera lutea* (Lonchopteridae); Querschnitte der linken Antenne. **A-C)** Ultradünnschnittserie von distal (**A**) nach proximal (**C**); *I-7*, Cone-Triaden; die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **D, E)** Distale (**D**) und proximale (**E**) Ansicht des IS3-Sensillum; *Pfeilspitze*, versenkte Sensillenbasis; *D1* und *D2*, unverzweigte Dendriten; *D3*, lamellierter Dendrit. **F)** [P3+0] Peg; *DS*, Dendritenscheide. *d*, dorsal; Balken: (A-C) 2 µm; (D,E) 0,5 µm; (F) 0,2 µm.



### Ultrastruktur

Der Cone von *Lonchoptera lutea* enthält sieben Triaden, die nahe der Sensillenbasis in den äußeren Sensillenlymphraum treten und den größten Teil des langen S. basiconicums als Triadenbündel überbrücken (Abb. 71 A). Erst im distalen Bereich des Cones, in dem auch die Kutikulawand porös (Typ II) ist, bilden die Dendriten feine Verzweigungen aus (Abb. 5 E). Ähnlich den Chironomidae-Larven ist auch bei *Lonchoptera lutea* ein weiteres Sensillum in den Kutikulaapparat des Cones integriert; nur handelt es sich hier nicht um ein S1-Sensillum, sondern um ein IS3-Sensillum (Abb. 71 A, D, E). Anders als beim akzessorischen Fortsatz von *Aedes mariae* ist dieses IS3-Sensillum keine abgewandelte Triade des Cones und verfügt über einen eigenständigen Hilfszellkomplex (Abb. 71 A-E). Einer der beiden unverzweigten Dendriten reicht bis distal in eine Art unregelmäßige Kutikulakugel mit zwei apikalen Kanälchen, die in der Kutikula des Cones versenkt ist (Abb. 71 D). Das Lamellensystem der stratoterminalen Sinneszelle ist verhältnismäßig klein und befindet sich etwa auf halber Höhe des Cones (Abb. 71 E).

Dem Peg von *Lonchoptera lutea* fehlt wie dem von *Vermileo vermileo* die mechanosensitive Komponente, so daß nur drei chemosensitive Dendriten bis in ein sehr kurzes S. basiconicum reichen [P3+0] (Abb. 71 B, C, F). Auch wenn dies die Identifikation des Sensillentyps erschwert, weisen doch Merkmale wie die terminale Öffnung und ein etwas erweitertes Dendritenscheidenlumen auf das Peg-Sensillum hin. Die Dendritenscheide des Pegs von *Lonchoptera lutea* ist auffällig unregelmäßig und stellenweise verdickt (Abb. 71 F).

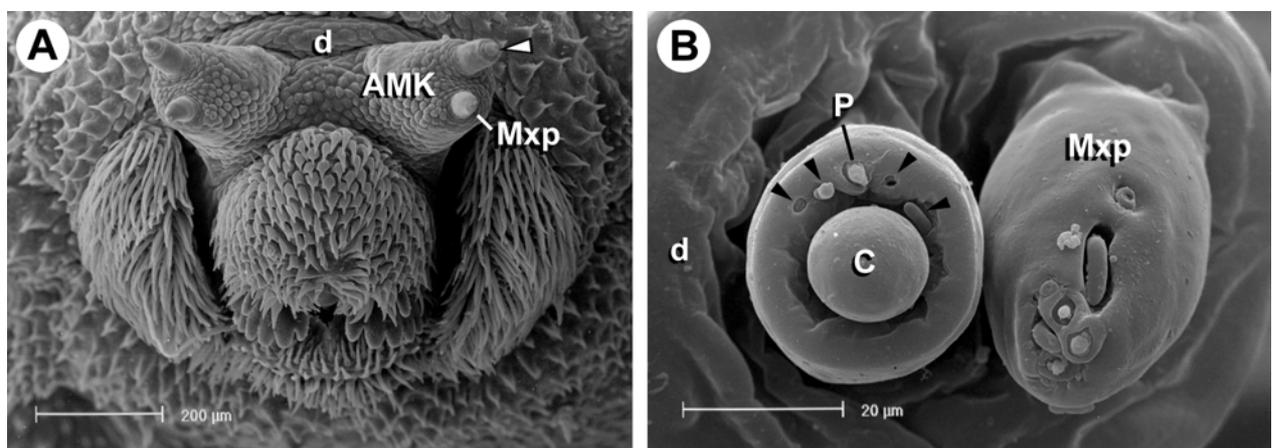
Dorsal bzw. ventral des Cones liegen sich zwei  $\Delta$ S2-Sensillen gegenüber (Abb. 8 D, 71 B, C). Ventral wird das  $\Delta$ S2-Sensillum von einem IS2-Sensillenpaar ohne Kutikulaaußenstrukturen begleitet (Abb. 10 G), während etwas distal bzw. proximal des dorsalen  $\Delta$ -Sensillums je ein TS1-Sensillum endet (Abb. 71 B, C). Zuletzt gehört noch ein Scolopalorgan zur Sensillenausstattung der Antennen (Abb. 14 A, B). Es liegt posterior des Cones und endet relativ nahe dem distalen Ende des kurzen Antennenglieds.

Die Mehrheit aller Sinneszellen der *Lonchoptera*-Antenne besitzen Cilien, die mit zentral-akzessorischen Mikrotubuli bzw. Mikrotubulidoublets ausgestattet sind und damit von der „typischen“ Arthropoden-Geißel abweichen (Abb. 16 A-C). Nur das Cilium des Scolopalorgans von *Lonchoptera lutea* ist offensichtlich von dieser Sonderbildung ausgenommen, denn es enthält stets nur neun periphere Mikrotubulidoublets (Abb. 14 A, B). Weiterhin verwundert, daß nicht eine konstante Anzahl akzessorischer Mikrotubuli hinzukommt, sondern die Zahl zwischen einem einzelnen Mikrotubulus bis zu einem kompletten zusätzlichen Satz von neun Mikrotubulidoublets [ $9 \times 2 + (1 \times 1 \text{ bis } 9 \times 2)$ ] variieren kann.

## 4.2.12.2 Syrphidae

*REM*

Bei *Volucella* sp. ist deutlich zu erkennen, daß die Antenne und der Maxillarpalpus der linken bzw. rechten Seite jeweils auf einem gemeinsamen langgestreckten Sockel liegen und so den linken bzw. rechten Antennen-Maxillar-Komplex bilden (Abb. 72 A). Die Antenne von *Eristalis tenax* besitzt im Gegensatz zur Lonchopteridae ein relativ langes, erstes Antennenglied, an dessen Spitze sich fünf oder sechs Sensillen befinden: der kuppelförmige Cone, posterior davon der Peg als kleines S. basiconicum und drei bis vier weitere Sensillen, die etwas versenkt liegen (Abb. 72 B).



**Abb. 72)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei zwei Syrphidae-Larven. **A)** Frontalansicht des Kopfbereichs von *Volucella* sp.; Pfeilspitze, linke Antenne. **B)** Übersicht des linken AMK von *Eristalis tenax*; außer dem Cone (C) und dem Peg (P) sind vier weitere Sensillen (Pfeilspitzen) zu sehen. AMK, Antennen-Maxillar-Komplex; d, dorsal; Mxp, Maxillarpalpus; (Aufnahmen von H. Hruschka).

*Ultrastruktur*

Der Cone von *Episyrphus balteatus* ist wie bei *Lonchoptera lutea* mit sieben Triaden und Wandtyp II ausgestattet (Abb. 73). Die übrigen sieben Sensillen verteilen sich auf zwei gegenüberliegende Gruppen, wobei nur die vier Sensillen posterior des Cones im REM sichtbare Kutikulaaußenstrukturen besitzen. Dazu gehört auch der dreizellige Peg, dem eine mechanosensitive Sinneszelle wie bei *Lonchoptera lutea* fehlt [P3+0] (Abb. 7 I; 73). Bei der Syrphidae ist besonders deutlich zu erkennen, daß die Dendriten des Pegs vor allem in der Peripherie des erweiterten Dendritenscheidenlumens liegen (Abb. 7 I; 73). Ein weiterer Hinweis auf das Peg-Sensillum ist die sternförmige Öffnung an der Sensillenspitze zu werten.

Außer *Episyrphus balteatus* gibt es mit *Vermileo vermileo* unter allen hier analysierten Dipterenlarven nur noch eine weitere, die keine antennalen  $\Delta$ -Sensillen besitzt; daß dies nur auf die Antennen beschränkt ist, zeigt ein Blick zum benachbarten Maxillarpalpus, auf dem mindestens ein  $\Delta$ S3-Sensillum zu finden ist (Abb. 73 B).

So wie bei der Lonchopteridae kommen aber auch bei der Syrphidae gleich drei IS-Sensillen vor (Abb. 73). Zwei IS2-Sensillen bilden ein spiegelsymmetrisches Paar in der anterioren Gruppe; vom unverzweigten Dendriten zieht nur ein schmaler Ausläufer zum jeweiligen Ecdysialporus (Abb. 10 B; 73 A), während der Dendrit der stratoterminalen Sinneszellen ein ausladendes Lamellensystem aus flachen und dicht gestapelten Platten bildet (Abb. 10 A; 73 B). Diese Lamellenstapel weisen bei den beiden Sensillen spiegelsymmetrisch voneinander weg zur Kutikulawand, d.h. nach dorsal bzw. ventral (Abb. 10 A). In der Ultradünnschnittserie ist zu erkennen, daß der lamellige Dendrit der IS2-Sensillen etwa 2,5 µm proximal der unverzweigten Sinneszelle endet und sogar das Cilium der stratoterminalen Sinneszelle ca. 1,7 µm weiter proximal liegt (Abb. 74).

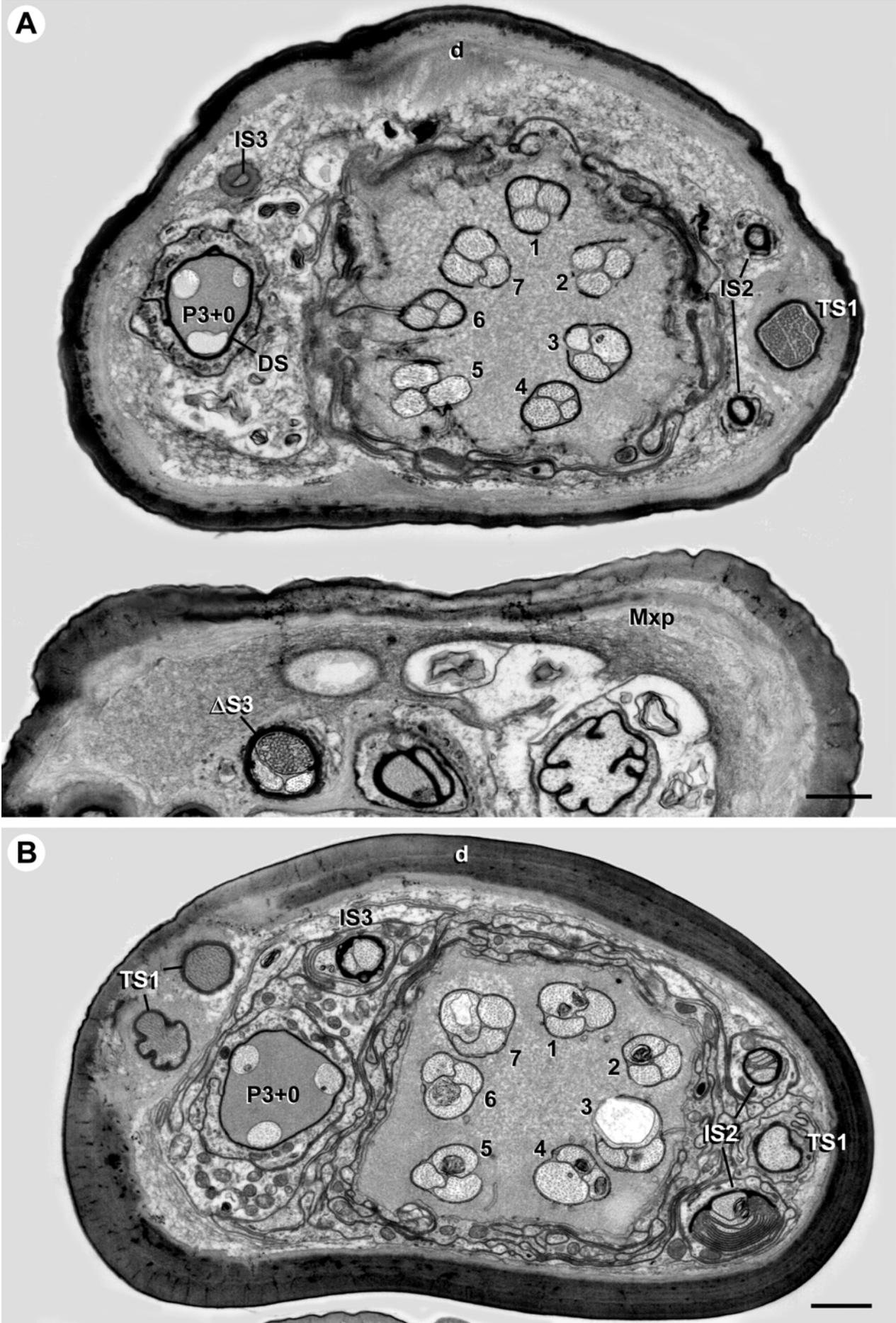
Das dritte IS-Sensillum ist dreizellig und liegt in der posterioren Gruppe dorsal des Pegs (Abb. 73). Weiterer Unterschied des IS3-Sensillums gegenüber den beiden IS2-Sensillen besteht noch im Bau der unverzweigten Dendriten und der apikalen Kutikulastruktur. Zumindest ein Dendritenaußenglieder der conoterminalen Rezeptorzellen besitzt distal einen großen Durchmesser und gelangt durch einen zentralen Kanal in die Kutikulaaußenstruktur (Abb. 73 B). Letztere ist in der Antennenkutikula versenkt und die Bauweise ähnelt dem Kutikulalabyrinth der LaS2-Sensillen bei den Bibionomorpha-Larven (Abb. 73 B). Der Dendrit der stratoterminalen Sinneszelle bildet dagegen ein verhältnismäßig kleines Lamellensystem (Abb. 10 D).

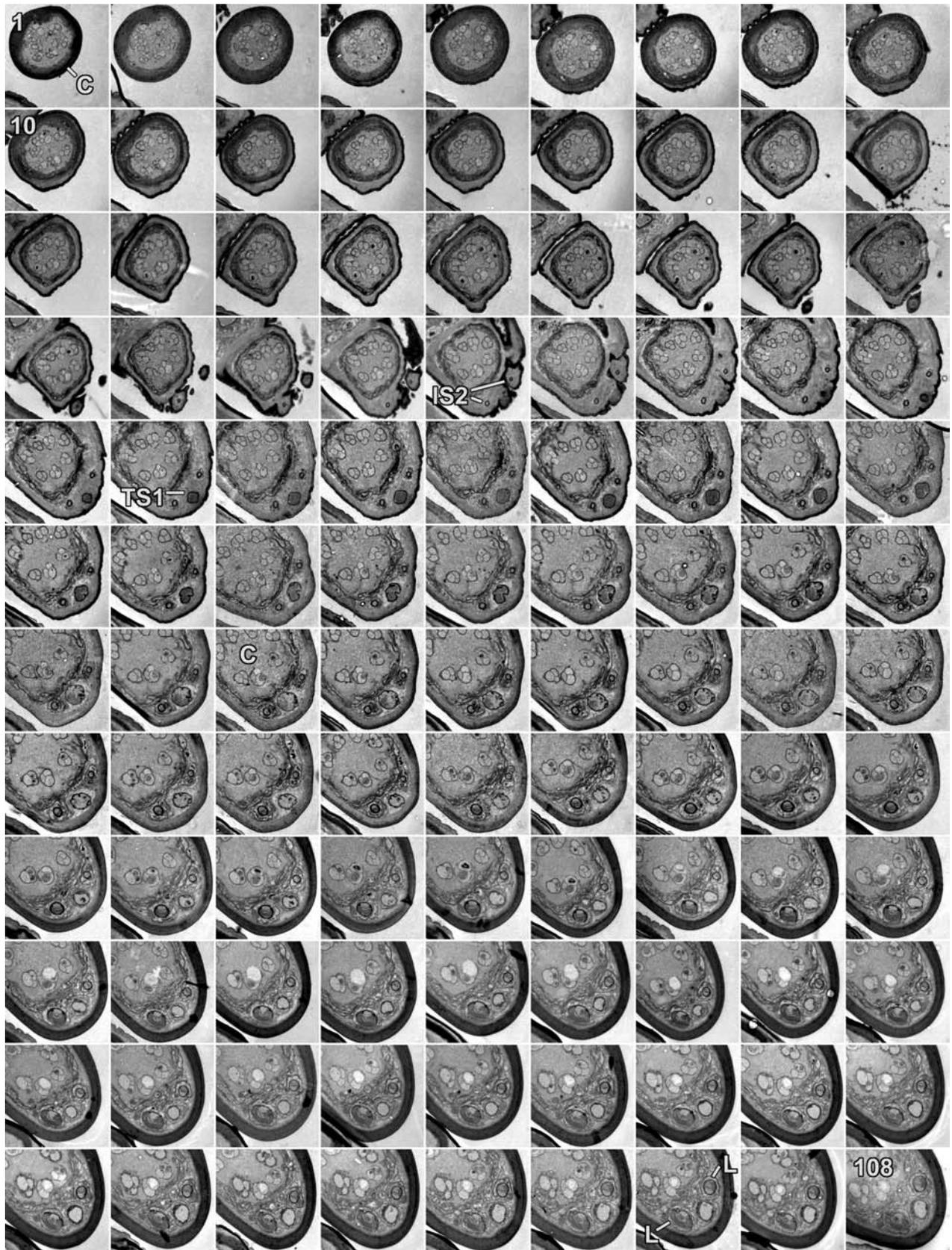
Auch die drei TS1-Sensillen verteilen sich auf die beiden Sensillengruppen, allerdings endet nur eines anterior, zwischen dem IS2-Paar (Abb. 10 B, C; 73 A), die übrigen beiden etwas proximal des Pegs (Abb. 13 B; 73 B).

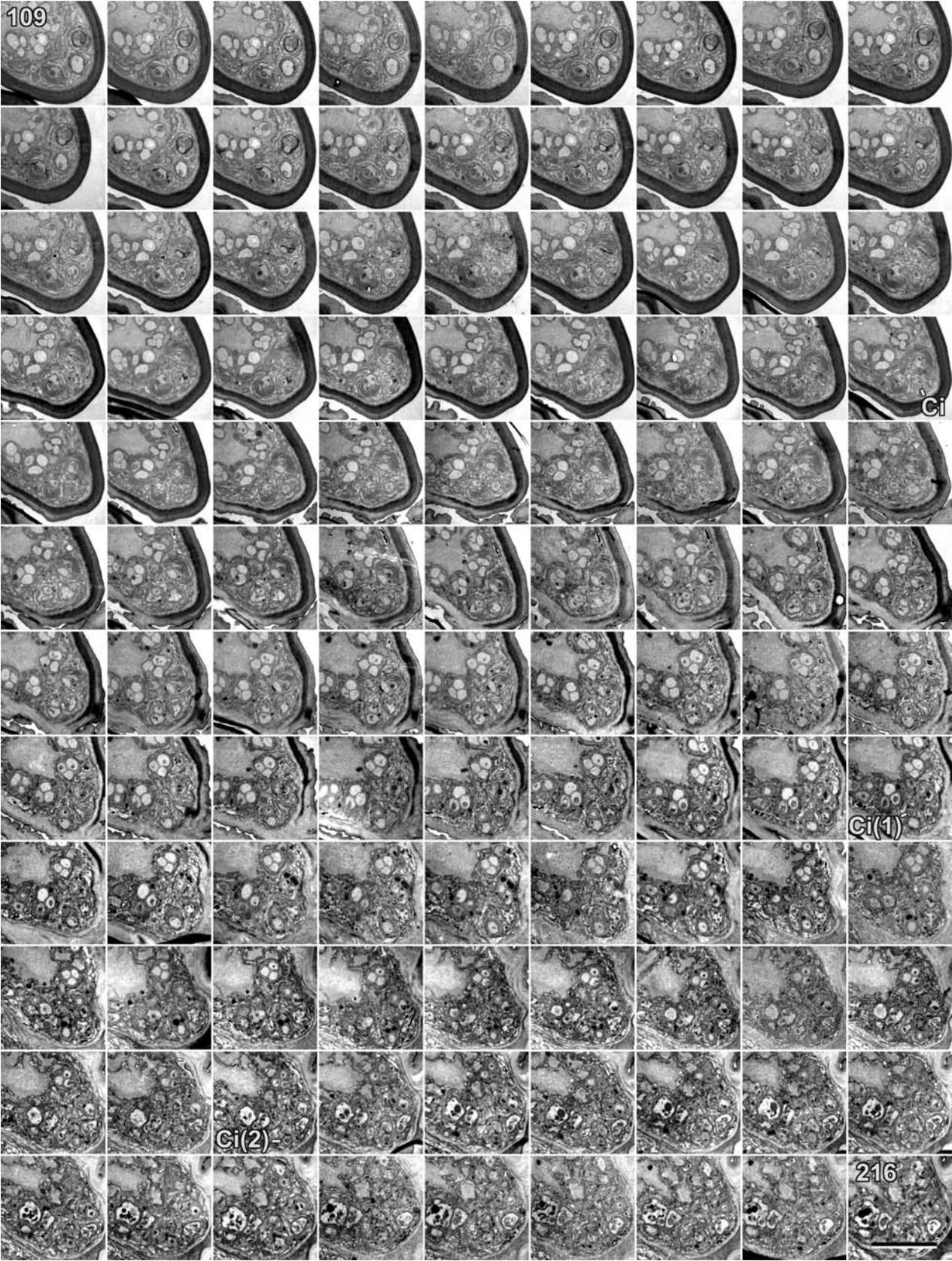
Als weitere Übereinstimmung zwischen der Syrphidae und der Lonchopteridae weisen auch die Sinneszellen von *Episyrphus balteatus* Cilien mit zentral-akzessorischen Mikrotubuli bzw. Mikrotubulidoublets auf (Abb. 16 D-G). Dies trifft nicht nur für die antennalen Sensillen, sondern auch für die Sensillen des Maxillarpalpus zu (Abb. 16 H).

**Abb. 73)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Episyrphus balteatus* (Syrphidae, Teil I). **A, B)** Distaler (**A**) und proximaler (**B**) Querschnitt des rechten Antennen-Maxillar-Komplexes; die in dieser Arbeit gefundenen Sensillentypen beschränken sich offensichtlich nicht auf die Antennen, wie ein  $\Delta S3$ -Sensillum auf dem Maxillarpalpus zeigt. 1-7, Cone-Einheiten, die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet; DS, Dendritenscheide; Mxp, Teil des Maxillarpalpus; d, dorsal; Balken: 1 µm.

**Abb. 74)** Ultradünnschnittserie der rechten Antenne von *Episyrphus balteatus* (Syrphidae, Teil II) (zweiseitige Abbildung); Zusammenstellung von 216 aufeinanderfolgenden Querschnitten, von distal (1) nach proximal (216); die Aufnahmen zeigen jeweils nur die posteriore Hälfte der Antenne mit der Dorsalseite rechts oben. Die Sensillen sind exemplarisch auf ausgewählten Schnitten beschriftet. Betrachtet man beispielsweise das ventrale IS2-Sensillum in dieser Serie, so fällt auf, daß das Cilium des lamellierten Dendriten [Ci(2)] ca. 1,7 µm weiter proximal liegt im Vergleich zum Cilium des unverzweigten Dendriten [Ci(1)]; L, Lamellensystem; Ci, Cilium; Balken: 5 µm; (übernächste Seite).



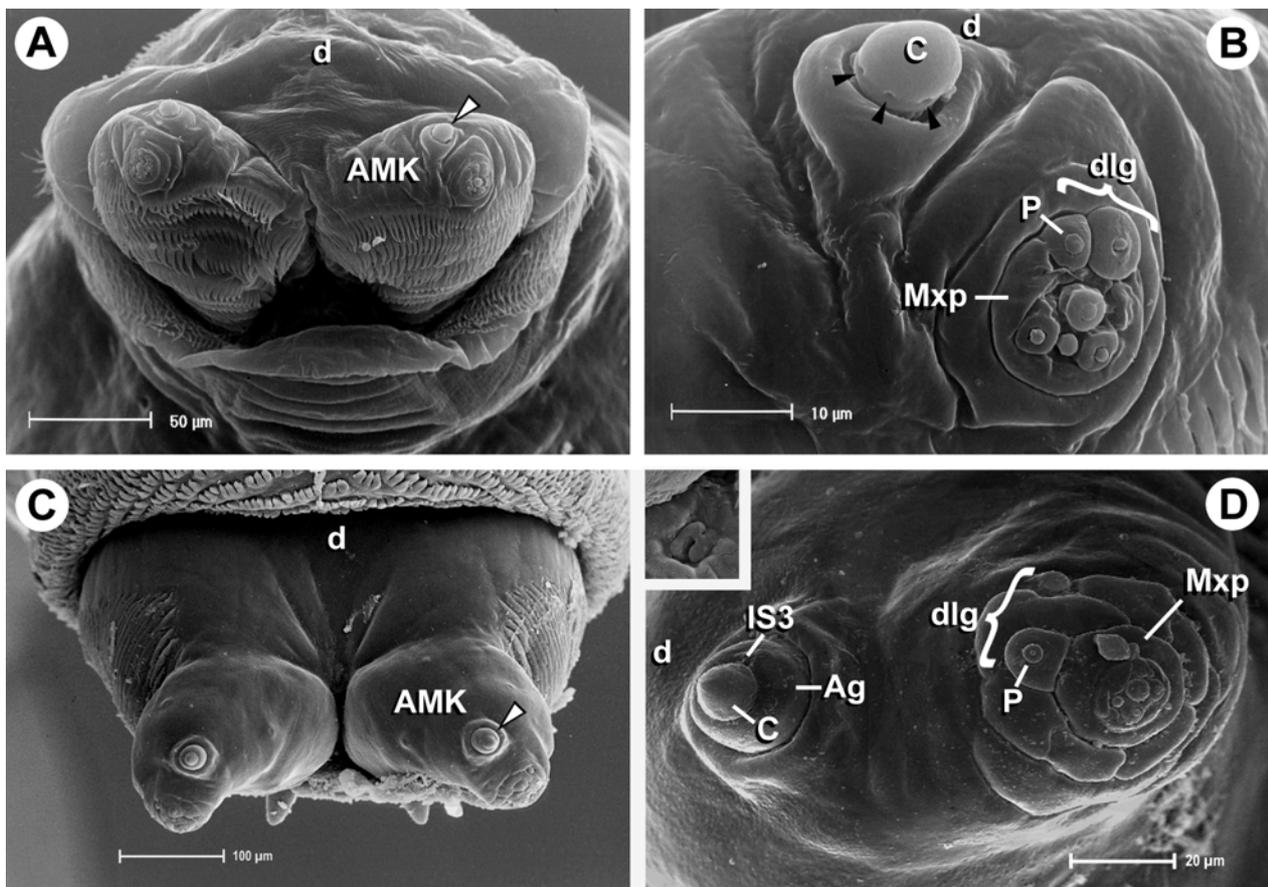




## 4.2.12.3 Schizophora

*REM*

Wie zuvor bei den Syrphidae sind auch die Antennen der beiden hier untersuchten Schizophora-Larven in den jeweiligen AMK integriert (Abb. 75). Bei den Antennen ist mehr oder weniger deutlich ein kurzes erstes Antennenglied zu erkennen, während die Sensillen des Maxillarpalpus scheinbar direkt auf dem gemeinsamen Sockel des Komplexes inserieren (Abb. 75 B, D). Von den Sensillen des Maxillarpalpus werden zwei bis drei dorsoposterior meist etwas abseits liegende zur dorsolateralen Sensillengruppe („dorsolateral group“; Singh & Singh 1984) zusammengefaßt (Abb. 75 B, D). Die Antennen der Schizophora sind relativ gleichförmig und einfach gebaut; meist ist nur der kuppelförmige Cone und in einigen Fällen posterior noch der laterale Porenrezeptor („lateral pore receptor“; Chu & Axtell 1971) zu erkennen (Abb. 75 B, D). Dieses Sensillum liegt stets etwas versenkt und zeichnet sich durch eine unregelmäßige Kutikulaoberfläche aus (Abb. 75 D, Insert). Nur in seltenen Fällen erlaubt ein breiter Spalt um die Basis



**Abb. 75)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Drosophila melanogaster* (Drosophilidae; **A, B**) und bei einer Calliphoridae (**C, D**). **A und C**) Frontalansicht der Kopfbereiche; *Pfeilspitzen*, linke Antennen; *AMK*, Antennen-Maxillar-Komplex. **B und D**) Übersichten der linken Antennen-Maxillar-Komplexe; der laterale Porenrezeptor (*IS3*) fällt durch seine unregelmäßige Kutikulaoberfläche auf (**D**, Insert; Vergrößerung: x 5300); *Pfeilspitzen*, Häutungsporen des Cones; *AG*, Antennenglied; *dlg*, dorsolaterale Sensillengruppe des Maxillarpalpus (*Mxp*). *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahmen von H. Hruschka).

des Cones einen Blick auf versteckt liegende und sehr unscheinbare Kutikulaerhebungen, die auf weitere Sensillen hinweisen könnten.

#### *Ultrastruktur*

So wie bei den meisten „Orthorrhapha“ und allen bisher beschriebenen Cyclorrhapha, ist auch der Cone der beiden Schizophora-Larven mit sieben Triaden ausgestattet (Abb. 76 A; 77 A, E). Im Gegensatz zu den „Aschiza“ besitzt der Cone von *Drosophila* sp. und von der Calliphoridae jedoch Wandtyp I.

Betrachtet man die Kutikulaaußenstrukturen bzw. Antennenquerschnitte der beiden Schizophora-Larven, entsteht der Eindruck, daß der antennale Peg bei diesen Larven fehlt. Verfolgt man jedoch die Axone der antennalen Sensillen auf ihrem Weg in das Deutocerebrum, stellt man fest, daß proximal weitere Axone zum Antennennerv stoßen, die zu mindestens zwei weiteren Sensillen gehören. Eines dieser Sensillen zeigt distal die Charakteristika eines [3+0] Pegs, wie der Peg der Lonchopteridae und der Syrphidae; das Sensillum liegt bei den Schizophora-Larven jedoch nicht auf den Antennen, sondern in der dorsolateralen Sensillengruppe des Maxillarpalpus (Abb. 77 A). Die strukturellen Übereinstimmungen reichen von äußeren Merkmalen, wie z.B. einem abgesetzten Kutikulasockel und einer gefurchten Sensillenspitze, bis zur inneren Morphologie, wie dem erweiterten Dendritenscheidenlumen mit drei peripher gelegenen Dendriten, die bis zur Sensillenspitze reichen (Abb. 77 A).

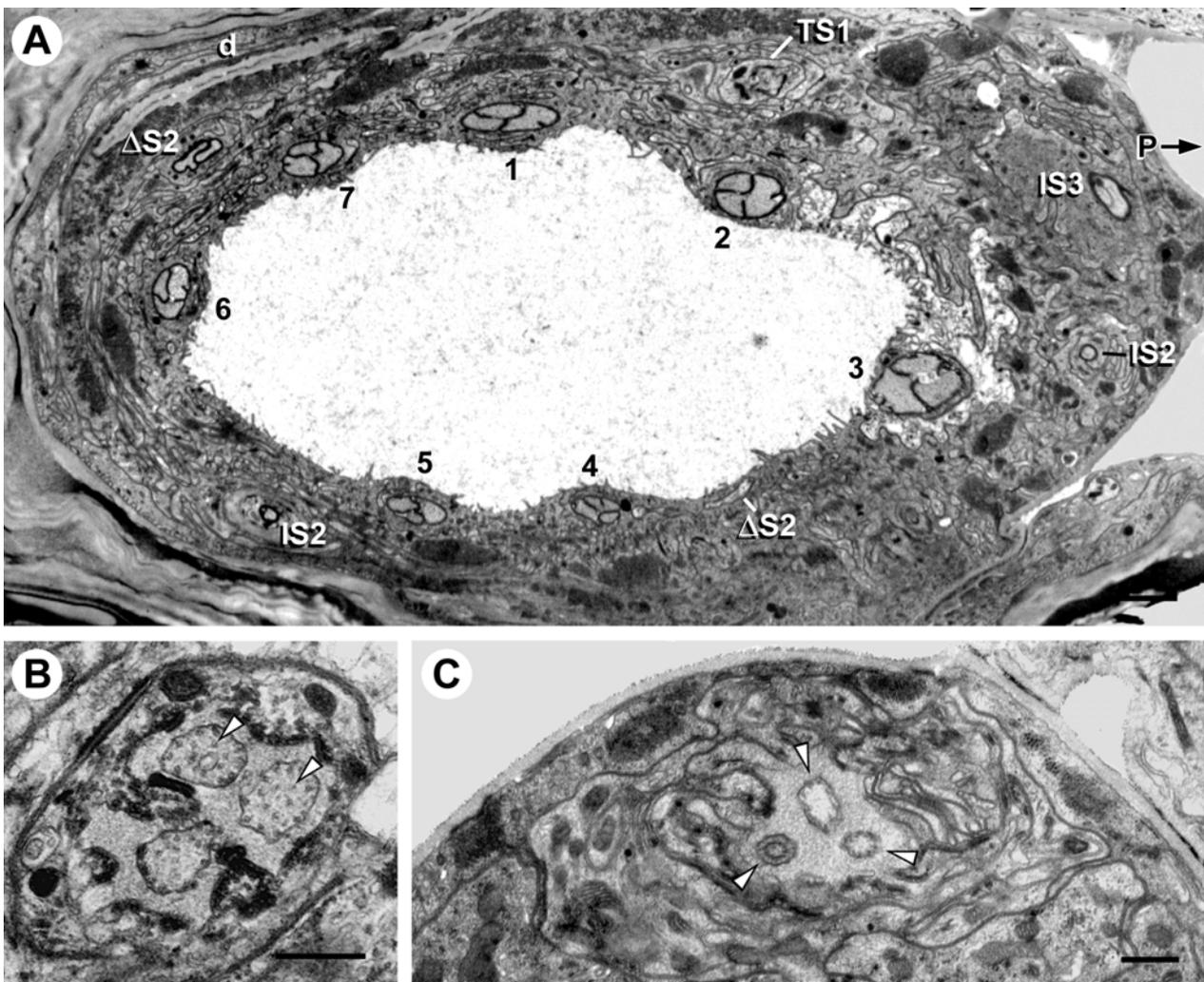
Darüber hinaus fallen viele Gemeinsamkeiten vor allem mit dem Sensilleninventar von *Lonchoptera lutea* auf. Posterior des Cones liegt das zweite im REM sichtbare Sensillum, der laterale Porenrezeptor (LPR). Es ist eines von drei IS-Sensillen der Schizophora-Antennen (Abb. 76 A, C; 77 A-E). Während die beiden anderen jedoch IS2-Sensillen sind, die ohne äußerlich sichtbare Kutikulafortsätze mit sehr schmalen Dendritenausläufern enden (Abb. 76 A; 77 E), ist der Dendritendurchmesser der conoterminalen Sinneszellen des LPR größer (Abb. 77 D); zumindest einer dieser Dendriten zieht bis weit distal in die versenkte und porös wirkende Kutikulastruktur des LPR (Abb. 11 E; 77 A-C). Diese Kutikulastruktur erinnert, wie bei der Syrphidae, stark an das Kutikulalabyrinth des LaS2-Sensillums der Bibionomorpha; wie eine Kappe liegt die schwammartig mit feinen Kanälen durchzogene und elektronenoptisch sehr dichte Kutikulastruktur über den distalen Enden der unverzweigten Dendritenaußenglieder (Abb. 11 E; 77 B, C). Das Lamellensystem des LPR ist wie bei dem IS3-Sensillum der Lonchopteridae und der Syrphidae relativ klein (Abb. 77 D).

Fünf weitere Sensillen, die im REM nicht zu sehen sind, enden an der Spitze des ersten Antennenglieds und verteilen sich rund um die Cone-Basis (Abb. 76 A; 77 A, E). Anders als bei der Syrphidae gehören zwei  $\Delta$ S2-Sensillen zum Sensilleninventar von *Drosophila* sp. und der Calliphoridae; wie bei der Lonchopteridae nehmen sie eine dorsale und eine ventrale Position ein (Abb. 76 A; 77 A, E). Darüber hinaus enden lateral innen bzw. außen vom ventralen  $\Delta$ S2-Sensillum die beiden schon erwähnten IS2-Sensillen (Abb. 76 A; 77 E). Die Lamellensysteme dieses Sensillenpaares liegen tief im Inneren des AMK und sind wesentlich größer als beim LPR.

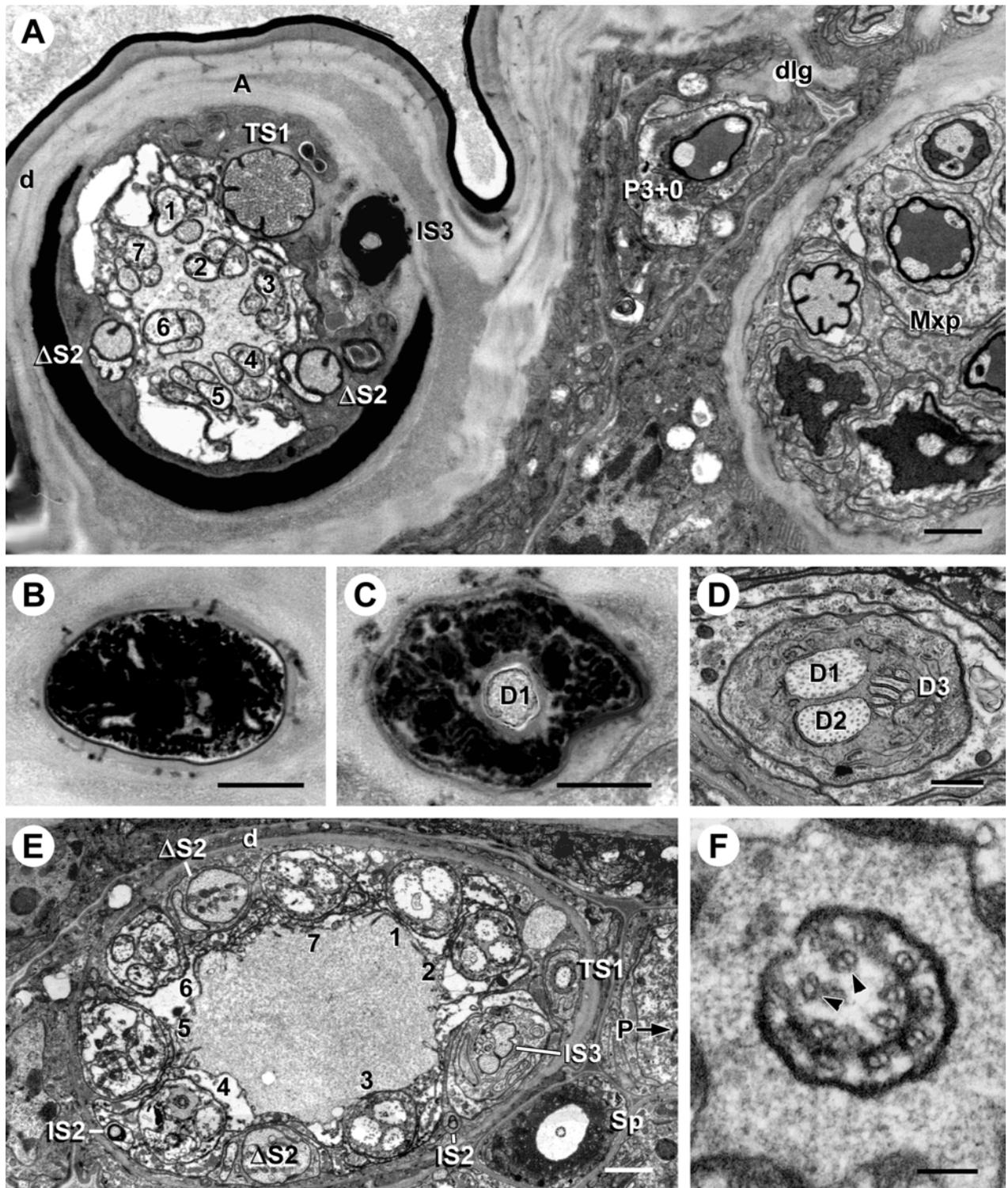
Dorsal des LPR befindet sich schließlich noch ein TS1-Sensillum, das distal einen großen Tubularkörper bildet (Abb. 13 A; 76 A; 77 A, E).

Ähnlich dem [3+0] Peg am Rand des Maxillarpalpus, schließt sich auch die Sinneszelle eines Scolopalorgans (Abb. 14 D) erst sehr weit proximal dem Antennennerv an; distal ist eine Zuordnung des Sensillum, dessen reizaufnehmenden Strukturen zwischen der Antenne und den Sensillen des Maxillarpalpus liegen, nicht eindeutig (Abb. 77 E).

Abschließend ist festzustellen, daß auch bei *Drosophila* sp. und der Calliphoridae zumindest die Sinneszellen der antennalen Sensillen Geißeln mit zentral-akzessorischen Mikrotubuli besitzen (Abb. 76 B; 77 F). Das Cilium des Scolopalorgans ist aber, wie bei der Lonchopteridae, ausgenommen von dieser Sonderbildung (Abb. 77 E).



**Abb. 76)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Drosophila* sp. (Drosophilidae); Querschnitte der linken Antenne. **A)** Antennenübersicht; 1-7, Triaden des Cones, *Pfeil*, weist auf die Lage des Pegs (*P*) hin; die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **B)** Geißelregion einer Cone-Triade mit zentral-akzessorischen Mikrotubulidoublets (*Pfeilspitzen*). **C)** Die drei Cilien (*Pfeilspitzen*) des lateralen Porenrezeptors (IS3). *d*, dorsal; Balken: (A) 2  $\mu\text{m}$ ; (B,C) 0,5  $\mu\text{m}$ .



**Abb. 77)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Calliphoridae; Querschnitte der linken Antenne. **A)** Übersicht des Antennen-Maxillar-Komplexes mit der Antenne (*A*) und einem Teil des Maxillarpalpus (*Mxp*), in dessen dorsolateralen Sensillengruppe (*dlg*) sich ein [*P3+0*] Peg befindetet. **B-D)** Ultradünnschnittserie des lateralen Porenrezeptors (*IS3*) von der apikalen (**B**) Kutikulastruktur bis zum proximalen (**D**) Lamellensystem (*D3*). **E)** Basale Antennenübersicht; *Pfeil*, weist auf die Lage des Pegs (*P*) hin; die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **F)** Cilium einer Cone-Triade mit zentral-akzessorischen Mikrotubulidoublets (*Pfeilspitzen*). *d*, dorsal; Balken: (**A,E**) 1  $\mu\text{m}$ ; (**B-D**) 0,5  $\mu\text{m}$ ; (**F**) 0,1  $\mu\text{m}$ .

**Tab. 4.7)** Antennales Sensilleninventar der larvalen Cyclorrhapha.  $\Sigma$ , Summe; *akz. MT*, zentral-akessorische Mikrotubuli\*; *Mxp*, Maxillarpalpus; *n*, Anzahl; *P*, Porentyp; *SZ*, Sinneszellen.

Familie	Art	Cone		Peg	$\Delta S_{2/3}$ n x SZ	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
		$\Sigma$ n x SZ	P.			$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	
Lonchop- teridae	<i>Lonchoptera</i> <i>lutea</i>	7 x 3 akz. MT	II	3+0	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x IS2	2	2 x TS1	1
Syrphidae	<i>Episyrphus</i> <i>balteatus</i>	7 x 3 akz. MT	II	3+0	-	1	1 x IS3	2	2 x IS2	3	3 x TS1	
Drosophilidae	<i>Drosophila</i> sp.	7 x 3 akz. MT	I	3+0 ⇒ Mxp	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x IS2	1	1 x TS1	1 ⇒ Mxp
Calliphoridae	Gen. sp.	7 x 3 akz. MT	I	3+0 ⇒ Mxp	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x IS2	1	1 x TS1	1 ⇒ Mxp

Bevor in Kapitel 4.3 die Antennen und antennalen Sensillen von fünf ausgewählten Außengruppenvertretern beschrieben werden, sind nochmal die antennalen Sensillen aller untersuchter Dipterenlarven (Ergebnisse dieser Arbeit + veröffentlichter Beschreibungen) in Tabelle 4.8 zusammengefaßt.

\* Die Anmerkung „akz. MT“ ist aus Platzgründen zwar nur für den Cone angegeben, bezieht sich jedoch stets auf praktisch alle gefundenen Sensillen eines Vertreters mit Ausnahme des Scolopalorgans.

**Tab. 4.8)** Die antennalen Sensillen von Dipterenlarven.  $\Sigma$ , Summe;  $n$ , Anzahl;  $P$ , Parentyp;  $SZ$ , Sinneszellen; grau unterlegte Vertreter: hier untersucht.

Klassifikation	Familie	Art	Cone $\Sigma n \times SZ$ ( $n \times 3$ & $n \times 2$ )	Peg	$\Delta S2/3$ $n \times SZ$	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
						$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	
Tipulomorpha	Tipulidae (s. H.)	<i>Nephrotoma</i> sp.	7 x 3/2 (5x & 2x)	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
			7 x 3/2 (5x & 2x)	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
			?	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x ? S2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
Culicomorpha/ Culicoidea	Limoniidae (s. H.)	<i>Austrolimnophila ochracea</i>	7 x 3/2 (6x & 1x)	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
			7 x 3/2 (4x & 3x)	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
			7 x 3/2 (3x & 4x)	3+1	2 x 2			3	2 x eDS2 1 x IS2	3	1 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	1
	Chaoboridae	<i>Chaoborus crystallinus</i> (Nicastro et al. 1995)	6 x 3/2 (2x & 4x)	-	3 x 2	-		-		3	1 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
	Culicidae	<i>Aedes mariaae</i>	[6+1] x 3/2 (2+1x & 4x)	3+1	3 x 2	-		1	1 x IS2	3	1 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	

Klassifikation	Familie	Art	Cone $\Sigma n \times SZ$ ( $n \times 3$ & $n \times 2$ )	Peg	$\Delta S2/3$	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
						$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	
		<i>Aedes aegypti</i> (Zacharuk et al. 1971, Zacharuk & Blue 1971 a,b)	(6&1) x 3/2/1	4	3 x 2	-		-		2	1 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>m</sub>	1
		<i>Toxorhynchites brevipalpis</i> (Jez & McIver 1980)	(5&1) x 3/2/1	4	3 x 2	-		-		3	1 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>	
Culicomorpha/ Chironomoidea	Simuliidae	<i>Simulium</i> sp.	-	4+1	2 x 2	-		-		-		
		diverse Arten (Craig & Batz 1982)	-	5	2 x 2	-		-		-		
	Ceratopogonidae	<i>Bezzia</i> sp.	7 x 3/2 (3x & 4x)	4+1	3 x 2	2	2 x eDS3	-		4	3 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>	
	Chironomidae	<i>Chironomus</i> sp.	8 x 3/2 (3x & 5x)	4+1	3 x 2	2	2 x eDS3	-		3	1 x SI 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>	1
		<i>Tanytus</i> sp.	8 x 3/2 (3x & 5x)	4+1	3 x 2	2	2 x eDS3	-		3	1 x SI 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>	1
Blepharicero- morpha	Blephariceridae	<i>Liponeura</i> sp.	3 x 3/2 (1x & 2x)	3+1	2 x 2	1	1 x eDS3	1	1 x eDS2	4	2 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>	1

		<i>Hapalothrix lugubris</i>	3 x 3/2 (1x & 2x)	II	3+1	2 x 2	1	1 x eDS3	1	1 x eDS2	4	2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>m</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	1
Bibionomorpha	Bibionidae	<i>Bibio marci</i>	42 x 3-6	III	4+1	3 x 3	2	2 x IS3	3	1 x LaS2 2 x eDS2	1	1 x TS1	
	Mycetophilidae	Gen. sp.	9 x 3	III	4+1	3 x 3	2	2 x IS3	3	1 x LaS2 2 x S2	3	3 x TS1	1
	Sciaridae	<i>Sciarra</i> sp.	9 x 3	III	4+1	1 x 2 2 x 3	2	2 x IS3	3	1 x LaS2 2 x S2	3	3 x TS1	1
	Cecidomyiidae	Gen. sp.	15 x 3-12	II	4+1	1 x 2 2 x 3	2	2 x IS3	3	1 x LaS2 2 x eDS2	3	3 x TS1	1
		Diverse Arten (Solinas et al. 1987)	9 x 3-9	II	4?	1 x 3	?	nicht ganz bearbeitet	?		?	1 x TS1	1
Psychodomorpha	Psychodidae	<i>Satohelliella</i> sp.	5 x 3 und 2 x 3	I	4+0	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x eDS2	4	1 x S1 3 x TS1 <sub>d</sub>	
		<i>Psychoda cinerea</i> (Seifert et al. 1990)	7 x 3	II	-	3 x 2	?	(1 x IS3 → falsch als S2 interpret.)	2	2 x eDS2	5	1 x S1 3 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	
	Trichoceridae	<i>Trichocera</i> sp.	7 x 3	I	4+1	3 x 3	2	2 x IS3	2	2 x eDS2	4	1 x S1 2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	

Klassifikation	Familie	Art	Cone $\Sigma n \times SZ$ ( $n \times 3$ & $n \times 2$ )	Peg	$\Delta S2/3$	3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
						$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	
	Anisopodidae	<i>Sylvicola</i> sp.	7 x 3 und 2 x 3	I 4+1	3 x 2	2	2 x IS3	2	2 x eDS2	4	1 x S1 2 x TS1 <sub>d</sub> 1 x TS1 <sub>b</sub>	1
Xylophago- morpha	Xylophagidae	<i>Xylophagus cinctus</i>	7 x 3	I 3+1	3 x 2	2	2 x IS3	1	1 x eDS2	-		
Stratiomyomorpha	Stratiomyidae	<i>Sargus bipunctatus</i>	7 x 3	I 3+1	3 x 2	2	2 x IS3	1	1 x eDS2	1	1 x TS1 <sub>b</sub>	
		<i>Microchrysa</i> sp. (H. Hruschka 1996)	7 x 3	I 4	3 x 2	?		1	1 x eDS2	1	1 x TS1 <sub>b</sub>	
Tabanomorpha	Rhagionidae	<i>Rhagio</i> sp. I	7 x 3	III 4+1	3 x 2	2	2 x IS3	1	1 x eDS2	1	1 x TS1 <sub>b</sub>	1
	Tabanidae	<i>Hybomitra bimaculata</i>	7 x 3	I 4+1	3 x 2	?		1	1 x eDS2	1	1 x TS1 <sub>b</sub>	
	Vermileonidae	<i>Vermileo vermileo</i>	7 x 3/2 (6x + 1x)	II 3+0	-	1	1 x IS3	-		6	1 x S1 5 x TS1	
Muscomorpha/ Asiloidea	Therevidae	<i>Thereva</i> sp.	?	III 3+1	3 x 2	?		1	1 x eDS2	1	1 x TS1	
Muscomorpha/ Empidoidea	Empididae	<i>Empis</i> s.l.	7 x 3	I 3+1	2 x 2	-		-		1	1 x TS1	
	Dolichopodidae	Gen. sp.	7 x 3	I 3+1	2 x 2	-		-		1	1 x TS1	

Muscomorpha/ Muscoidea/ Aschiza	Lonchopteridae	<i>Lonchoptera lutea</i>	7 x 3 akz. MT	II	3+0	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x IS2	2	2 x TS1	1
	Syrphidae	<i>Episyrphus balteatus</i>	7 x 3 akz. MT	II	3+0	-	1	1 x IS3	2	2 x IS2	3	3 x TS1	
Muscomorpha/ Muscoidea/ Schizophora (Acalyptratae)	Drosophilidae	<i>Drosophila</i> sp.	7 x 3 akz. MT	I	3+0 ⇨ Mxp	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x IS2	1	1 x TS1	1 ⇨ Mxp
		<i>Drosophila melanogaster</i> (Singh & Singh 1984)	7 x 3 ?	II	?	2 x 2	?	(1 x IS3 → falsch als S2 interpret.)	2	2 x ? S2	1	1 x TS1	?
Muscomorpha/ Muscoidea/ Schizophora (Calyptratae)	Calliphoridae	Gen. sp.	7 x 3 akz. MT	I	3+0 ⇨ Mxp	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x IS2	1	1 x TS1	1 ⇨ Mxp
		<i>Calliphora erythrocephala</i> (Richter 1962)	7 x 3 ?	II				nicht bearbeitet					
	Anthomyidae	<i>Hylemya</i> sp. (Honda & Ishikawa 1987a)	7 x 3 ?	I	?	2 x 2	?	(1 x IS3 → falsch als S2 interpret.)	2	2 x ? S2	?	(1 x TS1 ← falsch als S2 interpret.)	?
	Muscidae	<i>Musca domestica</i> (Chu & Axtell 1971)	7 x 3 akz. MT	I	?	2 x 2	?	(1 x IS3 → falsch als S2 interpret.)	2	2 x ? S2	1	1 x TS1	?

### 4.3 Verteilung der antennalen Sensillen bei einigen Außengruppenvertretern

Sofern keine anderen Quellen explizit vermerkt sind, dienen als Grundlage für die einleitenden Abschnitte („Larven“) neben eigenen Beobachtungen folgende Literaturquellen: Brohmer (1988); Jacobs und Renner (1988); Schmitt (1992).

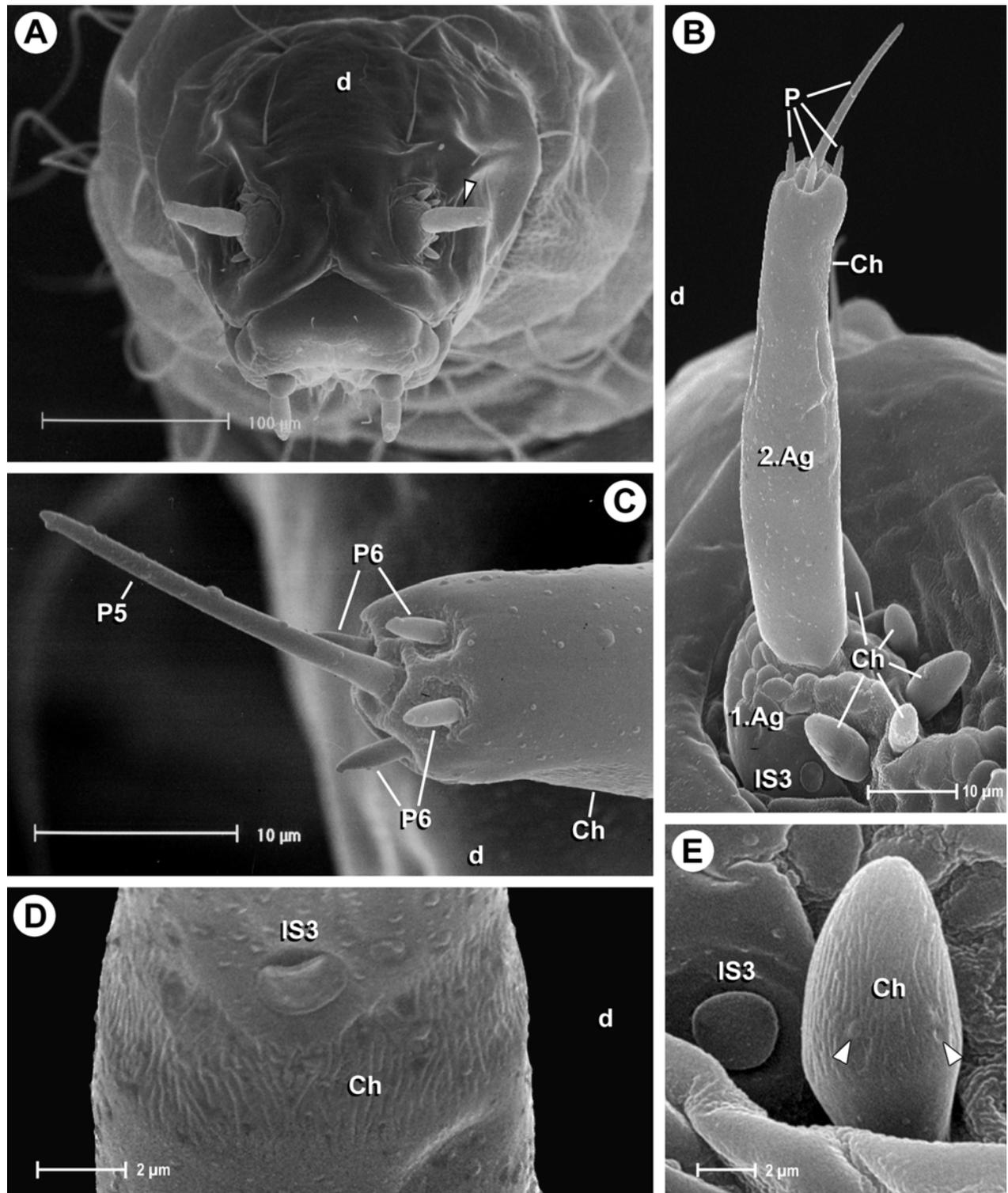
#### 4.3.1 Siphonaptera (Flöhe)

##### *Larven*

Die hell gefärbten Larven der Ordnung Siphonaptera (Flöhe) sind schlank und ihr Körperbau erinnert stark an den vieler „Mückenlarven“, da sie ebenfalls eucephal und apod (beinlos) sind. Im Unterschied zu den Dipterenlarven bewegen sich die stets augenlosen Flohlarven aber mittels caudaler Nachschieber spannerrauenähnlich fort. Die Larven leben nicht wie die Imagines parasitisch, sondern auf dem Boden bzw. bevorzugt in den Wirtsnestern und ernähren sich dort von organischem Material (kauende Mundwerkzeuge). Wagner (1939) unterscheidet zehn Flohfamilien, nach Jacobs und Renner (1988) sind es bereits 16 Familien mit ca. 2000 Arten, von denen die hier untersuchten Larven des Katzenfloh (*Ctenocephalides felis*) zur Familie der Pulicidae gehören. Die Katzenfloh-Larven ernähren sich im übrigen ausschließlich vom bluthaltigen Kot der adulten Flöhe, der aus dem Fell der Wirte abfällt.

##### *REM*

Die langgestreckten Antennen inserieren bei den Larven von *Ctenocephalides felis* dorsolateral im vorderen Kopfbereich (Abb. 78 A). Einem ersten Antennenglied, das sehr kurz und faltig ist, folgt ein relativ langes zweites Glied (Abb. 78 B). Die 14 äußerlich sichtbaren Sensillen verteilen sich auf beide Antennenglieder. Etwa auf halber Höhe des basalen Glieds bilden sechs ähnlich geformte *S. basiconica* mit poröser Sensillenwand ventral einen Halbkreis um das zweite Antennenglied (Abb. 78 B, E). An der Sensillenbasis von mindestens zwei dieser *S. basiconica* sind 3-4 Ecdysialporen zu erkennen, was auf zusammengesetzte Sensillen ähnlich dem Cone schließen läßt (Abb. 78 E). Posterior schließt sich an den Halbkreis ein siebtes Sensillum an, von dem nur eine glatte, nicht-poröse Kutikulascheibe zu sehen ist (Abb. 78 B, E). Nahe der Antennenspitze, etwas unterhalb der distalen Sensillengruppe befindet sich auf der gegenüberliegenden, anterioren Seite noch ein zweites Sensillum dieses Typs (Abb. 78 D). Proximal des distalen scheibenförmigen Sensillum („Plug-Sensillum“) legt sich ein bandförmiges *S. placodeum* mit poröser Kutikulawand um den Antennenschaft (Abb. 78 B-D). Die übrigen fünf Sensillen bilden die distale Sensillengruppe, bestehend aus vier kurzen *S. basiconica*, die ein zentrales und extrem langgestrecktes *S. basiconicum* (oder *S. chaeticum*) umstellen (Abb. 78 B, C).



**Abb. 78)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera). **A)** Übersicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B)** Übersicht der rechten Antenne von posterior; *Ag*, Antennenglieder; *Ch*, poröse Chemosensillen. **C)** Wie **(B)**, aber nur die Antennenspitze mit den fünf *S. basiconica* (*P5/6*) und dem Randbereich des distalen Chemosensillums (*Ch*). **D)** Zwei Sensillen auf der Innenseite des zweiten Antennenglieds der rechten Antenne. **E)** Wie **(B)**, aber Detailaufnahme des basalen „Plug-Sensillums“ (*IS3*); *Pfeilspitzen*, Häutungsporen eines der *S. basiconica* (*Ch*). *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen); (Aufnahme C von H. Hruschka).

### Ultrastruktur

Die sechs *S. basiconica* auf dem basalen Antennenglied von *Ctenocephalides felis* entpuppen sich tatsächlich als Cone-ähnliche Komplexsensillen, die jeweils zwischen ein und vier Triaden enthalten [von innen nach außen: Ch 4x3, 1x3, 3x3, 4x3, 2x3, 4x3] (Abb. 80 D). Die neuronalen Einheiten ziehen wie beim Cone der Diptera zunächst unverzweigt und von einer Dendritenscheide umgeben in den äußeren Sensillenlymphraum, wo die Dendritenscheiden enden. Nachdem die Dendriten eine Verengung des Kutikulafortsatzes passiert haben, bilden die Außenglieder feinste Verzweigungen (Abb. 80 D). Nahe der Sensillenbasis ist die Kutikulawand relativ dick und offensichtlich nicht porös, distal der erwähnten Verengung ist sie dagegen wesentlich dünner und enthält eine Vielzahl von Poren, vergleichbar mit der Cone-Kutikula Typ II (Abb. 80 D).

Auch beim distalen *S. placodeum* auf dem zweiten Antennenglied handelt es sich um ein zusammengesetztes Chemosensillum mit Kutikulatyp II (Abb. 79 A). Im Unterschied zu den basalen Sensillen ist das distale jedoch ein gemischtes Komplexsensillum, das nicht nur dreizellige Einheiten, sondern neben zwei Triaden auch eine Dyade enthält [Ch 2x3 & 1x2] (Abb. 79 B). Auch hier müssen die neuronalen Einheiten zunächst durch eine kutikuläre Verengung treten, bevor sie zahlreiche Dendritenverzweigungen bilden (Abb. 79 A).

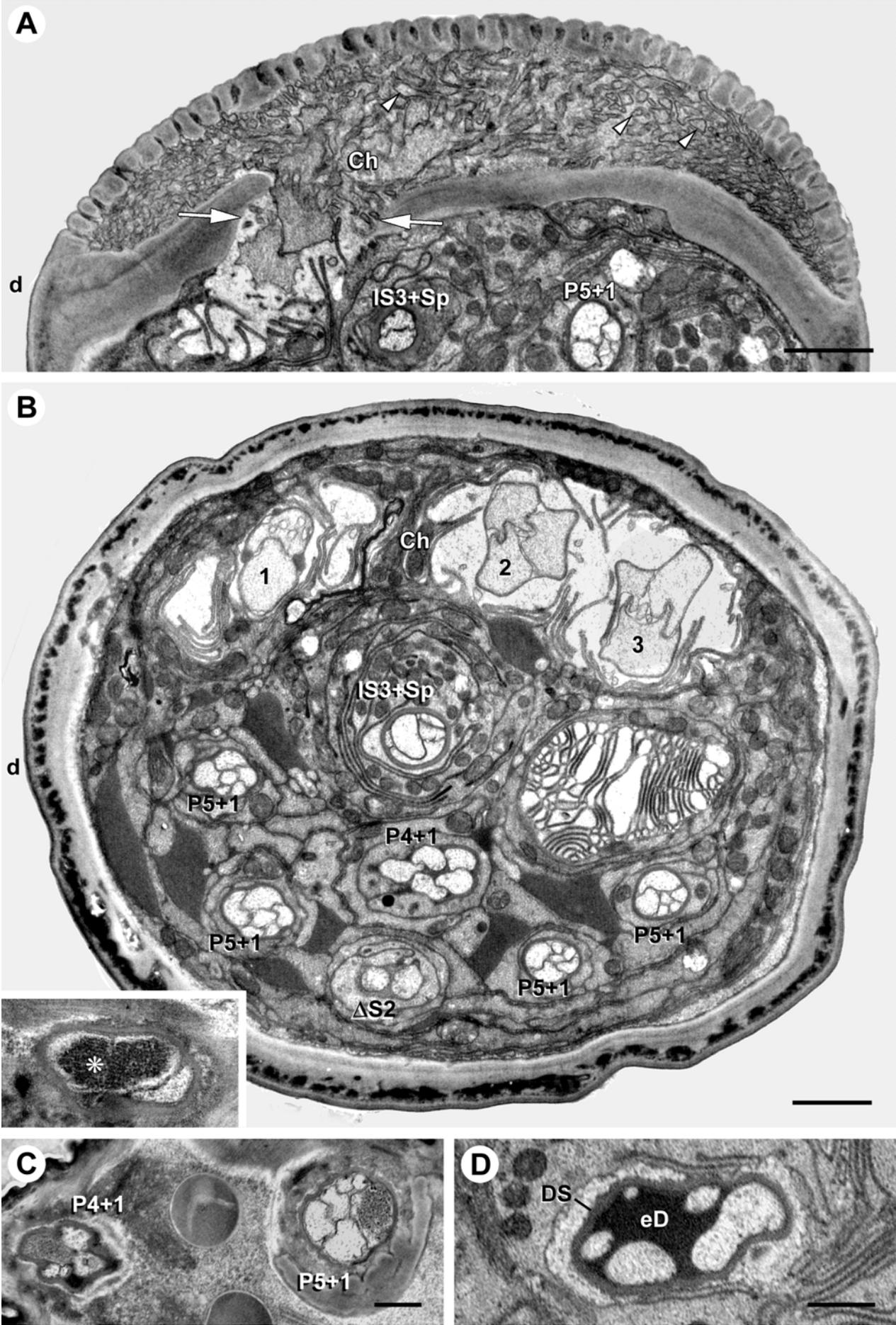
Die fünf *S. basiconica* an der Antennenspitze setzen sich jeweils aus fünf bis sechs Sinneszellen zusammen, deren Dendriten eine [n+1]-Anordnung erkennen lassen; d.h. vier (zentrales Sensillum) bzw. fünf (periphere Sensillen) chemosensitive Außenglieder, die erst nahe der terminalen Öffnung enden, werden bis zur Sensillenbasis von einem mechanosensitiven Dendriten begleitet [P4/5+1] (Abb. 79 B, C). Während die Dendriten distal noch recht eng von der Dendritenscheide umgeben sind (Abb. 79 B, C), ist das umschlossene Lumen proximal deutlich erweitert (Abb. 79 D).

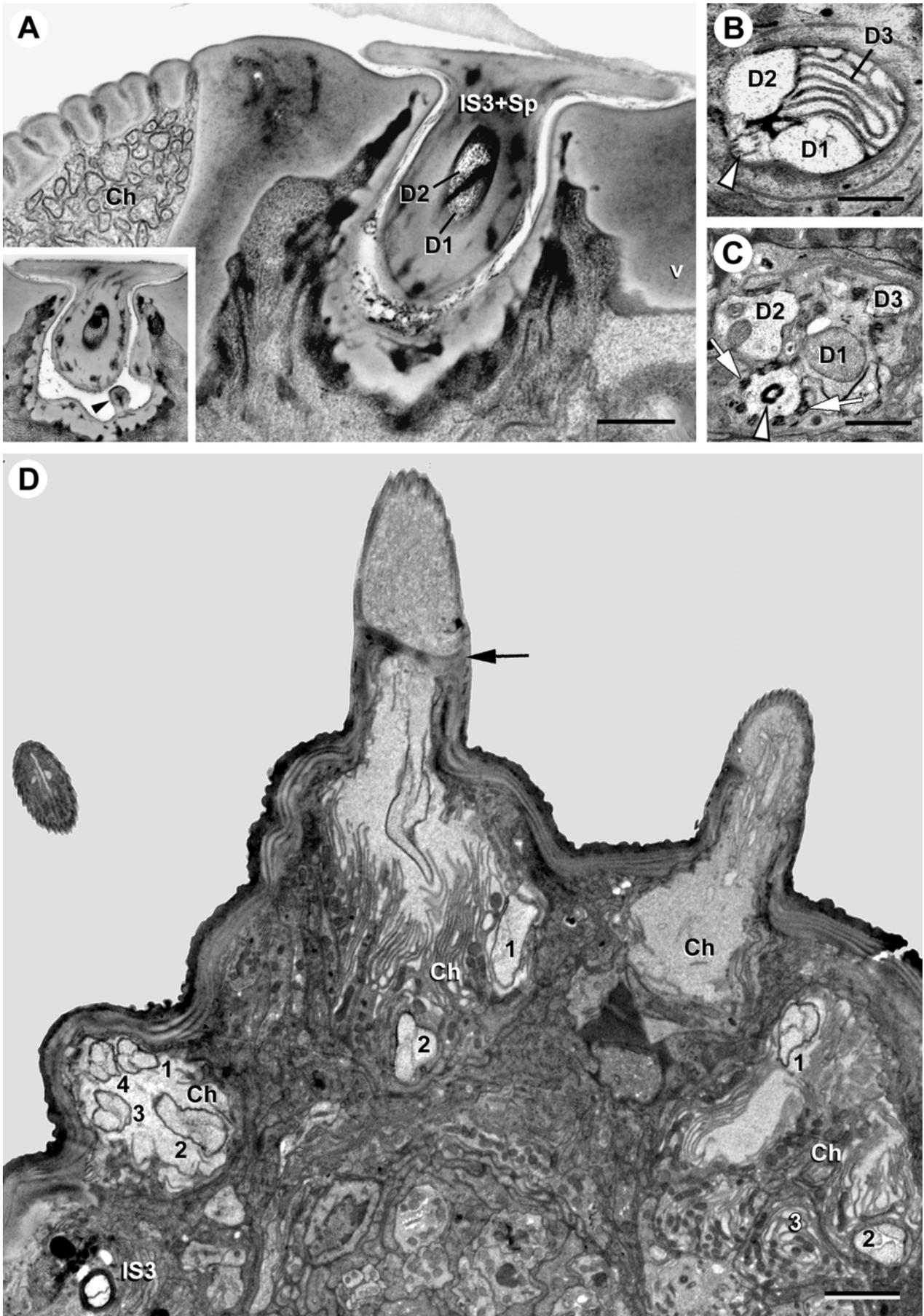
Posterior endet an der Antennenspitze schließlich noch ein  $\Delta S2$ -Sensillum, das aber über keine äußerlich sichtbaren Strukturen verfügt (Abb. 79 B, Insert). Wie man in der Folge sehen wird, ist die Floh-Larve der einzige Außengruppenvertreter, dessen Antennen mit einem  $\Delta$ -Sensillum ausgestattet sind.

Beim basalen und distalen Sensillum mit extern sichtbarer Kutikulascheibe handelt es sich jeweils um IS3-Sensillen, die aber recht ungewöhnliche Spezialisierungen zeigen (Abb. 79 A, B;

---

**Abb. 79)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera; Teil I); Querschnitte der rechten Antenne. **A)** Anteriore Hälfte der Antenne auf Höhe des distalen Chemosensillums (*Ch*) mit Kutikulatyp II und zahlreichen Dendritenverzweigungen (*Pfeilspitzen*); *Pfeile*, Verengung an der Sensillenbasis. **B)** Antennenübersicht etwas proximaler als (**A**); 1-3, Einheiten des distalen Chemosensillums (*Ch*); einer der Dendriten des  $\Delta S2$ -Sensillums enthält einen Tubularkörper (*Stern*) (Insert; Vergrößerung: x 35000). Die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **C)** [P4+1]- und [P5+1] Pegs. **D)** Detailaufnahme des [P4+1] Pegs in einer proximaleren Schnittebene als (**C**); *DS*, Dendritenscheide; *eD*, erweitertes Dendritenscheidenlumen. *d*, dorsal; Balken: (A,B) 1  $\mu$ m; (C,D) 0,5  $\mu$ m.





80 A-C). Eine davon ist die besondere Form der Kutikulaaußenstruktur des „Plug-Sensillum“: ähnlich einem Nagelkopf schließt sich an einen proximalen Zapfen eine Deckplatte an, deren Durchmesser größer ist als die Grube, in die der Zapfen versenkt ist (Abb. 80 A). Die Kutikulastruktur ist fast überall durch einen schmalen Spalt von der umgebenden Antennenkutikula getrennt; die einzige Verbindung zwischen den beiden Kutikulae stellt ein schmaler Steg dar, durch den die beiden unverzweigten Dendriten des IS3-Sensillum in den Zapfen gelangen (Abb. 80 A, Insert). Zwar werden die beiden Außenglieder eng von der Kutikula umgeben, doch im Gegensatz zu vielen anderen IS3-Sensillen mit Kutikulaaußenstrukturen ist die Sensillenwand hier nicht unregelmäßig oder labyrinthartig aufgebaut (Abb. 80 A).

Eine weitere Besonderheit zeigt nur das distale der beiden IS3-Sensillen; in seinem äußeren Sensillenlymphraum befinden sich nicht nur zwei conoterminalen Dendriten und eine stratoterminalen Sinneszelle, sondern noch eine vierte Rezeptorzelle, deren spezifischen Strukturmerkmale auf ein Scolopidium hindeuten (Abb. 80 B, C); der Dendrit endet unmittelbar distal des fast 6 µm langen Ciliums, das proximal in einen elektronenoptisch dichten Ring übergeht. Darüber hinaus findet sich ein massiver Geißelwurzelstrang und proximaler zumindest der Rest eines Mikrotubulischafte in der thekogenen Hilfszelle (Abb. 80 B, C). Den strukturellen Merkmalen nach zu urteilen ist beim distalen „Plug-Sensillum“ also ein Scolopidium mit einem IS3-Sensillum kombiniert.

Während eDS- und TS1-Sensillen bei den Diptera regelmäßig beobachtet werden, kommen sie auf den Antennen von *Ctenocephalides felis* offensichtlich nicht vor.

#### 4.3.2 Mecoptera (Schnabelfliegen)

##### *Larven*

Die oft dunkel gefärbten und holopneustischen Larven der Mecoptera (Schnabelfliegen) zeigen einen raupenähnlichen Habitus mit drei thorakalen Beinpaaren, sowie acht Paar abdominalen Beinsegmenten. Von den weltweit neun Familien (Schmitt 1992) sind drei auch in Europa vertreten: die Boreidae oder Winterhafte (Larven ohne Scheinfüßchen, leben phytophag in Moosen), die schnakenähnlichen Bittacidae oder Mückenhafte (räuberische Larven) und die

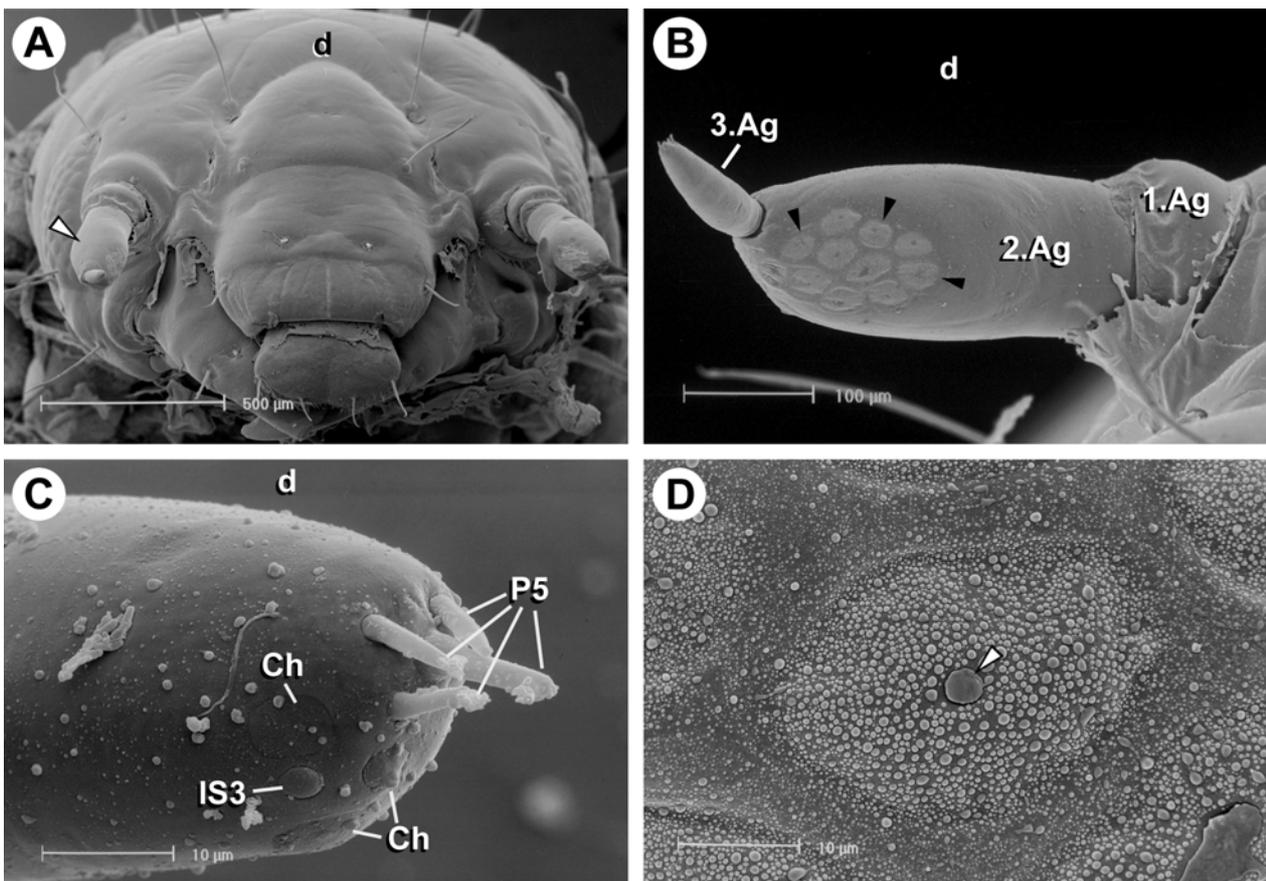
---

**Abb. 80)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera; Teil II); Querschnitte der rechten Antenne. **A-C)** Ultradünnschnittserie des distalen [IS3+SP]-Sensillum von der distalen Kutikulastruktur (**A**), über den Bereich mit dem Lamellensystem (D3) (**B**), bis proximal nahe der Geißelregion (**C**). Der Spalt zwischen dem Kutikulazapfen und der umgebenden Antennenkutikula wird nur durch einen schmalen Steg (*schwarze Pfeilspitze*) überbrückt (**A**, Insert; Vergrößerung: x 13000). *Weißer Pfeilspitzen*, Scolopidium; *Pfeile*, Scolopid in der thekogenen Hilfszelle; *D1* und *D2*, unverzweigte Dendriten. **D)** Ventraler Ausschnitt des basalen Antennenglieds mit posteriorem IS3-Sensillum; an dem längs getroffenen Chemosensillum (*Ch*) in der Abbildungsmitte ist gut zu erkennen, daß die Dendriten durch eine Verengung (*Pfeil*) in den porösen distalen Teil des Sensillum gelangen; *I-4*, Triaden der Komplexchemosensillen. *v*, ventral; Balken: (D) 2 µm; (A-C) 0,5 µm.

Panorpidae oder Scorpionsfliegen. Zur letzten Familie gehört auch *Panorpa vulgaris*, deren Larven in der vorliegenden Arbeit analysiert wurden. Die Larven leben in Bodengängen und ernähren sich in erster Linie nekro- und saprophag, sollen aber auch lebende Insekten oder andere kleine Invertebraten fressen.

#### REM

Die mächtigen Antennen von *Panorpa vulgaris* liegen dorsal der Mandibelgelenke und bestehen aus drei Antennengliedern (Abb. 81 A, B). Das basale Glied bildet einen breiten, aber relativ kurzen Sockel, dem sich das fast genauso breite, aber deutlich längere zweite Antennenglied anschließt; dagegen wirkt das dritte Antennenglied relativ schmal (Abb. 81 B). Nur auf den beiden distalen Gliedern sind Sensillen mit äußerlich sichtbaren Kutikulastrukturen zu erkennen. Besonders auffällig sind die ca. 30 großflächigen S. placodea im apikalen Bereich des zweiten Antennenglieds (Abb. 81 B). Die ovalen Porenplatten sind vierreihig zu einem dicht gepackten Sensillenband zusammengelagert, das einen Großteil des Antennenschafts, mit Ausnahme der



**Abb. 81)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Panorpa vulgaris* (Mecoptera). **A)** Übersicht des Kopfes; *Pfeilspitze*, rechte Antenne. **B)** Übersicht der rechten Antenne; *Pfeilspitzen*, große S. placodea; Ag, Antennenglieder. **C)** Rechte Antennenspitze. **D)** Detailaufnahme eines großen S. placodeums vom zweiten Antennenglied; *Pfeilspitze*, Häutungspore. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

Dorsalseite, umspannt (Abb. 81 B). Bei der großen, aber verschlossenen Pore im Zentrum der Sensillenplatten handelt es sich vermutlich um den einzigen Ecdysialporus des Sensillum (Abb. 81 D). In REM-fixierten Präparaten ist die Kutikulaoberfläche der S. placodea mit zahlreichen Tröpfchen bedeckt (Abb. 81 D). Weitere acht Sensillen befinden sich am distalen Ende des dritten Antennenglieds (Abb. 81 C). Anders als bei der Floh-Larve sind aber nur vier S. basiconica vorhanden, von denen das zentral gelegene etwas länger ist als die umgebenden (Abb. 81 C). Unterhalb dieser Sensillengruppe bzw. auf der Außenseite der Antenne folgen die übrigen vier Sensillen (Abb. 81 C). Ähnlich wie bei der Antenne von *Ctenocephalides felis* ist ein Sensillum mit nicht-poröser Kutikulascheibe von Bereichen mit offensichtlich poröser Kutikulawand umgeben; allerdings verteilen sich bei *Panorpa vulgaris* drei einzelne S. placodea um das scheibenförmige Sensillum, während die Floh-Larve eine zusammenhängende, bandförmige Porenplatte besitzt (Abb. 81 B).

#### Ultrastruktur

*Panorpa vulgaris* besitzt wie die zuvor beschriebene Siphonaptera-Larve auch mehrere vielporige Sensillen in unterschiedlichen Bereichen der Antenne: Drei kleine distale S. placodea nahe der Antennenspitze (Abb. 82 A) und zahlreiche große Porenplatten auf dem zweiten Antennenglied (Abb. 83 A). Jedes der drei distalen S. placodea schließt apikal mit einer eigenen Porenplatte (Wandtyp II) ab und repräsentiert somit wohl ein eigenständiges Sensillum (Abb. 82 A, C). Obwohl die Sensillen jeweils nur eine Triade (innen und mittig) bzw. eine Dyade (außen) enthalten, also faktisch drei Einzelchemosensillen darstellen, weisen verschiedene Merkmale, wie z.B. die spezifische Anordnung der S. placodea, auf einen Zusammenhang mit Cone-ähnlichen Sensillen, insbesondere mit dem distalen Komplexsensillum der Flohlarve hin, bei dem auch eine Dyade neben zwei Triaden liegt (vgl. Abb. 79 B; 82 A).

Bei den großflächigen S. placodea des zweiten Antennenglieds handelt es sich jedoch um „echte“ Einzelchemosensillen mit jeweils einem Sinneszellbündel aus 50 oder mehr Rezeptorzellen, die von einer Dendritenscheide und einem Hilfszellkomplex umschlossen werden (EcS50) (Abb. 15; 83 A). *Panorpa vulgaris* ist der einzige Vertreter aller hier untersuchten Insektenlarven mit diesem für antennale Sensillen scheinbar ungewöhnlichen Einzelchemosensillentyp. Mit über 1500 Sinneszellen, die allein zu den etwa 30 EcS50-Sensillen gehören, stellt die Antenne der Panorpidae nicht nur eine große Ausnahme unter den Larven holometaboler Insekten dar, sondern die Flut von Rezeptorzellen erschwert auch deutlich die Analyse vor allem der proximalen Bereiche der *Panorpa*-Antenne (Abb. 83 A). Anders als bei REM-Präparaten ist die Oberfläche der großen Porenplatten bei TEM-fixierten Tieren offensichtlich frei von aufgelagertem Material (Abb. 83 A).

Neben der Sinneszellausstattung der distalen S. placodea sind noch weitere Gemeinsamkeiten vor allem zwischen dem distalen Antennenglied von *Panorpa vulgaris* und der Flohlarve festzustellen. Zu diesen Übereinstimmungen gehört eine Gruppe von S. basiconica an der

Antennenspitze; das zentral gelegene und längste dieser Sensillen ist wie bei der Siphonaptera-Larve ein [P4+1] Peg, bei dem der mechanosensitive Dendrit in einer separaten Tasche der Dendritenscheide endet (Abb. 82 B). Anders als bei der Flohlarve, deren periphere Pegs sechszellig sind, stellen die drei äußeren S. *basiconica* der Panorpidae aber ebenfalls [P4+1] Pegs dar (Abb. 82 A).

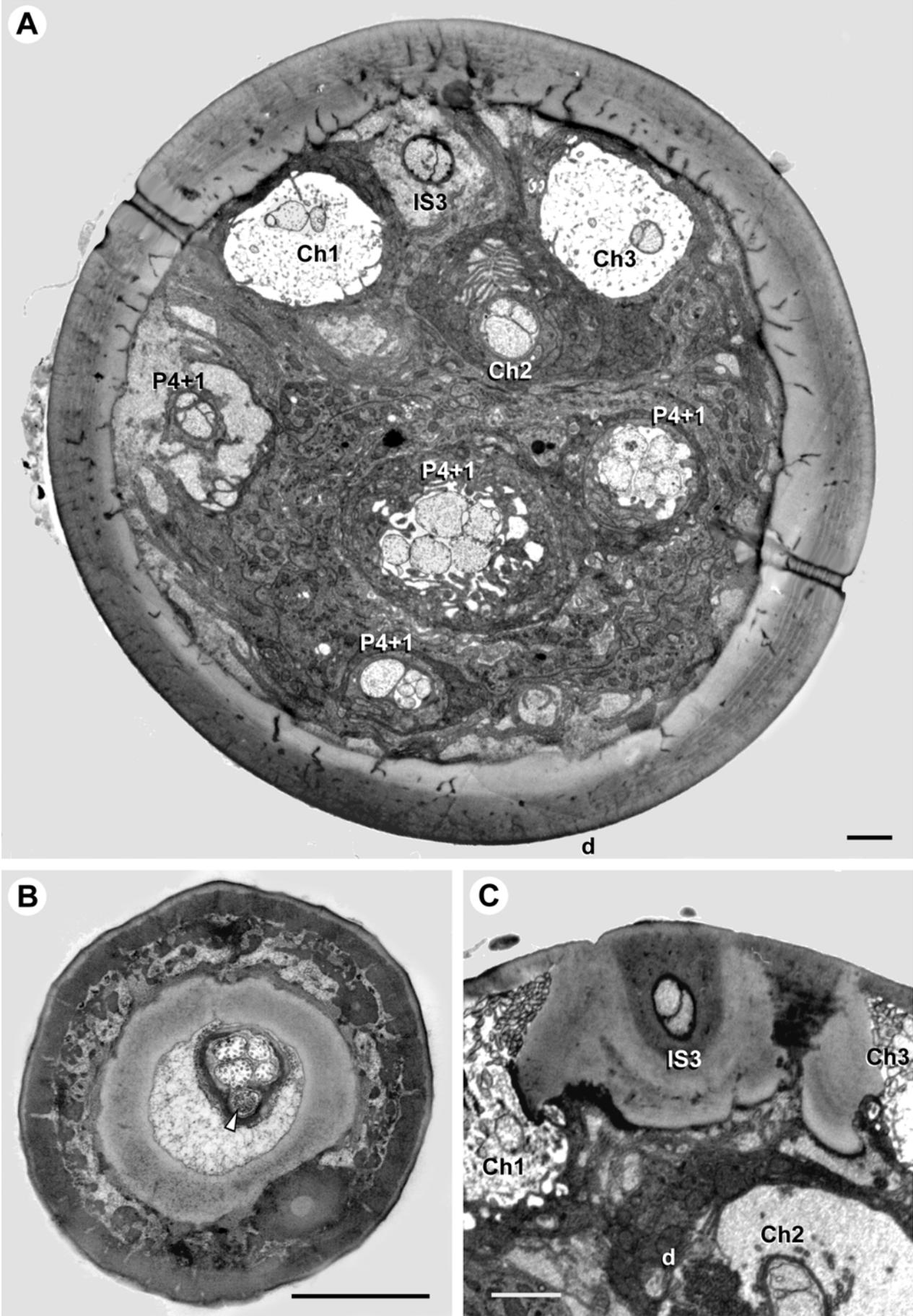
Darüber hinaus besitzt *Panorpa vulgaris* auch ein distales und mindestens ein proximales IS3-Sensillum. Das distale Sensillum mit der scheibenförmigen Kutikulastruktur liegt zwar bei der Panorpidae proximal der distalen S. *placodea*, doch fast alle weiteren Strukturmerkmale dieses IS3-Sensillums entsprechen denen des „Plug-Sensillums“ von *Ctenocephalides felis*. Auch hier reichen die beiden unverzweigten Dendritenaußenglieder in eine ähnlich geformte Kutikulastruktur, die die Dendriten eng umschließt; allerdings ist hier die zapfenförmige Basis des Sensillums über größere Bereiche mit der Antennenkutikula verschmolzen (Abb. 82 C). Ähnliche Merkmale zeigt auch das zweite IS3-Sensillum, das bereits auf halber Höhe des zweiten Antennenglieds endet (Abb. 83 C).

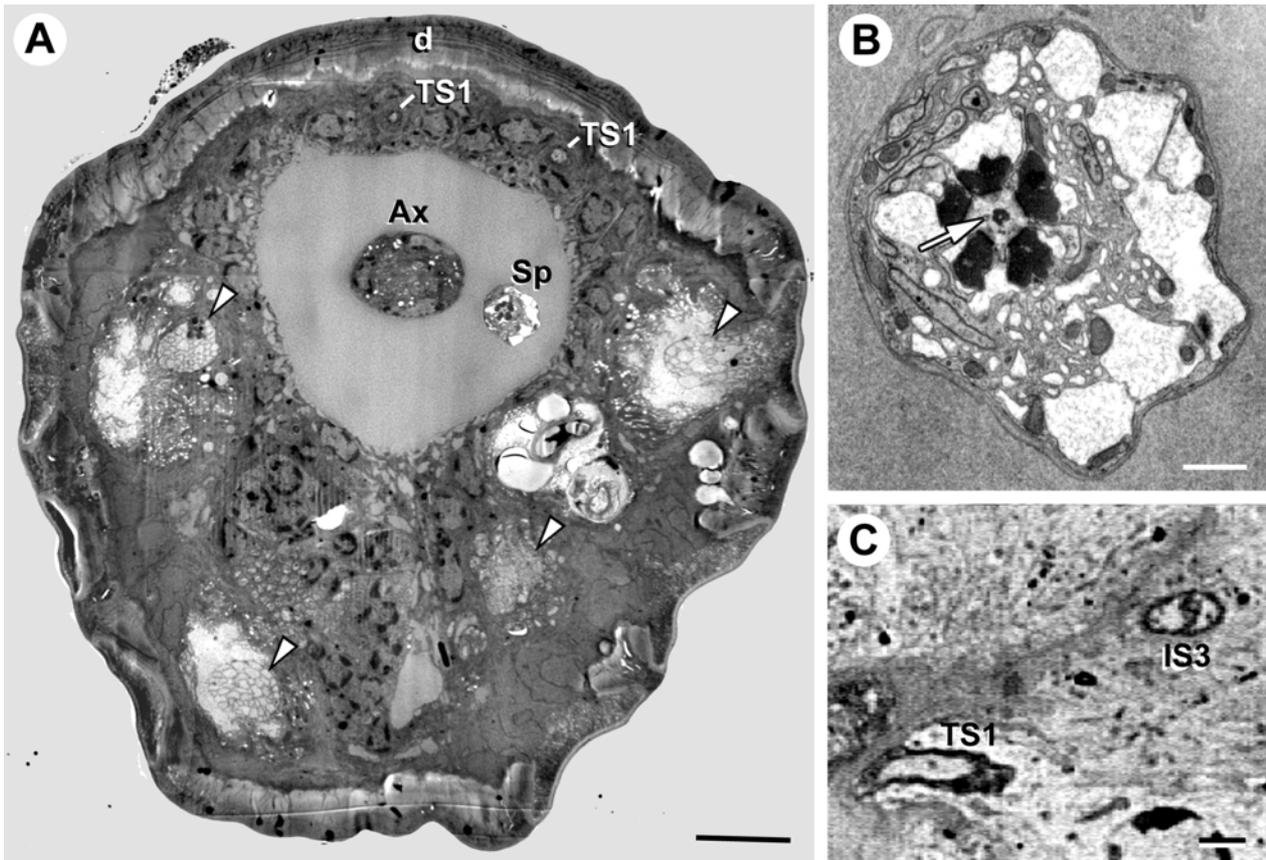
Bei der Panorpidae sind mindestens vier TS1-Sensillen vorhanden, die ohne deutlich sichtbare Kutikulaußenstrukturen in unterschiedlichen Bereichen des zweiten Antennenglieds enden (Abb. 83 C).

Aufgrund der verhältnismäßig großen Antennen von *Panorpa vulgaris* und der angesprochenen Problematik mit den weit über tausend Sinneszellen proximal des dritten Antennenglieds ist nicht sicher, ob alle Sensillen, die proximal des letzten Antennenglieds enden, erfaßt werden konnten; aus diesem Grund kann nur eine Mindestzahl von proximalen Sensillen, insbesondere der TS1-Sensillen angegeben werden. Darüber hinaus ist es nicht gelungen, die Sinneszellen des distalen IS3-Sensillums so weit nach proximal zu verfolgen, um mit Sicherheit ausschließen zu können, daß der Hilfszellkomplex nicht doch ein Scolopidium enthält; allerdings besitzt die *Panorpa*-Larve zwei eigenständige Scolopalorgane und damit schon mehr als alle anderen hier untersuchten larvalen Antennen. Das distale Scolopalorgan verläuft in einem weiten Kanal im zweiten Antennenglied parallel zu einem Axonbündel, das all die Sinneszellen enthält, die zum dritten Antennenglied bzw. den dort endenden Sensillen gehören (Abb. 83 A, B). Ähnlich verhält es sich mit dem basaleren der Scolopalorgane, nur daß auf Höhe des ersten Antennenglieds außer dem zweiten Scolopidium und dem Axonbündel des dritten Antennenglieds noch ein zweites Axonbündel vorhanden ist, mit Sinneszellen, deren Sensillen zum mittleren Antennenglied gehören.

---

**Abb. 82)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Panorpa vulgaris* (Mecoptera; Teil I); Querschnitte der rechten Antenne. **A)** Übersicht im distalen Bereich des dritten Antennenglieds; *Ch1/2/3*, Chemosensillen; die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **B)** Detailaufnahme eines [P4+1] Pegs nahe der Sensillenbasis; *Pfeilspitze*, Dendrit mit Tubularkörper. **D)** Apikaler Schnitt durch das distale IS3-Sensillum. *d*, dorsal; Balken: 1 µm.





**Abb. 83)** Antennaales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Panorpa vulgaris* (Mecoptera; Teil II); Querschnitte der rechten Antenne. **A)** Antennenübersicht im distalen Bereich des zweiten Antennenglieds; in einem zentralen Lumen verlaufen die Axone (*Ax*) von den Sensillen, die erst im dritten Antennenglied enden, sowie ein Scolopalorgan (*Sp*); *Pfeilspitzen*, EcS50-Sensillen. **B)** Wie (A), aber Detailaufnahme des Scolopalorgans; *Pfeil*, elektronenoptisch dichter Ring am proximalen Ende des Ciliums. **C)** Wie (A), aber proximaler und Detailaufnahme eines *TS1*- und eines *IS3*-Sensillums. *d*, dorsal; Balken: (A) 10  $\mu\text{m}$ ; (B,C) 1  $\mu\text{m}$ .

#### 4.3.3 Lepidoptera (Schmetterlinge)

##### *Larven*

Schmetterlingslarven oder Raupen (Lepidoptera) besitzen einen walzenförmigen Körper, drei kurze, gegliederte Brustbeinpaare und meist fünf Paar Stummelfüßchen am Abdomen; diese Füßchen bilden am letzten Abdominalsegment einen Nachschieber und fehlen am ersten und zweiten Abdominalsegment im Gegensatz zu vielen raupenähnlichen Larven anderer Holometabola (z.B. den Larven der Pflanzenwespen). Die phyto- oder phytosaprophagen Raupen sind oft ausgesprochene Nahrungsspezialisten. Sie leben entweder frei auf ihrer Futterpflanze oder in Blattwickeln, teilweise auch in Früchten, Holz, Minen, Gallen oder sogar in Wolle und Fellen. Es gibt etwa 150.000 Lepidoptera-Arten, die in mindestens 80 Familien eingeteilt werden; dieser Artenreichtum wird unter den Insekten nur noch von den Coleoptera (Käfer) übertroffen. Von den drei Unterordnungen der Lepidoptera werden die Zeugloptera (Fam. Micropterygidae) oft als Bindeglied zu den Trichoptera (Köcherfliegen) interpretiert. Die in der vorliegenden

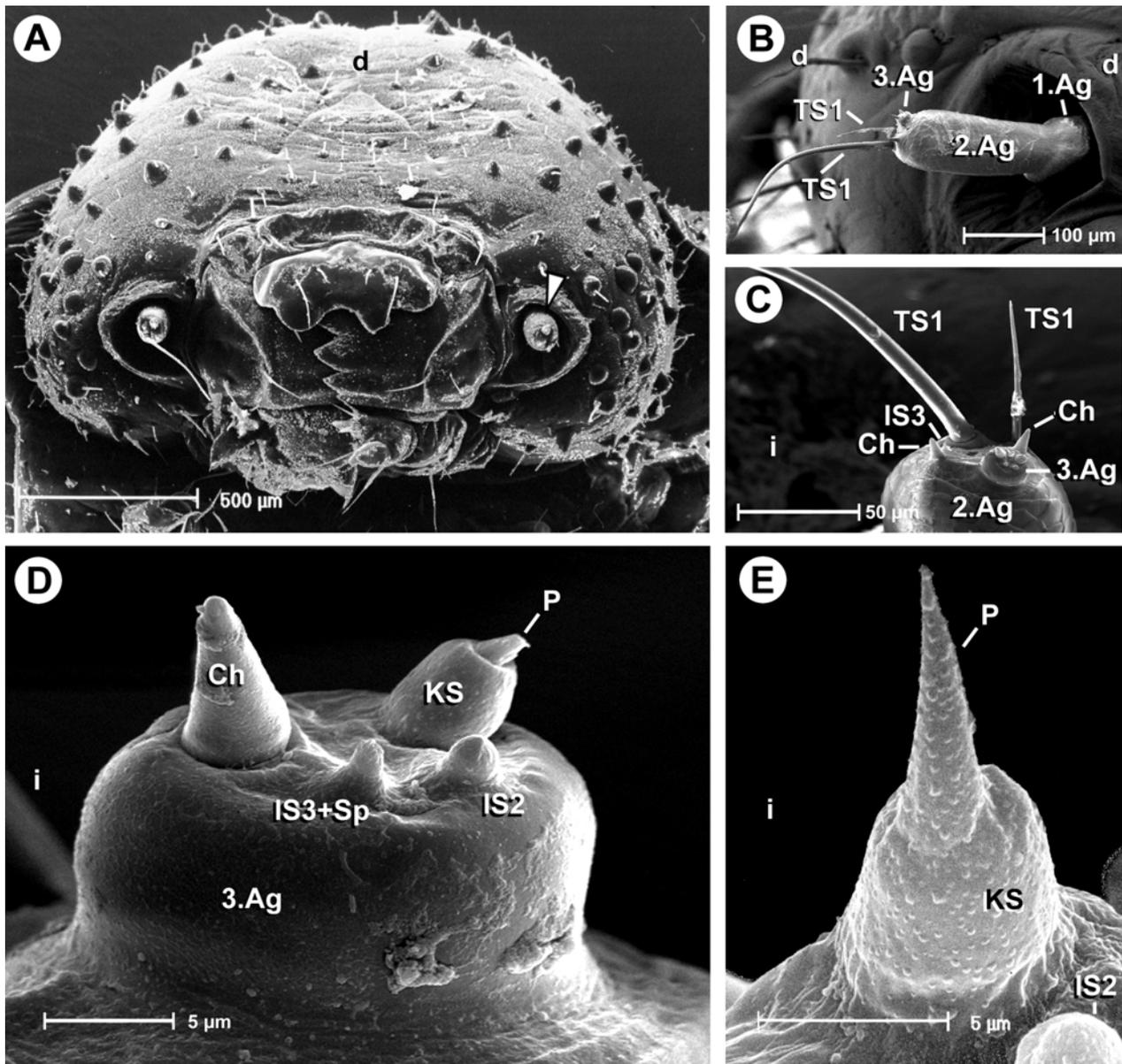
Arbeit untersuchte Larve des Tabakswärmers (*Manduca sexta*) gehört zu den Sphingidae (Schwärmer, Unterordnung Glossata); die Vertreter dieser Familie zeigen überwiegend abgeleitete Merkmale und umfassen weltweit etwa 1000 Arten. Die Raupen von *Manduca sexta*, die frei auf Tabakpflanzen leben, sind türkis gefärbt mit seitlichen, schwarzen und weißen Schrägstreifen; zudem besitzen sie am letzten Abdominalsegment dorsal des Afters einen für Schwärmerraupen recht typischen Fortsatz.

#### REM

Die Antennen von *Manduca sexta* liegen nach vorne gerichtet zwischen dem Mandibelgelenk und den Larvalaugen (Abb. 84 A). Von den drei Antennengliedern ist das mittlere das längste und auffälligste (Abb. 84 B). Das sockelartige Basalglied ist deutlich kürzer (Abb. 84 B), ebenso wie das dritte Antennenglied, das dem wesentlich breiteren zweiten Antennenglied exzentrisch, d.h. dorsal der Mittelachse, aufsitzt (Abb. 84 B, C). Sensillen sind jeweils nur im apikalen Bereich der beiden distalen Antennenglieder zu erkennen. Außer dem dritten Antennenglied befinden sich an der Spitze des zweiten Glieds noch fünf äußerlich sichtbare Sensillen (Abb. 84 B, C). Die beiden längsten Sensillen inserieren ventral, wobei das innen gelegene S. chaeticum ca. fünf mal länger und etwas breiter ist als das benachbarte S. trichodeum (Abb. 84 B). Dorsal der beiden Haarsensillen folgen insgesamt drei S. basiconica, ein sehr kleines auf der Antenneninnenseite, sowie zwei größere, von denen je eines innen und eines außen liegt (Abb. 84 C). Bei genauer Betrachtung ist die Kutikulaoberfläche der beiden großen S. basiconica unregelmäßig, wie bei den meisten vielporigen Sensillen. An der Spitze des dritten Antennenglieds befinden sich vier weitere Sensillen (Abb. 84 D). Drei davon sind wiederum S. basiconica, von denen aber die beiden dorsalen recht klein sind, während das ventral innen gelegene Sensillum sowohl in Größe als auch Kutikulastruktur den beiden großen S. basiconica auf dem zweiten Antennenglied entspricht (Abb. 84 D). Das letzte Sensillum mit externen Kutikulastrukturen liegt ventral außen und zeigt die äußere Form eines S. styloconicum, ähnlich dem Peg-Organ der Diptera (Abb. 84 D, E).

#### Ultrastruktur

Wie die REM-Untersuchung bereits vermuten läßt, besitzt *Manduca sexta* drei vielporige Sensillen, von denen eines ganz distal an der Antennenspitze und zwei proximal am Ende des zweiten Antennenglieds liegen (große S. basiconica) (Abb. 85 B). Diese Verteilung entspricht zwar den Verhältnissen, die für *Panorpa vulgaris* und ähnlich auch für *Ctenocephalides felis* beschrieben wurden, dennoch sind neben Gemeinsamkeiten auch einige Unterschiede festzustellen. Zunächst handelt es sich anders als bei der Mecoptera-Larve, aber ähnlich der Flohlarve, bei allen vielporigen Sensillen der *Manduca*-Antenne um Komplexsensillen (Abb. 85; 86 A). Die Komplexchemosensillen der Raupe zeigen alle einen gemischten Aufbau, d.h. sie enthalten sowohl Triaden als auch Dyaden. Das distale Cone-ähnliche Sensillum besitzt, wie das distale Komplexsensillum der Flohlarve, zwei Triaden und eine Dyade [Ch 2x3 & 1x2] (Abb. 85



**Abb. 84)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Manduca sexta* (Lepidoptera). **A)** Übersicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, linke Antenne. **B)** Dorsalansicht der rechten Antenne. **C)** Wie **(B)**, aber Detailaufnahme der Spitze des zweiten Antennenglieds (*2.Ag*). **D)** Wie **(B)**, aber Detailaufnahme des dritten Antennenglieds (*3.Ag*). **E)** Bei einer anderen Larve von *Manduca sexta* ist das Peg-Sensillum (*P*) im Verhältnis zum Kutikulasockel (*KS*) länger und spitz zulaufend. *Ag*, Antennenglieder; *Ch*, Chemosensillen; *d*, dorsal; *i*, innen; *KS*, Kutikulasockel; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

A, C), das proximal äußere eine Triade mehr [Ch 3x3 & 1x2] (Abb. 85 A; 86 A) und das innere schließlich sogar fünf Triaden und zwei Dyaden [C 5x3 & 2x2] (Abb. 85 A, B). Letzteres Sensillum ist also mit sieben neuronalen Einheiten ausgestattet, so wie das Cone-Sensillum der meisten Diptera-Larven; dabei entspricht die gemischte Zusammensetzung exakt den Verhältnissen, die auch bei den beiden gut fixierten Tipulidae s.H. gefunden wurden (vgl. Abb. 18 und 85 B). Auch anhand der übrigen Strukturmerkmale, wie z.B. dem Wandtyp II und den zahlreichen Dendritenverzweigungen im äußeren Sensillenlymphraum, sind praktisch keine

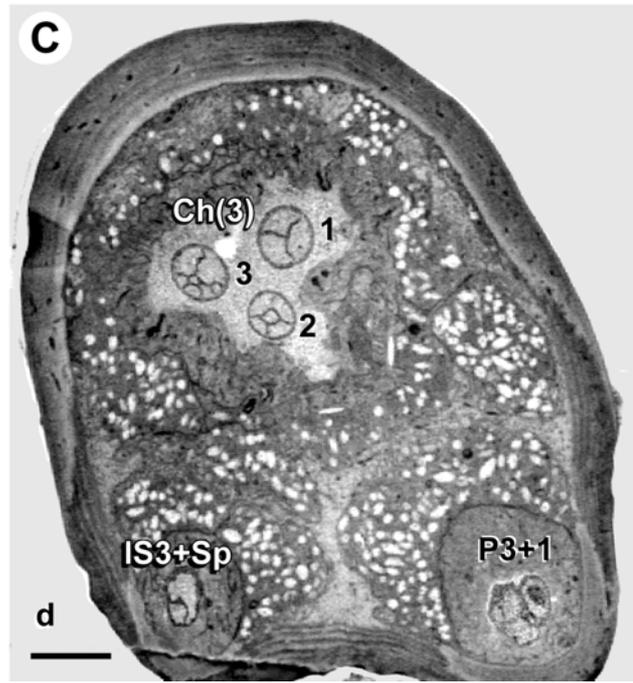
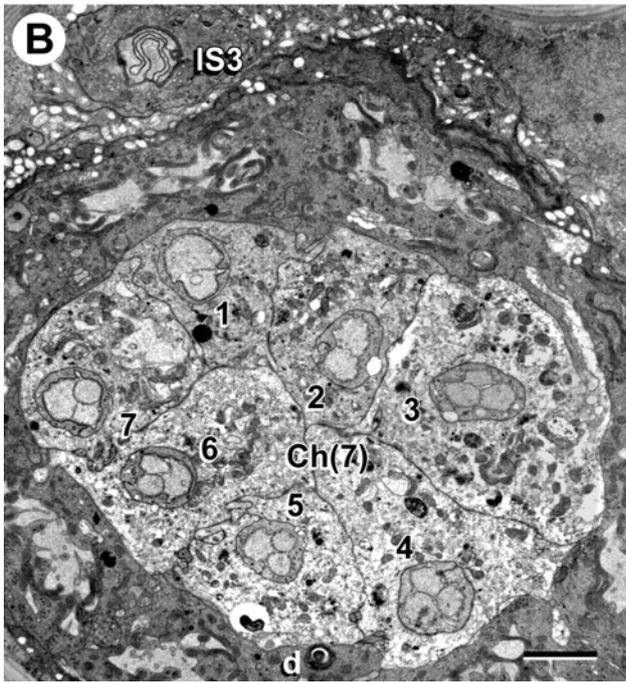
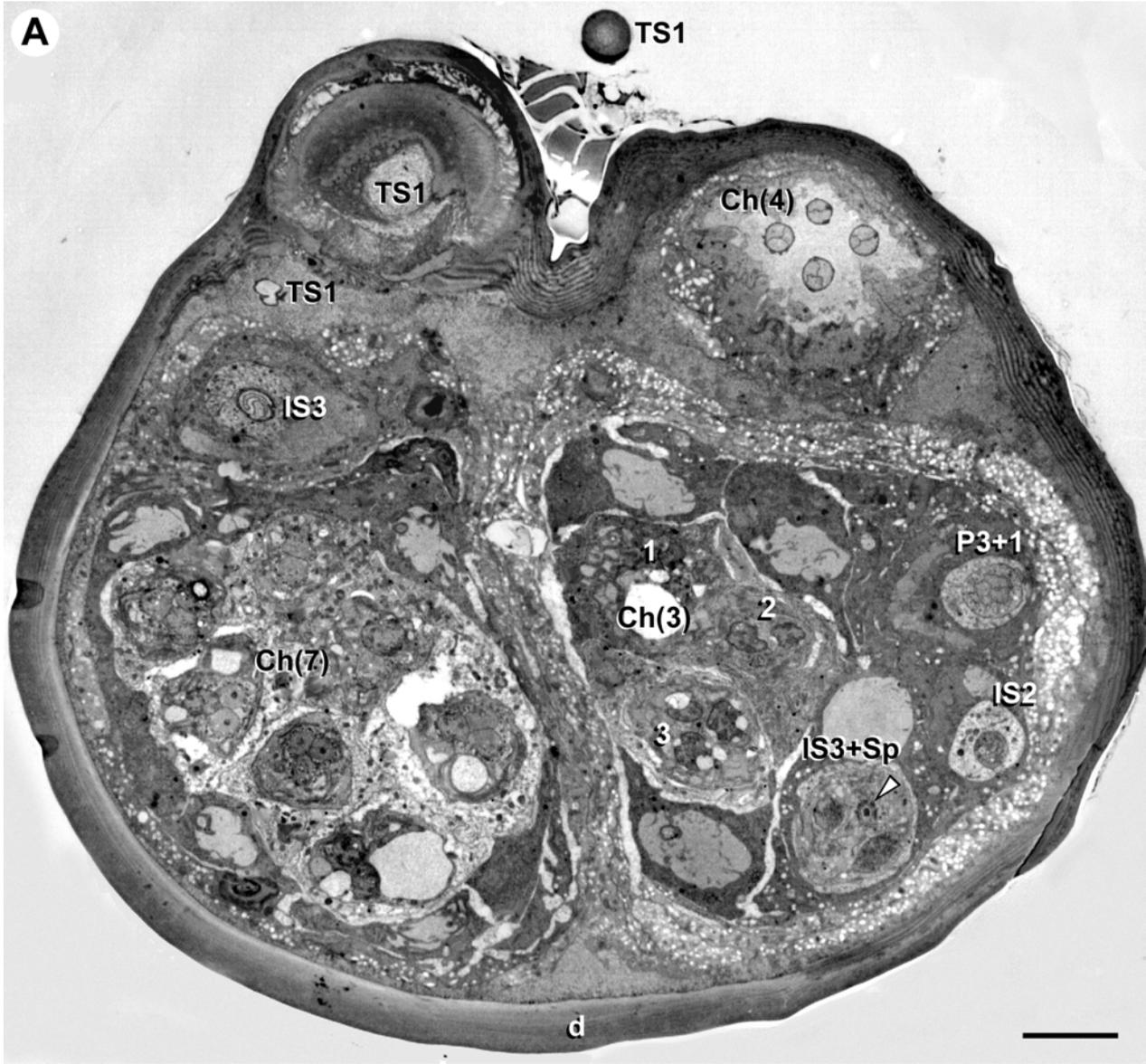
Unterschiede zwischen den Komplexchemosensillen von *Manduca sexta* und dem Cone-Sensillum vieler Diptera feststellbar. Ebenso bemerkenswert wie die Gemeinsamkeiten zwischen der Raupe und den Dipterenlarven (gemischtes Komplexsensillum mit sieben Einheiten), sind auch die Übereinstimmungen zwischen *Manduca sexta* und *Ctenocephalides felis*; so unterscheiden sich die distalen Komplexsensillen der beiden Larven lediglich durch die Gestalt der äußeren Kutikulastruktur, alle übrigen Merkmale bis hin zur räumlichen Anordnung der neuronalen Einheiten gleichen sich (vgl. Abb. 79 B; 85 A, C).

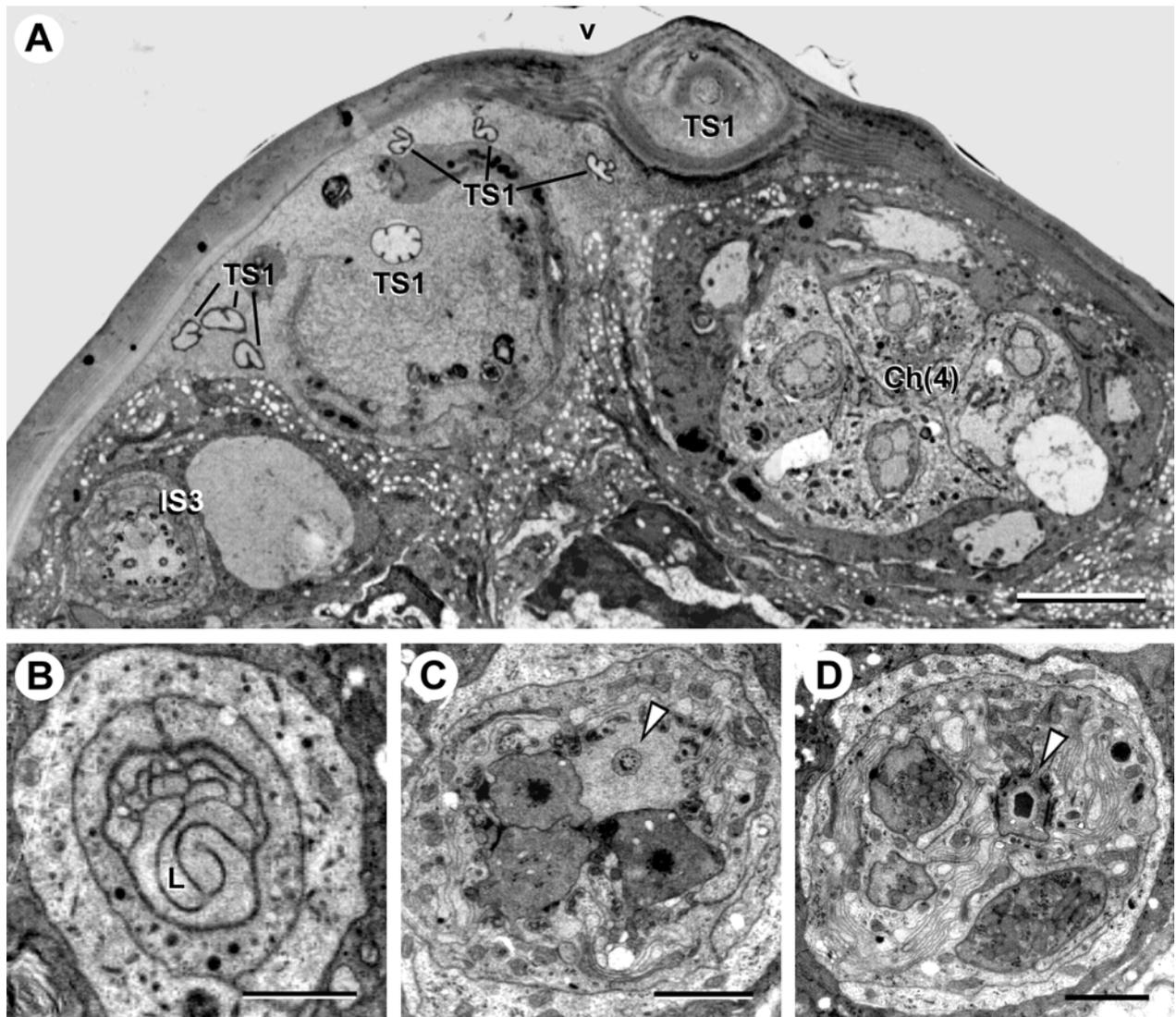
Die Antennen von *Manduca sexta* sind, wie die der Diptera, nur mit einem Peg-Sensillum ausgestattet (Abb. 85 A, C). Während die Pegs der Siphonaptera- und der Mecoptera-Larve fünf bis sechs Sinneszellen enthalten, besitzt die Raupe einen vierzelligen Peg mit der typischen  $[n+1]$ -Aufteilung der Dendriten und einer terminalen Pore  $[P3+1]$  (Abb. 85 A, C). Ein stark erweitertes Dendritenscheidenlumen, wie es bei den Diptera vorkommt, wurde beim Peg-Sensillum der Schmetterlingslarve jedoch nicht beobachtet (Abb. 85 A).

*Manduca sexta* besitzt ebenso wie die Floh- und die *Panorpa*-Larve ein distales und ein proximales IS3-Sensillum, die sich als kleine S. basiconica auf die Antennenspitze und das Ende des zweiten Antennenglieds verteilen (Abb. 85; 86 A, B). Verglichen mit den „Plug-Sensillen“ sind die Kutikulastrukturen der IS3-Sensillen bei der Raupe zwar anders geformt, doch auch hier setzen sich die beiden unverzweigten Dendriten bis in die Spitze der kleinen S. basiconica fort, wobei die Außenglieder den Kutikulafortsatz vollständig ausfüllen (Abb. 85 C). Das Lamellensystem reicht bis relativ weit distal und besteht aus dicken Platten, die dicht gepackt und ineinander verdreht sind (Abb. 85 B; 86 B).

Eine auffällige Gemeinsamkeit zwischen den Antennen von *Manduca sexta* und *Ctenocephalides felis* ist die Kombination eines Scolopidiums mit dem jeweils distalen IS3-Sensillum (Abb. 85 A; 86 C, D). Auch bei der Schmetterlingslarve ist die Geißel des Scolopidiums deutlich länger als die Cilien des IS3-Sensillums (Abb. 86 C, D). Zu den spezifischen Merkmalen dieser Sinneszelle gehören zudem der massive und elektronenoptisch dichte Geißelwurzelstrang, sowie die Reste eines Mikrotubulischafte, zwischen denen laterale Ausstülpungen der Dendritenmembran hindurch projizieren, wodurch der Dendrit mit dem Hilfszellkomplex verzahnt wird (Abb. 86 D). Auf dem dritten Antennenglied von *Manduca sexta* endet noch ein viertes Sensillum, bei dem es sich vermutlich um ein IS2-Sensillum handelt (Abb. 85 A). Obwohl dieses Sensillum einen Kutikulafortsatz in Form eines kleinen S. basiconicum besitzt, zieht nur ein sehr schmaler Dendritenausläufer zum Ecdysialporus. Das Lamellensystem dieses IS2-Sensillums setzt sich aus relativ unregelmäßigen, fingerförmigen Fortsätzen zusammen (Abb. 85 A).

Die mindestens acht TS1-Sensillen der *Manduca*-Antenne enden relativ nahe beieinander auf der Ventralseite des zweiten Antennenglieds (Abb. 85 A; 86 A), wobei aber nur zwei davon äußerlich sichtbare Strukturen besitzen (S. trichodeum und S. chaeticum) (Abb. 85 A). Die verbleibenden sechs Sensillen münden ohne Kutikulafortsatz zwischen den beiden Haarsensillen bzw. etwas proximal zwischen dem S. chaeticum und dem proximalen IS3-Sensillum (Abb. 86 A).





**Abb. 86)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Manduca sexta* (Lepidoptera; Teil II); Querschnitte der rechten Antenne. **A)** Ventraler Ausschnitt des zweiten Antennenglieds (etwas proximaler als Abb. 85 A); die Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet **B-D)** Ultradünnschnittserie des distalen IS3-Sensillums mit integriertem Scolopidium (*Pfeilspitzen*) von distal (**B**) nach proximal (**D**); *L*, Lamellensystem. *v*, ventral; Balken: (A) 5  $\mu$ m; (B-D) 1  $\mu$ m.

**Abb. 85)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Manduca sexta* (Lepidoptera; Teil I); Querschnitte der rechten Antenne. **A)** Übersicht im distalen Bereich des zweiten Antennenglieds; *Ch(3)*, *Ch(4)* und *Ch(7)*, Komplexchemosensillen mit drei, vier bzw. sieben neuronale Einheiten; *Pfeilspitze*, Scolopidium im distalen IS3-Sensillum (*IS3+Sp*); die übrigen Sensillen sind entsprechend ihres Typs beschriftet. **B)** Wie (A), aber etwas distalere Detailaufnahme des inneren Chemosensillums [*Ch(7)*]. **C)** Spitze des dritten Antennenglieds (IS2-Sensillum fehlt noch); zwei der drei neuronalen Einheiten des distalen Chemosensillums [*Ch(3)*] haben hier noch einige Dendritenverzweigungen. *d*, dorsal; Balken: (A) 5  $\mu$ m; (B-D) 2  $\mu$ m.

#### 4.3.4 Hymenoptera (Hautflügler)

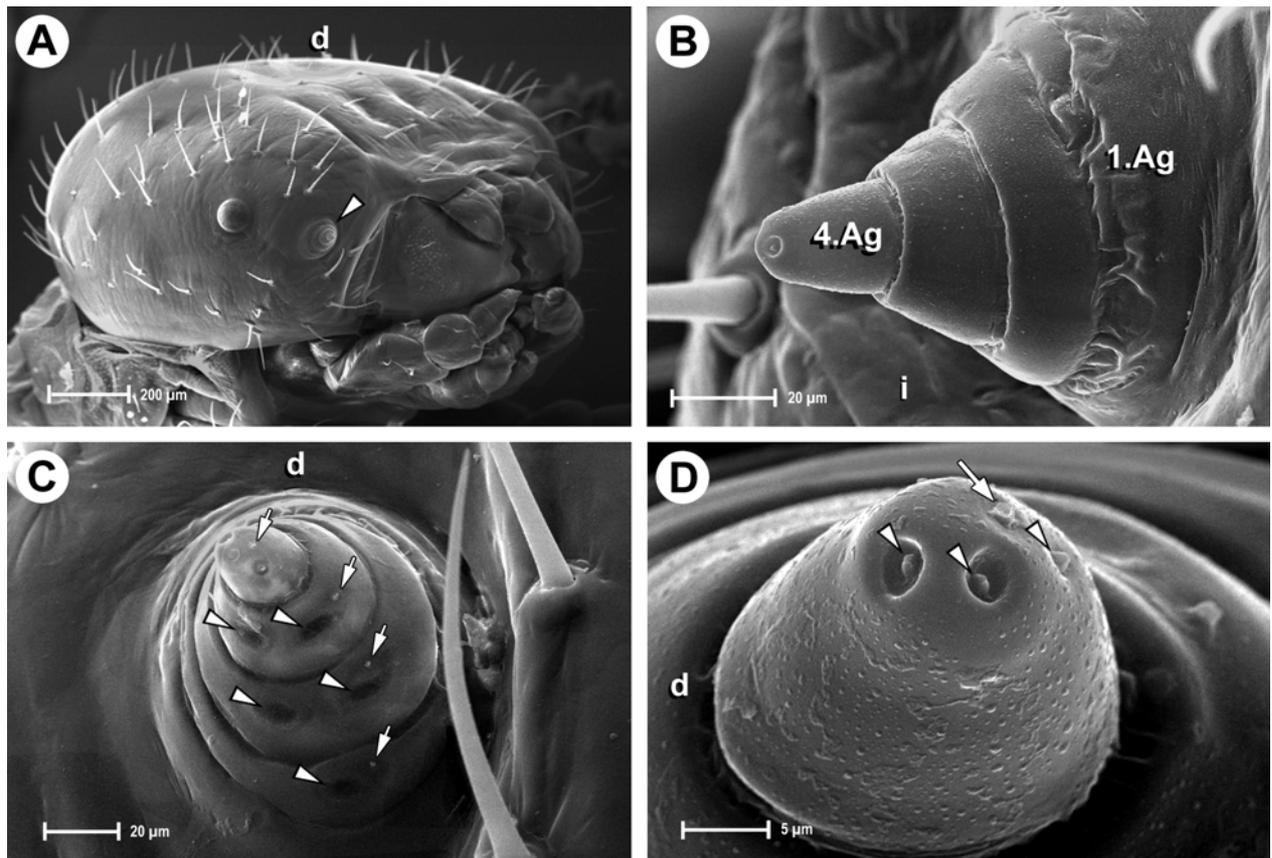
Die Hymenoptera werden traditionell in die beiden Unterordnungen „Symphyta“ („Pflanzenwespen“) und Apocrita unterteilt. Das erste Subtaxon ist vermutlich eine paraphyletische Zusammenfassung mehrerer basaler Linien, deren Vertreter eher ursprüngliche Merkmale besitzen (Schmitt 1992, Kristensen 1995). In der vorliegenden Studie konnten die Larven von *Craesus septentrionalis*, einem Vertreter der „Pflanzenwespen“, rasterelektronenmikroskopisch untersucht werden.

##### *Larven*

Viele larvale Vertreter der „Pflanzenwespen“ können durch ihre phytophage Ernährung und ausgeprägte Wirtsspezifität große landwirtschaftliche Schäden verursachen. Im Gegensatz zu den beinlosen Larven (Maden) der Apocrita sind die Larven der „Symphyta“ raupenförmig mit gut ausgebildeter Kopfkapsel, drei Paar Thorakalbeinen und sechs bis acht Scheinfüßchen an den Abdominalsegmenten. Anders als bei Schmetterlingsraupen ist bei „Pflanzenwespenlarven“ meist schon das zweite Abdominalsegment mit Stummelbeinen ausgestattet. Die hier untersuchten Larven von *Craesus septentrionalis* gehören zu den Tenthredinidae (echte Blattwespen) und leben frei auf Schwarzerlen, deren Blätter gleichzeitig die von ihnen bevorzugte Nahrungsquelle darstellen.

##### *REM*

Die nach anterad ausgerichteten Antennen von *Craesus septentrionalis* liegen lateral außen zwischen den breiten Mandibelgelenken und den Larvalaugen (Abb. 87 A, B). Sie setzen sich aus vier etwa gleich kurzen Antennengliedern zusammen, deren nach distal abnehmender Durchmesser den Antennen ein gedrungenes, kegelförmiges Aussehen verleiht (Abb. 87 B, C). Je Antenne sind 12 Sensillen sichtbar, die sich auf alle vier Glieder verteilen. Bei den ersten drei Gliedern sind auf der Ventralseite jeweils zwei bis drei Sensillen sichtbar (Abb. 87 C). Allen gemein ist zuinnerst ein sehr kleines S. basiconicum mit unregelmäßiger Kutikulaoberfläche, dem ventral ein (basales Antennenglied) oder zwei (zweites und drittes Antennenglied) ovale S. placodea folgen (Abb. 87 C). Das vierte Antennenglied ist dagegen mit vier Sensillen ausgestattet, von denen eines wiederum äußerlich den kleinen S. basiconica der proximaleren Antennenglieder gleicht (Abb. 87 C, D). Darüber hinaus gibt es an der Antennenspitze drei kurze Sensillen, die in einer Mulde der Antennenkutikula versenkt sind (Abb. 87 D). Aufgrund ihrer Lage und äußeren Struktur, mit einer breiten Sensillenbasis und einer schmalen Spitze, ähneln sie Peg-Sensillen.



**Abb. 87)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Craesus septentrionalis* (Hymenoptera). **A)** Übersicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, rechte Antenne. **B)** Dorsalansicht der rechten Antenne mit vier Antennengliedern (*1./4. Ag*). **C)** Ventralseite der rechten Antenne; *Pfeile*, kleine *S. basiconica*; *Pfeilspitzen*, Porenplatten. **D)** Viertes Antennenglied der rechten Antenne; außer dem kleinen *S. basiconicum* (*Pfeil*) gibt es noch drei leicht versenkt liegende, Peg-ähnliche Sensillen (*Pfeilspitzen*). *d*, dorsal; *i*, innen.

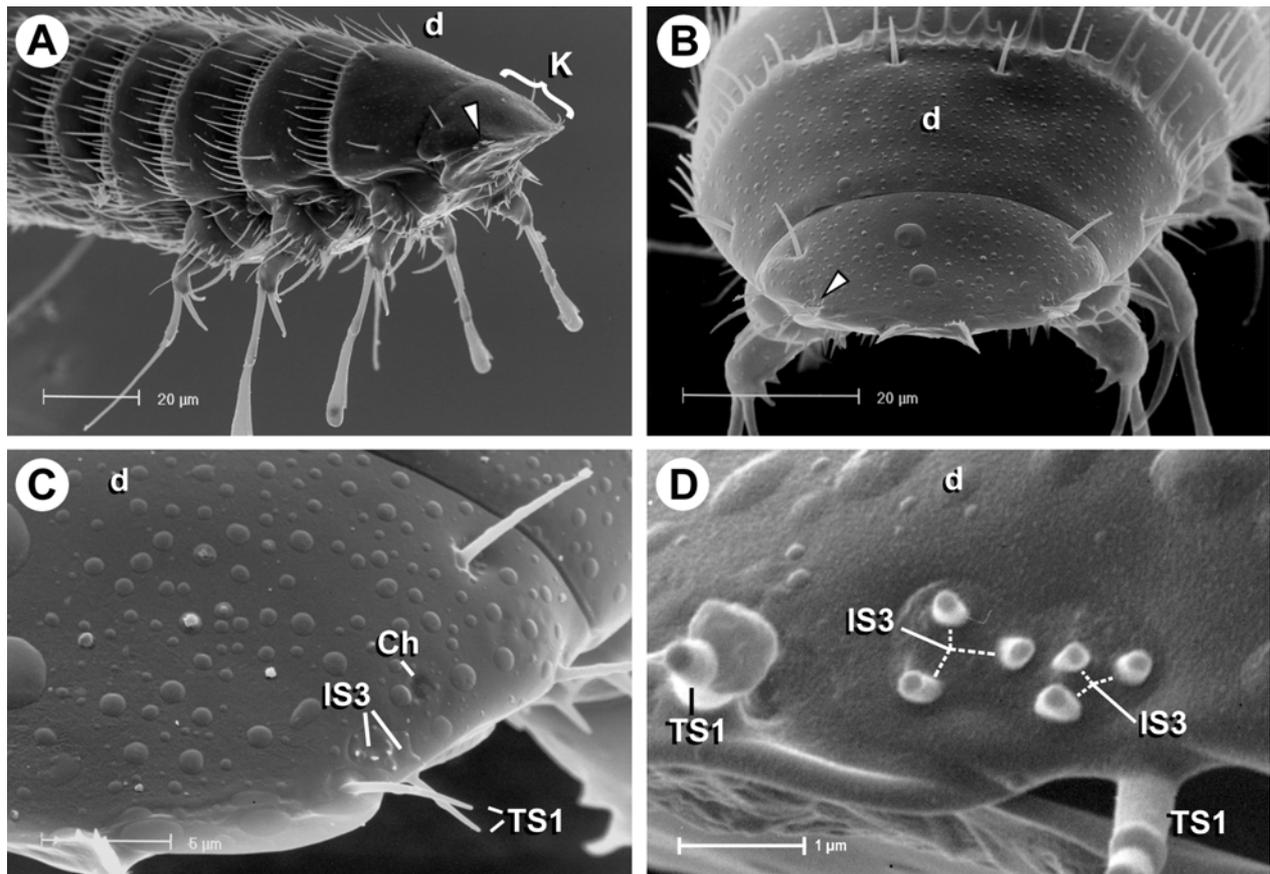
#### 4.3.5 Strepsiptera (Fächerflügler)

##### *Larven*

Ausdruck eines extremen Geschlechtsdimorphismus bei den Strepsiptera (Fächerflügler) ist der larvenähnliche Habitus der ungeflügelten und endoparasitisch lebenden Weibchen. Es gelangt in der Haut des letzten Larvenstadiums zur Geschlechtsreife und kann über 1000 Larven lebend gebären. Die schlüpfenden Primärlarven sind nur etwa 0,25 mm groß und stellen neben den männlichen Imagines das einzige freilebende Entwicklungsstadium dar. Die dorsoventral abgeflachten Primärlarven besitzen drei gegliederte Brustbeinpaare, Punktaugen, sowie zwei Schwanzborsten und können sich gut fortbewegen, teilweise sogar springend (eigene Beobachtungen). Nach dem Schlüpfen durch den Brutspalt des Weibchens lassen sich die Primärlarven vom Wirt z.B. auf Blüten verfrachten, wo sie auf neue Wirtsindividuen warten. Festgeheftet an neue adulte Wirte werden sie zu deren Nestern transportiert, wo sich die Primärlarven in die Larven der Wirte einbohren. Die eingedrungenen Larven häuten sich und es folgen einige drastische Veränderungen der Larvenmorphologie bis hin zu einer madenförmigen Larve (Polymetabolie); mehrere Stadien dieser Maden, die weder Augen, noch Thorakalbeine besitzen und deren Mundwerkzeuge weitgehend zurückgebildet sind, werden als „Sekundärlarven“ zusammengefaßt. Das letzte Larvenstadium bohrt sich mit dem Vorderkörper dorsal durch die Gelenkhäutchen des Wirtsabdomens (stylopisierter Wirt; siehe 2.1). Sowohl die Verpuppung, als auch die geschlechtsspezifische Weiterentwicklung erfolgen in der letzten Larvenhülle, aus der schließlich entweder die geflügelten Männchen schlüpfen, oder in der die Weibchen geschlechtsreif werden und auf die Begattung warten. Als Wirte für unterschiedliche Spezies der Fächerflügler sind z.B. Erdbienen, Wespen, Zikade oder Silberfischchen bekannt. Nach Kinzelbach (1990) teilen sich die ca. 500 Arten auf neun Familien auf, von denen die Vertreter der Stylopidae, wie z.B. der hier untersuchte *Andrena*-Parasit *Stylops mellitae*, relativ abgeleitete Merkmale besitzen.

##### *REM*

Der dorsoventral stark abgeflachte Kopf der Primärlarve von *Stylops mellitae* läuft anterior und lateral halbkreisförmigen in einer schmalen Kante aus (Abb. 88 A, B). Die dunkel pigmentierten Larvalaugen sind schon lichtmikroskopisch gut zu erkennen, während die Mundwerkzeuge stark reduziert sind. Anstelle einer gegliederten Antenne ist lateral vor den Augen und direkt am Kopfrand nur ein Sensillenfeld zu erkennen, bei dem man aufgrund der Lage vermuten kann, daß es eine Ansammlung der antennalen Sensillen darstellt (Abb. 88 B, C). Zunächst fällt eine von der Kutikula abgesetzte Region auf, die bei manchen Tieren auch leicht eingesenkt ist und aus der zumeist sechs, bisweilen aber auch vier oder fünf, sehr kurze, kutikuläre Fortsätze herausragen (Abb. 88 C, D). Flankiert wird diese Region anterior und posterior von zwei S. trichodea (Abb. 88 C, D). Äußerlich kaum zu erkennen, liegt posterior der genannten Sensillengruppe noch ein sehr kleines S. placodeum (Abb. 88 C).



**Abb. 88)** Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei *Stylops mellitae* (Strepsiptera). **A)** Lateralansicht des vorderen Körperbereichs; der Kopf (*K*) setzt sich nur schwach ab vom schnittig geformten Vorderkörper; *Pfeilspitze*, rechte Antenne. **B)** Übersicht des Kopfs; *Pfeilspitze*, rechte Antenne. **C)** Wie **(B)**, aber vergrößerte Sicht auf die linke Kopfhälfte mit der linken Antenne. **D)** Detailaufnahme des anterioren Bereichs der linken Antenne. *d*, dorsal; (Beschriftung der Sensillen entsprechend den TEM-Ergebnissen).

#### Ultrastruktur

Die äußerlich stark reduzierten Antennen von *Stylops mellitae* umfassen jeweils nur fünf Sensillen, die wiederum nur drei verschiedenen Typen zuzuordnen sind. Das S. placodeum ist das einzige vielporige Sensillum im antennalen Sensillenfeld der Primärlarve (Abb. 89 D, H). Wie die distalen S. placodea der Mecoptera-Larve enthält auch das vielporige Sensillum von *Stylops mellitae* nur eine neuronale Einheit (Abb. 89 F). Obwohl es also kein zusammengesetztes Sensillum ist, ähneln die modalitätsspezifischen Strukturen denen eines Cone-Sensillums. Die drei Sinneszellen werden durch den Hilfszellkomplex und die Dendritenscheide zu einer Triade zusammengefaßt (Abb. 89 F). Distal bilden die Dendriten zahlreiche Verzweigungen, die bis nahe an die apikale Porenplatte heranreichen (Abb. D, E, H). Die kleine Sensillenplatte ist recht unregelmäßig gebaut (Wandtyp II) und wird von gerade mal 10-15 Poren durchbrochen (Abb. 89 D, H).

Erst die ultrastrukturelle Untersuchung mit dem TEM zeigt, daß es sich bei den sechs (bzw. 4-6) kurzen Kutikulafortsätzen anterior des S. placodeums um die äußerlich sichtbaren Spitzen von

lediglich zwei versenkten und distal gegabelten Sensillen handelt (Abb. 89 C-F). Der Kutikulaapparat dieser IS3-Sensillen besteht jeweils aus einem langen, im Kopffinneren verlaufenden Kutikulastab (Abb. 89 D-F), der sich am Grund einer tiefen Mulde des Caputs in der Regel tripod verzweigt (Abb. 89 C). Der gegabelte Teil der beiden Furca-Sensillen\* befindet sich zwar außerhalb des Kopfs, doch die Mulde, in der die Sensillen versenkt sind, ist mit granulärem Material fast randhoch gefüllt, so daß nur die Kutikulaspitzen der Sensillen herausragen (Abb. 89 C). Vom Grund der Mulde geht ein Kutikulaseptum aus, das die Kutikulaapparate der beiden Sensillen voneinander trennt (Abb. 89 C). Weder der externe dreiästige Teil, noch der Kutikulastamm sind hohl, d.h. keiner der Dendriten kann in die Kutikulastruktur hineinreichen (Abb. 89 C-F). Die schmalen Kutikulastangen erstrecken sich weit in das Kopffinnere und sind dabei von einem Kutikulaschaft umgeben, der von der Kutikulawand des Kopfs ausgeht. Zwischen Kopf- und Sensillenkutikula bleibt bis zur Sensillenbasis stets ein schmaler Spalt bestehen (Abb. 89 D-F). Proximal weitet sich der Querschnitt des Kutikulaapparats und winzige Spalten durchziehen das Innere der Stangen, bevor die Haare in den elektronenoptisch relativ wenig dichten Schaft aus Antennenkutikula übergehen (Abb. 89 F). In diesem Bereich enden auch die distalen Ausläufer der beiden unverzweigten Dendriten (Abb. 89 F, G). Der dritte Dendrit des IS3-Sensillums bildet weiter proximal direkt unter der Kutikulawand des Kopfs ein ausgedehntes System aus dünnen, oft spiralig aufgedrehte Lamellenplatten (Abb. 89 G, H).

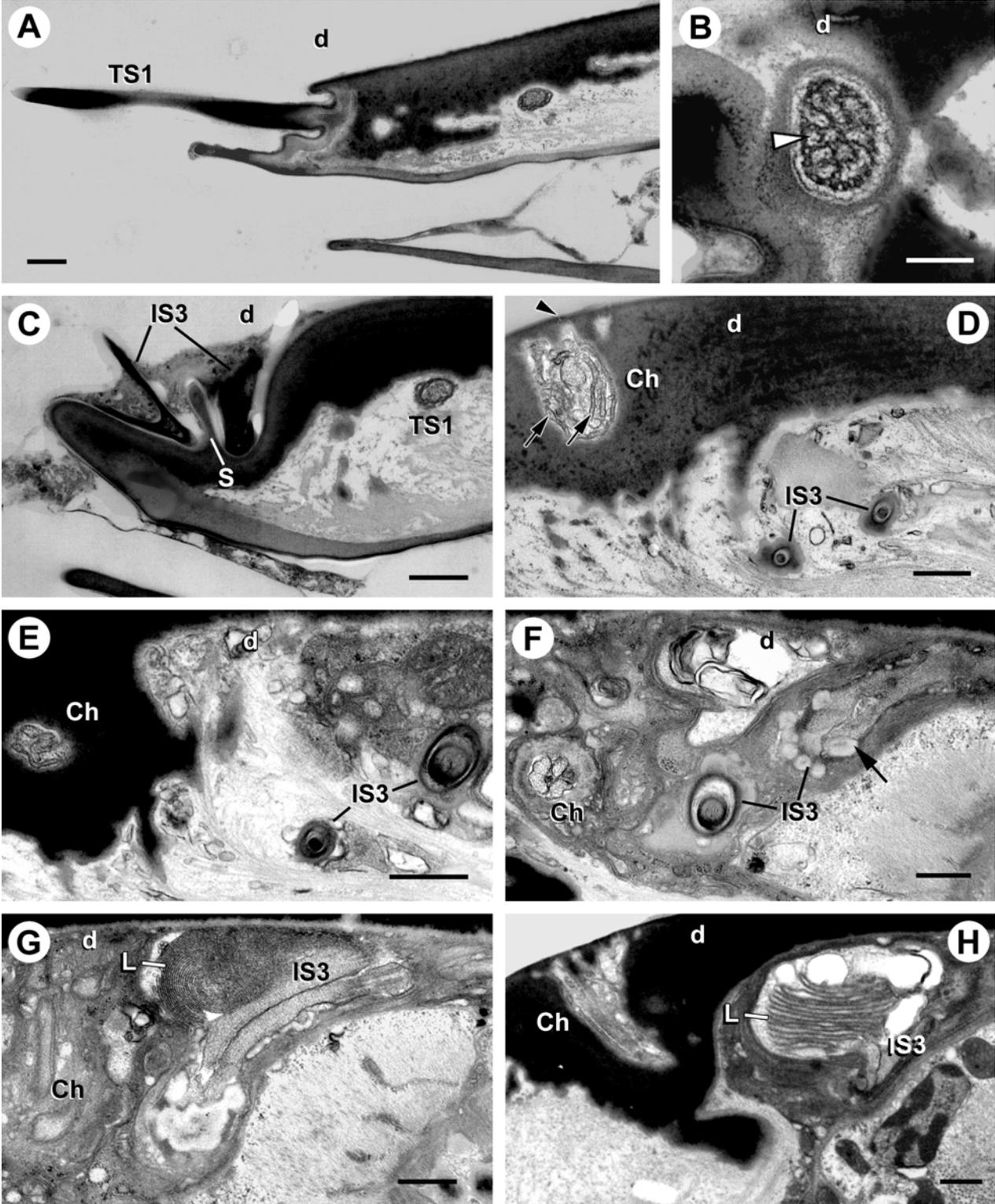
Flankiert werden die beiden IS3-Sensillen von zwei TS1-Sensillen, deren jeweils einziger Dendrit an der Basis der äußerlich sichtbaren Haare mit Tubularkörper endet (Abb. 89 A, B).

---

**Abb. 89)** Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von *Stylops mellitae* (Strepsiptera). **A-G)** Ultradünnschnittserie der rechten Antenne von anterior (**A**) nach posterior (**G**). **A)** Längsschnitt des anterioren S. trichodeums (*TS1*). **B)** Querschnitt des mechanosensitiven Dendrit (*Pfeilspitze*) an der Basis eines TS1-Sensillums. **C)** Längsschnitt der beiden versenkten IS3-Sensillen; *S*, Kutikulaseptum das die beiden „Furca-Sensillen“ (*IS3*) am Grund der Mulde trennt. **D)** Der unverzweigte Teil des Kutikulafortsatzes der IS3-Sensillen reicht bis weit in das Innere des Kopfs. Dorsal der beiden Kutikulaspangen (*IS3*) ist der äußere Sensillenlymphraum des Chemosensillums (*Ch*) mit seiner porösen Kutikulawand (*Pfeilspitzen*) und zahlreichen Dendritenverzweigungen (*Pfeile*) zu sehen. **E)** Posterior vergrößert sich der Durchmesser der IS3-Haare. **F)** Proximal des Kutikulafortsatzes der IS3-Sensillen enden zwei unverzweigte Dendriten (*Pfeil*); beachte auch die Triade des Chemosensillums (*Ch*). **G)** Die drei Dendriten des äußeren IS3-Sensillums; neben den unverzweigten Dendriten ist auch die stratoterminal Sinneszelle zu sehen, deren Lamellensystem (*L*) direkt unter der Kopfkutikula liegt. **H)** Schnitt durch eine rechte Antenne, so daß gleichzeitig das Chemosensillum (*Ch*) und das Lamellensystem (*L*) eines IS3-Sensillums zu sehen ist. *d*, dorsal; Balken: (A,C-H) 0,5 µm; (B) 0,2 µm.

---

\* Sensillen, die sich distal dreifach gabeln bezeichnete Callahan (1975) als „Furca-Sensillen“.



**Tab. 4.9)** Sensilleninventar der larvalen Antennen einiger Holometabola.  $\Sigma$ , Summe; *Ch*, Komplexchemosensillum; *n*, Anzahl; *P*, Porentyp; *SZ*, Sinneszellen.

Klassifikation	Familie	Art	Ch $\Sigma n \times SZ$	EcS50	Peg	$\Delta S2/3$ n x SZ	3 SZ		2 SZ		1 SZ		SP
							$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	$\Sigma$	Typ	
Siphonaptera	Pulicidae	<i>Ctenocephalides felis</i>	3 x 3/2 3 x [4 x 3] [3 x 3], [2 x 3] [1 x 3]	-	4+1 4 x [5+1]	1 x 2	2	1 x IS3+SP 1 x IS3	-	-	-	-	1 ⇨ IS3
							$\geq 2$	2 x IS3	-	-	$\geq 1$	1 x TS1	2
							2	1 x IS3+SP 1 x IS3	1	1 x IS2	$\geq 8$	8 x TS1	1 ⇨ IS3
Mecoptera	Panorpidae	<i>Panorpa vulgaris</i>	3 x [1 x 3/2]	ca. 30	4 x [4+1]	-	$\geq 2$	2 x IS3	-	-	1 x TS1	2	
Lepidoptera	Sphingidae	<i>Manduca sexta</i>	3 x 3/2 7 x 3/2 4 x 3/2	-	3+1	-	2	1 x IS3+SP 1 x IS3	1	1 x IS2	$\geq 8$	8 x TS1	1 ⇨ IS3
							2	1 x IS3+? 1 x IS3 (je nur 2 SZ angegeben)	?	-	6	6 x TS1	
Coleoptera	Cucujidae	<i>Oryzaephilus surinamensis</i> (Roppel et al. 1972)	12 x 2	-	$\geq 7 P$ [?]	-	-	Nicht bearbeitet	-	-	-	-	-
							-	Nicht bearbeitet	-	-	-	-	-
	Elateridae	<i>Ctenicera destructor</i> (Scott & Zacharuk 1971)	12 x 3	-	-	-	-	Nicht bearbeitet	-	-	-	-	-
							-	Nicht bearbeitet	-	-	-	-	-
	Leiodidae	<i>Speophyes lucidulus</i> (Corbière-Tichané 1971)	12 x 2	-	-	13 P [3+1] (bis 5 SZ)	-	2-4 ?S3	-	-	9	9x TS1	-
							?	-	1	? S2	11	11 x TS1	1
	Meloidae	<i>Lytta viridana</i> (Heming 1996)	19 x ca. 3-9	-	-	$\geq 8 P$ [?]	-	-	-	-	-	-	-
							1	1 x IS3	1	? S2	9	9 x TS1	-
	Tenebrionidae	<i>Tribolium confusum</i> , &T. <i>cataneum</i> (Behan & Ryan 1978)	10-11 x 9-11	-	-	3 x [P3+1] 4 x [P4+1] (bis 10 SZ)	-	-	-	-	-	-	-
							2	1 x IS3+SP 1 x IS3	1	? S2	?	?x TS1	1 ⇨ IS3
Strepsiptera	Stylopidae	<i>Stylops mellitae</i>	1 x 3	-	-	-	2	2 x IS3	-	-	2	2 x TS1	-
							-	-	-	-	-	-	-

**Tab. 4.10)** Gegenüberstellung der äußerlich sichtbaren (*REM*) bzw. bei der *TEM*-Untersuchung gefundenen antennalen Sensillen bei Dipterenlarven und einigen larvalen Außengruppenvertretern.  $\Sigma$ , Summe; *aF*, akzessorischer Fortsatz; *F*, Fortsatz; *SZ*, Sinneszellen.

Familie	Art	$\Sigma$ Sensillen REM	$\Sigma$ Sensillen TEM	$\Sigma$ SZ
Tipulidae	<i>Nephrotoma</i> sp.	9	10	40
	<i>Tipula lunata</i>	9	10	40
	<i>Tipula pruinosa</i>	9	10	21+?
Limoniidae	<i>Austrolimnophila ochracea</i>	9	10	41
	<i>Phylidorea</i> sp.	9	10	39
Ptychopteridae	<i>Bittacomorpha</i> sp.	10	-	-
	<i>Ptychoptera</i> sp.	12	-	-
Dixidae	<i>Dixa</i> sp.	9	11	35
	<i>Dixella</i> sp.	9	-	-
Culicidae	<i>Aedes mariaae</i>	9 (+ aF)	9	32
Simuliidae	<i>Simulium</i> sp.	3	3	9
Ceratopogonidae	<i>Bezzia</i> sp.	8	11	38
Chironomidae	<i>Chironomus</i> sp.	8 (inkl. F)	11	40
	<i>Tanypus</i> sp.	8 (inkl. F)	11	40
	<i>Chironomus rip./ piger</i>	8 (inkl. F)	-	-
Nymphomyiidae	<i>Nymphomyia walkeri</i>	6	-	-
Deuterophlebiidae	<i>Deuterophlebia inyoensis</i>	?	-	-
Blephariceridae	<i>Hapalothrix lugubris</i>	8	11	25
	<i>Liponeura</i> sp.	8	11	25
Bibionidae	<i>Bibio marci</i>	9	11	27+ca.190
Mycetophilidae	Gen. sp.	10	14	57
Sciaridae	<i>Sciara</i> sp.	9	14	56
Cecidomyiidae	Gen. sp.	4	14	29+ca.110
	Cecidomyiidae	4	-	-
Psychodidae	<i>Satchelliella</i> sp.	11	12	40
	<i>Satchelliella</i> sp.	11	-	-
Trichoceridae	<i>Trichocera</i> sp.	11	13	49
Anisopodidae	<i>Sylvicola</i> sp.	10	15	53
Xylophagidae	<i>Xylophagus cinctus</i>	6	8	39
Stratiomyidae	<i>Sargus bipunctatus</i>	6	9	40
Rhagionidae	<i>Rhagio</i> sp. I	2	10	42

	<i>Rhagio</i> sp. II	2	-	-
Tabanidae	<i>Hybomitra bimaculata</i>	5	7	35
	<i>Haematopota pellucens</i>	5	-	-
Vermileonidae	<i>Vermileo vermileo</i>	3	9	32
Therevidae	<i>Thereva</i> sp.	3	7	(13+?)
	Gen. sp.	3	-	-
Empididae	<i>Empis</i> s.l.	3	5	30
Dolichopodidae	Gen. sp.	3	5	30
Lonchopteridae	<i>Lonchoptera lutea</i>	3	10	38
Syrphidae	<i>Episyrphus balteatus</i>	5	8	34
	<i>Eristalis tenax</i>	5	-	-
	<i>Volucella</i> sp.	6	-	-
Drosophilidae	<i>Drosophila</i> sp.	2	9	37
	<i>Drosophila melanogaster</i>	2	-	-
Calliphoridae	Gen. sp.	2	9	37
Ordnung	Art	$\Sigma$ Sensillen REM	$\Sigma$ Sensillen TEM	$\Sigma$ SZ
Pulicidae (Siphonaptera)	<i>Ctenocephalides felis</i>	14	15	100
Panorpidae (Mecoptera)	<i>Panorpa vulgaris</i>	8+ca.30	12+ca.30	37+ca.1500
Sphingidae (Lepidoptera)	<i>Manduca sexta</i>	9	15	59
Tenthredinidae (Hymenoptera)	<i>Craesus septentrionalis</i>	12	-	-
Stylopidae (Strepsiptera)	<i>Stylops mellitae</i>	5	5	11

## 5 Diskussion

### 5.1 Funktionen der Sensillentypen

Kaum eine andere Insektenordnung zeigt im Larvenstadium einen derartigen Formenreichtum und so hohe Variabilität der äußeren, teilweise auch der inneren Struktur wie die Diptera (z.B. unterschiedlicher Bau der Kopffregion; siehe 2.3). Auch die in Zusammenarbeit mit H. Hruschka durchgeführte REM-Untersuchung der Antennen und ihrer Sensillen bei Repräsentanten aller wichtigen Gruppierungen der Zweiflügler unterstreicht dies. Um so bemerkenswerter ist der Befund, daß sich alle in dieser Arbeit bei den Diptera gefundenen antennalen Sensillen anhand spezifischer Merkmale der inneren Ultrastruktur nur neun unterschiedlichen Sensillenklassen zuordnen lassen. Selbst die Analyse der Antennen von vier Außengruppenvertretern offenbarte nur einen weiteren Sensillentyp, der bei den Diptera nicht beobachtet wurde.

Altner (1977a,b) und weitere Autoren prägten das „Konzept modalitätsspezifischer Strukturen“ (siehe 2.1), mit dem sie die möglichen Zusammenhänge zwischen den ultrastrukturellen Merkmalen bestimmter Sensillen und ihren Funktionen beschrieben. Auf dieser Grundlage sollen im folgenden Kapitel die Funktionen der im Kapitel 4.1 vorgestellten Sensillentypen diskutiert werden.

#### 5.1.1 Cone (C)

Die Sinneszellen des Cone-Sensillum zeigen bei allen hier untersuchten larvalen Antennen sehr einheitliche Merkmale: Die Dendritenscheiden enden - soweit ein Kutikulafortsatz vorhanden ist - relativ weit proximal an der Sensillenbasis und entlassen die Außenglieder in einen großen, äußeren Sensillenlymphraum, wo sie zahlreiche Dendritenverzweigungen bilden. Darüber hinaus ist die einfache Kutikulawand des Cones mit Ausnahme eines Vertreters (*Aedes mariae*, Culicidae) stets mit zahlreichen Poren und Porentubuli ausgestattet. Dies sind sehr spezifische Merkmale eines einfachwandigen Wandporen-Sensillum (sw-wp) mit Porentubulisystem, das der Wahrnehmung von Geruchsstoffen dient (Altner 1977a,b; siehe auch 2.1.5.1). Für die rein chemische Funktion des Cones sprechen auch das Fehlen von Dendriten mit Tubularkörper und eine unbewegliche Sensillenbasis. Auch für die antennalen Cone-Sensillen von *Calliphora erythrocephala* (Calliphoridae, Cyclorrhapha; Richter 1962), *Aedes aegypti* (Zacharuk et al. 1971, Zacharuk & Blue 1971a,b), *Musca domestica* (Chu & Axtell 1971), *Toxorhynchites brevialpis* (Jez & McIver 1980), *Drosophila melanogaster* (Singh & Singh 1984), verschiedenen Cecidomyiidae (Solinas et al. 1987), *Hylemyia antiqua* und *H. platura* (Anthomyiidae, Honda & Ishikawa 1987a), *Psychoda cinerea* (Seifert et al. 1990) und schließlich

auch von *Chaoborus crystallinus* (Chaoboridae, Culicomorpha; Nicastro et al. 1995) wurde eine olfaktorische Funktion angenommen. Im Fall der Zwiebelfliege (*Hylemyia*, Anthomyiidae) konnte diese anhand modalitätsspezifischer Strukturen gefolgerte Funktion auch durch elektro-physiologische Experimente (Honda & Ishikawa, 1987b) bestätigt werden. Untersuchungen imaginaler Antennen haben bereits gezeigt, daß die meisten olfaktorischen Sensillen bei Insekten auf deren Antenne konzentriert sind (Dethier 1941; Hansen & Heumann 1971; Altner & Prillinger 1980; Zacharuk 1985; Keil 1996), während sie auf anderen Körperregionen, wie z.B. dem Ovipositor (Hooper et al. 1972) oder den Maxillar- und Labialpalpen, wesentlich seltener gefunden wurden.

Geruchsstoffe unterliegen - egal ob im Trägermedium Luft oder Wasser - generell einer starken Verdünnung durch Diffusion und Strömung, so daß in olfaktorischen Sensillen das Konzept der Oberflächenvergrößerung konsequent verfolgt wird, um Signalmoleküle auch in kleinsten Konzentrationen noch wahrnehmen zu können. Im Fall des Cone-Sensillum heißt das: Es ist fast immer das größte der antennalen Sensillen, besitzt eine sehr große Kutikulaoberfläche (vgl. Porenplatte bei *Bibio marci*), ein ausgedehntes Wandporen- sowie Porentubulisystem und im äußeren Sensillenlymphraum sorgen schließlich die Dendritenverzweigungen für eine große Kontaktfläche zwischen Dendritenmembran und Sensillenlymphe, bzw. den darin frei diffundierenden Carrier (OBP)-Signalmolekül-Komplexen (Steinbrecht et al. 1991). Nach dem von Steinbrecht (1997) vorgeschlagenen „wick“-Konzept erfüllen die Porentubuli vermutlich eine Doppelfunktion und dienen nicht nur im vollentwickelten Sensillum der Reizleitung, sondern erfüllen während der Ontogenese auch die Aufgaben der Wachskanalfilamente (Locke 1961), indem an ihnen das sezernierte, lipophile Material für die äußeren Epikutikulaschichten wie an einem „Docht“ hinausdiffundieren kann.

Lange Zeit war eine der zentralen Fragen bei der Untersuchung olfaktorischer Sensillen, ob die Porentubuli in direktem Kontakt mit den Dendriten stehen. Inzwischen ist jedoch bekannt, daß spezifische Carriermoleküle (PBPs und OBPs), die von der tormogenen und trichogenen Hilfszelle gebildet und in die Sensillenlymphe abgegeben werden (Steinbrecht et al. 1991), die Lücke zwischen den Dendritenaußengliedern und den Porentubuli schließen (Steinbrecht 1997). Dank intensiver Erforschung gibt es sehr konkrete Vorstellungen über die Aufnahme, Weiterleitung und Transformation olfaktorischer Reize (Übersicht siehe Steinbrecht 1997). Aufgrund der dielektrischen Eigenschaften der Epikutikula-Wachsschicht (L2-Schicht), die sich auch in die Porenkanäle fortsetzt, können Geruchsmoleküle auf der gesamten Sensillenoberfläche („Molekülfalle“) adsorbiert werden; diese diffundieren dann in dieser Ebene zu den Porenöffnungen (Steinbrecht & Kasang 1972; Callahan 1975) und entlang der Porentubuli weiter in den äußeren Sensillenlymphraum (Schneider 1969). An der Phasengrenze zwischen lipophilen Porentubuli und wäßriger Sensillenlymphe binden OBP-Carrierproteine die Geruchsmoleküle, wobei die große Oberfläche der eingestülpten Porentubuli die Bildung der Signalmolekül-Carrier-Komplexe erleichtert. Breer et al. (1992) vermuten in den OBPs nicht nur passive Transportproteine, sondern durch ihre selektive Bindungsfähigkeiten auch eine Funktion als Signalfilter

(siehe auch Steinbrecht et al. 1995; Steinbrecht 1996). Erst als Bestandteil dieses Komplexes ist eine schnelle Diffusion der vorwiegend apolaren Geruchsstoffe (Altner et al. 1977; Breer et al. 1992) durch die wäßrige Sensillenlymphe und zu den Dendriten erklärbar. Der Signalmolekül-Carrier-Komplex wiederum bindet an spezifische Rezeptormoleküle in der Dendritenmembran, wodurch die Rezeptor-Prozesse ausgelöst werden (Kafka 1970). Das Wissen über diese Prozesse im Dendriten, vor allem über die intrazellulären Mechanismen der Reizumwandlung in elektrische Signale, ist zwar noch lückenhaft, doch vermutlich löst die Bindung an die Rezeptormoleküle eine second-messenger-vermittelte Signalkaskade aus, die letztendlich zum Erregungspotential führt (Ziegelberger 1996; Kaissling 1996). Neben dem Transport der Signalmoleküle zu den Dendriten spielen die OBPs nach der Übertragung des Reizes auf die Rezeptormoleküle eine wichtige Rolle beim Stoffumsatz, also der Deaktivierung und dem Abbau der Geruchsmoleküle (Ziegelberger 1996; Kaissling 1996).

Ein sehr spezifisches und auffälliges Charakteristikum des Cone-Sensillum ist die Zusammensetzung aus stets mehreren neuronalen Einheiten, von denen jede einzelne eine eigene Dendritenscheide, einen Ecdysialporus und einen Hilfszellkomplex besitzt. Obwohl Verbände von zwei oder drei Sinneszellen durchaus häufig in Chemosensillen vorkommen (z.B. Klein et al. 1988; Keil 1996; Hull & Cribb 1997), wurde die Kombination mehrerer Triaden bzw. Triaden und Dyaden zu einem Komplexchemosensillum bisher nur selten beschrieben und wenn, dann meist für die larvalen Antennen holometaboler Insekten (siehe Tab. 4.8 und 4.9). Einige Autoren vermuteten, daß derartig zusammengesetzte Komplexsensillen im Laufe der Evolution durch die Kombination mehrere einzelner, gleichartiger Sensillen und durch das „Verschmelzen“ ihrer Kutikulahüllen entstanden sind, wobei sie in den von Slifer und Sekhon (1971) beschriebenen *S. circumfilia* oder dem antennalen „coniform sensillar complex“ von Steinfliegen-Nymphen (Kapoor 1987) eine Zwischenstufe dieser evolutiven Vorgänge sehen (Zacharuk 1985; Zacharuk & Shields 1991).

Über die spezifischen Eigenschaften solcher Komplexsensillen gibt es bislang kaum Theorien; doch spätestens angesichts der hier gefundenen Ergebnisse, die nicht nur die enorme Verbreitung des Cone-Sensillum, sondern auch seinen stark konservierten Bauplan zeigen, ist die Frage nach der Funktion und nach eventuellen Vorteilen dieser speziellen Morphologie von großem Interesse. Die folgenden drei Punkte sind nur als Hypothesen zu verstehen, wirkliche Antworten über mögliche Struktur-Funktions-Zusammenhänge solcher Komplexsensillen muß weiterführenden Untersuchungen überlassen werden:

- Die Zusammenfassung mehrerer neuronaler Einheiten zu einem Sensillum könnte seine Empfindlichkeit erhöhen oder aber das Signal-zu-Rausch-Verhältnisses (SRV) verbessern, da durch die Trennung in einzelne „Kanäle“ z.B. Spontanerregung herausgemittelt werden könnten (Smola & Gemperlein 1973); („Empfindlichkeit und SRV“).
- Alternativ wären aber auch unterschiedliche Spezifitäten der einzelnen Einheiten gegenüber verschiedenen Geruchsstoffen denkbar; so nehmen Meng et al. (1989) generell individuelle

Spezifität für olfaktorische Rezeptorzellen an, ähnlich wie es für gustatorische Sinneszellen schon mehrfach elektrophysiologisch nachgewiesen wurde (Hansen & Heumann 1971, Bassemir & Hansen 1980); („chemisches Spezifitätsspektrum“).

- Für den Cone von *Chaoborus crystallinus* schlugen Nicastro et al. (1995) vor, daß die zirkuläre Anordnung der Einheiten möglicherweise eine richtungsspezifische Reizaufnahme erlaubt. Atema (1995) beschreibt, daß für den olfaktorischen Fernsinn nicht nur die Wahrnehmung eines chemischen Reizes an sich wichtig ist, sondern vor allem die räumlich-zeitliche Verteilung der Duftstoffe, um die Quelle des Reizes orten zu können; Atema spricht daher nicht nur von unterschiedlichen chemischen Spektren, sondern auch von verschiedenen Frequenzprioritäten der Sinneszellen, die eine richtungsspezifische Wahrnehmung ermöglichen sollen („Richtungsspezifität“).

Leider gibt es für derartige Komplexchemosensillen bisher keine Informationen über die Verschaltungen der Rezeptorzellen einer Einheit bzw. der neuronalen Kanäle untereinander; auch der molekulare Aufbau der beteiligten Strukturen z.B. der Dendritenaußenglieder (Rezeptor-Prozesse) liegt zum Teil noch im Dunkeln. Zum derzeitigen Kenntnisstand läßt sich also nicht entscheiden, ob bzw. welche der Hypothesen eine Antwort liefern kann; vielleicht trifft aber auch nicht nur eine zu, sondern gerade die Kombination unterschiedlicher Funktionen und Eigenschaften könnte zur Evolution von Komplexsensillen und damit zu einer „Zentralisierung“ beigetragen haben.

Über den gemeinsamen Grundbauplan hinaus sind aber auch einige Unterschiede zwischen den untersuchten Cone-Sensillen feststellbar, wie z.B. die unterschiedlichen Wandtypen (4.1.1). Die beschriebenen Typen variieren in der Dicke und in der Skulpturierung der Sensillwand, in der Dichte und dem Durchmesser der Poren, sowie in der Anzahl und Anordnung der Porentubuli. Die Wanddicke und die Beschaffenheit des Porentubulsystems spielen sicher eine Rolle bei der Aufnahme bzw. der Aufnahmegeschwindigkeit von adäquaten Geruchsstoffen. Letzteres sollte durch viele Poren und eine einheitlich dünne Kutikulawand mit kurzen Diffusionswegen prinzipiell begünstigt sein. Unter diesem Gesichtspunkt kann der Kutikulatyp II mit den abwechselnd dünnen, porösen Wandbereichen und dickeren Kutikulastreben wohl als Kompromiß zwischen kurzen Diffusionswegen und der konstruktionstechnischen Stabilität der Sensillwand verstanden werden. Je stärker die mechanische Belastung des Cones bei den einzelnen Spezies ist, desto mehr sollten also die dicken Wandbereiche in den Vordergrund treten. Ein unterstützendes Beispiel dafür ist der Cone der Büschelmückenlarve *Chaoborus crystallinus*, der gleichzeitig als Fangklaue dient und dessen Kutikulawand durchgehend sehr dick ist (Nicastro et al. 1995). So überrascht es nicht, daß der durch Kutikulastreben verstärkte Wandtyp II in der vorliegenden Arbeit vor allem bei Larven mit tendenziell langem Cone-Sensillum (Chironomidae, Lonchoceridae) und bei den in schnellfließenden Gewässern lebenden Blephariceridae-Larven vorkommt, während Wandtypen ohne solche Verstrebungen (Typ I und III) bei Larven mit kurzen Antennen (Psychodidae, Trichoceridae, viele Brachycera) und teilweise plattenförmigen Cones (viele Bibionomorpha, Anisopodidae) zu finden sind. Trotzdem

gibt es auch Beispiele, bei denen ein Zusammenhang zwischen den strukturellen Merkmalen der Cone-Wand und der Lebensweise bzw. dem Habitat der Larve nicht so deutlich zu sehen sind, wie z.B. bei den unterschiedlichen Kutikulatypen innerhalb der Tipulomorpha, wo sich eher der Eindruck eines „familiären“ Zusammenhangs ergibt, denn alle untersuchten Tipulidae s.H. besitzen Typ II, die Limoniidae s.H. dagegen Typ I. Weitere Hinweise dafür, daß bestimmte Kutikulatypen sehr familienspezifisch sein können, sind Kutikulatyp IV, der scheinbar nur bei den Ceratopogonidae vorkommt, sowie der Culiciden-spezifische Typ V ohne elektronenmikroskopisch sichtbares Porensystem. Gleich bei drei Culiciden-Arten aus unterschiedlichen Habitaten (limnisch, marin) und mit verschiedenen Ernährungsweisen (microphag, carnivor) wurde dieser für olfaktorische Sensillen ungewöhnliche Wandtyp gefunden (*Aedes aegypti*, Zacharuk et al. 1971; *Toxorhynchites brevipalpis*, Jez & McIver 1980; *A. mariae*). Aber trotz fehlenden Porentubulsystems konnten Jez und McIver (1980) bei *Toxorhynchites brevipalpis* eine Permeabilität der Cone-Kutikula gegenüber kleinen Molekülen nachweisen; so war die Wand des Cone-Hauptteils für Kristallviolett\* durchlässig, im Unterschied zu anderen Kutikulabereichen bei *Toxorhynchites brevipalpis*, wie z.B. die Kutikulawand des akzessorischen Fortsatzes.

Beim Vergleich der Cone-Sensillen von aquatisch und terrestrisch lebenden Larven fallen keine grundlegenden strukturellen Unterschiede auf, was die Schlußfolgerungen von Kafka (1970) und Behrend (1971) bestätigt, daß die Funktion und Funktionsmechanismen von Geruchssensillen unabhängig sind vom Trägermedium, in dem sich die Signalmoleküle befinden.

### 5.1.2 Peg (P)

Der Besitz von mehreren chemosensitiven und einer mechanosensitiven Sinneszelle zeichnet den Peg als bimodales Sensillum, genauer gesagt als Kontaktchemorezeptor aus („Sensillum mit terminalem Porus und beweglichem Sockel“, Altner 1977a; siehe auch 2.1.3). Im Unterschied zum Cone-Sensillum handelt es sich bei den 3-5 chemosensitiven Sinneszellen des Pegs aber nicht um olfaktorisch, sondern um gustatorisch sensitive Zellen, die weitgehend unverzweigt bis zur Sensillenspitze reichen. Die vereinzelt auftretenden, kleinen Verzweigungen der Rezeptorzellen wurden auch schon von Hansen und Heumann (1971) für gustatorische Sinneszellen beschrieben. Die Außenglieder der Sinneszellen befinden sich stets im erweiterten Dendritenscheidenlumen bzw. Kanal I, der vom äußeren Sensillenlymphraum bzw. Kanal II durch die ebenfalls bis zur Sensillenspitze reichende Dendritenscheide getrennt bleibt. Ob bzw. inwiefern ein Stoffaustausch oder sonstige Kontakte zwischen den beiden Kanälen möglich sind, wird unterschiedlich bewertet. Zudem besitzt der Peg statt zahlreicher Wandporen und einem

---

\* Kristallviolett ist ein Farbstoff, der nach Jez und McIver (1980) geeignet ist, das Diffusionsverhalten kleiner Moleküle zu simulieren.

Porentubulisystem nur eine lokal begrenzte, terminale Öffnung. Gaffal (1979) stellte fest, daß es sich bei derartigen terminalen Poren zumeist um permeable Poren gustatorischer Sensillen handelt, während große Poren nahe der Sensillenbasis eher auf olfaktorische und mechanosensitive Sensillen hinweisen. Auch die Form der terminalen Pore, bei der meist 6-12 Spalten sternförmig zusammenlaufen, scheint ein typisches Merkmal von gustatorischen Sensillen bzw. von Kontaktchemorezeptoren zu sein (siehe auch Steinbrecht 1997). Häufig wird in oder um die terminale Pore und an den Dendritenspitzen eine elektronenoptisch dichte Substanz beschrieben, in der zum einen ein Austrocknungsschutz für die Dendriten, andererseits aber auch eine Funktion bei der Reizübertragung vermutet wird (Altner & Thies 1972; Altner 1977a; Altner & Prillinger 1980). Bernays und Chapman (1972) schlagen sogar vor, daß der Porendurchmesser regulierbar ist und Geschmacksstoffe nur bei geöffneter Pore wahrgenommen werden können, wobei sie eine hormonelle Steuerung des Öffnungs- oder Schließmechanismus annehmen. Auffällige Ansammlungen von Material um die Pore des Pegs wurden in der vorliegenden Arbeit aber nicht gefunden; nur bei der Präecdysis-Larve von *Hapalothrix lugubris* war die Peg-Spitze von einer granulären Substanz umgeben, die aber auch mit dem Entwicklungsstadium im Zusammenhang stehen könnte.

Anders als rein gustatorische Sensillen besitzt der Peg zumeist noch eine mechanosensitive Sinneszelle, die, wie bei gewöhnlichen Mechanorezeptoren, an der Basis des beweglich eingelenkten Sensillum endet. Die Dendritenscheide reicht zwar bis zur Sensillenspitze, steht aber auf der Seite, auf der sich der Tubularkörper der mechanosensitiven Rezeptorzelle befindet, über das Sockelseptum mit der Gelenkmembran in Kontakt. Dies läßt auf einen ähnlichen Übertragungsmechanismus des mechanischen Reizes wie bei monomodalen Mechano- bzw. Exterorezeptoren schließen, zumal der distale Bereich des mechanosensitiven Dendriten häufig durch ein Septum der Dendritenscheide völlig von den chemosensitiven Sinneszellen getrennt ist (siehe auch Hansen & Heumann 1971). Dabei könnte dieses Septum als Widerlager fungieren.

Erstaunlicherweise befindet sich die elastische Gelenkregion des Pegs nicht etwa im basalen Bereich des sogenannten Kutikulasockels, sondern an seiner Spitze bzw. an der Basis seines distalen Fortsatzes. Dies bedeutet, daß der distale Fortsatz das eigentliche Peg-Sensillum und der „Kutikulasockel“ nicht, wie man äußerlich oft vermuten könnte, Teil des Sensillum ist, sondern von der Lage her wohl das letzte sichtbare Antennenglied bzw. dessen Rest darstellt. Außer dem beweglichen Sockel fanden sich in der vorliegenden Untersuchung weitere Hinweise, die diese Interpretation bekräftigen: bei zwei der untersuchten Familien (Dixidae, Blephariceridae) befanden sich auf dem Kutikulasockel bzw. dem vermutlich letzten Antennenglied noch weitere Sensillen außer dem Peg. Wäre der Sockel ein Teil des Sensillum, wäre dies zwar nicht ausgeschlossen (siehe Cone bei Chironomidae, Lonchopteridae), aber zumindest ungewöhnlich. Darüber hinaus führte die äußere Gestalt des langgestreckten, kutikulären Schafts proximal des Peg-Sensillum bei drei weiteren Dipterenfamilien (Simuliidae, Chironomidae, Tabanidae) „automatisch“ dazu, daß dieser nicht als Kutikulasockel, sondern als letztes Antennenglied

bezeichnet wurde. Der im Ergebnisteil verwendete Begriff „Peg-Organ“ bezeichnet also nicht nur das Sensillum, sondern den Komplex aus letztem Antennenglied und Peg-Sensillum.

Damit liegt der Peg also immer an der Antennenspitze und sogar bei extrem abgeflachten Antennen, wie z.B. bei vielen Bibionomorpha, bei denen die Antennenglieder völlig reduziert erscheinen, ist meist noch der Rest des letzten Antennenglieds als „Kutikulasockel“ sichtbar.

Die Lage des Pegs an der Antennenspitze ist nicht ungewöhnlich, da Kontaktchemorezeptoren häufig im distalen Bereich von Körperanhängen zu finden sind, wie z.B. auf den Tarsen, Antennen, Mundwerkzeugen, Cerci, dem Ovipositor oder am Flügelrand (Zacharuk 1985). Als Nahsinnesorgane sind sie auf eine gewisse Flexibilität bzw. den Abstand vom Körper angewiesen um die Doppelfunktion - Kontakt mit einer Substanz und Wahrnehmung der darin enthaltenen Geschmacksstoffe - erfüllen zu können. So erklärt sich auch die Funktionalität der verhältnismäßig kleinen Öffnung des Pegs: Signalstoffe sollen nur im Zusammenwirken mit mechanischer Reizung des Haares an einer lokal definierten Stelle, nämlich der Sensillenspitze aufgenommen werden, im Gegensatz zu einer diffusen Wahrnehmung von Signalmolekülen unterschiedlicher Quellen aus dem Umgebungsmedium, was eine genaue Ortung des Reizes erschweren würde.

Von einem erweiterten Dendritenscheidenlumen um die Dendritenaußenglieder, wie es bei fast allen hier untersuchten Peg-Sensillen deutlich zu sehen war, haben bisher sehr wenige Autoren explizit berichtet (z.B. Gaffal 1979; Zacharuk & Blue 1971a). Dabei zeigen die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung, daß das erweiterte Lumen ein charakteristisches Merkmal gustatorischer Sensillen ist, egal ob es sich um reine Geschmacksrezeptoren (siehe eDS-Sensillen) oder bimodalen Sensillen wie dem Kontaktchemorezeptor Peg handelt. Bei olfaktorischen Wandporensensillen liegen die Dendritenscheiden zwar eng um die Dendriten, doch sie enden relativ früh und entlassen die Dendriten „frei“ in einem weiten äußeren Sensillenlymphraum. Bei gustatorischen Sensillen reicht die Dendritenscheide dagegen bis zur Sensillenspitze und durch die Lumenerweiterung könnte sich die mögliche Kontaktfläche zwischen in der Sensillenlymphe befindlichen Geschmacksstoffen und der Dendritenmembran vergrößern. Nach elektrophysiologischen Untersuchungen nehmen jedoch einigen Autoren an, daß ohnehin nur die Membran der äußersten Dendritenspitze („rezeptorisches Areal“) an der Aufnahme chemischer Reize beteiligt ist (Hansen & Heumann 1971; Altner & Prillinger 1980). Es werden also weiter Untersuchungen nötig sein, um zu klären, ob das erweiterte Dendritenscheidenlumen eine Art Diffusionsvolumen darstellt, denn obwohl bei der Wahrnehmung gustatorischer Reize kein mit olfaktorischen Sensillen vergleichbares Carrier-System (ODPs) bekannt ist, muß dennoch auch hier ein gewisser „turn over“, wie der Abbau bzw. Abtransport von Signalmolekülen stattfinden, um das Sensillum nach der Reizwahrnehmung nicht dauerhaft zu blockieren.

Während die beiden unterschiedlichen olfaktorischen Sensillentypen, also sw-wp und dw-wp Sensillen, zwar die gleiche Funktion besitzen, ihre funktionellen Kompartimente aber nur analoge Strukturen darstellen (siehe 2.1.5.2), zeigt der Bauplan gustatorischer Sensillen mit seinen zwei voneinander getrennten Kanalsystemen viele Gemeinsamkeiten mit der Struktur olfaktorischer

dw-wp Sensillen („mit doppelter Wand und Speichenkanälen“, Altner 1977a,b). Besonders bei den hier untersuchten Peg-Sensillen war gut zu erkennen, daß die Dendritenscheide nur wenig proximal der terminalen Pore in die Kutikulawand des Sensillum übergeht, ähnlich wie es auch Hansen und Heumann (1971) beschrieben haben. Stellt man sich vor, daß die Spalten der ohnehin schon sternförmigen Pore basalwärts verlängert wären, ohne dabei die Dendriten oder den Kutikulafortsatz - bzw. die Kutikulafinger zwischen jeweils zwei Spalten - zu verkürzen, würde der Übergang von der Dendritenscheide in die Kutikulawand an die Sensillenbasis verschoben werden, wie es bei dw-wp Sensillen der Fall ist. Der Kanal I gustatorischer Sensillen entspräche so dem Zentrallumen und der Kanal II dem Peripherlumen von dw-wp Sensillen (vgl. 2.1.5.2). Für diese Theorie sprechen auch Beobachtungen von Zacharuk (1985), daß dw-wp Sensillen, ebenso wie der Peg und andere gustatorisch sensitive Sensillen, durch eine apikale Ecdysialpore gehäutet werden. Dies bestätigt weiterhin die Vermutungen von Steinbrecht (1997, 1998), daß die beiden olfaktorischen Sensillentypen zwei unabhängige „Lösungen“ auf dem Weg zur Entstehung von Geruchssensillen darstellen, die im Laufe der Evolution, vielleicht bevor die ersten Arthropoden das Land „erobert“ haben, konvergent entstanden sind, sich also von unterschiedlichen Vorläufern ableiten lassen. Gestützt wird diese Theorie auch durch die Tatsache, daß beide Sensillentypen außer für Insekten auch schon für „Myriapoda“ und Zecken (Chelicerata) beschrieben wurden (Übersicht bei Tichy & Barth 1992). Es wäre also möglich, daß sich dw-wp Sensillen von den phylogenetisch als ursprünglich erachteten gustatorischen Sensillen ableiten (Berg 1994). Sollte dies zutreffen, sind weitere Übereinstimmungen zwischen diesen Sensillentypen zu erwarten; so ist beispielsweise auch bei dw-wp Sensillen kein spezifisches Carrier-System für chemische Signalmoleküle bekannt (Steinbrecht 1997).

### 5.1.3 Sensillen mit Dendritenaußengliedern unterschiedlicher Elektronendichte ( $\Delta S_{2/3}$ )

Aufgrund der unterschiedlichen Struktur der Dendritenaußenglieder, vor allem im distalen Bereich, ist zu vermuten, daß die  $\Delta$ -Sensillen entweder, wie das Peg-Sensillum, bimodal sind oder, wenn sie nicht unterschiedliche Reizqualitäten wahrnehmen, daß sie zumindest für unterschiedliche Intensitäten „ihrer“ Modalität sensibel sind. Von den zwei bis drei Sinneszellen ist die elektronenoptisch dichter wirkende offensichtlich immer mechanosensitiv, da sie stets einen Tubularkörper enthält und an der Sensillenbasis endet - sofern ein Kutikulafortsatz vorhanden ist.

Im Unterschied dazu zeigen der oder die „hellen“ Dendriten sehr unterschiedliche Endstrukturen, die gegen eine einheitliche Funktion dieser Sinneszellen sprechen. Die  $\Delta$ -Sensillen stellen damit eine Ausnahme unter den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Sensillentypen dar, denn teilweise fehlen hier nicht nur gemeinsame modalitätsspezifische Strukturen einzelner Sinneszellen, wie bei den S1/2-Sensillen, sondern es sind Strukturen vorhanden, die sogar auf unterschiedliche Modalitäten hinweisen. Bei einigen Larven weisen die elektronenoptisch

weniger dichten Dendriten distal eine etwas erhöhte Mikrotubulidichte auf, die zwar deutlich geringer ist als im Tubularkörper des „dunklen“ Dendriten, die aber zumindest eher für eine Mechanorezeption spricht als für chemosensitive Sinneszellen. Dagegen besitzen andere Sensillen, wie z.B. die *S. coelosphaerica* der hier untersuchten Dolichopodidae eindeutig eine poröse Sensillenzwand, womit die beiden  $\Delta S2$ -Sensillen bimodal sind, wahrscheinlich im Sinne von Kontaktchemorezeptoren.

Auch in vorangegangenen Untersuchungen wurden sehr unterschiedliche Funktionen für die  $\Delta$ -Sensillen diskutiert. So fanden Jez und McIver (1980) auch bei *Toxorhynchites brevialpis* distal im „hellen“ Dendritenaußenglied eine erhöhte Mikrotubulidichte, die sie als „a feature reminiscent of tubular body“ bezeichneten. Aufgrund dieses Überbleibels, bzw. der Andeutung eines Tubularkörpers schlossen Jez und McIver (1980), wie später auch Nicastró et al. (1995) für *Chaoborus crystallinus*, auf eine rein mechanosensitive Funktion der  $\Delta S2$ -Sensillen, wobei die beiden Außenglieder allerdings in der Lage sein könnten, über die unterschiedlichen Input-Kanäle zwischen verschiedenen Reizstärken zu differenzieren. Dagegen beschreiben Zacharuk und Blue (1971a) für *Aedes aegypti*, daß die „hellen“ Dendriten, wie auch bei der hier untersuchten Stechmückenlarve (*Aedes mariae*), ohne Dendritenscheide und Tubularkörper in einen externen Kutikulafortsatz projizieren, der neben der basalen Ecdysialpore noch eine kleine terminale Öffnung besitzt. Aufgrund dieser Merkmale interpretierten nicht nur Zacharuk und Blue (1971a) die  $\Delta$ -Sensillen als Kontaktchemorezeptoren, sondern für andere Vertreter auch Chu und Axtell (1971), Craig und Batz (1982), Singh und Singh (1984), sowie Seifert et al. (1990). Darüber hinaus wurde von verschiedenen Autoren aber auch eine thermo-/hygrosensitive Funktion nicht ausgeschlossen (Zacharuk & Blue 1971a; Seifert et al. 1990; Solinas et al. 1987). Auch  $\Delta S3$ -Sensillen fanden in der Literatur bereits Erwähnung (Solinas et al. 1987). Bei einer der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten findet sich jedoch eine bisher nicht beschriebene Besonderheit. Bei den  $\Delta S3$ -Sensillen von *Bibio marci* lassen sich die drei Dendriten nicht nur - wie sonst üblich für diesen Sensillentyp - in einen elektronenoptisch dichten und zwei weniger dichte Dendriten unterteilen, sondern auch das Cytoplasma der beiden „hellen“ Außenglieder ist unterschiedlich strukturiert. Dies könnte bedeuten, daß jede Sinneszelle für die Aufnahme eines anderen Reizmodus oder einer anderen Reizstärke verantwortlich ist. Selbstverständlich ist es möglich, daß eine derartige Aufgabentrennung auch für den häufigeren Typ der  $\Delta S3$ -Sensillen, bei dem die „hellen“ Dendriten strukturell ähnlich gebaut sind, zutrifft.

#### 5.1.4 Sensillen mit erweiterter Dendritenscheide (eDS2/3)

Die eDS-Sensillen zeichnen sich - ähnlich dem Peg - durch eine kleine terminale Öffnung, weitgehend unverzweigte Dendriten und ein erweitertes Dendritenscheidenlumen aus. Anders als das Peg-Sensillum sind die eDS-Sensillen aber bei keiner der untersuchten Larven mit einer mechanosensitiven Sinneszelle oder einer beweglichen Gelenkregion ausgestattet und stellen demnach reine Geschmacksrezeptoren dar („Sensillen mit terminalem Porus und unbeweglichem Sockel“, Altner 1977a; siehe auch 2.1.4). Es hat sich aber gezeigt, daß auch beim Peg-Sensillum einiger hier untersuchter Vertreter die mechanosensitive Komponente reduziert sein kann [Pn+0]; in solchen Fällen ist die Unterscheidung der beiden gustatorischen Sensillentypen erschwert. Die eDS-Sensillen wurden in der vorliegenden Untersuchung jedoch nie auf dem Rest des letzten Antennenglieds gefunden und sie besitzen höchstens sehr kleine Kutikulafortsätze. Zudem ist der Durchmesser ihrer Dendritenscheide zumeist geringer als beim Peg des gleichen Tiers, ebenso wie die Dendriten selbst, die nur selten deutlich in der Peripherie des Dendritenscheidenlumens liegen und einen eher rundlichen Querschnitt zeigen.

Mögliche funktionsmorphologische Zusammenhänge, wie z.B. für das erweiterte Dendritenscheidenlumen, wurden bereits für die gustatorische Komponente des Pegs beschrieben bzw. diskutiert (siehe 5.1.2).

Seifert et al. (1990) haben für *Psychoda cinerea* (Psychodidae) zwei Unterkategorien der eDS-Sensillen beschrieben, die sich im Durchmesser der Dendritenscheide unterscheiden. In der vorliegenden Untersuchung waren weder bei den eDS-Sensillen von *Satchelliella* sp. (Psychodidae), noch bei anderen Larven entsprechende Unterschiede festzustellen; dies betrifft den Vergleich von Sensillen jeweils eines Tiers, da Größenvergleich zwischen den Sensillen unterschiedlicher Tiere nur dann sinnvoll erscheinen, wenn deren Entwicklungsstadium eindeutig bestimmt ist.

#### 5.1.5 Sensillen mit lamellierten Dendritenaußengliedern (IS2/3)

Das Vorhandensein einer stratoterminalen Sinneszelle mit lamelliertem Dendritenaußenglied bzw. das Fehlen von Tubularkörpern und einer beweglichen Gelenkregion oder von Poren - außer einer Ecdysialpore - zeichnet die IS-Sensillen als Thermo-/Hygrorezeptoren aus (Altner & Loftus, 1985; siehe auch 2.1.2). Unabhängig von der Anzahl der Sinneszellen lassen sich bei den IS-Sensillen zwei grundlegende Typen unterscheiden: bimodale Thermo-/Hygrorezeptoren und reine Thermosensillen, die von McIver und Siemicki (1976) auch als „internal receptors“ bezeichnet wurden, da ihnen äußere Kutikulafortsätze zumeist fehlen. Gemein ist beiden Typen die thermosensitive Komponente (stratoterminaler oder „Typ 2“ Rezeptorzelle), die meist relativ weit proximal ein Lamellensystem bildet und bei keiner der hier untersuchten Larven die Sensillenspitze erreicht. Das Lamellensystem ist dabei wie von Altner et al. (1981) und

Steinbrecht et al. (1989) beschrieben, nicht vom äußeren, sondern vom inneren Sensillenlymphraum bzw. der thekogenen Hilfszelle umgeben. Die Vielzahl unterschiedlich geformter Lamellensysteme, die hier gefunden wurden, bekräftigt die Aussage Steinbrechts (1998), der die Außenglieder der stratoterminalen Sinneszellen als „the most variable of all insect receptor cell endings“ bezeichnete. Gesicherte Theorien gibt es bislang weder über den Mechanismus der Reizaufnahme oder -transduktion, noch über die Funktion der unterschiedlich geformten Lamellensysteme thermosensitiver Rezeptorzellen (Altner & Loftus 1985; Steinbrecht 1998). Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung weisen darauf hin, daß die Form der Oberflächenvergrößerungen wohl mit funktionellen Einflüssen, wie z.B. der Spezifität, zusammenhängt, da selbst bei IS-Sensillen nahe verwandter Arten sehr unterschiedliche Formen auftreten können (vgl. IS2-Sensillum der Tipulomorpha). Bei einem Vergleich aller hier untersuchten IS-Sensillen fallen jedoch zwei Trends auf: zum einen ist das Lamellensystem besonders groß, d.h. aus vielen flachen und dicht gestapelten Lamellen bestehend, wenn es weit proximal bzw. weit im Inneren der Antenne oder des Caputs liegt (z.B. groß+proximal: IS3 bei Rhagionidae; klein+distal: IS3 bei Lonchopteridae; u.a.). Darüber hinaus ist das Lamellensystem bei den Sensillen, deren Dendriten relativ dicht unter der Kutikula verlaufen, immer zur Außenseite, d.h. zur Kutikulawand hin orientiert (z.B. Syrphidae, Strepsiptera); dies deutet darauf hin, daß ein adäquater Reiz, wie vielleicht Wärmestrahlung, direkt durch die Außenwand wahrgenommen wird und nicht von der Sensillenspitze nach proximal geleitet werden muß. Corbière-Tichané vertritt in einigen Arbeiten (z.B. 1971, 1977) die Ansicht, daß die Lamellensysteme als Infrarot- oder Photorezeptoren fungieren; dies konnte aber bisher nicht bestätigt werden (Altner et al. 1978).

Es gibt zwar sogenannte Thermo- oder Infrarot-Rezeptoren bei Vertretern der Käfer-Gattung *Melanophila* (Buprestidae), mit denen die Imagines Waldbrände aus großer Entfernung wahrnehmen können, um diesen auf der Suche nach geschädigten oder toten Bäumen für ihre Eiablage anzufliegen (Schmitz & Bleckmann 1998). Die Bauweise dieser metathorakalen Sinnesorgane, die sich wiederum aus 50-100 einzelnen Sensillen zusammensetzen, ist jedoch eine völlig andere als bei den IS-Sensillen und entsprechend wird ein Reizübertragungsmechanismus vorgeschlagen, der eher an die „Hygrometer-Hypothese“ der Hygrorezeption erinnert (vgl. 2.1.2). Demnach soll eine versenkte Kutikulakugel oder „spherule“ durch Absorption von Infrarotstrahlung und folglich Erwärmung eine Volumenerhöhung erfahren, die ähnlich dem Zangenprinzip bei *S. campaniformia* zu einer mechanischen Reizung einer Sinneszelle führt, deren Dendritenspitze mit Tubularkörper in diese Kutikulakugel hinein reicht (Vondran et al. 1995; Schmitz & Bleckmann 1998).

Bei den hier untersuchten stratoterminalen Sinneszellen wurden keine „bossy orthogonal surface substructures“ (BOSS; Steinbrecht 1989) gefunden. Für diese regelmäßig in der äußeren Schicht der Dendritenmembran angeordneten Partikel wurde zwar eine funktionelle Beteiligung an der Thermorezeption vermutet, sie sind jedoch offensichtlich nicht obligatorisch für die thermosensitive Reizwahrnehmung.

Wie viele bisher beschriebenen Thermo-/Hygrorezeptoren ist auch die überwiegende Anzahl der hier untersuchten „externen“ IS-Sensillen\* mit drei Sinneszellen, d.h. mit einer „thermo-/hygrosensitiven Triade“ (Loftus 1976) ausgestattet; nur in Ausnahmefällen, wie z.B. bei *Dixa* sp., ist die stratoterminal Zelle nicht mit zwei, sondern nur einer conoterminalen Sinneszelle („Typ 1 Rezeptor“, Altner & Loftus 1985) kombiniert. Die unverzweigten, hygrosensitiven Dendriten der conoterminalen Rezeptorzellen reichen stets bis zur Sensillenspitze. Distal besitzen die Sensillen entweder einen äußeren Kutikulafortsatz ohne bewegliche Sockelregion, oder einen unregelmäßig gebauten Kutikulaapparat, der in der Antennenkutikula versenkt ist („no-pore sensilla with inflexible socket“; Altner & Loftus 1985). Wie bereits in der Einleitung erwähnt, werden unterschiedliche Mechanismen der Reizübertragung auf den oder die hygrosensitiven Dendriten diskutiert. Bei den hier untersuchten bimodalen IS-Sensillen sind in den unverzweigten Dendriten zwar Mikrotubuli vorhanden, doch eine Anhäufung oder gar Intertubulärmatrix ähnlich einem Tubularkörper konnte nicht beobachtet werden. Dennoch weisen das Fehlen sowohl von durchgängigen Poren, als auch eines weiten äußeren Sensillenlymphraums im distalen Bereich des Sensillum bzw. der enge Kontakt zwischen den hygrosensitiven Dendriten und der Kutikulawand durchaus auf eine mechanische Reizübertragung hin. Auch die oft unregelmäßig gebaute oder mit feinen Kanälchen durchzogene Sensillenwand (z.B. beim akzessorischen Fortsatz von *Aedes mariae*, IS3-Sensillum bei den *Cyclorrhapha*) spricht für die „Hygrometer-Hypothese“; danach würde die Kutikula - in Abhängigkeit der umgebenden Feuchtigkeit - Wasser aufnehmen oder abgeben, und der mechanische Reiz auf die hygrosensitiven Dendriten durch Quellen bzw. Schrumpfen der hygroskopischen Sensillenwand eine Stimulierung der conoterminalen Sinneszelle bewirken (Altner & Loftus 1985). Im Fall von zwei Typ 1 Rezeptorzellen wird eine antagonistische Hygro- (Feuchtigkeits-) und Xerosensitivität (Trockenheitsempfindlichkeit) angenommen (Altner 1977a; Altner & Loftus 1985). Für eine derartige Aufgabentrennung könnte sprechen, daß bei den hier untersuchten externen IS3-Sensillen oft ein dicker und ein dünnerer hygrosensitiver Dendrit vorhanden ist (siehe auch Steinbrecht 1998). Tatsächlich aufklären lassen sich die Spezifitäten jedoch nur durch eine elektrophysiologische Untersuchung, ebenso wie die Frage nach der Spezifität eines einzelnen hygrosensitiven Dendriten bei externen IS2-Sensillen.

Auch bei reinen Thermorezeptoren („interne“ IS-Sensillen) wird die stratoterminal Zelle noch von ein bis zwei Sinneszellen begleitet, bei denen es sich aber nicht um hygrosensitive Typ 1 Rezeptoren handelt. Bei den hier untersuchten internen IS-Sensillen reicht stets zumindest eine Sinneszelle mit einem schmalen Dendritenausläufer bis zur Sensillenspitze, wo zwar kein spezieller Kutikulaapparat vorhanden ist, aber die übliche Ecdysialpore; die zweite unverzweigte Rezeptorzelle ist dagegen oft kürzer. Dieser Aufbau wurde schon für diverse interne Thermosensillen beschrieben, wobei die Autoren aber keine möglichen Funktionen für die

---

\* Der Begriff „externe“ IS-Sensillen wird für Thermo-/Hygrorezeptoren eingeführt zur Unterscheidung gegenüber den reinen Thermosensillen bzw. „internal receptors“ (McIver & Siemicki 1976).

unverzweigten Dendriten angeben (Davis & Sokolove 1975; Loftus & Corbière-Tichané 1981; Altner & Loftus 1985; Foelix et al. 1989). Auch in der vorliegenden Untersuchung zeigen die unverzweigten Dendriten keine modalitätsspezifischen Merkmale, die auf deren Funktion hinweisen könnten.

Bei auffällig vielen der hier untersuchten Arten kommen interne IS-Sensillen paarweise vor; dabei befinden sich zwei IS2- (alle hier untersuchten Cyclorrhapha) oder IS3-Sensillen (alle Bibionomorpha, *Sylvicola*, *Trichocera*, und einige „Orthorrhapha“) in nächster Nähe zueinander und bilden auf der gleichen Höhe der Antenne ihre Lamellensysteme. Es ist jedoch unklar, ob die beiden Thermosensillen auch in einem funktionellen Zusammenhang stehen. Bei der Syrphidae sind die beiden internen IS2-Sensillen spiegelsymmetrisch angeordnet und die Lamellensysteme so orientiert, daß eine richtungsspezifische Wahrnehmung vielleicht einer Wärmequelle möglich erscheint. Bei den meisten anderen IS-Sensillenpaaren ist eine solche Orientierung zwar nicht feststellbar, doch teilweise sind kleine Unterschiede in der Form der Oberflächenvergrößerung vorhanden (z.B. *Lonchoptera lutea*), so daß hier eine antagonistische, ergänzende oder kooperative Funktion der Sensillenpaare denkbar ist.

Das regelmäßige Vorkommen von Thermo- bzw. Thermo-/Hygrorezeptoren auf den Antennen der hier untersuchten Larven ist kein sehr überraschendes Ergebnis, denn für imaginale Antennen war bereits bekannt, daß dieser Sensillentyp mehr oder weniger zur Sensillengrundausrüstung gehört (Zacharuk 1985; Steinbrecht 1998). Die meisten der hier untersuchten Larven, auch die terrestrisch lebenden, reagieren sehr empfindlich auf Austrocknung und sind überwiegend in feuchten Habitaten anzutreffen. Beim Sammeln der Larven für diese Untersuchung fiel beispielsweise auf, daß viele der in Laubstreu bzw. in Laubhaufen gefundenen Larven in ganz spezifischen Schichten gehäuft vorkamen (eigene Beobachtungen): im Herbst meiden die Larven offensichtlich die eher trockenen oberen Schichten und suchen - bis zu einem bestimmten Grenzbereich - bevorzugt etwas tiefere, stets feuchte Schichten auf; dabei dringen sie aber auch nicht in ganz tief liegende Schichten ein, vielleicht aus Sauerstoffmangel oder aufgrund eines schlechteren Nahrungsangebots. Im Winter, bei niedrigeren Temperaturen verlagerte sich das Vorkommen in noch tiefere, kältegeschützte Schichten. Dieses Beispiel zeigt, wie wichtig Thermo-/Hygrorezeptoren für die Larven sein dürften. Es stellt sich allerdings die Frage, welche Rolle ein Hygrorezeptor bei einer aquatischen Larve, wie etwa der hier untersuchten Dixidae spielt. Möglicherweise hängt dies damit zusammen, daß bei einigen aquatisch lebenden Larven noch eine gewisse Bindung an die Wasseroberfläche besteht (siehe 4.2.3). So sollen sich die Dixidae-Larven nach Schremmer (1956) mit Hilfe ihrer Antennen an der Wasseroberfläche orientieren. Sie müssen sich zwar nicht in einem bestimmten Bereich eines Feuchtigkeitsgradienten aufhalten, doch die Möglichkeit zwischen Luft- und Wasserphase unterscheiden zu können, erscheint nützlich; dazu genügt der Larve jedoch ein Feucht- oder ein Trockenrezeptor, was gleichzeitig erklären könnte, warum das externe IS2-Sensillum von *Dixa* sp. nur eine statt zwei hygrosensitive Sinneszellen enthält.

Bei zwei der Außengruppenvertreter (Siphonaptera, Lepidoptera) wurde der eher seltene IS-Sensillentyp gefunden, der mit einer zusätzlichen Sinneszelle ausgestattet ist, die alle Charakteristika eines mononematischen Scolopidiums besitzt. Dieses [IS3-SP] Sensillum wurde bei den Holometabola zuvor schon auf den Antennen von Käferlarven (Bloom et al. 1982b), auf den Antennen von Hymenopteren (Yokohari 1983) und auf der Galea (Mundwerkzeuge) von Schmetterlingsraupen (Shields 1994) gefunden. Basierend auf den modalitätsspezifischen Strukturen ist davon auszugehen, daß die Typ 3 Rezeptorzelle wohl auch in diesem Komplexsensillum als Dehnungs- und Zugspannungsrezeptor fungiert; dennoch wäre es interessant mehr über funktionelle und evolutive Zusammenhänge dieser Sensillen zu erfahren.

Eine weitere Besonderheit bei den Außengruppen sind die ungewöhnlichen Kutikulaaußenstrukturen einiger IS-Sensillen. Bei den Siphonaptera und Mecoptera wirkt die Sensillenwand der Plug-Sensillen überhaupt nicht „schwammartig“ oder porös, wobei ohnehin fraglich ist, ob eine Volumenänderung der Deckplatte bei der vorliegenden Konstruktion den Reiz auf die Dendriten übertragen könnte. Hier müssen vermutlich elektrophysiologische Untersuchungen über die Sensillenfunktion Aufschluß geben, d.h. ob die Dendriten tatsächlich hygrosensitiv sind (mit anderem Reizübertragungsmechanismus), oder vielleicht eine andere Modalitätsspezifität vorliegt (z.B. Druck?).

#### 5.1.6 Labyrinth-Sensillum (LaS2)

Das Labyrinth-Sensillum besitzt distal zwar wie einige externe IS-Sensillen einen spezialisierten Kutikulaapparat, der ohne bewegliche Sockelregion in die umgebende Kutikula versenkt ist und trotzdem gibt es zwei wesentliche Unterschiede gegenüber typischen Thermo-/Hygrorezeptoren: Dem LaS2-Sensillum fehlt eine thermosensitive Komponente und eine der Hilfszellen ist meist stark vergrößert und produziert offensichtlich große Mengen einer chemisch unbekannt Substanz. Obwohl hygrosensitive Sinneszellen bislang nur in bimodalen Sensillen in Verbindung mit einer thermosensitiven Sinneszelle nachgewiesen sind (Steinbrecht & Müller 1991) bzw. sogar ein funktioneller Zusammenhang zwischen der thermo- und der hygrosensitiven Komponente vermutet wird (Steinbrecht & Müller 1991), scheinen die strukturellen Merkmale darauf hinzudeuten, daß die LaS2-Sensillen reine Hygrorezeptoren sind. Wie zuvor für die conoterminalen Sinneszellen der externen IS-Sensillen beschrieben, könnten die beiden Dendriten des LaS2-Sensillums, die zwar einige Mikrotubuli aber keinen Tubularkörper enthalten, eine von der Umgebungsfeuchtigkeit abhängige Volumenänderung des spezialisierten Kutikulaapparats wahrnehmen. Dieses Kutikulalabyrinth ähnelt stark der apikalen Kutikulastruktur des lateralen Porenrezeptors (externes IS3-Sensillum) der cyclorrhaphen Fliegen, nur daß die mehr oder weniger feinen bis labyrinthartigen Kanäle in der Kutikulastruktur bei den LaS2-Sensillen noch mit einer Substanz gefüllt sind, die offensichtlich von der vergrößerten Hilfszelle gebildet wird.

Im Falle einer hygrosensitiven Funktion könnte dieses Material eine Rolle bei der Aufnahme bzw. der Abgabe von Wasser spielen.

Bei dem LaS2-Sensillum treten Strukturen in einer Merkmalskombination auf, die bisher noch nicht beschrieben wurden. Darüber hinaus sind noch keine elektrophysiologischen Untersuchungen dieser Sensillen bekannt, so daß eine Interpretation der Sensillenfunktion nur vorläufig sein kann. In der Folge sollen deshalb noch zwei Alternativen kurz angesprochen werden:

Es gibt zwar bis proximal der Geißelregion der beiden gefundenen Sinneszellen keine Hinweise auf eine dritte Rezeptorzelle, dennoch ist nicht völlig auszuschließen, daß eine thermosensitive Sinneszelle so weit proximal endet, daß sie bislang nicht erfaßt wurde. Auf der einen Seite erscheint dies möglich, da das LaS2-Sensillum hauptsächlich bei Larven mit stark reduzierten Antennengliedern vorkommt und an der Syrphidae gezeigt werden konnte, daß die Geißel der stratoterminalen Zelle mehrere  $\mu\text{m}$  proximal der conoterminalen Geißeln liegen kann; andererseits gibt es bisher kein Beispiel dafür, daß sogar das Lamellensystem deutlich proximal der conoterminalen Geißeln endet.

Als zweite Alternative könnte das LaS2-Sensillum auch ein Geschmacksrezeptor sein, denn bei der komplexen Struktur des apikalen Kutikulalabyrinths ist es möglich, daß der eine oder andere Kanal eine durchgängige Pore bildet. Zudem wurden sehr vereinzelt kleine Dendritenverzweigungen beobachtet, wie sie auch bei gustatorischen Sinneszellen vorkommen können. Geht man von einer Funktion als Geschmacksrezeptor aus, könnte die von der Hilfszelle abgegebene Substanz als Mediator fungieren, d.h. als Filter oder als Adsorbens von Signalstoffen, oder aber selbst als Teil einer Reiztransformationskaskade. Dies würde jedoch nicht die ungewöhnliche Form des Kutikulalabyrinths und die Lage unmittelbar neben dem Peg, der als Kontaktchemorezeptor ja auch gustatorische Sinneszellen enthält, erklären. Hygrosensillen sind dagegen sonst keine auf den Antennen der Bibionomorpha vorhanden, denn die beiden IS-Sensillen sind reine Thermorezeptoren (interne IS-Sensillen).

#### 5.1.7 Sensillen mit Dendriten ohne modalitätsspezifische Strukturen (S1/2)

Auch wenn die S1/2-Sensillen hier als eigener Sensillentyp bezeichnet werden, handelt es sich um eine Zusammenfassung verschiedener antennaler Sensillen aufgrund des wohl denkbar schwächsten Merkmals, nämlich dem Fehlen modalitätsspezifischer Strukturen. Abgesehen davon, daß dadurch auch keine Anhaltspunkte für funktionsmorphologische Überlegungen vorhanden sind, ist völlig unklar, ob die Sensillen dieses Typs überhaupt funktionelle Gemeinsamkeiten besitzen. In Ermangelung modalitätsspezifischer Strukturen können nur andere Untersuchungsmethoden, wie z.B. elektrophysiologische Ableitungen Aufschluß über mögliche Funktionen geben.

### 5.1.8 Sensillen mit Tubularkörper und gefalteter Dendritenscheide (TS1)

Die einzige Sinneszelle der TS1-Sensillen, die keine Poren außer der Häutungspore besitzen, enthält distal als wichtiges modalitätsspezifisches Merkmal von Mechanorezeptoren einen Tubularkörper. Thurm (1964, 1965, 1969) und andere Autoren (McIver 1975; Altner 1977a) erkannten die zentrale Rolle dieses spezifischen Zytoskelettelements bei der Übertragung mechanischer Reize, auch wenn sich die Vorstellungen von den detaillierten Vorgängen der mechanoelektrischen Transduktion im Laufe der Zeit leicht verändert bzw. konkretisiert haben (siehe Thurm 1982, Keil & Steinbrecht 1984; Keil 1997, 1998). Interessanterweise konnte Erler (1983a,b) zeigen, daß der Tubularkörper kein direkter Effektor der Ionenkanäle in der Dendritenmembran ist, denn auch in Sinneszellen, deren Mikrotubuli, einschließlich der des Tubularkörpers, künstlich abgebaut wurden, konnten noch Potenzialänderungen als Reizantwort gemessen werden. Vielmehr vermutet man für den Tubularkörper eine Funktion als Stabilisator und Widerlager bei der Reizübertragung (Keil & Steinbrecht 1984). Diese Schlußfolgerung wird durch die Beobachtung bestätigt, daß die dicht gepackten, apikobasal verlaufenden Mikrotubuli des Tubularkörpers nicht nur in elektronenoptisch dichte Intertubulärmatrix eingebettet, sondern auch untereinander verbunden und quervernetzt sind, also vermutlich ein sehr stabiles Innenskelett bilden. Bemerkenswerterweise finden sich Tubularkörper nicht nur bei Mechanorezeptoren von pterygoten Insekten als modalitätsspezifische Strukturen, sondern auch bei Apterygota (Urinsekten), „Myriapoda“ („Tausendfüßer“) (Ernst 1976), Chelicerata und sogar bei Tardigrada (Bärtierchen) (Übersichten siehe: McIver 1975; Keil 1997a).

Die charakteristischen Längsfalten der Dendritenmembran und Dendritenscheide („rips“, Keil & Steinbrecht 1984), die dem TS1-Sensillum in Querschnitten oft ein kleeblattähnliches Aussehen verleihen, wurden schon von Keil (1978) beschrieben. Es ist nicht klar, ob sie - wie von vielen Autoren vermutet (Gaffal & Theiß 1978; McIver & Beech 1986; Seifert et al. 1990) - nur eine stabilisierende Wirkung auf den Dendriten ausüben, oder ob sie auch bei der Kraftübertragung eine Rolle spielen und ihre Form direkt mit den funktionellen Eigenschaften oder der Richtungsspezifität des Sensillums zusammenhängt (vgl. Keil 1997a). In Verbindung mit Sinneszellen anderer Modalitäten in kombinierten Sensillen fehlen derartige Längsfalten oder sind zumindest deutlich schwächer ausgebildet.

Für die Umsetzung mechanischer Reize, sei es durch die Auslenkung eines Haares oder durch mechanische Kutikuladeformation, z.B. in der Nähe von Gelenken, ist die teilweise äußerst komplex aufgebaute Einheit aus Dendrit und verschiedenen kutikulären Strukturen, wie der Dendritenscheide, der Gelenkmembran und dem Sockelseptum, von entscheidender Bedeutung (Altner 1977a; Keil & Steinbrecht 1984). Die Konstruktion der Sockelregion von Haarsensillen beeinflusst nicht nur die Richtungsspezifität, sondern auch die Sensibilität des Sensillums. Berührungsrezeptoren beispielsweise besitzen eine wesentlich dickere Gelenkmembran und ein stabileres Sockelseptum als empfindlichere Haare, die teilweise sogar auf Luftströmungen oder Schallwellen reagieren können und einer geringeren mechanischen Belastung ausgesetzt sind

(Keil & Steinbrecht 1984; vgl. auch Abb. 13 B, C). Dabei verankert die elastische Gelenk- oder Verbindungsmembran („joint membrane“) den Haarschaft im Sockel (Altner 1977a; Keil & Steinbrecht 1984) und bringt das Haar nach einer Auslenkung in die Ausgangsposition zurück (Keil 1998), während das proximal davon gelegene, fibrillär erscheinende Sockelseptum einerseits den Dendriten verankert, andererseits bei Reizung aber auch als dessen Widerlager dient (Altner 1977a; Keil & Steinbrecht 1984).

In den hier untersuchten TS1-Sensillen wurden keine „membrane integrated cones“ (MIC) gefunden; in anderen Mechanorezeptoren verbinden diese elektronenoptisch dichten Strukturen die peripheren Mikrotubuli des Tubularkörpers mit der Dendritenmembran, die ihrerseits über feine Filamente Kontakt mit der Dendritenscheide hat (Thurm 1982; Thurm et al. 1983; Keil & Steinbrecht 1984).

Den Mechanismus der Reizübertragung bei Haarsensillen stellt man sich nach dem Prinzip eines Hebels erster Ordnung vor (Thurm 1982; Keil & Steinbrecht 1984; Keil 1997a): eine Auslenkung des Haares in einer bestimmten Richtung bewirkt eine wesentlich kleinere entgegengesetzte Bewegung des kurzen Hebels - zumeist ein Vorsprung der Haarbasis - gegen den Dendriten, der durch das Sockelseptum in Position gehalten wird. Über die Dendritenscheide wird so Druck auf die Dendritenmembran und - falls vorhanden - auf die MICs ausgeübt. Diese können aufgrund des als Widerlager wirkenden Tubularkörpers dem Druck nicht ausweichen, was vermutlich zur Öffnung von „mechanogated“ Ionenkanälen (Keil 1997a) und damit zur Depolarisation der Dendritenmembran führt. Einen ähnlichen Übertragungsmechanismus stellt man sich auch bei *S. campaniformia* vor, nur daß hier kein Hebel, sondern eine Art Kutikulazange über das Sockelseptum oder den „spongy layer“ (Smith 1969; Shields 1994) auf die Dendritenspitze wirkt (Keil 1997a).

Die einheitliche Bauweise und weite Verbreitung der TS1-Sensillen, nicht nur auf den Antennen fast aller hier untersuchten Arten, sondern auch auf anderen Körperregionen und bei verschiedenen Entwicklungsstadien weisen das Sensillum als eine Art Standard-Mechanorezeptor zumindest bei den Insekta aus.

#### 5.1.9 Scolopalorgan (Sp)

Scolopalorgane kommen sehr häufig im Zusammenhang mit Körperanhängen vor und nehmen dort als Propriozeptoren mechanische Kräfte wahr, die besonders in deren Gelenkregionen auftreten; so verwundert es nicht, daß die Antennen aller hier untersuchten Außengruppenvertreter und vieler Diptera mit diesem Sensillentyp ausgestattet sind. Dabei enthalten die larvalen Antennen fast immer nur ein einzelnes Scolopidium mit nur einer Sinneszelle (siehe auch Zacharuk & Shields 1991). Bei Adulten tritt dieser Sensillentyp oft in Form von komplexen Organen auf, wie z.B. beim Johnstonschen Sinnesorgan der männlichen Mücke *Aedes aegypti*, das aus ca. 30.000 einzelnen Scolopidien besteht (Boo & Richards 1975b). Letzteres Sinnesorgan

findet sich stets im zweiten Antennenglied, dem Pedicellus, fast aller adulten Insekten außer Collembolen und wurde erstmals bei *Drosophila* ultrastrukturell untersucht (Uga & Kuwabara 1965). Es handelt sich um ein Chordotonalorgan, bei dem die Sinneszellen der amphinematischen Scolopidien saitenartig aufgespannt sind; dadurch kann das Johnstonschen Sinnesorgan kleinste Zugspannungsänderungen durch die Bewegungen der Antennengeißel, ausgelöst z.B. durch Luftströmungen, Vibrationen oder Lageveränderungen des Tieres, wahrnehmen (Schmidt 1969; Seifert 1975). Im Gegensatz zum adulten Chordotonalorgan enthält das larvale Scolopalorgan stets nur mononematische Scolopidien, bei denen die Sinneszellen nur indirekt über eine spezialisierte und mikrotubulireiche Kappenzelle mit der Antennenkutikula in Kontakt stehen. Nach Schmidt (1969) wurde der Terminalstrang, den die ursprünglicheren amphinematischen Scolopidien noch besitzen und der einerseits der Verankerung des Scolopidiums, andererseits auch der Reizübertragung auf die Sinneszelle dienen soll, bei den mononematischen Scolopidien reduziert und seine Aufgaben von der tormogenen Anheftungs- oder Kappenzelle übernommen. Bereits Berlese (1909) vermutete in Scolopidien modifizierte Sinneshaare, doch erst Schmidt (1969) beschrieb mittels detaillierter Homologisierung der beteiligten Zellen, wie sich amphinematische Scolopidien durch eine Verlagerung eines mechanosensitiven Sensillum ins Körperinnere - bei gleichzeitiger Aufrechterhaltung des Kutikulakontakts - von Haarsensillen oder *S. campaniformia* ableiten lassen. Erstaunlicherweise entsprechen die Mechanorezeptoren der Crustacea praktisch alle dem Scolopidientyp, also auch die Exterorezeptoren und mechanosensitiven Komponenten in Kontaktchemorezeptoren (Altner et al. 1986; Schmidt 1989; Crouau 1994); d.h. eine Differenzierung der Mechanorezeptortypen muß schon vor der Aufspaltung der Mandibulata stattgefunden haben und bei den Crustacea hat sich – anders als bei den Insekta – nur der Scolopidientyp durchgesetzt (Crouau 1997).

Das Dendritenaußenglied mononematischer Scolopalorgane ist fast völlig auf das Cilium reduziert, dem offensichtlich eine wichtige Rolle bei der Perzeption des mechanischen Reizes zukommt. Die funktionsmorphologischen Zusammenhänge bzw. die Aufgaben des überdurchschnittlich langen Ciliums sind bisher jedoch weitgehend unbekannt. Ungewöhnlich ist auch die gebänderte Struktur des dicken Geißelwurzelstrangs. Die Angaben über die Länge der kleinsten periodisch wiederkehrenden Einheit der Geißelwurzel wird etwas unterschiedlich mit 60 nm (Smith 1969; Shields 1994) bis 68 nm (Wolfrum 1997) angegeben, wobei die hier gemessene Länge gut mit letzterer Angabe übereinstimmt. Eine Komponente der Geißelwurzel wurde als Centrin identifiziert, ein  $\text{Ca}^{2+}$ -bindendes Protein, das in einigen kontraktilen Filamenten vorkommt und möglicherweise diese Funktion auch in der Geißelwurzel erfüllt (Wolfrum 1997). Unklar ist, ob die Bestandteile der Scolopidiengeißelwurzel identisch sind mit denen der strickleiterartigen Wurzel anderer Sensillen; Schmidt (1969, 1970) vermutet, daß die sonst dünnen Wurzelfibrillen zu einem langen soliden Wurzelfaden verschmolzen sind und der Verankerung der Cilienbasis dienen. Eine proximale Auffächerung des Geißelwurzelstrangs wurde bereits häufiger beschrieben (Seifert 1975).

Darüber hinaus gehen die Mikrotubulidoublets an der Cilienbasis in einen homogen strukturierten Ring bzw. Hohlzylinder über. Diese Struktur, die offensichtlich charakteristisch ist für Scolopidien (z.B. Bloom et al. 1981; Shields 1994), soll nach Schmidt (1969) aus aneinander gelagerten Wurzelfibrillen bestehen.

Umgeben wird das Cilium und der innere Sensillenlymphraum von der thekogenen Hilfszelle, die bei Scolopalorganen auch Stift- (Schmidt 1969) bzw. Scolopalzelle (Zacharuk 1985) genannt wird und als strukturelle Spezialisierung intrazelluläre Wandrippen (Schmidt 1969) oder „scolopal rods“ (Zacharuk 1985) besitzt. Zwar enthält die thekogene Hilfszelle bei allen Mechanorezeptoren viele Mikrotubuli (Keil & Steinbrecht 1984), doch bei Scolopidien sind zahlreiche apikobasal verlaufende Mikrotubuli in elektronenoptisch dichtes Material eingebettet und so an die innere Zellmembran der thekogenen Zelle angelagert, daß sie als Sekundärstruktur einen Schaft - das Scolopal - um das Cilium bilden (siehe auch Schmidt 1969, Zacharuk 1985).

Inzwischen sind die Bestandteile des Scolopals weitgehend identifiziert, darunter als Hauptanteile die schon erwähnten Mikrotubuli, die von speziell organisierten Aktinfilamenten umgeben sind (Wolfrum 1990, 1997). Zwar wurde auch Tropomyosin nachgewiesen, doch da Myosin fehlt, wird nicht von einer kontraktilen, sondern einer elastisch-stabilisierenden Funktion des Scolopals ausgegangen (Wolfrum 1990, 1997).

Im proximalen Bereich sind die Sinneszelle und die thekogene Scolopalzelle durch laterale Dendritenausläufer stark miteinander verzahnt, vielleicht um die Sinneszelle zu verankern bzw. dem Scolopidium eine gewisse Stabilität gegenüber Zug- und Dehnungskräften zu verleihen.

Bereits Schmidt (1969) beschrieb, daß der basale Bereich um die Geißelwurzel - abgesehen vom Gefüge aus Sinneszelle und thekogener Hilfszelle - mit weiten Extrazellulärräumen eher locker strukturiert ist; man kann nur spekulieren, ob diese Räume quasi als Pufferregion dem relativ steifen Komplex aus Cilium und Scolopal einen lateralen Spielraum geben („Hydrauliklagerung“), denn in den Gelenkregionen z.B. von Antennen können nicht nur die als adäquate Reize angesehenen Dehnungskräfte und Zugspannungsänderungen auftreten, sondern auch lateral wirkende Belastungen im Inneren der Gelenkregion.

Allgemein ist also zu vermuten, daß die Scolopalorgane bei den hier untersuchten Larven als proprio sensitive Dehnungsrezeptoren eine Auslenkung der gesamten Antenne (basale Lage des Scolopidiums) oder der distalen Antennenglieder (Scolopidium endet im distalen Bereich des ersten Antennenglieds) wahrnimmt. Geht man davon aus, daß dabei die Antenne bzw. die Antennenglieder als Hebel wirken, bleibt jedoch die Frage offen, wie bzw. welche Kräfte bei den plattenförmig reduzierten Antennen z.B. vieler Bibionomorpha-Larven auf die Scolopalorgane übertragen werden.

#### 5.1.10 Zusätzlicher Sensillentyp der Außengruppen: Einzelchemosensillum mit etwa 50 Sinneszellen (EcS50)

Die zahlreichen Wandporen in der „einfachen“ Sensillenwand, das Porentubulsystem und die distal stark verzweigten Dendritenaußenglieder zeichnen das EcS50-Sensillum, wie den Cone, als Geruchsrezeptor - genauer gesagt - als olfaktorisches sw-wp Sensillum aus. Anders als beim zusammengesetzten Cone-Sensillum verteilen sich die über 50 Sinneszellen aber nicht auf mehrere voneinander getrennte Einheiten, sondern sie verlaufen dicht nebeneinander und werden proximal von einer gemeinsamen Dendritenscheide zu einem Bündel zusammengefaßt; zur besseren Unterscheidung gegenüber einem Komplexchemosensillum werden diese Kleinsinnesorgane deshalb hier als „Einzelchemosensillum“ bezeichnet. Für die Antennen holometaboler Larven sind Einzelchemosensillen mit derartig vielen Sinneszellen bisher nicht beschrieben und auch in der vorliegenden Arbeit kommen sie nur bei einer der 36 untersuchten Arten vor (*Panorpa vulgaris*).

#### 5.1.11 Zentral-akzessorische Mikrotubuli in Cilien

Die Cilien der meisten hier untersuchten Sinneszellen entsprechen typischen Insektengeißeln, die im allgemeinen nur aus neun peripher angeordneten Mikrotubulidoublets bestehen [9x2+0]; d.h. im Gegensatz zu den Cilien bzw. Flagellen der meisten Eukaryota fehlen ihnen in der Regel die beiden zentralen Einzeltubuli, die nach Lodish et al. (1998) jedoch für eine aktive Bewegung des Axonems nicht essentiell sind. Trotzdem sind Arthropodengeißeln nicht aktiv beweglich, da ihnen darüber hinaus auch Motorproteine, in diesem Fall die Dyneinarme fehlen (Alberts et al. 1998; Lodish et al. 1998). Bei den nur im basalen Bereich der Cilien vorkommenden Verbindungen zwischen den Mikrotubulidoublets („Speichenstrukturen“) könnte es sich um eine Fortsetzung der „A-A linker“ (Wilsman 1978) des distalen Basalkörpers handeln. Im Gegensatz zu Nexin Linkern, die in beweglichen Geißeln zwischen A-Tubuli und benachbarten B-Tubuli der peripheren Doublets liegen (Lodish et al. 1998), sind die Mikrotubulitriplets von Basalkörpern abwechselnd durch A-A und A-C Linker verbunden (Wilsman 1978). Die Basalkörper gelten als Mikrotubuli-Polymerisations- bzw. Organisationszentren für Axoneme (Lodish et al. 1998; Alberts et al. 1998) und während die C-Tubuli auf die Basalkörper beschränkt sind, setzen sich die A- und B-Tubuli in die Mikrotubulidoublets der Cilien fort (Wilsman 1978). Anders als die A-C Linker, die scheinbar mit den C-Tubuli enden, reichen die Verbindungsstrukturen zwischen benachbarten A-Tubuli (A-A Linker) offensichtlich bis in den basalen Bereich, die sogenannte „transition-zone“ (Lodish et al. 1998) der hier untersuchten Cilien hinein.

Eine der wenigen bekannten Ausnahmen von dem [9x2+0]-Bauplan der Insektencilien sind die Spermiengeißeln, die bei den Holometabola in der Regel neben den neun peripheren

Mikrotubulidoublets auch die zwei zentralen Mikrotubuli, sowie innere und äußere Dyneinarme, Speichenstrukturen und neun peripher-akzessorische Mikrotubuli besitzen  $[9+9 \times 2+2]^*$  (Bacetti et al. 1974; Dallai et al. 1993). Diese akzessorischen Mikrotubuli der Spermiengeißel liegen ganz peripher, bestehen häufig aus mehr als den für Mikrotubuli üblichen 13 Protofilamenten und entstehen während der Spermiogenese aus den B-Tubuli der Mikrotubulidoublets (Dallai et al. 1993; Lanzavecchia et al. 1994).

Auch in der vorliegenden Untersuchung wurden Abweichungen vom Grundbauplan der Insektengeißel gefunden; abgesehen von den Scolopidien sind zumindest die antennalen und maxillaren Sensillen der cyclorrhaphen Larven mit Cilien ausgestattet, die neben den üblichen neun peripheren Mikrotubulidoublets noch 1x1 bis 9x2 zentral-akzessorische Mikrotubuli enthalten. Im Gegensatz zu den peripher-akzessorischen Mikrotubuli der Spermien liegen die der cyclorrhaphen Sensillen zentral und reichen durch den distalen Basalkörper hindurch, also deutlich weiter nach proximal als die peripheren Mikrotubuli. Dies legt nahe, daß es sich bei den zentral-akzessorischen Mikrotubuli nicht um ein Polymerisationsprodukt des distalen Basalkörpers oder der Doublets, sondern des proximalen Basalkörpers handelt. Ähnliches beschreiben auch Wolf und Klein (1995) für die zentralen Mikrotubuli der Flagellen von Köcherfliegen-Spermien (Trichoptera); zwar liegen die Basalkörper, die auch der Verankerung des Ciliums dienen, senkrecht zueinander und der proximalere liegt außerhalb der Flagellenlängsachse, doch auch hier gehen die peripheren Mikrotubulidoublets in die Triplets des distalen Basalkörper über, während die beiden zentralen Mikrotubuli unverändert durch das Lumen dieses Basalkörpers hindurchlaufen, um direkt an der Kernmembran des Spermiums anzusetzen.

Diese Ergebnisse bestätigen zudem die Beobachtungen von Chu-Wang und Axtell (1972), die zentral-akzessorische Mikrotubuli zunächst bei den Sensillen des larvalen Terminalorgans (Maxillarpalpus) von *Musca domestica* (Cyclorrhapha), später auch bei den Sensillen des Dorsalorgans (Antenne) fanden. Auch hier schwankte die Anzahl der vom proximalen Basalkörper ausgehenden, akzessorischen Mikrotubuli zwischen 3 und 12 Tubuli pro Cilium. Es ist sehr wahrscheinlich, daß es sich bei dieser ciliären Sonderbildung um ein Grundplanmerkmal zumindest der larvalen Sensillen cyclorrhapher Fliegen handelt, das meines Wissens bisher für keine andere Gruppierung der holometabolen Insekten beschrieben wurde. Zwar wurden in den übrigen bisher veröffentlichten Ultrastrukturarbeiten über die Sensillen larvaler Cyclorrhapha (Richter 1962; Singh & Singh 1984; Honda & Ishikawa 1987a) keine ciliären Anomalien erwähnt, doch die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung (zentral-akzessorische Mikrotubuli auch bei einer Drosophilidae und einer Calliphoridae) deuten darauf hin, daß dieser unerwarteten Besonderheit bisher vermutlich nur keine Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Es wird jedoch zu prüfen sein, ob zentral-akzessorische Mikrotubuli auf die larvalen Sensillen

---

\* [Peripher-akzessorische MT + Mikrotubulidoublets + zentral-akzessorische MT].

beschränkt sind, oder auch bei anderen Entwicklungsstadien höherer Fliegen auftreten. Außerdem bleibt offen, ob diese Besonderheit auch einen funktionellen Zusammenhang hat. Bemerkenswerterweise resümieren Dallai et al. (1993) angesichts vieler Varianten bei den Spermiengeißeln der Diptera, daß der Bau der Axoneme bei den Diptera deutlich stärker variiert als bei allen anderen untersuchten Insektenordnungen; jedoch bezieht sich diese Feststellung nur auf die Mikrotubuli-Anordnung in den Spermien der „Nematocera“ [0-9+9x2+0-3], denn ausgerechnet bei den Brachycera findet sich einheitlich das vermeintlich plesiomorphe Merkmal mit [9+9x2+2] Mikrotubuli in der Spermiengeißel.

Interessant erscheint auch, daß nur die Scolopidien der larvalen Cyclorrhapha von der ciliären Sonderbildung ausgenommen sind. Es wird allgemein vermutet, daß dem Cilium in Scolopalorganen eine wichtige Rolle bei der Reizübertragung zukommt, was die Konservierung der [9x2+0] Struktur erklären könnte. Auf genetischer Ebenen gibt es zwei Interpretationsmöglichkeiten für diese unterschiedlichen Strukturen der Sensillengeißeln bei cyclorrhaphen Larven:

- Zum einen könnten die Geißeln der Scolopidien durch andere Gene kodiert werden als die der übrigen Sensillen,
- oder sie werden durch die gleichen Gene kodiert, dann müßte aber die Mutation, die zu den zentral-akzessorischen Mikrotubuli führte, in einem Bereich stattgefunden haben, der in scolopidialen Zellen ohnehin ausgeschaltet ist (vgl. Merritt 1997 und Kapitel 5.6).

## 5.2 Antennen und Sensillen in Abhängigkeit von Habitat und Lebensweise der Larve

Einer der Gründe, warum die Antennen von Dipterenlarven für die vorliegende Untersuchung ausgewählt wurden, ist die relativ geringe Anzahl von antennalen Sensillen. So wurde in dieser Studie ein Maximum von 15 antennalen Sensillen (*Sylvicola* sp.) gefunden\*, was doch deutlich hinter den einigen tausend antennalen Sensillen (Boeckh et al. 1960) vieler adulter Holometabola zurückbleibt. Dennoch zeigen die Ergebnisse, daß die larvalen Antennen quasi eine Miniaturausgabe der Sinneskapazität der imaginalen Antennen repräsentieren. Die Zusammenfassung in Tabelle 5.1 verdeutlicht, daß fast alle larvalen Antennen mit reinen Chemorezeptoren wie dem olfaktorischen Cone und den gustatorischen eDS-Sensillen, mit bimodale Kontaktchemorezeptoren (Peg, teilweise auch  $\Delta$ -Sensillen), mit extero- und propriosensitiven Mechanosensillen (TS1, SP, teilweise auch  $\Delta$ -Sensillen), sowie mit reinen Thermo- (interne IS) bzw. Hygro- (LaS2) oder kombinierten Thermo-/Hygrorezeptoren (externe IS) ausgestattet sind.

---

\* Auch bei den Außengruppen hat nur die Mecoptera-Larve mehr als 15 antennale Sensillen.

**Tab. 5.1** Sinneskapazität der larvalen Antennen bei den Diptera. Angegeben sind nur die vermutlichen Funktionen der antennalen Sensillen bei den hier untersuchten Dipterenlarven (vgl. Tabelle 4.8); SZ, Sinneszellen.

Klassifikation	Familie	Cone	Peg	$\Delta S2/3$	3 SZ	2 SZ	1 SZ
Tipulomorpha	Tipulidae s.H. & Limoniidae s.H.	olfaktorisch	gustatorisch	3 x mechano.+	1 x gustatorisch	1 x therm./hygro.	3 x mechano.
Culicomorpha/ Culicoidea	Dixidae	olfaktorisch	kontaktchemo.	2 x mechano.+		2 x gustatorisch 1 x therm./hygro.	3 x mechano.
	Culicidae	olfaktorisch & therm./hygro.	kontaktchemo.	3 x mechano.+		1 x thermo.	3 x mechano.
Culicomorpha/ Chironomoidea	Simuliidae	-	kontaktchemo.	2 x mechano.+			
	Ceratopogonidae	olfaktorisch	kontaktchemo.	3 x mechano.+	2 x gustatorisch		4 x mechano.
	Chironomidae	olfaktorisch	kontaktchemo.	3 x mechano.+	2 x gustatorisch		2 x mechano.
Blephariceromorpha	Blephariceridae	olfaktorisch	kontaktchemo.	2 x mechano.+	1 x gustatorisch	1 x gustatorisch	4 x mechano.
Bibionomorpha	Bibionidae	olfaktorisch	kontaktchemo.	3 x mechano.+	2 x thermo.	1 x hygrosensitiv 2 x gustatorisch	1-3 x mechano.
	Mycetophilidae						
	Sciaridae						
Psychodomorpha/ Psychoidea	Cecidomyiidae						
	Psychodidae	1-2 x olfaktorisch	gustatorisch	2-3 x mechano.+	1 x thermo.	2 x gustatorisch	3-4 x mechano.
	Trichoceridae	olfaktorisch	kontaktchemo.	3 x mechano.+	2 x thermo.	2 x gustatorisch	3 x mechano.
	Anisopodidae	2 x olfaktorisch	kontaktchemo.	3 x mechano.+	2 x thermo.	2 x gustatorisch	3 x mechano.
Xylophagomorpha	Xylophagidae	olfaktorisch	kontaktchemo.	3 x mechano.+	2 x thermo.	1 x gustatorisch	

Klassifikation	Familie	Cone	Peg	ΔS2/3	3 SZ	2 SZ	1 SZ
Stratiomyomorpha Tabanomorpha	Sratiomyidae	olfaktorisch	kontaktchemo.	3 x mechano.+	2 x thermo.	1 x gustatorisch	1 x mechano.
	Rhagionidae	olfaktorisch	gustatorisch	-	1 x thermo.		5 x mechano.
	Tabanidae	olfaktorisch	kontaktchemo.	3 x mechano.+		1 x gustatorisch	1 x mechano.
Muscomorpha/ Asiloidea	Therevidae	olfaktorisch	kontaktchemo.	3 x mechano.+			1 x mechano.
Muscomorpha/ Empidoidea	Empididae	olfaktorisch	kontaktchemo.	2 x kontaktchemo.			1 x mechano.
	Dolichopodidae	olfaktorisch	kontaktchemo.	2 x mechano.+	1 x therm./hygro	2 x thermo.	2 x mechano.
Muscomorpha/ Muscoidea/ Aschiza	Lonchopteridae	olfaktorisch	gustatorisch	-	1 x therm./hygro	2 x thermo.	3 x mechano.
	Syrphidae	olfaktorisch	gustatorisch	2 x mechano.+	1 x therm./hygro	2 x thermo.	1 x mechano.
Muscomorpha/ Muscoidea/	Schizophora	olfaktorisch	gustatorisch ⇒ Mxp	2 x mechano.+	1 x therm./hygro	2 x thermo.	1 x mechano.

Nur wenige Sensillentypen konnten bisher ausschließlich auf den Antennen adulter Insekten nachgewiesen werden, wie z.B. olfaktorische dw-wp Sensillen. Bei fast allen untersuchten Arten ist also eine gewisse Sensillengrundausrüstung scheinbar relativ unabhängig von ökologischen Faktoren vorhanden. Dabei ist es nicht ungewöhnlich, daß die Chemorezeption z.B. durch den Cone und das Peg-Sensillum einen gewichtigen Anteil an der Sinneskapazität der larvalen Antennen einnimmt. Durch die Untersuchung adulter Antennen ist bekannt, daß Antennen Träger vieler olfaktorischer Sensillen und als solche wichtige Fernsinnesorgane sind; darüber hinaus genießt offensichtlich auch die Wahrnehmung gustatorischer Reize bei den Larven einen ähnlichen Stellenwert. Dies läßt sich z.B. durch die ökologische Bedeutung des larvalen Entwicklungsstadiums als ausgesprochenes Freßstadium erklären, denn für das Aufsuchen von Nahrungsquellen ist sowohl der Fern- wie auch Nahsinn gefragt. Nur bei einigen wenigen Vertretern fehlen sonst so verbreitete und somit offensichtlich wichtige Sensillen, wie z.B. der Cone bei den Simuliidae oder der Peg bei *Psychoda cinerea* (Seifert et al. 1990) und *Chaoborus crystallinus* (Nicastro et al. 1995). Nicht immer liegt eine mögliche Erklärung für das Fehlen bzw. die Reduktion eines speziellen Sensillums auf der Hand, doch im speziellen Fall der larvalen Simuliidae, die sich mit dem Abdomen z.B. an Steinoberflächen festsetzen und Nahrungspartikel mit den Mundfächern aus dem Wasser filtrieren, scheint offensichtlich, daß bei dieser quasi „sessilen“ Lebensweise ein olfaktorisches Fernsinnesorgan wie der Cone „nutzlos“ geworden ist.

Diese Unabhängigkeit der Sensillenausstattung vom Larvenhabitat ist gleichermaßen feststellbar beim Vergleich aquatischer mit terrestrisch lebenden Larven (vergleiche z.B. die meist aquatischen Culicomorpha mit den terrestrischen Bibionomorpha oder vielen Cyclorrhapha), wie auch bei der Gegenüberstellung carnivorere (z.B. Tabanomorpha und Xylophagomorpha) und phytophager oder microphager Tiere (siehe z.B. Tipulomorpha, Blephariceromorpha oder Bibionomorpha).

Während die Ausstattung der larvalen Antennen mit bestimmten Sensillentypen und deren innere Ultrastruktur weitgehend unbeeinflusst von Habitat und Lebensweise erscheinen, sind in der äußeren Antennen- und Sensillen-Architektur jedoch deutliche Anpassungen festzustellen. Die Ergebnisse lassen darauf schließen, daß mechanische Anforderungen durch das umgebende Medium entscheidend auf die äußere Form der Antennen und der Sensillen wirken. Vergleicht man beispielsweise die Antennen- und Sensillenzlänge zwischen aquatischen und landlebenden Larven (Tab. 5.2), so sind lange und teilweise sehr filigrane Antennen offensichtliche stark an den Lebensraum Wasser gebunden (z.B. Blephariceridae, Chironomidae), während terrestrische, im Boden oder sonstigen „harten Substraten“ lebende Formen eher kurze bis fast völlig zurückgebildete Antennen besitzen (z.B. viele Bibionomorpha oder die meisten Brachycera). Bedenkt man, daß lange Antennen einen Reichweitenvorteil genießen dürften, ist anzunehmen, daß die Bedingungen aquatischer Lebensräume lange Antennen zulassen, während terrestrische Habitate die Länge offensichtlich limitieren.

Sind bei landlebenden Larven dennoch lange Antennen bzw. Antennenglieder vorhanden (z.B. Tipulomorpha, Cecidomyiidae, Tabanidae und einige Außengruppenvertreter), so sind diese sehr robust gebaut mit oft auffällig kegelförmiger Antennenarchitektur. Dies deutet darauf hin, daß die terrestrischen Bedingungen höhere mechanische Belastungen mit sich bringen. Umgeben vom gasförmigen Medium Luft und dennoch meist auf feuchte Umgebungsbedingungen angewiesen, hätten Larven mit langen und filigran gebauten Antennen an Land nicht nur Stabilitätsprobleme ohne den Auftrieb und die höhere Viskosität des Wassers, sondern die Antennen hätten auch die Tendenz an Wasser-Luft-Grenzschichten „festzukleben“.

Diese Anpassung der Antennenlänge ist bemerkenswerterweise nicht auf die Antennenglieder beschränkt, sondern betrifft fast immer die gesamte Antenne, also auch die antennalen Sensillen. So besitzen die meisten Culicomorpha langgestreckte Antennen und viele lange Haarsensillen, dagegen aber die in Pilzen oder Totholz lebenden Mycetophilidae und Sciaridae stark reduzierte Antennenglieder, einen plattenförmigen Cone und knopfförmig kurze Sensillen.

Dennoch gibt es auch Ausnahmen, wie die langen Antennen und Cone-Sensillen der in feuchter Erde lebenden Tabanidae und Rhagionidae, oder auch der im Laubstreu lebenden *Lonchoptera*-Larve. Welche Umstände oder Anforderungen diese Besonderheiten bewirkt ist nicht bekannt, doch im Fall der Tabanomorpha könnte die carnivore Ernährung oder doch der sehr feuchte Lebensraum eine Rolle spielen. Welche ökologische Bedeutung die Länge des Fernsinnesorgans Antenne für die Larve haben kann, verdeutlichen Beobachtungen von Solinas et al. (1987), der bei verschiedenen Vertretern der Cecidomyiidae eine positive Korrelation zwischen der Antennenlänge und der Distanz, die eine Art auf der Suche nach Nahrung oder einem Verpuppungsplatz durchschnittlich zurücklegen muß, feststellte.

Eine weitere auffällige Gemeinsamkeit aquatischer Larven ist die Tendenz, verzweigte und pinselförmige Haare oder zumindest Haare mit mehreren kleinen apikalen Fortsätzen zu bilden (z.B. Blephariceridae, Simuliidae, Chironomidae, *Satchelliella* sp.). Auch hier liegt die Vermutung nahe, daß es sich um eine Anpassung der äußeren Sensillenform an den Lebensraum Wasser handelt. Zahlreiche Beispiele aus den Bereich Bionik haben gezeigt, daß die Natur der beste Konstrukteur ist und daß nicht immer das, was auf den ersten Blick als idealste Form erscheint, auch wirklich die beste, stabilste oder die am meisten ökonomische Lösung darstellt (Knauer 1993). So ist beispielsweise die Erkenntnis noch gar nicht so alt, daß die Beschichtung von Flugzeugoberflächen mit einer Folie die ähnlich der Haihaut mit vielen feinen Zähnen besetzt ist (Abstand <100 nm), den Treibstoffverbrauch gegenüber Flugzeugen mit glatten Oberflächen deutlich senkt (Knauer 1993). Es wäre also interessant, herauszufinden ob bzw. welche ergonomischen, kinetischen oder konstruktionstechnischen Vorteile die „Pinselform“ im Wasser besitzt, oder ob ein Zusammenhang mit der Signalübertragung durch das Medium Wasser besteht.

**Tab. 5.2** Antennen- und Sensillenlänge in Abhängigkeit vom Larvenhabitat. Die angegebene Sensillenlänge bezieht sich jeweils auf die Mehrheit der antennalen Sensillen mit Kutikulafortsatz, nur wenn der Cone (C) abweicht, ist dies extra vermerkt; bei der Antennenlänge bedeutet ein „doppel-x“ die Steigerungsform, d.h. also „sehr lang“ oder „sehr kurz“.

Familie	Art	Habitat		Antennenlänge			Sensillenlänge		
		aquatisch*	terrestrisch	lang	kurz	lang	mittel	sehr kurz	
Tipulidae	<i>Nephrotoma</i> sp.		Feuchte	x				x	
	<i>Tipula lunata</i>		Laubstreu	x				x	
	<i>Tipula pruinosa</i>			x				x	
Limoniidae	<i>Austrolimnophila</i>		Totholz	x			C	x	
	<i>Ochracea</i>								
	<i>Phylidorea</i> sp.	semiaquatisch im Schlamm		x			C	x	
Ptychopteridae	<i>Bittacomorpha</i> sp.	stehende Gewässer				x			
	<i>Ptychoptera</i> sp.					x			
	<i>Dixa</i> sp.	Oberfläche stehender		x					
Dixidae	<i>Dixella</i> sp.	bis langsam fließender G.		x			x		
	<i>Aedes mariaae</i>	marine rock-pools		x			x		
Simuliidae	<i>Simulium</i> sp.	fließende G.		xx			x		
Ceratopogonidae	<i>Bezzia</i> sp.	stehende-langsam fließende G.				xx	x		
Chironomidae	<i>Chironomus</i> sp.	Stehende		x			C	x	
	<i>Tanytus</i> sp.	bis langsam		x			C	x	
	<i>Chironomus riparius/piger</i>	fließende G.		x			C	x	
Blephariceridae	<i>Hapalothrix lugubris</i>	schnell fließende G.		x			C	x	

\* „Aquatisch“ bedeutet limnisch, solange nichts gegenteiliges angegeben ist.





### 5.3 Antennenmorphologie bei Dipterenlarven

Im vorangegangenen Kapitel konnte gezeigt werden, daß sich die äußere Vielgestaltigkeit der Antennen und Sensillen großteils auf Umweltfaktoren zurückführen läßt, wohingegen bei fast allen untersuchten Arten eine gewisse Sensillengrundausrüstung bzw. ein Spektrum an Sinnesmodalitäten scheinbar relativ unabhängig von ökologischen Faktoren vorhanden ist. Im folgenden Kapitel soll etwas genauer auf die Morphologie der larvalen Antennen, auf deren Gemeinsamkeiten und auf Zusammenhänge mit den Antennen adulter Diptera eingegangen werden.

Anders als die Imagines der holometabolen Insekten, die in der Regel deutlich sichtbare, vielgliedrige Antennen besitzen, sind ihre larvalen Antennen meist recht kurz und weniggliedrig. Nur in Ausnahmefällen kommen vielgliedrige Antennen vor, wie z.B. bei einigen Planipennia-Larven (Stehr 1991). Nicht immer sind die Antennen äußerlich z.B. durch eine REM-Untersuchung so zweifelsfrei erkennbar, wie z.B. die meist gestreckten und deutlich mehrgliedrigen Antennen vieler larvaler Lepidoptera, Mecoptera oder - um bei den Diptera zu bleiben - auch der Chironomidae. Zacharuk (1985) schrieb sogar, daß bei einigen höheren Hymenoptera und Diptera die Antennen fehlen. Auch wenn dies nach der vorliegenden Untersuchung bezweifelt werden muß, so haben die Ergebnisse dennoch gezeigt, daß die Antennenglieder bei Dipterenlarven im Extremfall bis auf rudimentäre Kutikulafalten reduziert sein können (z.B. bei vielen Bibionomorpha), wodurch die antennalen Sensillen scheinbar direkt auf der Kopfkapsel inserieren. Aufgrund der paarigen und anterodorsalen Anordnung vor den Stemmata war auch in solchen Fällen meist eine sichere Identifikation der Antennen bzw. der antennalen Sensillen möglich. Es gibt aber auch Konstellationen, bei denen erst die TEM-Untersuchung (z.B. Entdeckung des Cones von *Bibio marci*) oder gar die Verfolgung axonaler Projektionswege in den Antennennerv oder sogar bis in die Antennenloben des Deutocerebrums (z.B. Peg der Cyclorrhapha), genauen Aufschluß über die Sensillenausstattung der Antenne geben. Dies erklärt auch, daß vor allem in älteren Arbeiten für die Antennen oft noch umschreibende Begriffe, wie z.B. „dorsal organ“ (Chu & Axtell 1971) oder „dorsales Sinnesfeld“ (Seifert et al. 1990), verwendet wurden, da die Zuordnung den Autoren nicht eindeutig erschien.

Die Mehrzahl der hier untersuchten Dipterenlarven besitzt zweigliedrige Antennen. Das erste Antennenglied, auf dem stets der Cone inseriert, ist meist deutlich zu erkennen, während das zweite bzw. letzte Antennenglied in vielen Fällen so klein ist, daß es leicht fälschlich als Teil des distal gelegenen Peg-Sensillum interpretiert werden kann (siehe 5.1.2). Nur selten ist das zweite Antennenglied so langgestreckt, daß es allein anhand der REM-Untersuchung als Antennenglied zu erkennen ist (z.B. Simuliidae, Chironomidae, Tabanidae), bei den übrigen larvalen Antennen wies erst der Verlauf der Sinneszellen und die bewegliche Gelenkregion des Pegs darauf hin, daß es sich bei dem sogenannten „Kutikulasockel“ morphologisch um das letzte Antennenglied handelt.

Von den hier untersuchten Außengruppenvertretern besitzen nur die Flohlarven ebenfalls zweigliedrige Antennen, die Lepidoptera und Mecoptera dagegen dreigliedrige bzw. die Pflanzenwespenlarve sogar viergliedrige. Bedenkt man, daß von den hier untersuchten Dipterenlarven nur die Chironomidae drei- bis viergliedrige Antennen haben, stellt sich die Frage, ob hier ein phylogenetischer Zusammenhang besteht und ob diese viergliedrigen Antennen vielleicht den ursprünglichen Merkmalszustand der Diptera darstellen. Die Anordnung der antennalen Sensillen widerspricht dieser These jedoch deutlich, da die ersten Antennenglieder zumindest der Lepidoptera und Mecoptera nicht mit extern sichtbaren Sensillen ausgestattet sind, die ersten Chemosensillen auf dem zweiten Antennenglied inserieren und Peg-artige Kontaktchemorezeptoren auf dem dritten Antennenglied folgen. Aus einem Vergleich dieser Antennengrundstruktur mit den Dipteren-Antennen läßt sich folgern, daß letztere im Grundplanzustand wahrscheinlich zweigliedrig sind, wobei im Vergleich zu den erwähnten Außengruppenvertretern offensichtlich das basale Antennenglied reduziert ist und das erste bzw. zweite Antennenglied der Diptera dem zweiten bzw. dritten Antennenglied der Lepidoptera und Mecoptera entsprechen. Dies bedeutet gleichzeitig, daß die Antennen der Chironomidae morphologisch nicht mit den drei- bis viergliedrigen Antennen der Außengruppenvertreter übereinstimmen, sondern daß zwischen dem letzten und vorletzten Antennenglied eine sekundäre Vermehrung der Antennenglieder stattgefunden hat. Dies bestätigt die Vermutungen Hennigs, der bereits 1973 davon ausging, daß es sich bei den seltenen vielgliedrigen Dipteren-Antennen um den apomorphen, also abgeleiteten Merkmalszustand handelt und daß es bei diesen Larven zur sekundären Vergrößerung der Gliederzahl kam.

Der dreigliedrige Bau der larvalen Antennen, wie ihn nicht nur die Lepidoptera und Mecoptera, sondern auch viele Coleoptera (Stehr 1991) zeigen, erinnert stark an den allgemeinen Bauplan von Geißelantennen, die charakteristisch sind für die Imagines der Thysanura und Pterygota. Denn auch wenn die Antennen z.B. der adulten Holometabola vielgliedrig erscheinen, bestehen Geißelantennen doch stets nur aus drei echten Gliedern: aus dem basalen Scapus, dem Pedicellus und dem distalen Flagellum, wobei letzteres aus vielen ähnlich gebauten Flagellomeren oder Annuli aufgebaut sein kann, die aber ontogenetisch sekundär entstehen durch Unterteilung eines echten Antennenglieds - also des Flagellums - in einzelne Ringe. Bereits 1864 und 1866 hat Weismann festgestellt, daß es sich bei den larvalen und den adulten Antennen nicht um zwei unabhängige Organe, sondern um unterschiedliche Entwicklungsstadien des selben Organs handelt. Zwar bestätigen die Ergebnisse jüngerer Arbeiten (Waku 1991; Svacha 1992; Melzer et al. 1999) Weismanns Schlußfolgerungen, beweisen allerdings auch, daß die larvalen Antennenglieder nicht dem Scapus, Pedicellus usw. entsprechen, sondern die gesamten Larvalantennen die Antennenspitze der adulten Antennen bzw. der Antennenanlagen repräsentieren. Sehr anschaulich belegt dies ein Versuch von Waku (1991), der die larvalen Antennen entfernte und feststellte, daß nach der Verwandlung den Imagines nur die Antennenspitzen fehlten.

Eine Grundvoraussetzung für die Funktion von Kontaktchemorezeptoren, wie dem Peg der Diptera bzw. den Peg-ähnlichen Sensillen der Außengruppenvertreter, ist eine exponierte Lage, damit zumindest die Spitze bzw. die terminale Öffnung des kombinierten Tast- und Schmecksensillum mit einem definierten Ort in Kontakt gebracht werden kann. Bei allen Außengruppenvertretern mit Peg-ähnlichen Sensillen und bei den meisten „Nematocera“ ist dies auch durch die distale Lage an der Spitze des letzten Antennenglied verwirklicht. Es gibt jedoch auch Ausnahmen, wie z.B. bei den Larven der Tipulomorpha und cyclorrhaphen Brachycera, bei denen die Antennenspitze im topographischen Sinne vom alles überragenden Cone gebildet wird und nicht von der Spitze im morphologischen Sinne, also dem Peg-Sensillum, das in diesen Fällen sogar zusammen mit dem letzten Antennenglied noch niedriger ist als der Cone (siehe z.B. *Lonchoptera lutea*). Interessanterweise treffen solche Fälle, in denen die topographische und die morphologische Spitze extrem voneinander abweichen, meist damit zusammen, daß im Peg-Sensillum die mechanosensitive Komponente reduziert ist (Tipulomorpha, Cyclorrhapha). Besonders bei den Fliegen sind Tendenzen erkennbar, daß zwar die Bedeutung des olfaktorischen Cones ungebrochen ist, die Aufnahme gustatorischer Reize durch die Antenne aber zunehmend in den Hintergrund tritt und von den Mundwerkzeuge übernommen wird, bis hin zur Verlagerung des antennalen Pegs zum Maxillarpalpus bei den Schizophora.

#### **5.4 Entwicklung der antennalen Sensillen und Verwendbarkeit der Merkmale im interspezifischen Vergleich**

Grundvoraussetzungen für die in den nächsten Kapiteln folgenden Vergleiche und Interpretationen der antennalen Sensillen bei Vertretern unterschiedlichster systematischer Stellung, ist eine hohe ontogenetische und intraspezifische Konstanz dieser Merkmale. Bedingt durch die relativ aufwendige TEM Methode konnten die Kontrollen nicht in einem statistisch relevanten Stichprobenumfang durchgeführt werden; doch in Verbindung mit bereits veröffentlichten Untersuchungen wurden diese Parameter und damit die Zuverlässigkeit der gefundenen Ergebnisse mit im Rahmen dieser Arbeit höchst möglicher Sicherheit analysiert. Der abschließend durchgeführte interspezifische Vergleich antennaler Sensillen (5.4.4) soll erste Hinweise auf das Variationsspektrum innerhalb der Dipterenfamilien geben.

### 5.4.1 Häutung

Sowohl bei hemimetabolen, als auch bei holometabolen Insekten sind in jedem Stadium ihrer Entwicklung Sensillen vorhanden. Es ist seit langem bekannt, daß diese Sensillen nicht für jedes Entwicklungsstadium wieder neu ausgebildet werden, sondern daß nur die kutikulären Anteile, wie der externe Kutikulaapparat und die Dendritenscheide mitgehäutet werden (Altner & Thies 1972; McIver 1975). Je nachdem welches Schicksal die Dendritenaußenglieder während des Häutungsverlaufs erfahren oder wo die Häutungsporen liegen werden mehrere Häutungstypen unterschieden (Altner & Thies 1972; Gnatzy & Schmidt 1972; Berg & Schmidt 1997). Bei der hier untersuchten Blephariceridae *Hapalothrix lugubris* liegt der von Altner und Thies (1972) als Typ I bezeichnete Häutungsmodus vor, bei dem es zu einer Verlängerung der Dendritenaußenglieder und Dendritenscheiden kommt, bevor sich die Epidermis von der Kutikula löst (Apolyse) und zurückzieht. So können die Dendriten auch nach dem Abheben der Kutikulahülle mit dem alten Kutikulaapparat der Sensillen in Verbindung bleiben, wodurch die Funktionalität der Sensillen bis kurz vor Abstreifen der alten Kutikulahülle erhalten bleibt (Gnatzy & Tautz 1977). Beim Postantennalorgan von Collembolen werden dagegen neben der Epidermis und den Hilfszellen auch die Dendriten bei der Apolyse aus den alten Kutikulastrukturen zurückgezogen (Karuhize 1971), wodurch es zu einer längeren Unterbrechung der Reizleitung kommt (Häutungstyp II; Altner & Thies 1972).

Im Fall der hier untersuchten Blephariceridae ist die Neubildung der kutikulären Strukturen offensichtlich weitgehend abgeschlossen, da die apikalen Fortsätze der trichogenen Hilfszellen z.B. im Cone zwar noch die für eine Kutikulabildungszone typischen Mikrovilli zeigen, sich jedoch schon deutlich von der neugebildeten Kutikula zurückgezogen und Teile des äußeren Sensillenlymphraums freigegeben haben.

Um Kontakt zur alten Kutikulahülle halten zu können, verlassen die Dendriten die neugebildeten Strukturen durch Häutungskanäle, von denen nach der Häutung als äußerlich sichtbare „Narben“ die Ecdysialporen zurückbleiben. Bei den meisten Sensillen der Blephariceridae liegen die Häutungsporen an der Sensillenspitze (Häutungstyp 1 oder 4 nach Berg & Schmidt, 1997), was als ursprüngliches Merkmal betrachtet wird (Berg & Schmidt 1996). Die einzige Ausnahme bildet unter den antennalen Sensillen von *Hapalothrix lugubris* der Cone, denn hier verlassen die drei Einheiten das neugebildete Haar durch drei Poren an der Sensillenbasis (Häutungstyp 2; Berg & Schmidt 1997).

#### 5.4.2 Die antennalen Sensillen während der Ontogenese

Bei hemimetabolen Insekten findet man vor allem einfache, langgestreckte Antennen mit relativ vielen Antennengliedern, wobei in der Regel die Anzahl der Fühlerglieder und der antennalen Sensillen mit jeder Häutung der Nymphen bis zur Imago zunimmt (Wigglesworth 1940; Zacharuk & Shields 1991; Keil 1997b). Die Zahl der Antennenglieder und Sensillen unterscheidet sich hierbei nicht nur zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien, sondern auch die endgültig erreichte Anzahl kann bei verschiedenen gleichgeschlechtlichen Imagines einer Art variieren; so wurde beispielsweise bei Heuschrecken (*Schistocerca americana* und *S. gregaria*) nachgewiesen, daß die Anzahl der Antennenglieder und Sensillen von bestimmten Umwelteinflüssen abhängt, wie z.B. dem Nahrungsangebot oder der Anwesenheit weiterer Artgenossen während der Ontogenese (Bernays & Chapman 1998; Ochieng et al. 1998).

Bei den adulten Holometabola, deren Antennen nach der Metamorphose ja nicht mehr gehäutet werden, ist zum einen die Anzahl der Antennenglieder streng festgelegt (Zacharuk & Shields 1991) und zum anderen konnten sich - ohne das Problem der Häutung - teilweise sehr komplizierte Antennenformen durchsetzen, wie z.B. die gefiederten Antennen vieler Lepidoptera oder das lamellenförmige Endglied der Lamellicornia (Coleoptera) (Kaissling 1987). Die Anzahl der Antennenglieder ist bei holometabolen Insekten zwar artspezifisch fixiert, doch häufig besteht ein ausgeprägter Sexualdimorphismus zwischen den Geschlechtern einer Art. Dabei kann sich nicht nur die Größe der imaginalen Antennen unterscheiden, sondern vor allem auch die Anzahl und die Typen der antennalen Sensillen (Boeckh et al. 1960). Zumeist steht dieser Geschlechtsdimorphismus im Zusammenhang mit der Partnersuche, wie z.B. beim größeren Pedicellus und Johnstonschen Organ der männlichen Culicidae, die ihre weiblichen Partner akustisch orten (McIver 1982), oder wie die große Anzahl spezifischer Pheromonrezeptoren bei vielen Schmetterlingsmännchen, die durch die Sexualduftstoffe der Weibchen angelockt werden (Kaissling 1987).

Wie bereits in Kapitel 3.1 ausgeführt, mußten für die vorliegende, vergleichende Arbeit aus beschaffungstechnischen Gründen Tiere unterschiedlicher bzw. unbekannter Larvenstadium fixiert und analysiert werden. Anders als bei den Hemimetabola, wo es zu einer schrittweisen Angleichung der Nymphen an die Imagines kommt, ist bei den Holometabola ein Metamorphosestadium zwischen Larve und Imago geschaltet, in dem eine fast „schlagartige“ Ausprägung der imaginalen Merkmale stattfindet. Obwohl Zacharuk und Shields (1991) bei einer Überarbeitung der Literatur über „sensilla of immature insects“ keine Hinweise darauf fanden, daß sich die Anzahl der Sensillen im Laufe der Larvalstadium ändern kann, wurde die auch im Rahmen der vorliegenden Arbeit beispielhaft für *Hapalothrix lugubris* (Blephariceridae) überprüft. Dabei hatte die Fixierung einer Präecdysis-Larve den Vorteil, daß die antennalen Sensillen des dritten und vierten Larvenstadiums nicht nur der gleichen Art, sondern sogar des selben Individuums bei übereinstimmenden Fixierungsbedingungen verglichen werden konnten.

Die Ergebnisse bestätigen die Aussage von Zacharuk und Shields (1991), denn bei beiden Larvenstadien der Blephariceridae gleichen sich die Antennen in Anzahl, Typ und Lagebeziehung der zugehörigen Sensillen. In Verbindung mit der REM-Untersuchung hat sich aber auch gezeigt, daß bei einigen Sensillen die Ausprägung der externen Kutikulastrukturen zwischen den Larvenstadien variieren kann. So sind beispielsweise die lateralen TS1-Haare bei jungen Larvenstadien von *Satchelliella* sp. (Psychodidae) wesentlich kürzer und weniger stark verzweigt als bei älteren Larvenstadien (vgl. Abb. 50 B und C).

Ob die hier gezeigte ontogenetische Konstanz bezüglich der larvalen Antennen-Sensillen auch für *Stylops mellitae* (Strepsiptera) zutrifft, ist noch unbekannt, denn hierbei handelt es sich um die einzige in dieser Arbeit untersuchte polymetabole Art, d.h. sie durchlaufen verschiedengestaltige Larvenstadien. Die Primärlarve dürfte als einziges freilebendes Larvenstadium jedoch das am besten geeignete Stadium für einen Vergleich mit anderen holometabolen Insektenlarven sein, da die darauf folgenden Stadien, die auch als Sekundärlarvenstadien zusammengefaßt werden, endoparasitisch leben und damit vermutlich stärker abgeleitete Merkmalszustände zeigen.

#### 5.4.3 Intraspezifischer Vergleich der antennalen Sensillen

Von den 36 in dieser Arbeit transmissionselektronenmikroskopisch untersuchten Arten wurden die Ergebnisse bei elf Spezies unterschiedlichster systematischer Stellung durch die Analyse von ein bis drei Kontrolltieren überprüft (siehe auch 3.1). Dabei konnten die zuerst erhaltenen Befunde bezüglich Anzahl, Typ und Lage aller antennalen Sensillen ohne Ausnahmen bestätigt werden. In vielen veröffentlichten Arbeiten über die antennalen Sensillen von holometabolen Insektenlarven wurden ebenfalls mehr als ein Individuum pro Spezies untersucht (z.B. sieben *Chaoborus*-Larven in Nicastro et al. 1995) und auch hier gibt es keine Hinweise auf innerartlichen Unterschiede bezüglich des Vorkommens und der Merkmale der antennalen Sensillen. Für die Imagines holometaboler Insekten stellen Zacharuk und Shields (1991) bereits fest, daß das antennale Sensilleninventar intraspezifisch streng festgelegt ist. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen - bezogen auf die larvalen Antennen der Holometabola - auch die Beobachtungen von Green und Hartenstein (1997), die bei einer Untersuchung der larvalen Sensillen auf den Körpersegmenten der Diptera ein streng festgelegtes Sensillennmuster („fixed sensillum pattern“) fanden.

#### 5.4.4 Interspezifischer Vergleich innerhalb einzelner Dipterenfamilien

Nach dem ontogenetischen und intraspezifischen Vergleich, in dem die in dieser Arbeit gefundenen Ergebnisse eine Art „Qualitätsprüfung“ bestanden haben (hohe Konstanz und damit Verlässlichkeit), kann ein interspezifischer Vergleich der antennaler Sensillen zunächst im Rahmen der Dipterenfamilien erste Hinweise geben, wie stark die Anzahl oder die Merkmale der Sensillen innerhalb der Dipterenfamilien variieren und ob z.B. mit großen Sprüngen in der Ausgestaltung des Sensilleninventars zu rechnen ist.

Vergleiche zwischen hier untersuchten Arten und solchen, die von anderen Autoren beschrieben wurden, sind aus verschiedenen Gründen nicht unkompliziert: so sind einige Arbeiten älteren Datums und seither wurden z.B. Präparationsmethoden verbessert oder haben sich Sichtweisen geändert; teilweise wurde das Sensilleninventar und die Anzahl der Sinneszellen aber auch nur unvollständig beschrieben oder es wären Informationen notwendig gewesen, denen bisher noch keine Aufmerksamkeit geschenkt wurde. In einigen Fällen war es jedoch möglich den veröffentlichten Abbildungen weitere Informationen zu entnehmen.

In Tabelle 5.3 sind nur die Arten zusammengefaßt, die für den innerfamiliären Vergleich relevant sind. Bei den elf Familien mit zwei oder drei untersuchten Vertretern (siehe Kapitel 3.1), zeigt die antennale Sensillenausstattung große interspezifische Übereinstimmungen und verhältnismäßig wenig Unterschiede. Dabei treten innerhalb der Simuliidae, Chironomidae, Blephariceridae und Tipulidae s.H. offensichtlich keine Abweichungen in Anzahl und Typ der Sensillen auf. Unterschiede zwischen den beiden *Aedes*-Arten, den Cecidomyiidae und bei den Familien der Cyclorrhapha sind vermutlich größtenteils auf Artefakte und fehlende Informationen in vorangegangenen Arbeiten zurückzuführen (blau unterlegte Bereiche in Tabelle 5.3). Tatsächliche Abweichungen, die auch einer Überprüfung der veröffentlichten Abbildungen standhielten (rot unterlegte Bereiche in Tabelle 5.3) scheinen am ehesten die Zahl der Sinneszellen bzw. der neuronalen Einheiten des Cones zu betreffen, wie z.B. jeweils zwischen den verschiedenen Gattungen der Culicidae, der Limoniidae s.H. und der Psychodidae.

Eine Ausnahme mit doch recht vielen Unterschieden zwischen den beiden untersuchten Arten stellen die Psychodidae dar. Wie schon in Kapitel 4.2.6 beschrieben, repräsentieren die Antennen der beiden untersuchten Gattungen *Satchelliella* und *Psychoda* zwei völlig unterschiedliche Antennentypen innerhalb dieser Familie. Analysiert man die Abweichungen zwischen den beiden Arten jedoch etwas genauer, widersprechen die Ergebnisse der Psychodidae dennoch nicht den sonst beobachteten hohen innerfamiliären Übereinstimmungen, da sich viele Unterschiede leicht durch Reduktionen erklären lassen (z.B. Peg,  $\Delta$ S2-Sensillen).

**Tab. 5.3) Interspezifischer Vergleich der antennalen Sensillen innerhalb einiger Dipterenfamilien; (Legende siehe Tab. 4.8).**

Klassifikation	Familie	Art	Cone		Peg	ΔS2/3		3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
			Σn x SZ (nx3 & nx2)	P.		n x SZ	Σ	Typ	Σ	Typ	Σ	Typ		
Tipulomorpha	Tipulidae (s. H.)	<i>Nephrotoma</i> sp.	7 x 3/2	II	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>		
			(5x & 2x)											
			7 x 3/2	II	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>		
		<i>Tipula lunata</i>	(5x & 2x)											
		<i>Tipula pruinosa</i>	?	II	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x ? S2	3	2 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>		
	Limoniidae (s. H.)	<i>Austrolimnophila ochracea</i>	7 x 3/2	I	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>		
			(6x & 1x)											
		<i>Phylidorea</i> sp.	7 x 3/2	I	4+0	3 x 3	1	1 x eDS3	1	1 x IS2	3	2 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>		
			(4x & 3x)											
Culicomorpha/ Culicoidea	Culicidae	<i>Aedes mariaae</i>	[6+1] x 3/2	V	3+1	3 x 2	-		1	1 x IS2	3	1 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>		
			(2+1x & 4x)											
			(6&1) x 3/2/1	V	4	3 x 2	-			-		2	1 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>m</sub>	1
		<i>Aedes aegypti</i> (Zacharuk et al. 1971, Zacharuk & Blue 1971 a,b)												
		<i>Toxorhynchites brevipalpis</i> (Jez & McIver 1980)	(5&1) x 3/2/1	V	4	3 x 2	-		-		3	1 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>		

Klassifikation	Familie	Art	Cone Σn x SZ (nx3 & nx2)	Peg	ΔS2/3		3 SZ		2 SZ		1 SZ		Sp
					n x SZ	Σ	Typ	Σ	Typ	Σ	Typ		
Culicomorpha/ Chironomoidea	Simuliidae	<i>Simulium</i> sp.	-	4+1	2 x 2	-	-	-	-	-	-	-	
		diverse Arten (Craig & Batz 1982)	-	5	2 x 2	-	-	-	-	-	-	-	
	Chironomidae	<i>Chironomus</i> sp.	8 x 3/2 (3x & 5x)	4+1	3 x 2	2	2 x eDS3	-	-	-	3	1 x S1 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>	1
		<i>Tanytus</i> sp.	8 x 3/2 (3x & 5x)	4+1	3 x 2	2	2 x eDS3	-	-	-	3	1 x S1 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>	1
Blepharicero- morpha	Blephariceridae	<i>Liponeura</i> sp.	3 x 3/2 (1x & 2x)	3+1	2 x 2	1	1 x eDS3	1	1 x eDS2	4	2 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>	1	
		<i>Hapalothrix lugubris</i>	3 x 3/2 (1x & 2x)	3+1	2 x 2	1	1 x eDS3	1	1 x eDS2	4	2 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>m</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>	1	
Bibionomorpha	Cecidomyiidae	Gen. sp.	15 x 3-12	4+1	1 x 2 2 x 3	2	2 x IS3	3	1 x LaS2 2 x eDS2	3	1 x TSI	1	
		Diverse Arten (Solinas et al. 1987)	9 x 3-9	4?	1 x 3	?	nicht ganz bearbeitet	?	?	?	1 x TSI	1	

Psychodomorpha	Psychodidae	<i>Satchelliella</i> sp.	5 x 3 und 2 x 3	I	4+0	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x eDS2	4	1 x SI 3 x TSI <sub>d</sub>
		<i>Psychoda cinerea</i> (Seifert et al. 1990)	7 x 3	II	-	3 x 2	?	(1 x IS3 ← falsch als S2 interpret.)	2	2 x eDS2	5	1 x SI 3 x TSI <sub>d</sub> 1 x TSI <sub>b</sub>
Stratiomyo- morpha	Stratiomyidae	<i>Sargus bipunctatus</i>	7 x 3	I	3+1	3 x 2	2	2 x IS3	1	1 x eDS2	1	1 x TSI <sub>b</sub>
		<i>Microchrysa</i> sp. (H. Hruschka 1996)	7 x 3	I	4	3 x 2	?		1	1 x eDS2	1	1 x TSI <sub>b</sub>
Muscomorpha/ Muscoidea/ Schizophora (Acalyptratae)	Drosophilidae	<i>Drosophila</i> sp.	7 x 3 akz. MT	I	3+0 ⇨ Mxp	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x IS2	1	1 x TSI 1 ⇨ Mxp
		<i>Drosophila melanogaster</i> (Singh & Singh 1984)	7 x 3 ?	II	?	2 x 2	?	(1 x IS3 ← falsch als S2 interpret.)	2	2 x ? S2	1	1 x TSI ?
Muscomorpha/ Muscoidea/ Schizophora (Calyptratae)	Calliphoridae	Gen. sp.	7 x 3 akz. MT	I	3+0 ⇨ Mxp	2 x 2	1	1 x IS3	2	2 x IS2	1	1 x TSI 1 ⇨ Mxp
		<i>Calliphora erythrocephala</i> (Richter 1962)	7 x 3 ?	II				nicht bearbeitet				

## 5.5 Homologie der antennalen Sensillen

Der interspezifische Vergleich in Kapitel 5.4.4 hat gezeigt, daß das antennale Sensilleninventar in seiner Zusammensetzung und der Sensillenultrastruktur innerhalb der untersuchten Dipterenfamilien in hohem Maße übereinstimmt. Nachdem dies die Schlußfolgerungen von Nicastró et al. (1995) bestätigt, die am Beispiel der hochspezialisierten Fangantennen von *Chaoborus crystallinus* (Chaoboridae) erstmals die Homologie individueller Sensillen zwischen nahe verwandten Arten (Culicidae) wahrscheinlich machen konnten, bieten die hier gefundenen, umfangreichen Ergebnisse einen interessanten Ansatz, um die Homologieverhältnisse der antennalen Sensillen auch für einen größeren Verwandtschaftskreis zu analysieren.

Dazu werden im folgenden Kapitel die Positionen auf den Antennen und die ultrastrukturellen Merkmale einiger Sensillen zusammengefaßt, um anhand des Lagekriteriums und des Kriteriums der spezifischen Qualität (Remane 1952) die Homologie dieser Sensillen für bestimmte Gruppierungen der Diptera bzw. für die gesamte Insektenordnung oder sogar darüber hinaus wahrscheinlich zu machen.

Ausführlichere Beschreibungen der Sensillenmerkmale können in den Kapiteln 4.1 und 5.1 nachgelesen werden. Einen Überblick über die Verbreitung der Sensillen bei den Diptera gibt zudem Tabelle 4.8.

### 5.5.1 Cone (C)

Bei nahezu allen bisher untersuchten Dipterenlarven inseriert der Cone auf dem ersten Antennenglied und liegt dabei meist ventral oder anteroventral des zweiten Antennenglieds bzw. des sich daran anschließenden Peg-Sensillums. Die einzigen Ausnahmen in der vorliegenden Untersuchung bilden scheinbar *Hapalothrix lugubris* (Blephariceridae) und *Ptychoptera* sp. (Ptychopteridae), da bei diesen Larven die Antennen dreigliedrig wirken und der Cone erst auf dem zweiten Antennenglied ansetzt. Sowohl die Antennenmorphologie der Diptera (siehe Kap. 5.3), als auch die Tatsache, daß es für beide Vertreter auch Gegenbeispiele aus den eigenen Reihen gibt, bei denen der Cone auf dem ersten von zwei Antennengliedern liegt (*Liponeura* sp. bzw. *Bittacomorpha* sp.), deuten darauf hin, daß das erste Antennenglied bei den beiden Ausnahmen nur äußerlich eingeschnürt oder sekundär unterteilt wurde. Aber selbst wenn man, wie Mannheims (1935), davon ausgehen würde, daß es sich bei der dreigliedrigen Antennen\* um den ursprünglichen Merkmalszustand handelt, widerspricht das nicht der homotopen Lage des

---

\* Mannheims (1935) geht bei den Blephariceridae von einer ursprünglich kurzen, zweigliedrigen [eigentlich dreigliedrigen, aber das letzte Antennenglied wurde bisher nicht als solches erkannt] Antenne aus, wie sie *Hapalothrix lugubris* besitzt, und nimmt an, daß es im Zuge einer starken Verlängerung der Antenne aus Gründen der Stabilität zur Verschmelzung der beiden basalen Antennenglieder kam.

Cones, denn auch bei den dreigliedrigen Antennen vieler Außengruppenvertreter (Coleoptera, Lepidoptera) inseriert der Cone auf dem zweiten Antennenglied (vgl. Kap. 5.3).

Der Cone ist ein olfaktorisches Komplexchemosensillum, das sich aus Sinneszell-Triaden bzw. einer Mischung aus Triaden und Dyaden zusammengesetzt, wobei allein drei Viertel aller untersuchten Arten genau sieben dieser neuronalen Einheiten besitzen. Meines Wissens ist - außer für die larvalen Antennen holometaboler Insekten - bisher kein weiteres Sensillum mit diesen spezifischen Merkmalen beschrieben worden. Die einzigartige Morphologie des Cones ist von einem Komplexitätsgrad, der einen mehrfach unabhängigen Ursprung dieses Sensillums absolut unwahrscheinlich macht.

Die übereinstimmenden strukturellen Merkmale und die gleiche Lage im Gefügesystem der larvalen Antennen sind praktisch eindeutige Belege für die Homologie des Cones nicht nur innerhalb der Diptera, sondern wahrscheinlich sogar für die Gruppe der Holometabola.

#### 5.5.2 Peg (P)

Wie bereits im Zusammenhang mit der Antennenmorphologie (Kap. 5.3) diskutiert, liegt das Peg-Sensillum bei fast allen analysierten Arten an der Antennenspitze, d.h. es ist zumeist als einziges Sensillum beweglich auf dem letzten Antennenglied eingelenkt. Besonders offensichtlich wird dies bei langgestreckten bzw. mehrgliedrigen Antennen, wie z.B. bei den Simuliidae oder Chironomidae. Es konnte jedoch gezeigt werden, daß auch bei Antennen, deren Antennenglieder scheinbar völlig reduziert sind (z.B. bei den Bibionidae), noch ein Rest des letzten Antennenglieds („Kutikulasockel“) vorhanden ist, an dessen Spitze erst der eigentliche Peg inseriert.

Eine echte Ausnahme, bei denen der Peg nicht an der Antennenspitze liegt, stellen die Vertreter der Schizophora dar. Zunächst könnte man nur eine Reduktion des antennalen Pegs vermuten, doch die neuronaler Projektionswege legen nahe, daß das Peg-Sensillum bei diesen Fliegenlarven zum Maxillarpalpus verlagert wurde (siehe Kapitel 5.7.1.8).

Als Kontaktchemorezeptor gehören zu den spezifischen Qualitäten des Pegs die apikale Pore, sowie die charakteristische Anordnung von drei bis vier chemosensitiven und einem mechanosensitiven Dendriten in der Peripherie eines stark erweiterten Dendritenscheidenlumens. Nur in seltenen Fällen ist die mechanosensitive Komponente des dann rein gustatorischen Peg-Sensillums reduziert. Zwar wurde ein erweitertes Dendritenscheidenlumen in der Literatur bisher selten so explizit erwähnt, es ist jedoch davon auszugehen, daß es sich hierbei um ein für Schmeckhaare typisches Merkmal handelt.

Dennoch machen die vergleichbare Lage und die strukturellen Charakteristika eine Homologie des antennalen Peg-Sensillums zumindest für die Diptera sehr wahrscheinlich. Obwohl es Hinweise darauf gibt, daß auch der Peg von *Manduca sexta* (Lepidoptera) dem der Diptera homolog sein könnte, bleibt das Schicksal der Peg-Sensillen innerhalb der Holometabola noch

unklar, da die meisten Außengruppenvertreter mehrere Peg-artige Sensillen und auch sechszellige Pegs (z.B. Siphonaptera, einige Coleoptera) besitzen.

### 5.5.3 Sensillen mit Dendritenaußengliedern unterschiedlicher Elektronendichte ( $\Delta S_{2/3}$ )

Bei allen Antennen, die aus ein oder zwei sichtbaren Antennengliedern aufgebaut sind, inserieren die  $\Delta$ -Sensillen auf der Ebene des Cones, also auf dem ersten Antennenglied. Im Fall der Chironomidae, bei denen häufig noch einige Antennenglieder zwischen das erste Glied mit dem Cone und das letzte Glied mit dem Peg geschoben sind, verteilen sich die  $\Delta$ -Sensillen auf unterschiedliche Ebenen, vom ersten bis zum vorletzten Antennenglied. Bei mehr als zwei Drittel der hier untersuchten Dipterenlarven sind die Antennen mit jeweils drei  $\Delta$ -Sensillen ausgestattet, wobei diese bemerkenswert häufig eine dreieckige Anordnung um die zentraler gelegenen Sensillen, wie z.B. den Cone oder auch den Peg auf dem letzten Antennenglied, bilden.

Auch wenn es hier nicht möglich war, den  $\Delta$ -Sensillen eine völlig einheitliche Funktion zuzuordnen, so bilden sie durch ihre spezifischen Merkmale, von denen vor allem die unterschiedliche elektronenoptische Dichte der Dendritenaußenglieder zu nennen ist, eine gut abgegrenzte und bisher selten beschriebene Sensillenklasse.

Die ungewöhnlichen spezifischen Qualitäten und die übereinstimmende Lage vor allem auch in Bezug aufeinander und zum Gesamtgefüge sind deutliche Hinweise auf eine Homologie der  $\Delta$ -Sensillen bei den Diptera.

### 5.5.4 Zwei IS3-Sensillen

Auch wenn einige der Diptera ein bis zwei IS-Sensillen besitzen, die innerhalb kleinerer Gruppierungen auch große Übereinstimmungen zeigen (z.B. zwei interne IS3-Sensillen bei Bibionomorpha, Trichoceridae, Anisopodidae und einigen „Orthorrhapha“; oder auch der laterale Porenrezeptor der Cyclorrhapha), so sind die Sprünge zwischen internen und externen oder auch „stammesgeschichtliche Lücken“ ohne IS-Sensillen zu groß, um diese auf einer höheren systematischen Ebene innerhalb der Diptera eindeutig homologisieren zu können.

Ganz im Gegensatz hierzu sind jedoch bei den untersuchten Außengruppenvertretern mit bemerkenswerter Regelmäßigkeit zwei externe IS3-Sensillen auf den larvalen Antennen zu finden (vgl. Tab. 4.9). Abgesehen von den Strepsiptera, bei deren larvalen Antennen überhaupt keine Antennenglieder erkennbar sind, ist auch die Lage der beiden IS3-Sensillen sehr spezifisch, da sie sich immer auf ein distales und ein proximaleres Antennenglied verteilen (d.h. 3.+2. AG bei den Mecoptera, Lepidoptera und Coleoptera bzw. 2.+1. AG bei den Siphonaptera).

Zu den charakteristischen Merkmalen dieser Thermo-/Hygorezeptoren gehört meist eine Sinneszelltriade, wobei eine der Rezeptorzellen stets ein auffälliges Lamellensystem ausbildet. Darüber hinaus konnte für das distalere der beiden IS3-Sensillen bei vielen Außengruppenvertretern (siehe Tab. 4.9) eine vierte - in dieser Kombination eher selten vorkommende - Typ 3 Rezeptorzelle nachgewiesen werden, die typische Merkmale eines Scolopidiums besitzt [IS3+SP].

Die beiden antennalen IS3-Sensillen lassen sich also für die meisten der hier untersuchten holometabolen Insektenordnungen aufgrund ihres komplexen Lagegefüges und der spezifischen Strukturen homologisieren.

#### 5.5.5 Das Labyrinth-Sensillum (LaS2)

Das Labyrinth-Sensillum wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchung ausschließlich bei den vier Repräsentanten der Bibionomorpha gefunden. Bei fast allen Vertretern dieser Unterordnung sind die Antennenglieder extrem reduziert; dennoch ist deutlich zu erkennen, daß das LaS2-Sensillum auf der Ebene des Cones endet und zwar meistens dorsal direkt neben dem Rest des letzten Antennenglieds bzw. dem darauf befindlichen Peg.

Außer der übereinstimmenden Lage sind es vor allem die komplexen strukturellen Merkmale in einer zuvor wohl noch nicht beschriebenen Kombination, die keinen Zweifel daran lassen, daß das LaS2-Sensillum unter den Bibionomorpha homolog ist. Zu diesen spezifischen Qualitäten des vermutlichen Hygorezeptors gehören vor allem der hochspezialisierte, fast schwammartige Kutikulaapparat des Sensillums, sowie die stark vergrößerte und offensichtlich sekretorisch aktive Hilfszelle.

#### 5.5.6 Das basale Sensillum mit Tubularkörper und gefalteter Dendritenscheide (TS1<sub>b</sub>)

Die TS1-Sensillen sind nicht nur auf den larvalen Antennen, sondern als eine Art Standard-Mechanorezeptor auf dem gesamten Insektenkörper weit verbreitet. Die Simuliidae sind überhaupt die einzige Familie unter allen bisher studierten Diptera, deren Larven - vielleicht aufgrund ihrer sehr spezifischen Lebensweise - auf antennale TS1-Sensillen völlig verzichten können. Einziges weiteres Beispiel innerhalb der Holometabola ist bisher die Flohlarve, bei der mechanosensitive Sinneszellen ebenfalls nur als Bestandteile von Pegs und einem  $\Delta$ -Sensillum gefunden wurden.

Durch das zahlreiche Auftreten und die einheitliche Bauweise dieser Sensillen läßt sich eine Homologie individueller TS1-Sensillen nur schwer feststellen und dennoch sticht eines durch

seine spezifische Position auf den Antennen hervor. Das basale *S. campaniformium* TS1<sub>b</sub>, das schon für *Toxorhynchites brevipalpis* (Jez & McIver 1980) bzw. als S1<sub>1</sub>\* für *Chaoborus crystallinus* (Nicastro et al. 1995) beschrieben wurde, inseriert bei fast allen „Nematocera“ und „orthorrhaphen Fliegen“ basal auf der Dorsalseite des ersten Antennenglieds. Zu den Ausnahmen gehören neben den schon erwähnten Simuliidae meist solche Larven, deren Antennenglieder so weit verkürzt sind, daß das basale TS1<sub>b</sub>-Sensillum in die sonst weiter distal gelegene Sensillengruppe integriert ist (z.B. *Sciara* sp., Mycetophilidae); es gibt aber auch bei den stark reduzierten Antennen Fälle, bei denen zwar nur die Bezeichnung „basal“ nicht mehr zutrifft, aber dennoch ein isoliert liegendes TS1-Sensillum erkennbar bleibt (z.B. *Bibio marci*). Durch seine Lage nahe der Antenneneinlenkung ist das TS1<sub>b</sub>-Sensillum in der Lage als Propriozeptor Kutikuladeformationen, die z.B. durch Bewegungen der Antenne verursacht werden, wahrzunehmen. Die Erfüllung des Lagekriteriums macht eine Homologie des TS1<sub>b</sub>-Sensillums bei den Diptera sehr wahrscheinlich.

#### 5.5.7 Das Scolopalorgan

Nur für etwa die Hälfte aller untersuchten Dipterenfamilien konnte bisher gezeigt werden, daß die larvalen Antennen mit einem Scolopalorgan ausgestattet sind. Interessanterweise ist das Auftreten dieses Sensillums aber sehr regelmäßig über die Gruppierungen der Diptera verteilt (siehe Tabelle 4.9), was darauf hindeutet, daß die teilweise weit proximal liegenden Scolopidien im einen oder anderen Fall vielleicht nicht gefunden oder nicht eindeutig zugeordnet werden konnten. Ein Beispiel, das diese Vermutung unterstützt, ist das Scolopalorgan der Schizophora, das zwischen Antenne und Maxillarpalpus endet und erst aufgrund seines neuronalen Projektionswegs als antennales Sensillum identifiziert werden konnte (siehe Kap. 5.7.1.8).

Alle gefundenen Scolopalorgane enden proximal der Antenneneinlenkung oder innerhalb des ersten Antennenglieds. Die komplexen morphologischen Strukturen zeichnen dieses antennale Sensillum bei allen untersuchten Holometabola-Larven als mononematisches Scolopidium und Propriozeptor aus, dessen Funktion wohl die Wahrnehmung von Bewegungen der Antenne ist. Die gemeinsame Ultrastruktur und die vergleichbare Lage des Scolopalorgans legt eine Homologie dieses Sensillums bei den Diptera nahe.

---

\* Nach der von Nicastro et al. (1995) eingeführten Nomenklatur bezieht sich der Index auf die Position des Sensillums auf der Antenne, wobei von proximal nach distal gezählt wird; d.h. das Sensillum S1<sub>1</sub> ist das proximalste der Antenne.

### 5.5.8 Homologe Sensillen-Gruppierungen

Auch für viele der übrigen Sensillen lassen sich Anhaltspunkte nennen, die eine Homologie dieser Sensillen zumindest für Teilgruppen der Diptera wahrscheinlich machen (z.B. lateraler Porenrezeptor der Cyclorrhapha). Eine Homologisierung individueller Sensillen auf höherer systematischer Ebene wird jedoch schwierig, wenn Sensillen z.B. scheinbar zufällig mehrfach auftauchen oder verschwinden, die Anzahl der Sinneszellen „sporadisch“ wechselt, oder Sensillen in großer Vielzahl auf den Antennen vertreten sind, ohne dabei auf eine charakteristische Position eingrenzbar zu sein (z.B. Mehrheit der TS1-Sensillen außer TS1<sub>b</sub>).

Es ist möglich, daß homologe Strukturen sehr unterschiedlich gebaut sind, da sie im Laufe der Evolution Veränderungen erfahren können; für eine Homologisierung ist es dann wichtig, daß bei allen Divergenzen noch hinreichende Übereinstimmungen erkennbar sind. In diesem Zusammenhang kann es hilfreich sein, im Rahmen des Lagekriteriums nicht nur die Position einzelner Sensillen zu betrachten, sondern das komplette Gefügesystem. Ein bereits angesprochenes Beispiel hierfür ist die dreieckige Anordnung der  $\Delta$ -Sensillen, also eine homogene Gruppierung aus Sensillen des gleichen Typs. Darüber hinaus gibt es auch auffällige Anordnungen unterschiedlicher Sensillentypen, also heterogene Gruppierungen:

Betrachtet man beispielsweise die beiden eDS2-Sensillen der Dixidae, die beiden eDS3-Sensillen der Chironomidae und das eDS2- bzw. eDS3-Sensillum bei den Blephariceridae, so haben diese Sensillen sicher gemeinsame spezifische Qualitäten als reine Geschmacksrezeptoren, doch die Zahl der Sinneszellen unterscheidet sich, die Sensillen enden bei der Dixidae und den Blephariceridae auf dem ersten Antennenglied, bei den Chironomidae aber distaler. Außerdem gibt es einige nahe verwandte Familien, die keine eDS-Sensillen besitzen (Culicidae, Chaoboridae, Simuliidae). Trotzdem bilden die beiden eDS-Sensillen bei den Dixidae, Chironomidae und Blephariceridae im proximalen Bereich der Antennen eine so markante Gruppierung um ein Scolopidium (+  $\Delta$ S2-Sensillum) (vgl. Abbildungen 23B, 32B und 37C), daß angesichts dieser spezifischen Anordnung im Gefügesystem ein mehrfach unabhängiger Ursprung dieser drei Sensillen bei den Culicomorpha und Blephariceromorpha so unwahrscheinlich ist, daß trotz bestehender Unterschiede ihre Homologie angenommen werden kann.

## 5.6 Das antennale Sensilleninventar und entwicklungsbiologische Zusammenhänge

Im vorherigen Kapitel wurde für eine komplette Insektenordnung (und darüber hinaus) die Homologie einzelner Sensillen wahrscheinlich gemacht. Im letzten Abschnitt des Kapitels sind aber auch die Grenzen einer Homologisierung auf Sensillenebene angesprochen worden; so können auch homologe Sensillen durch divergente morphologische Veränderungen (z.B. Anzahlen von Sinneszellen) strukturell unähnlich sein; in anderen Fällen tauchen Sensillen scheinbar völlig isoliert (z.B. EcS50 bei Mecoptera) oder lückenhaft über größere Gruppierungen verteilt auf.

Aus diesem Grund sollen im folgenden Kapitel mögliche entwicklungsbiologische und molekulargenetische Zusammenhänge aufgezeigt werden, die die Zusammensetzung des antennalen Sensilleninventars beeinflussen könnten, bevor schließlich in Kapitel 5.7 die Evolution der antennalen Sensillen und eventuelle Stammbauminterpretationen diskutiert werden. Eine intensivere Auseinandersetzung mit den Fachgebieten der Entwicklungsbiologie und Genetik würde sicher den Rahmen dieser Arbeit sprengen, dennoch liefert dieser kleine Exkurs interessante Einblicke in die Abfolge von Realisierungsschritten bzw. genetische Regulationsmechanismen, die hinter den phänotypisch sichtbaren Merkmalen stecken. Dies eröffnet neue Blickwinkel, aus deren Sicht manche Phänomene vielleicht einfacher zu interpretieren sind, wie z.B. welche Veränderungen bei den Bibionidae zu einer Vervielfachung der Cone-Einheiten geführt haben könnten (Genduplikationen oder Eingriffe in die Genregulation?).

Abgesehen von einigen Ausnahmen handelt es sich bei den in dieser Arbeit beschriebenen Sensillen um Grundtypen, die im gesamten Insektenreich, sowohl bei Vertretern verschiedenster Ordnungen, wie auch in unterschiedlichen Körperregionen anzutreffen sind (z.B. TS1-Sensillen, Kontaktchemorezeptoren u.a.). Man kann also davon ausgehen, daß die Sensillen im Laufe der Evolution nicht immer „neu erfunden“ wurden, sondern das Genom eine Art kompletten Baukasten mit genetisch niedergeschriebenen Bauplänen repräsentiert und zu bestimmten Ereignissen oder Mutationen einer dieser Standardrezeptoren aus dem Setzkasten mit einer „neue“ definierten Position, beispielsweise mit der Antenne, verknüpft wird. Dabei kann es z.B. vorkommen, daß entsprechende Sensillen bereits in anderen Körperregionen des Tieres verwirklicht sind (homonom), daß phylogenetisch alte Merkmale als Atavismen ausgebildet werden oder der Bau sonst nur bei Imagines vorkommender Sensillen in ein ontogenetisch jüngeres Stadium vorgezogen wird. Letztere Ereignisse wären beispielsweise eine mögliche Erklärungen für das isolierte Erscheinen der EcS50-Sensillen bei *Panorpa vulgaris*. Allerdings wurden olfaktorische Sensillen mit einem ähnlich großen, einzelnen Sinneszellbündel auch für die Antennen einiger Hemimetabola beschrieben (z.B. Slifer et al. 1959; Ameismeier 1987).

Gleichzeitig bedeutet das für Sensillen, die sich von solchen weit verbreiteten Standardrezeptoren ableiten lassen und dabei nicht, wie der Cone, zusätzliche Spezialisierungen ausgebildet haben, daß die beschriebenen Strukturen bzw. spezifischen Qualitäten nur plesiomorphe Merkmale darstellen, die für Stammbauminterpretationen eher ungeeignet sind (z.B. TS1-Sensillen). Aber auch in solchen Fällen kann eine Homologisierung anhand des Lagekriteriums möglich sein, wie für das TS1<sub>b</sub> Sensillum gezeigt wurde.

Nicht zuletzt durch die zahlreichen entwicklungsbiologischen und genetischen Untersuchungen an *Drosophila melanogaster* bzw. ihren Mutanten ist man seit einigen Jahren den molekulargenetischen Prozessen und Regulationsmechanismen auf der Spur, die entscheidenden Einfluß auf die Anordnung („patterning“) und Differenzierung („determination of cell fate“) von Sensillen haben (Hartenstein 1997). Es ist nicht völlig geklärt, wie während der Ontogenese die Positionen sogenannter „proneural patches“ (Ansammlung vordifferenzierter Epidermiszellen) vorbestimmt werden („prepattern“; Stern 1954), aber durch die Expression der proneuralen Gene wird aus einem proneuralen Cluster eine einzelnen Vorläufer- (SOP\*) oder Mutterzelle ausgewählt (Zusammenfassungen in Bate 1978, Keil 1997b), aus der durch eine Kaskade genetischer Interaktionen (z.B. der „neuronal type selector genes“; Jan & Jan 1994) und eine definierte Abfolge mitotischer Zellteilungen (Zusammenfassung in Keil 1997b) die verschiedenen Zelltypen des Sensillums ausdifferenziert werden. Nachdem die Identität der SOP festgelegt ist, führt die selektive Aktivität der „neurogenic genes“ über Zell-Zell-Wechselwirkungen zur Inhibition der übrigen Zellen im proneuralen Cluster (Zusammenfassung Ghysen et al. 1993; Green & Hartenstein 1997).

Ein Beispiel für ein identifiziertes „neuronal selector gene“ (oder „identity selector gene“) ist das *cut*-Gen, dessen Aktivität bzw. Translationsprodukt (CUT-Protein) durch Transkriptionsregulierung entscheidenden Einfluß darauf hat, ob sich spezielle SOPs zu externen Mechanorezeptoren oder zu internen Scolopidien differenzieren (Blochinger et al. 1988; 1990). Mutationen im *cut*-Gen führen bei Embryos von *Drosophila melanogaster* auch nach der Rekrutierung der Sensillennutterzelle noch zur Transformation von externen Sensillen zu Scolopidien (Bodmer 1987; Merritt 1997). Dies zeigt, welche doch erheblichen Auswirkungen eine „loss-of-activity“-Mutation eines einzelnen Gens auf die phänotypische Merkmalsausprägung von Sensillen haben kann.

Zur Zeit konzentrieren sich Untersuchungen meist noch auf eine Ebene der Merkmalsausprägung von Sensillen (z.B. ontogenetisch, molekulargenetisch oder morphologisch), doch mit dem wachsenden Wissen in den einzelnen Teilgebieten steigen auch die Chancen die komplexen Zusammenhänge besser zu verstehen.

---

\* SOP steht für „sense organ precursor“.

## 5.7 Die Evolution der antennalen Sensillen und mögliche Stammbauminterpretationen

In Kapitel 5.5. ist es gelungen, die erstaunlichen Übereinstimmungen der antennalen Sensillen bei den Dipterenlarven und den Vertretern der Außengruppen für viele Sensillen auf Homologien zurückzuführen. Dabei war auch feststellbar, daß manche Sensillen beinahe ubiquitär bei nahezu allen Arten vorkommen (z.B. Cone, Peg, TS1<sub>b</sub>), während andere Sensillen offensichtlich auf bestimmte taxonomische Gruppen beschränkt sind (z.B. LaS2). Auf der anderen Seite hat schon der interspezifische Vergleich innerhalb der Dipterenfamilien (5.4.4) gezeigt, daß die antennalen Sensillen (z.B. Anzahl der Cone-Einheiten) auch Veränderungen aufweisen und offensichtlich der Evolution unterliegen. Diese Kenntnisse sollen im Folgenden genutzt werden, um die Evolution der Sensillen anhand sich verändernder struktureller Charakteristika nachzuvollziehen und gegebenenfalls für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte einzusetzen. Es gibt aber natürlich auch Sensillen und Merkmale, die so stark konserviert sind (z.B. C[7x3] bei den Brachycera) bzw. deren einheitlicher Bauplan kaum Veränderungen unterliegt (z.B. Scolopidium, TS1<sub>b</sub>), daß sie für phylogenetische Erwägungen innerhalb dieser Gruppen ungeeignet sind.

Obwohl die vorliegende, vergleichende Untersuchung Vertreter aller Hauptgruppen der Diptera einschließt, kann und soll hier nicht auf autarke Weise ein völlig neues phylogenetisches System der Diptera geschaffen werden. Überprüft man aber die Aussagekraft der Sensillenmerkmale zunächst anhand gesichert geltender, phylogenetischer Beziehungen (z.B. Culicomorpha), zeigt sich, daß die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit in vielen Punkten gut mit den grundlegenden Aussagen zur Stammesgeschichte der Diptera korrelieren und einige seltener auftretenden Sensillen bzw. gruppenspezifische Sensillenmerkmale sogar als Synapomorphien auf Sensillenebene zur Festigung einiger Beziehungen beitragen können. Darüber hinaus können die evolutiven Tendenzen der antennalen Sensillen vielleicht auch Entscheidungshilfen bei sehr kontrovers diskutierten oder unbekanntem Verwandtschaftsbeziehungen bieten.

In ihren Arbeiten interpretieren Sinclair et al. (1993) und Griffiths (1996) die Homologieverhältnisse und evolutiven Veränderungen der männlichen Genitalien „orthorrhapher Fliegen“ völlig entgegengesetzt. Dies verdeutlicht, daß allein das Herleiten von Transformationsreihen und evolutiven Tendenzen oft nicht ausreicht, sondern auch die Polarität oder „evolutive Richtung“ eine entscheidende Rolle spielt, um die Stammesgeschichte von Taxa eindeutig rekonstruieren zu können. In solchen Fällen kann ein Außengruppenvergleich ein richtungsweisendes Hilfsmittel sein. Aus diesem Grund werden nach den evolutiven Tendenzen bei den Diptera (5.7.1), in Kapitel 5.7.2 zunächst die Sensillenmerkmale der Außengruppenvertreter analysiert, um dann in Kapitel 5.7.3 die möglichen Grundplanmerkmale der Diptera bezüglich der larvalen Antennensensillen herausarbeiten zu können.

Die verhältnismäßig aufwendige Methode der TEM-Untersuchung bringt es mit sich, daß nicht mehrere hundert Dipterenarten in einem angemessenen Zeitrahmen untersucht werden können;

deshalb müssen die folgenden phylogenetischen Interpretationen bzw. Stammbaumrekonstruktionen unter der Prämisse stattfinden, daß die untersuchten Arten jeweils den Grundplan des höheren Taxons, also der Familien, repräsentieren. Verschiedene intrafamiliäre Vergleiche haben eine auffällig geringe intrafamiliäre Varianz der antennalen Sensillen gezeigt (Kap. 5.4.4), so daß diese oft praktizierte Methode auch in diesem Fall eine vertretbare Vereinfachung darstellt.

### 5.7.1 Evolutive Trends bei den Diptera

Die Gliederung des folgenden Kapitels orientiert sich - wie schon in Kapitel 4.2 - an den systematischen Arbeiten über die „Nematocera“ bzw. Brachycera von Wood und Borkent (1989), Woodley (1989) und Cumming et al. (1995), da diese wohl die zur Zeit die bekanntesten und meist zitierten im Bereich der Dipterologie sind. Darüber hinaus werden die Sensillenmerkmale selbstverständlich auch im Zusammenhang mit Stammbaumhypothesen anderer Autoren diskutiert.

#### 5.7.1.1 Tipulomorpha

Die bemerkenswerten Übereinstimmungen aller fünf untersuchten Vertreter der Tipulomorpha lassen kaum Zweifel darüber, welche Sensillen bei ihnen zur Grundplanausstattung der larvalen Antennen gehören: ein gemischter  $[7 \times 3/2]$  Cone, ein außergewöhnlicherweise rein gustatorischer  $[4+0]$  Peg, drei  $\Delta S3$ -Sensillen, ein eDS3-Sensillum, ein externes IS2-Sensillum und drei TS1-Sensillen, von denen eines basal liegt.

Die wenigen Unterschiede, die zwischen den fünf Arten beobachtet wurden, sind in hohem Maße familienspezifisch. So ist beispielsweise nur das eDS3-Sensillum der Limoniidae s.H. mit ungewöhnlich vielen Verzweigungen ausgestattet. Darüber hinaus unterscheiden sich bei den beiden Familien die Porentubulsysteme (Limoniidae s.H. Typ I, Tipulidae s.H. Typ II) und die Verhältnisse der Triaden und Dyaden im Cone, wobei unklar bleibt, welche Merkmalszustände für die Tipulomorpha ursprünglich sind. In Bezug auf die unterschiedlichen Lamellensysteme der IS2-Sensillen sind keine systematischen Zusammenhänge ersichtlich und so ist zu vermuten, daß hier andere Faktoren, wie z.B. Umweltfaktoren oder Reizspezifität, eine Rolle spielen.

Die stammesgeschichtliche Einordnung der Tipulomorpha s.H. wird vor allem dadurch erschwert, daß sich bei den Vertretern sowohl ursprüngliche, wie auch stark abgeleitete Merkmale finden. So erklärt sich die sehr konträre Einordnung durch unterschiedliche Autoren: Traditionell werden sie als Schwestertaxon aller übrigen Diptera aufgefaßt (Hennig 1973, Wood & Borkent 1989), doch in einer Reihe aktueller Arbeiten werden sie als eine Gruppe, deren Repräsentanten eher abgeleitete Merkmalszustände zeigen, in die Nähe der Brachyceren-Stammlinie gestellt (Griffiths 1990, 1994; Oosterbroek & Courtney 1995).

Verblüffend sind auch die großen Diskrepanzen, die durch die phylogenetische Interpretation larvaler bzw. imaginaler Merkmale der Tipulomorpha zustande kommen. So weisen die Larven der Tipulomorpha und Trichoceridae einige Unterschiede auf, wohingegen die Larven der Trichoceridae viele Gemeinsamkeiten mit den larvalen Anisopodidae zeigen (Oosterbroek & Courtney 1995). Auf der anderen Seite ähneln die Imagines der Tipulomorpha vor allem den adulten Vertretern der Trichoceridae wie keiner anderen Dipterenfamilie. Daher nehmen sowohl Hennig (1973), als auch Oosterbroek und Courtney (1995) ein Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen Taxa an, wenn auch unter anderen Vorzeichen: denn letztere Autoren reihen die Tipulomorpha s.l. innerhalb der von ihnen als Paraphylum interpretierten „higher Nematocera“ („höhere Mücken“) als Taxon mit überwiegend abgeleiteten Merkmalen innerhalb der „Mücken“ ein (vgl. Abb. 1A,C).

Auch wenn die Befunde von Larven und Imagines bisweilen noch zu konträren Schlüssen führen, wie es bei den Tipulomorpha der Fall ist, sind phylogenetische Interpretationen um so fundierter, je mehr Merkmale der Vertreter einfließen und zwar unabhängig vom betrachteten Entwicklungsstadium. Bei den holometabolen Insekten hat man mit den unterschiedlichen Entwicklungsstadien praktisch mehrere Ebenen für systematische Untersuchungen, deren Resultate aber letztendlich zu einem Konsens führen müssen; denn man kann zwar die Evolution der Larven, die sich als Freßstadien in anderen ökologischen Nischen aufhalten als die Imagines, getrennt von den evolutive Veränderungen der Imagines betrachten, dennoch liegt beiden Abläufen selbstverständlich dieselbe Stammesgeschichte zugrunde.

Vergleicht man die Sensillenmerkmale der Tipulomorpha mit denen anderer Unterordnungen der „Nematocera“, so stechen zwar keine großen Übereinstimmungen mit einer besonderen Unterordnung ins Auge, aber einzelne Gemeinsamkeiten mit unterschiedlichen Unterordnungen: Auf der einen Seite besitzen von den untersuchten „Nematocera“ außer den Tipulomorpha nur noch die Culicomorpha und die Blephariceromorpha einen gemischten Cone; aber die Verhältnisse zwischen Triaden und Dyaden unterscheiden sich, denn die Tipulomorpha besitzen im Gegensatz zu den Culicomorpha und Blephariceromorpha immer mehr Triaden als Dyaden (4-6 Triaden von 7 Einheiten). Darüber hinaus ist zwar der Peg der Tipulomorpha so wie der [3+1] Peg der Culicoidea und Blephariceridae vierzellig, trotzdem spricht dieses Merkmal gegen eine enge Verwandtschaftsbeziehung dieser Taxa, da sich der Peg der Tipulomorpha mit größerer Wahrscheinlichkeit von einem [4+1] Peg ableitet, nämlich durch die Reduktion der mechanosensitiven Sinneszelle.

Neben den Tipulomorpha besitzt auch die Psychodidae *Satchelliella* sp. einen [4+0] Peg; dies könnte ein Hinweis auf eine enge stammesgeschichtliche Beziehung zwischen diesen Taxa sein, aber auch eine konvergente Entstehung dieses Pegs ist nicht ausgeschlossen.

Außer dem Peg-Merkmal deuten auch die drei  $\Delta$ S3-Sensillen der Tipulomorpha eher auf eine Beziehung zu den Bibionomorpha oder Trichoceridae hin. Allerdings kommen - anders als bei den beiden letztgenannten Taxa - auf den Antennen der Tipulomorpha weder interne IS3- noch eDS2-Sensillen vor, sondern ein externes IS2- und ein eDS3-Sensillum, die wiederum bei den

Culicomorpha zu finden sind (z.B. Dixidae mit externem IS<sub>2</sub>; einige Chironomoidea mit eDS<sub>3</sub>-Sensillen).

Diese komplizierte Mischung aus Gemeinsamkeiten und Unterschieden mit vielen anderen Familien der „Nematocera“ machen eine eindeutige Aussage zur systematischen Stellung der Tipulomorpha anhand der Sensillenmerkmale unmöglich. Tendenziell scheinen aber vor allem die ΔS<sub>3</sub>-Sensillen und der Peg für eine Beziehung zu den Bibionomorpha und den von Wood und Borkent (1989) als Psychodomorpha zusammengefaßten Taxa zu sprechen, so daß eine Stellung der Tipulomorpha in den Reihen der „höheren Mücken“ (Oosterbroek & Courtney 1995) nicht ausgeschlossen ist.

#### 5.7.1.2 Ptychopteromorpha

Zwar konnte keine TEM-, sondern nur eine REM-Untersuchung der beiden Ptychopteridae-Larven durchgeführt werden, dennoch erlauben die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit einige Interpretationen und Vorhersagen zum antennalen Sensilleninventar der beiden Ptychopteridae.

In fast allen Stammbäumen wird ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Ptychopteromorpha und den Culicomorpha angenommen (Wood & Borkent 1989; Oosterbroek & Courtney 1995), so daß die große äußerliche Ähnlichkeit der Ptychopteridae-Antennen und ihrer Sensillen mit denen der Culicomorpha nicht unerwartet ist, zumal die Larven auch in vergleichbaren Larvenhabitaten vorkommen.

Mit großer Sicherheit lassen sich zwei Cone-Sensillen anhand ihrer Kutikulaoberfläche identifizieren, von denen zumindest das innere sieben Einheiten besitzt (Anzahl der Ecdysialporen). Darüber hinaus ist ein gemischter Aufbau der Cone-Sensillen sehr wahrscheinlich, da der Besitz von Triaden und Dyaden wohl Grundplanmerkmal sowohl der Culicomorpha, als auch der Blephariceromorpha ist.

Auch das Peg-Organ ist bereits äußerlich an seiner markanten Position auf dem letzten Antennenglied und an den terminalen Einschnitten gut zu erkennen. Sowohl ein [3+1] als auch ein [4+1] Peg ist denkbar, zumal beide Peg-Typen bei den Culicomorpha vorhanden sind. Die genaue Kenntnis der Anzahl und Modalität der Sinneszellen im Peg-Sensillum der Ptychopteromorpha wäre insofern von besonderer Bedeutung, als ein [3+1] Peg bei dieser Unterordnung ein weiterer Hinweis darauf wäre (neben z.B. eDS-Paar+SP Gruppe, siehe 5.5.7), daß die Gruppe [Ptychopteromorpha + Culicomorpha + Blephariceromorpha] monophyletisch ist. Unter Berücksichtigung der detaillierten Rekonstruktion evolutiver Schritte bei Familien der Culicomorpha (Nicastro et al. 1995; siehe auch 5.7.3) gibt das Gefügesystem der antennalen Sensillen bei den Ptychopteridae einige Anhaltspunkte, die es erlauben, auch mögliche Typen für die übrigen Sensillen der Ptychopteridae zu diskutieren bzw. vorherzusagen (siehe Abb. 90). So könnte es sich bei zwei oder drei der dreieckig angeordneten Sensillen Nr. 1, 3 und 4 um ΔS<sub>2</sub>-Sensillen handeln und bei dem Sensillum Nr. 2 entweder um ein TS<sub>1</sub>- oder ein externes IS<sub>2</sub>-

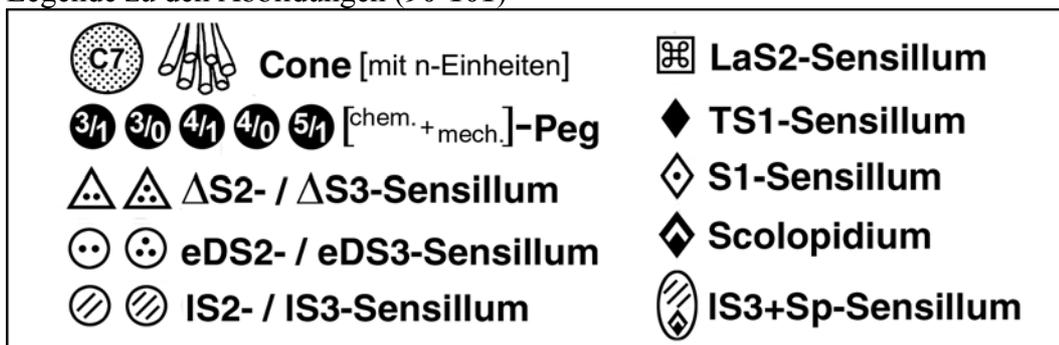
Sensillum. Schließlich könnten zwei von den Sensillen Nr. 5-7 bei *Ptychoptera* sp. ein eDS-Sensillenpaar repräsentieren, da diese homologen Sensillen sowohl in der Culicoidea- und Chironomoidea-Linie der Culicomorpha, als auch bei den Blephariceromorpha ausgebildet werden. Dementsprechend würden diese Sensillen bei *Bittacomorpha* sp. entweder, wie bei *Bezzia* sp., keine extern sichtbaren Kutikulastrukturen besitzen oder wären reduziert. Zuletzt scheint auch das für die Culicomorpha-Larven typische basale und mittlere TS1-Sensillum bei den Ptychopteridae vorhanden zu sein.

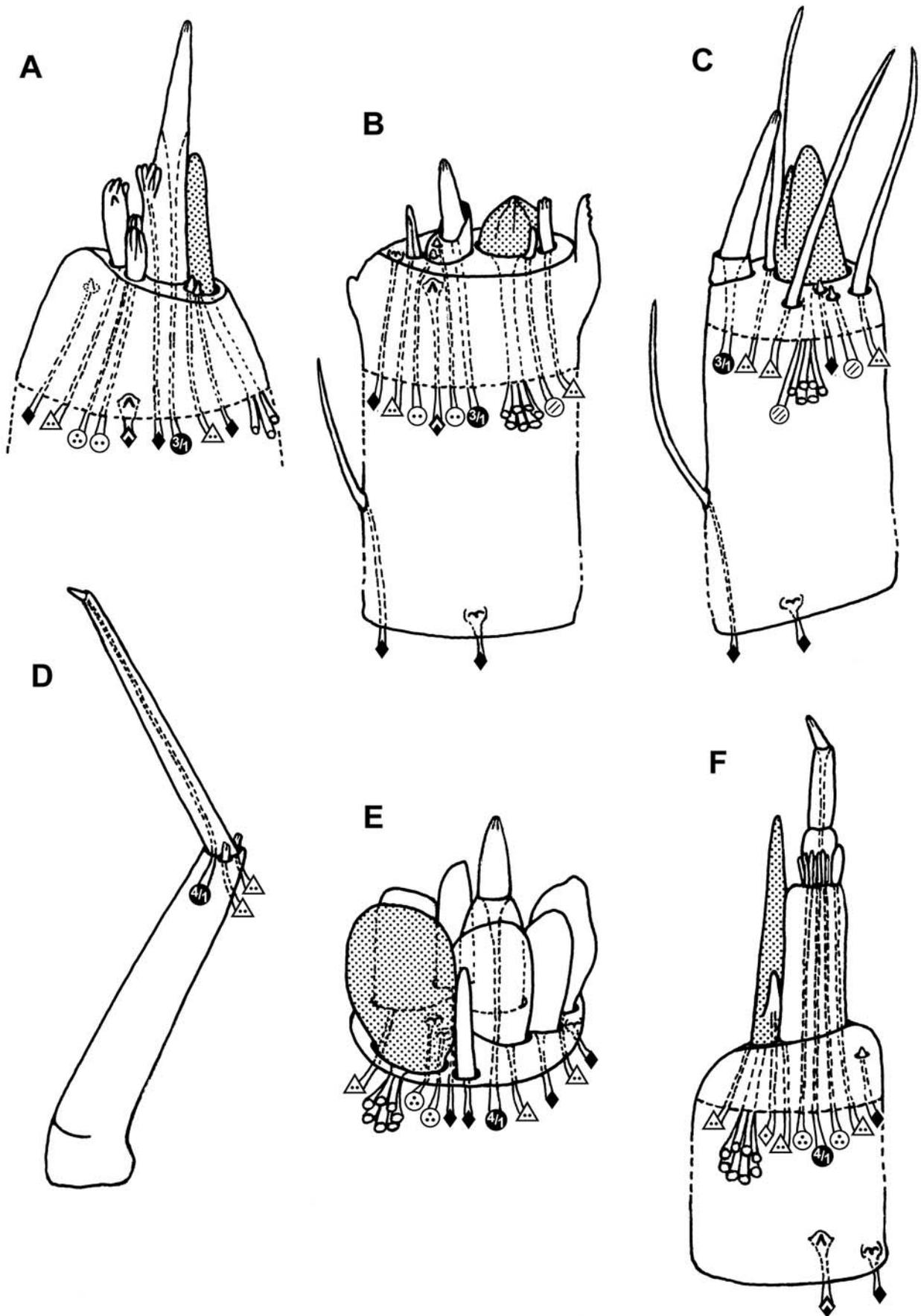
### 5.7.1.3 Culicomorpha

Beim Vergleich der sechs hier untersuchten Arten (aus 5 Familien) und der vier in der Literatur beschriebenen Culicomorpha-Larven (eine weitere Familie) sind die folgenden antennalen Sensillen vermutlich Grundplanmerkmale der Culicomorpha: ein gemischter Cone, vermutlich mit drei Triaden und vier Dyaden, wobei die Ausstattung des Cones im Laufe der Evolution bei den beiden systematischen Teilgruppen unterschiedliche Veränderungen erfahren hat. Eine Entscheidung ob der vier- oder der fünfzellige Peg Grundplanmerkmal der Culicomorpha ist, läßt sich nur anhand der Ergebnisse dieser Unterordnung nicht entscheiden, zieht man jedoch die Blephariceridae als Außengruppe zum Vergleich hinzu, ist ein [3+1] Peg wahrscheinlich. Auch die Frage ob die Antennen der Culicomorpha ursprünglich mit drei oder nur zwei  $\Delta$ S2-Sensillen ausgestattet sind, ist hier nicht eindeutig lösbar, da es Argumente für beide Möglichkeiten gibt: für die Anzahl von drei Sensillen spricht die weite Verbreitung bei den Diptera, und daß eine konvergente Reduktion bei den Simuliidae und Dixidae relativ einfach zu erklären ist; andererseits stehen ausgerechnet die Vertreter mit nur zwei  $\Delta$ S2-Sensillen nahe der Basis der beiden Teilgruppen der Culicomorpha und auch die Blephariceridae besitzen nur zwei Sensillen dieses Typs. Dagegen gehören sicher zwei eDS-Sensillen, die spezifisch um ein mononematisches

**Abb. 90)** Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einer Blephariceridae und einiger Culicomorpha. **A)** *Liponeura* sp. (Blephariceridae); **B)** *Dixa* sp. (Dixidae); **C)** *Aedes mariae* (Culicidae); **D)** *Simulium* sp. (Simuliidae); **E)** *Bezzia* sp. (Ceratopogonidae); **F)** *Chironomus* sp. (Chironomidae).

Legende zu den Abbildungen (90-101)





Scolopidium gruppiert sind, zur Grundplanausstattung der Culicomorpha-Antennen, wobei allerdings unklar bleibt, ob zwei, drei oder zwei und drei Sinneszellen je eDS-Sensillum der ursprüngliche Merkmalszustand sind. Schließlich besitzen die Antennen ursprünglich zwei bis drei TS1-Sensillen vermutlich in basaler, mittlerer und distaler Lage. Viele der Grundplanmerkmale der Culicomorpha stützen eine relativ nahe Verwandtschaftsbeziehung zu den Blephariceridae (Abb. 103).

Die Beziehungen zwischen den Familien der Culicomorpha untereinander gehören zu den phylogenetisch wohl am Besten verstandenen innerhalb der Diptera. Einige der beobachteten interfamiliären Unterschiede auf Sensillenebene untermauern die von den meisten Autoren angenommene Dichotomie in zwei Überfamilien; so besitzen alle untersuchten Familien der Culicoidea einen [3+1] Peg, die Familien der Chironomoidea einen [4+1] Peg (Abb. 91, 103). Darüber hinaus gibt es nur bei zwei Familien der Culicoidea ein IS2-Sensillum, wobei sich der Unterschied zwischen externem IS2- (*Dixa* sp.) und internem IS2-Sensillum (*Aedes mariaae*) durch unterschiedliche Anforderungen erklären ließe; anders als die Stechmückenlarven, die sich hauptsächlich im freien Wasserkörper aufhalten, sind die Dixidae stark an die Wasseroberfläche gebunden (Nahrungserwerb), so daß ein Hygrorezeptor zur Unterscheidung zwischen Wasser- und Luftphase von Nutzen sein könnte.

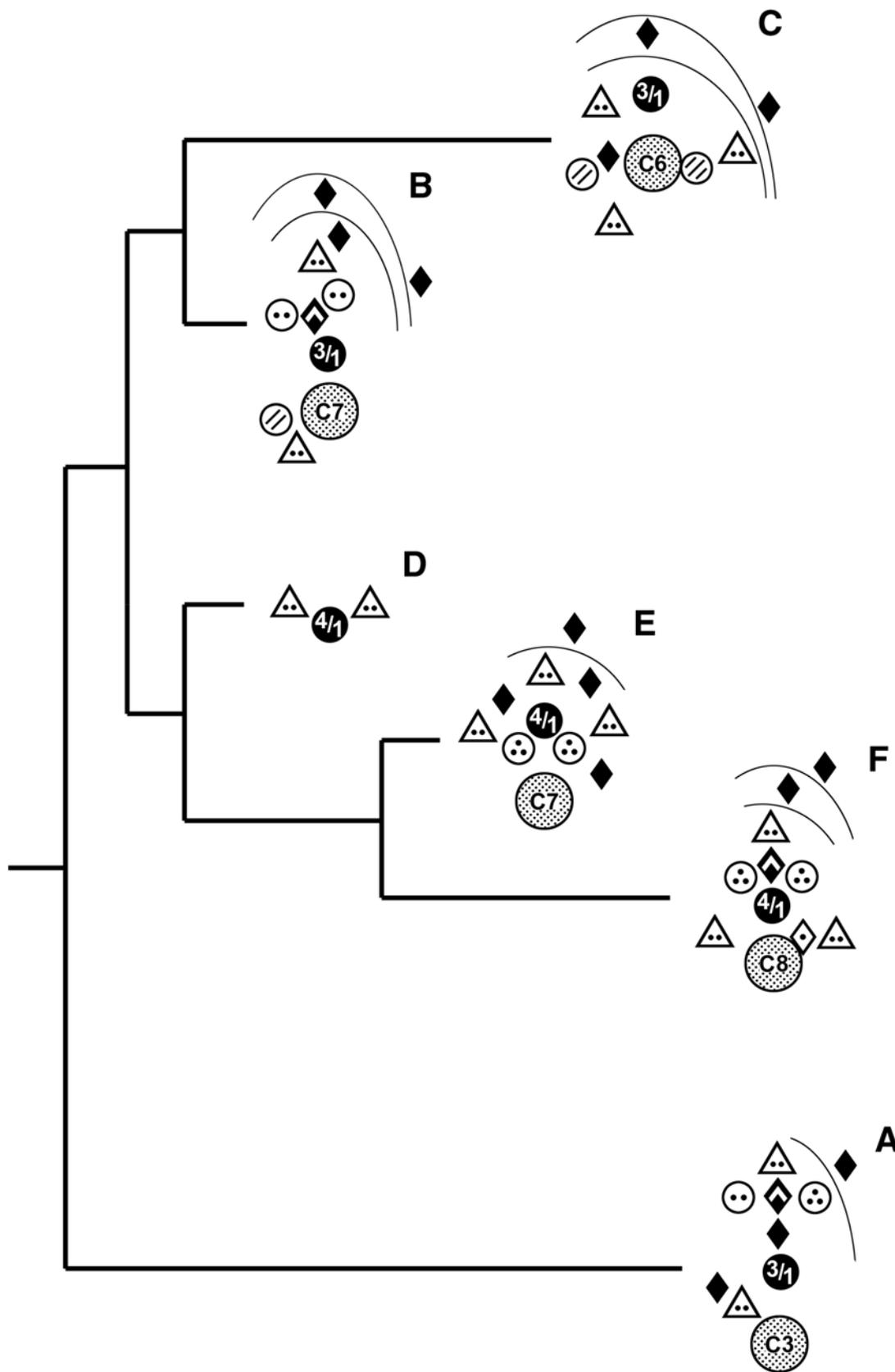
Auch die evolutiven Veränderungen des Cones sind in den beiden Teilgruppen offensichtlich unterschiedlich verlaufen; ausgehend vom vermutlich ursprünglichen Zustand, wie er bei den Dixidae und Ceratopogonidae zu finden ist [C 3x3 & 4x2], kam es bei den Culicoidea zur getrennten Umwandlung einer Triade [(2x3 & 4x2) + 1x3] (Culicidae, siehe auch Zacharuk et al. 1971) und bei den Chaoboridae sogar zur Reduktion einer Triade [2x3 & 4x2] (Nicastro et al. 1995); dagegen ist bei den Chironomidae eine Dyade hinzugekommen [3x3 & 5x2]. Obwohl die Sinneszelltriade, die bei den Culicidae in den akzessorischen Fortsatz des Cones projiziert, die modalitätsspezifischen Strukturen eines IS-Sensillums offenbaren, sind die sieben tormogenen Hilfszellen, die sowohl die sechs Einheiten des „Haupt-Cones“, als auch die Triade des akzessorischen Fortsatzes umgeben, ein starker Hinweis darauf, daß es sich um eine abgetrennte Triade des Cones handelt.

Darüber hinaus gibt es aber noch einige familienspezifische Besonderheiten, wie z.B. das stark reduzierte Sensilleninventar der Simuliidae (siehe auch Craig & Batz 1982), die außergewöhnlichen Porentubulsysteme der Ceratopogonidae (Typ IV) bzw. das nicht erkennbare bei den Culicidae (Typ V; siehe auch Zacharuk et al. 1971, Jez & McIver 1980), oder das S1-Sensillum (Fortsatz) bei den Chironomidae.

Vergleicht man die räumliche Anordnung der antennalen Sensillen bei den Vertretern der Culicomorpha (Abb. 90 B-F; 91 B-F), fallen Übereinstimmungen auf, die auf weit mehr homologe Gruppierungen hindeuten, als nur das eDS-Sensillenpaar mit dem Scolopidium.

---

**Abb. 91)** Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten einer Blephariceridae und verschiedener Culicomorpha; die Diagramme repräsentieren jeweils einen Vertreter



der größeren systematischen Gruppen des Stammbaums. **A)** *Liponeura* sp. (Blephariceridae); **B)** *Dixia* sp. (Dixidae); **C)** *Aedes mariaae* (Culicidae); **D)** *Simulium* sp. (Simuliidae); **E)** *Bezzia* sp. (Ceratopogonidae); **F)** *Chironomus* sp. (Chironomidae). Legende siehe S. 254. (A, F) Ventral unten; (B-E) ventral links.

So wie Nicastro et al. (1995) es bereits für die Chaoboridae und Culicidae gezeigt haben, lassen sich praktisch fast alle individuellen Sensillen der Antennenausstattung bei den Culicomorpha oder zumindest innerhalb der beiden Überfamilien exakt zuordnen und homologisieren (Abb. 91 B-F).

Zur Klärung einiger offen gebliebener Fragen (z.B. ursprüngliche Anzahl der Sinneszellen im Peg und den eDS-Sensillen, Anzahl der  $\Delta S2$ -Sensillen) wäre für die Zukunft eine ultrastrukturelle Untersuchung von Vertretern der Thaumaleidae und Ptychopteromorpha, sowie die Kenntnis der Grundplanmerkmale der Blephariceromorpha (nicht nur der Blephariceridae) wünschenswert.

#### 5.7.1.4 Blephariceromorpha

Angesichts der umstrittenen Verwandtschaftsbeziehungen der von Wood und Borkent (1989) als Blephariceromorpha zusammengefaßten Familien ist es unmöglich, nur anhand einer ultrastrukturell untersuchten Familie (Blephariceridae) Angaben über die Grundplanmerkmale der Blephariceromorpha zu machen. Für Courtney (1994) gehört die phylogenetische Stellung der Nymphomyiidae zu den wichtigsten offenen Fragen der Dipterologie. Mit der Untersuchung der Blephariceridae und den daraus ersichtlichen, teilweise einzigartigen Grundplanmerkmale dieser Familie ist eine wichtige Basis gelegt, um die Stammesgeschichte der Nymphomyiidae und Deuterophlebiidae in Relation zu den Blephariceridae zu analysieren.

Die antennalen Sensillen der beiden untersuchten Vertreter der Blephariceridae wiesen keine ultrastrukturellen Unterschiede auf, so daß sich die Grundplanmerkmale sehr deutlich darstellen: ein gemischter Cone mit nur drei neuronalen Einheiten [ $1 \times 3$  &  $2 \times 2$ ], ein [3+1] Peg, zwei  $\Delta S2$ -Sensillen, zwei eDS-Sensillen um ein mononematisches Scolopidium angeordnet, und schließlich noch vier TS1-Sensillen, die sich, wie bei den Culicomorpha, in basaler, mittlerer und apikaler Lage befinden.

Die vielen Gemeinsamkeiten zwischen den larvalen Antennen der Blephariceridae und den Vertretern der Culicomorpha (einzigen „Nematocera“ mit [3+1] Peg, homologe eDS-Gruppierung, zwei  $\Delta S2$ -Sensillen, TS1-Sensillen in drei Ebenen) (Abb. 90, 91) und die daraus resultierende Vermutung, daß eine relativ nahe Verwandtschaftsbeziehung zwischen diesen Taxa besteht (Abb. 91, 103), sind bereits im vorherigen Kapitel angesprochen worden. Auch der gemischte Cone deutet auf diese Beziehung hin, obwohl er bei den Blephariceridae nur drei neuronale Einheiten besitzt. Die sieben (oder acht) trichogenen Hilfszellen im Blephariceridae-Cone sind aber deutliche Hinweise darauf, daß sich dieser Cone ursprünglich von einem gemischten Cone mit sieben (oder acht) neuronalen Einheiten ableitet, wie ihn - von den bisher untersuchten Diptera - nur die Culicomorpha und die Tipulomorpha besitzen. Letztere haben aber - im Gegensatz zu den Culicomorpha - außer dem Cone fast keine Gemeinsamkeiten mit den Blephariceridae (vgl. Abb. 91 A; 95 A).

Gerade weil ein Cone mit nur drei Einheiten ein so ungewöhnliches Merkmal darstellt, wäre es von großem Interesse, auch die Ultrastruktur der Cone-Sensillen bei den Nymphomyiidae und Deuterophlebiidae zu kennen; würde man z.B. auch hier eine reduzierte Anzahl von Cone-Einheiten finden, wäre das als apomorphes Merkmal ein sicherer Hinweis auf monophyletische Blephariceromorpha. Leider standen aber von den beiden anderen Familien der Blephariceromorpha nur Präparate für eine REM-Analyse zur Verfügung, die keine klaren Erkenntnisse über die möglichen Verwandtschaftsverhältnisse erbrachten; z.B. waren die Ecdysialporen des Cones bei der Nymphomyiidae nicht sichtbar.

Die äußere Architektur des Kopfs und der Antennen der Nymphomyiidae weisen starke Ähnlichkeiten mit einigen Vertretern der Culicomorpha auf. Mit den Chaoboridae haben die Nymphomyiidae z.B. die spiralig verlaufende Längsrippung des Cones gemeinsam (Nicastro et al. 1995). Die Anordnung der distalen Sensillengruppe erinnert an die bei den Culicidae (Abb. 90 C; 91 C); so könnte es sich nach dem typischen Lagegefüge der antennalen Sensillen bei den Culicidae bei den drei gleichartigen *S. basiconica* der Nymphomyiidae um drei  $\Delta S_2$ -Sensillen handeln.

Wesentlich undurchsichtiger sind die Ergebnisse der REM-Untersuchung von *Deuterophlebia inyoensis*, denn ein Vergleich der in Kapitel 4.2.4.2 beschriebenen Kopfanhänge dieses Vertreters mit den larvalen Antennen anderer Diptera scheint fast unmöglich. Neben der distalen Aufspaltung in einen dorsalen und einen ventralen Ast wäre auch die Vielzahl möglicher antennaler Sensillen für Dipterenlarven einzigartig. Eine irrtümliche Verwechslung der Antennen mit anderen Kopfanhängen ist sehr unwahrscheinlich, denn die Anhänge inserieren an der für Antennen zu erwartenden Position und es wurden auch keine alternativen Strukturen in der entsprechenden Region gefunden. Es erscheint am naheliegendsten, daß es sich beim dorsalen Zweig um das zweite Antennenglied, beim ventralen dagegen nur um ein mächtiges Cone-Sensillum handelt, auch wenn keine entsprechenden Oberflächenstrukturen (poröse Kutikula) erkennbar sind. Die vier bis fünf Fortsätze an der Spitze des dorsalen Asts erinnern etwas an die distale Sensillengruppe bei der Mecoptera- und Siphonaptera-Larve.

Diese nur vagen Interpretationen und Spekulationen zeigen den Bedarf einer TEM-Untersuchungen der antennalen Sensillen von Vertretern der Nymphomyiidae und Deuterophlebiidae, da nur so die bestehenden Unklarheiten beseitigt werden können.

### 5.7.1.5 Bibionomorpha

Ein Vergleich der larvalen Antennen von Vertretern aller vier Bibionomorpha-Familien zeigt bemerkenswert viele Übereinstimmungen bezüglich der Antennenarchitektur, der antennalen Sensillen und ihrer Lage (siehe Abb. 92). Darüber hinaus fällt bei der Betrachtung des Lagegefüges der Sensillen (Abb. 93) eine mögliche Erklärung für die beiden schwer zu interpretierenden S2-Sensillen der Mycetophilidae und der Sciaridae auf: auch die Vertreter der beiden anderen Familien (Bibionidae, Cecidomyiidae) haben in vergleichbarer Position zwei Sensillen mit zwei Sinneszellen, nämlich zwei eDS2-Sensillen, die der Mycetophilidae und der Sciaridae wiederum interessanterweise fehlen. Daraus kann man eigentlich nur den Schluß ziehen, daß die eDS2- und die S2-Sensillen bei den Bibionomorpha homolog sind. Die S2-Sensillen zeigen zwar nicht die typischen modalitätsspezifischen Strukturen reiner Geschmacksrezeptoren, dies könnte aber mit der extremen Verkürzung der Antennen zusammenhängen.

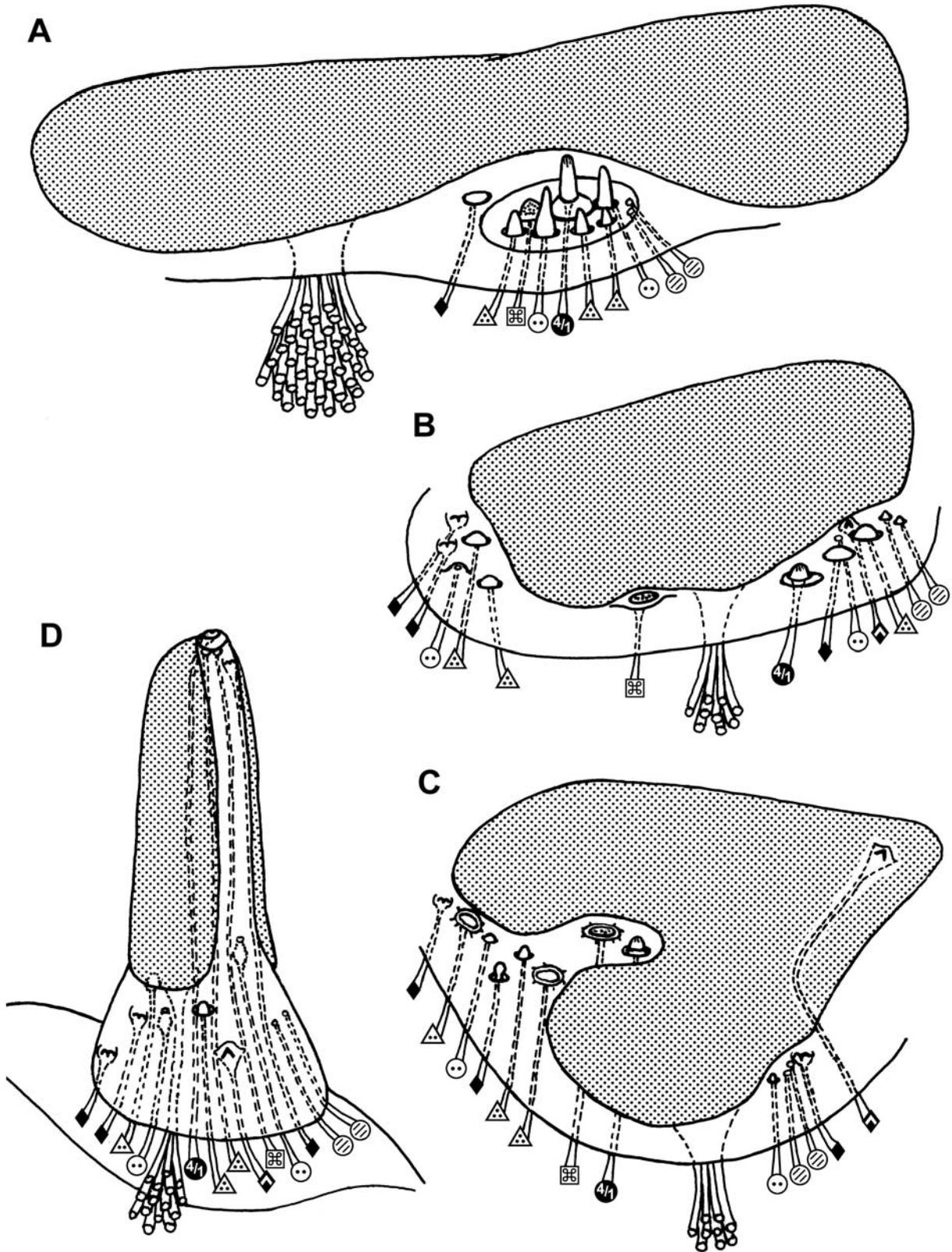
Die Grundplanmerkmale der Bibionomorpha lassen sich demnach wie folgt zusammenfassen: Ein plattenförmiger Cone mit wahrscheinlich sieben Triaden, ein [4+1] Peg, drei  $\Delta$ S3-Sensillen, die angesprochenen zwei eDS2-Sensillen, zwei interne IS3-Sensillen, ein LaS2-Sensillum, ein Scolopalorgan und schließlich noch TS1-Sensillen, wobei ein Vergleich mit verschiedenen Außengruppen drei TS1-Sensillen wahrscheinlich macht. Im Laufe der Evolution wurde die Anzahl der Einheiten im Cone jedoch erhöht, so daß alle rezenten Bibionomorpha neun oder mehr Einheiten besitzen.

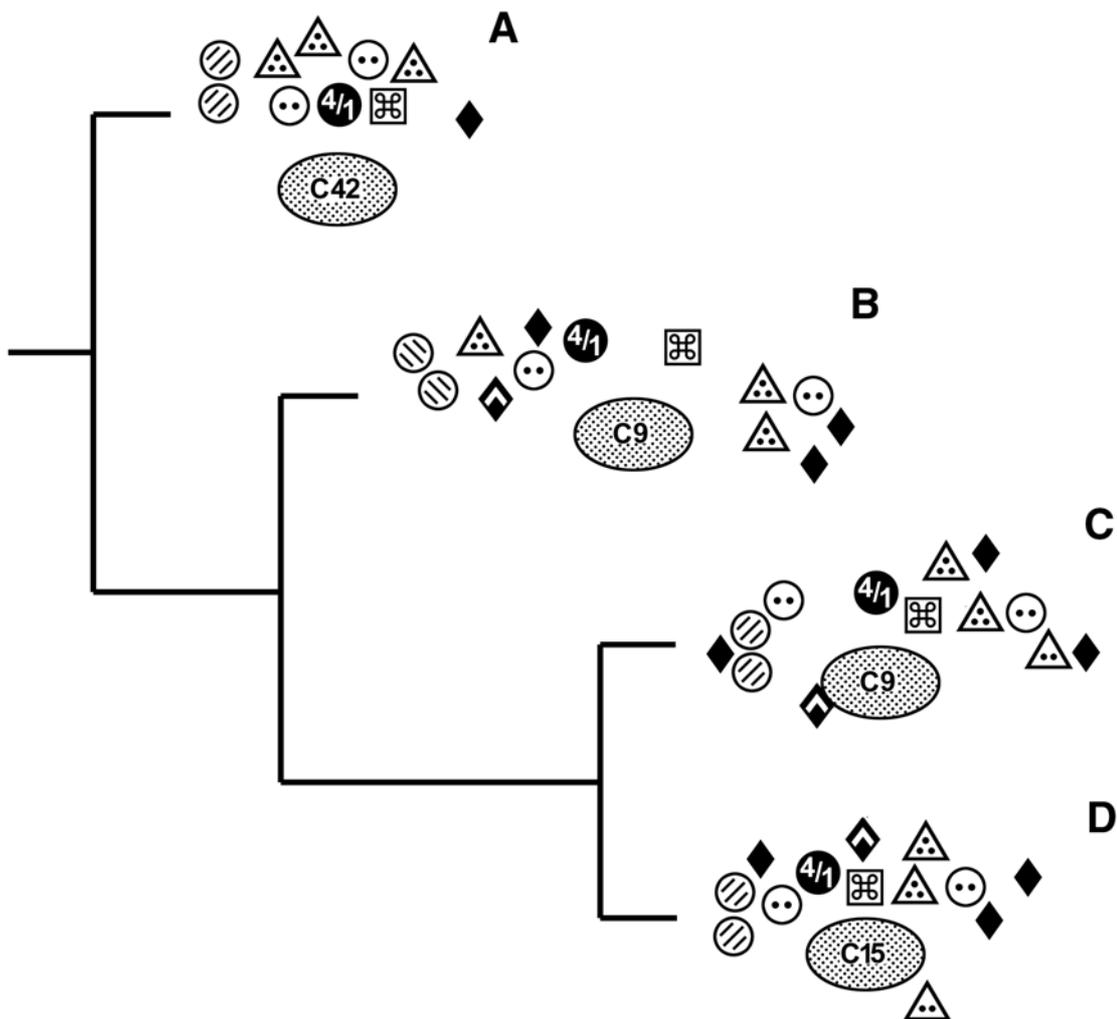
Die wenigen Unterschiede im antennalen Sensilleninventar der untersuchten Vertretern geben gute Hinweise auf die phylogenetischen Beziehungen der Bibionomorpha-Familien untereinander und erhärten die allgemeinen Vorstellungen über ihre Stammesgeschichte (Wood & Borkent 1989). Ausgehend von einem Cone mit sieben Triaden kam es bei den am weitesten basal abzweigenden Bibionidae offensichtlich zu einer Versechsfachung der Anzahl an Cone-Einheiten (42) und zu einer Erhöhung der Sinneszellzahl pro Einheit auf bis zu sechs Rezeptorzellen. Die übrigen Familien teilen sich als wahrscheinlich apomorphes Merkmal einen Cone mit einer erhöhten Anzahl von neun Triaden. Zwar wurden bei der hier untersuchten Cecidomyiidae 15 neuronalen Einheiten gefunden, doch nach Beschreibungen von Solinas et al. (1987) enthält der Cone anderer Vertreter der Cecidomyiidae nur neun Einheiten. Es könnte also innerhalb der Cecidomyiidae bei einigen Vertretern noch zu einer weiteren Erhöhung von neun auf 15 neuronale Einheiten gekommen sein. Unter den drei Familien mit einem [9x3] Cone deutet eine weitere Besonderheit, die nur bei den Sciaridae und den Cecidomyiidae beobachtet wird, auf eine Schwestergruppenbeziehung dieser beiden Taxa hin. Als einzige Vertreter nicht nur der Bibionomorpha, sondern aller untersuchten Dipterenlarven, besitzen sie zwei  $\Delta$ S3-Sensillen und ein  $\Delta$ S2-Sensillum, wobei das  $\Delta$ S2-Sensillum nach dem Lagekriterium bei den beiden Taxa eindeutig homolog ist (vgl. Abb. 93 C, D).

In der Literatur werden die Cecidomyiidae als Taxon beschrieben, deren Repräsentanten hochabgeleitete Merkmale besitzen und auch die hier gefundenen Sensillenmerkmale bestätigen dies nachdrücklich. Eine sehr interessante Besonderheit innerhalb der Bibionomorpha sind die relativ langen Antennen der Cecidomyiidae, denn es gibt einige Hinweise, daß diese sich durch sekundäre Erhöhung von primär plattenförmig reduzierten Antennen ableiten. Eine konische „Ausstülpung“ der Antenne mit dem Peg-Sensillum als Spitze des Kegels könnte die ungewöhnliche Antennenarchitektur der Cecidomyiidae erklären: So würde ein großer plattenförmiger Cone - wie er typisch ist für die Bibionomorpha - einen Großteil des Kegelmantels einnehmen mit einem „Höhengradienten“ der Einheiten (auf unterschiedlichen Ebenen endenden Dendritenscheiden), und die Lage der übrigen Sensillen würde mit ihrer Entfernung vom Peg korrelieren, d.h. das stets neben dem Peg inserierende LaS2-Sensillum findet sich nahe der topologischen Antennenspitze. Sensillen, die typischerweise peripherer liegen, wie die beiden LS3-Sensillen oder periphere  $\Delta$ -Sensillen, befinden sich weiter basal auf der Antenne. Unterstützt wird diese Hypothese auch durch die Tatsache, daß bei fast allen in dieser Arbeit beschriebenen „Mückenlarven“ ein Zusammenhang zwischen der Antennenlänge und der Länge der antennalen Sensillen zu bestehen scheint; die Cecidomyiidae besitzen aber trotz langer Antenne ausschließlich flache Sensillen, wie die anderen Bibionomorpha-Larve. Solinas et al. (1987) stellten fest, daß die Länge der Antennen bei den larvalen Cecidomyiidae direkt mit der Entfernung zusammenhängt, die eine bestimmte Art auf der Suche nach geeigneter Nahrung und einem Verpuppungsplatz durchschnittlich zurücklegen muß; so haben Larven, die Gallen bewohnen, eher kurze Antennen, wohingegen freilebende Larven, die ihre Nahrung erst suchen müssen, längere Antennen besitzen. Es ist also denkbar, daß eine sekundäre Antennenverlängerung im Zuge einer Umstellung der Lebensweise bei den freilebenden Larven Vorteile mit sich brachte.

Die Bibionomorpha gelten als etabliertes Taxon, dessen monophyletischer Ursprung in den meisten systematischen Arbeiten nicht bezweifelt wird (Wood & Borkent 1989, Oosterbroek & Courtney 1995). Dennoch sind Oosterbroek und Courtney (1995) der Meinung, daß für dieses Monophylum bisher keine überzeugenden Synapomorphien beschrieben wurden. Die vorliegende Untersuchung der antennalen Sensillen liefert einzigartige Merkmale, die als Synapomorphien der Bibionomorpha gedeutet werden können. Nach den bisherigen Erkenntnissen ist das Labyrinth-Sensillum im Laufe der Stammesgeschichte der Diptera bei den Bibionomorpha erstmals und nur dort ausgebildet worden. Eine weitere Gemeinsamkeit aller Bibionomorpha sind die stark verkürzten Antennen (Ausnahme: Cecidomyiidae, siehe oben) und ein großer, plattenförmiger Cone mit erhöhter Anzahl neuronaler Einheiten (mindestens neun) und Porentubulityp III.

Vergleicht man die Sensillenmerkmale der Bibionomorpha mit unterschiedlichen Außengruppenvertretern, so bestehen die größten Gemeinsamkeiten mit den Trichoceridae ([P4+1], drei  $\Delta$ S3-Sensillen, zwei eDS2-Sensillen, zwei LS3-Sensillen) und abgesehen von den  $\Delta$ -Sensillen auch mit den Anisopodidae (vgl. Abb. 93; 95 B, D).





**Abb. 93)** Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten verschiedener Bibionomorpha; die Diagramme repräsentieren jeweils einen Vertreter der größeren systematischen Gruppen des Stammbaums. **A)** *Bibio marci* (Bibionidae); **B)** Mycetophilidae; **C)** *Sciara* sp. (Sciaridae); **D)** Cecidomyiidae. Legende siehe S. 254. (A) Ventral unten; (B-D) ventral links.

**Abb. 92)** Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einiger Bibionomorpha. **A)** *Bibio marci* (Bibionidae); **B)** Mycetophilidae; **C)** *Sciara* sp. (Sciaridae); **D)** Cecidomyiidae. Legende siehe S. 254.

### 5.7.1.6 „Psychodomorpha“

Im Unterschied zu den vorher diskutierten Unterordnungen widersprechen die vorliegenden Ergebnisse der antennalen Sensillen einem monophyletischen Ursprung der Psychodomorpha *sensu* Wood und Borkent (1989). Vielmehr bekräftigen sie das durch Oosterbroek und Courtney (1995) vertretene Konzept paraphyletischer „higher Nematocera“ („höhere Mücken“). Zwar ist es nicht sicher, ob die Tipulomorpha tatsächlich innerhalb der „höheren Mücken“ einzuordnen sind, doch wie schon Oosterbroek und Courtney (1995) folgerten, sprechen auch die antennalen Sensillenmerkmale für einen Ursprung der Brachycera innerhalb der „Psychodomorpha“; nach dieser Interpretation sind die „Psychodomorpha“ also paraphyletisch, da sie - ohne die Brachycera - nicht alle Nachkommen eines gemeinsamen Vorfahren einschließen.

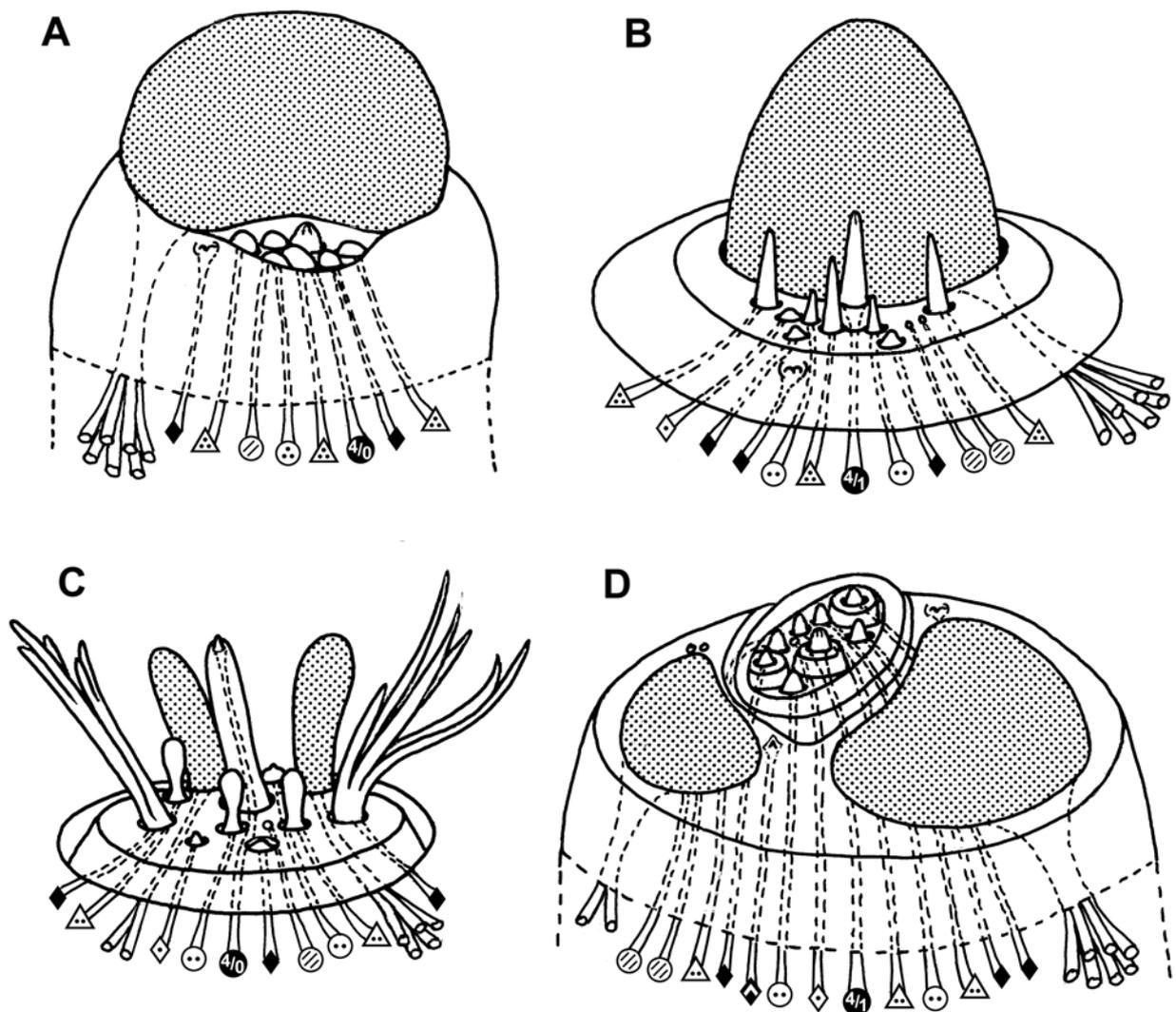
Das bedeutet gleichzeitig, daß Grundplanmerkmale nicht allein für die „Psychodomorpha“, sondern nur für die Gruppe [„Psychodomorpha“ + Brachycera] angegeben werden können. Zu den ursprünglichen Merkmalen dieser Gruppe gehören, neben einem Cone mit sieben Triaden, ein [4+1] Peg, zwei eDS2-Sensillen, zwei IS3-Sensillen, ein S1-Sensillum, drei TS1-Sensillen, von denen eines basal endet, und schließlich wahrscheinlich noch drei  $\Delta$ S3-Sensillen; letzteres obwohl die meisten Vertreter dieser Gruppe  $\Delta$ S2-Sensillen besitzen.

Die genannten Grundplanmerkmale der [„Psychodomorpha“ + Brachycera] zeigen viele Übereinstimmungen mit denen der Bibionomorpha ([C 7x3], [P 4+1], 3 x  $\Delta$ S3, 2 x eDS2, 2 x IS3, 3 x TS1), so daß ein Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen beiden Taxa sehr wahrscheinlich ist (Abb. 103). Auch die sehr kurzen Antennen fast aller Vertreter der [„Psychodomorpha“ + Brachycera] untermauern die nahe Beziehung zu den Bibionomorpha (siehe auch Oosterbroek & Courtney 1995). Das ungewöhnliche S. coeloconicum (S1) kann dagegen als Synapomorphie der [„Psychodomorpha“ + Brachycera] betrachtet werden (Abb. 94 B-D; 95 B-D).

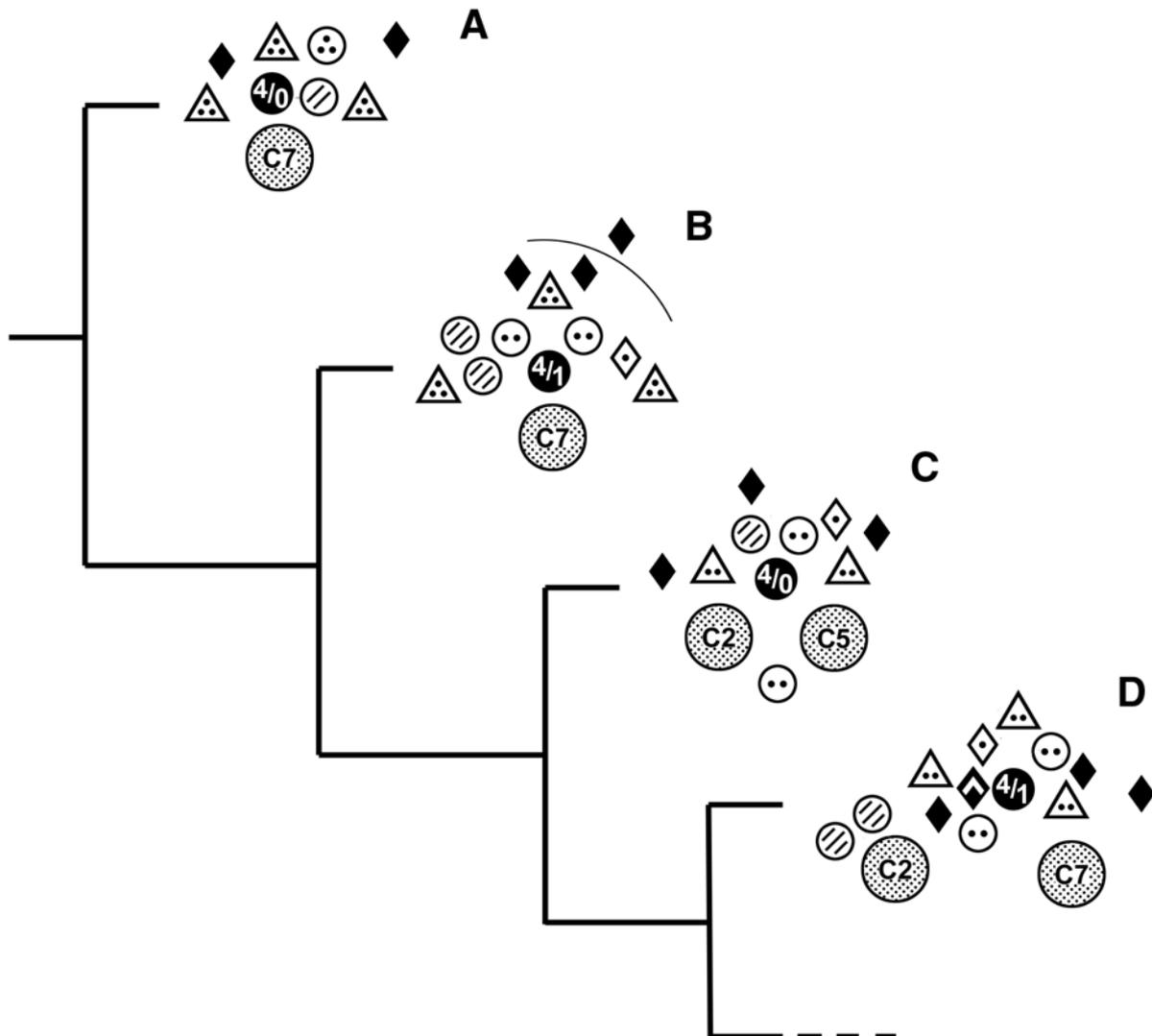
Innerhalb der Gruppe [„Psychodomorpha“ + Brachycera] besitzen nur die Trichoceridae  $\Delta$ S3-Sensillen, während die Antennen der übrigen Taxa (Psychodidae, Anisopodidae, Brachycera) nur mit  $\Delta$ S2-Sensillen ausgestattet sind. Dennoch ist die sparsamste und damit wahrscheinlichste Erklärung für diese Konstellation, daß die Trichoceridae an der Basis dieser Gruppe stehen mit den  $\Delta$ S3-Sensillen als ursprüngliches Merkmal, während die  $\Delta$ S2-Sensillen die verbleibenden Taxa als synapomorphes Merkmal vereinen (Abb. 103). Dagegen ist die Annahme, daß die  $\Delta$ S2-Sensillen schon zum Grundplan der [„Psychodomorpha“ + Brachycera] gehören, unwahrscheinlich, denn das würde bei einer näheren Verwandtschaft mit den Bibionomorpha und Tipulomorpha eine Art Rückschritt bzw. Konvergenz für die  $\Delta$ S3-Sensillen bedingen. Aus dem gleichen Grund ist auch ein Schwestergruppenverhältnis zwischen monophyletischen Psychodomorpha und den Brachycera sehr unwahrscheinlich, denn das hieße, die  $\Delta$ S2-Sensillen der [Psychodidae + Anisopodidae] und der Brachycera wären konvergent entstanden. Die Konstellation der Sensillen spricht also dafür, daß die Brachycera in einer nahen

Verwandtschaftsbeziehung zu der Gruppe [Psychodidae + Anisopodidae] oder zu einem dieser beiden Taxa stehen.

Die Psychodidae unterscheiden sich von den übrigen Taxa der [„Psychodomorpha“ + Brachycera] durch diverse Reduktionen und eine ungewöhnlich große intrafamiliäre Varianz. Nach Jung und Theodor (1958) bildet die Gruppe aus den beiden Gattungen *Psychoda* und *Copropsychoa* das Schwestertaxon der übrigen Vertreter der Unterfamilie Psychodinae, unter denen dann die Gattung *Satchelliella* (Tribus Pericomini) ein Taxon mit vielen abgeleiteten Merkmalen darstellt. So fehlt der Antenne von *Satchelliella* sp. ein  $\Delta S2$ -Sensillum und der Peg ist, wie bei den Tipulomorpha, nur mit vier chemosensitiven Sinneszellen ausgestattet; bei *Psychoda cinerea* (Seifert et al. 1990) ist der antennale Peg sogar völlig reduziert. Auch wenn Reduktionen nur schwache taxonomische Aussagekraft haben, machen diese Veränderungen bei



**Abb. 94** Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einer Tipulomorpha-Larve und einiger „höherer Mücken“. **A)** *Phylidorea* sp. (Limoniidae); **B)** *Trichocera* sp. (Trichoceridae); **C)** *Satchelliella* sp. (Psychodidae); **D)** *Sylvicola* sp. (Anisopodidae). Legende siehe S. 254.



**Abb. 95)** Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten einer Tipulomorpha-Larve und verschiedener „höherer Mücken“; die Diagramme repräsentieren jeweils einen Vertreter der größeren systematischen Gruppen des Stammbaums. **A)** *Phylidorea* sp. (Limoniidae); **B)** *Trichocera* sp. (Trichoceridae); **C)** *Satchelliella* sp. (Psychodidae); **D)** *Sylvicola* sp. (Anisopodidae). Legende siehe S. 254. (A) Ventral unten; (B-D) ventral links.

den Psychodidae eine direkte Verwandtschaft zu den Brachycera eher unwahrscheinlich, zumal die Gemeinsamkeiten der Anisopodidae mit einigen Vertretern der „Orthorrhapha“ wesentlich ausgeprägter sind. In der Einleitung wurde bereits erwähnt, daß einer der umstrittensten Punkte in der Stammesgeschichte der Diptera die Frage nach der Schwestergruppe der Brachycera ist. Auch in diesem Punkt bestätigen die Sensillenmerkmale die systematischen Interpretationen von Oosterbroek und Courtney (1995), die - anders als Wood und Borkent (1989) - die Anisopodidae für die „nematocere“ Schwestergruppe der Fliegen halten. Diese Möglichkeit wurde zwar zuvor auch schon von Woodley (1989) in Betracht gezogen, stand aber gegenüber den Interpretationen

von Wood und Borkent (1989) stets im Hintergrund. Anhand der Sensillenmerkmale ist eine Schwestergruppenbeziehung zwischen den Anisopodidae\* und den Brachycera sehr wahrscheinlich und damit auch die Paraphylie der „Psychodomorpha“, weshalb die betroffenen Taxa in Anlehnung an die Arbeit von Oosterbroek und Courtney (1995) in der Folge als „höhere Mücken“ bezeichnet werden (Abb. 103).

Bei den Besonderheiten des Cone-Sensillum, sowohl bei *Satchelliella* sp. (Psychodidae; [5x3] & [2x3]), als auch bei *Sylvicola* sp. (Anisopodidae; [7x3] & [2x3]) handelt es sich nicht um familienspezifische Merkmale, wie Untersuchungen anderer Vertreter dieser Familien zeigen. Vergleicht man z.B. die beiden ultrastrukturell untersuchten Vertreter der Psychodidae, so entspricht der [7x3] Cone von *Psychoda cinerea* (Seifert et al. 1990) vermutlich dem ursprünglichen Zustand des Cones bei den Psychodidae. Die Anzahl der neuronalen Cone-Einheiten bei *Satchelliella* sp. lassen dagegen vermuten, daß es bei dieser Art zu einer Aufspaltung des Cones kam, was auch durch die ungewöhnliche Lage des anterioren eDS2-Sensillum unterstützt wird. Bei den Anisopodidae gibt es ebenfalls Vertreter mit nur einem Cone-Sensillum, wie z.B. *Mycetobia* sp., deren Antennen äußerlich denen von *Sylvicola* sp. zum Verwechseln ähneln, mit der einzigen Ausnahme, daß *Mycetobia* sp. keinen zweiten Cone besitzt (Diplomarbeit von H. Hruschka 1996). Die Anzahl der Einheiten in den beiden Cone-Sensillen von *Sylvicola* sp. spricht übrigens nicht für eine Aufspaltung des Cones in zwei Sensillen, sondern eher für einen unveränderten Haupt-Cone und einen zusätzlichen akzessorischen Cone.

#### 5.7.1.7 Grundplan der Brachycera und die antennalen Sensillen der „Orthorrhapha“

Nachdem im vorherigen Kapitel anhand der antennalen Sensillenmerkmale ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Anisopodidae\* und den Brachycera sehr wahrscheinlich gemacht werden konnte, steht in diesem Kapitel mit der Frage nach dem Fliegentaxon, dessen Vertreter den ursprünglichsten Merkmalskomplex besitzen, ein weiterer sehr kontrovers diskutierter Punkt der Dipteren-Phylogenie auf dem Prüfstand. Trotz zahlreicher Hypothesen ist es bislang keinem Autoren gelungen die grundlegenden Verwandtschaftsbeziehungen der „Orthorrhapha“ überzeugend und allgemein anerkannt zu beschreiben; so zieht es auch Woodley (1989) vor, die Verwandtschaftsbeziehungen der Unterordnungen Xylophagomorpha, Stratiomyomorpha, Tabanomorpha und der Muscomorpha nicht genauer aufzuschlüsseln. Einige Autoren interpretieren die Xylophagomorpha oder die Stratiomyomorpha als Taxa mit weitgehend ursprünglichen Merkmalen innerhalb der Fliegen (z.B. Krivosheina 1991; Griffiths 1994). Dem gegenüber gibt es aber auch Hypothesen, daß die Rhagionidae aufgrund ältester Fossilfunde (Woodley 1989) oder die Tabanomorpha (z.B. Sinclair et al. 1993) an der Basis der Fliegen stehen.

---

\* bzw. einem hier nicht untersuchten Taxon, das den Anisopodidae sehr nahe steht (z.B. [Scatopsidae+Synneuridae]).

Einig sind sich die Systematiker darüber, daß die Asiloidea und Empidoidea unter den „orthorrhaphen Taxa“ eher abgeleitete Merkmale besitzen. Während Hennig diese Gruppen noch zusammenfaßte und den Cyclorrhapha gegenüberstellte, bzw. Woodley (1989) die Verhältnisse zwischen den drei Überfamilien offen ließ (Trichotomie), ist heute das Eremoneura-Konzept, mit einem Schwestergruppenverhältnis zwischen den Empidoidea und den Muscoidea, allgemein anerkannt (z.B. Sinclair 1992; Wiegmann et al. 1993; Griffiths 1994; Zatwarnicki 1996; Yeates & Wiegmann 1999).

Vergleicht man nun die antennalen Sensillen der hier untersuchten larvalen Vertreter der „Orthorrhapha“ mit den im vorherigen Kapitel hergeleiteten Grundplanmerkmalen der Gruppe [„Psychodomorpha“ + Brachycera], so findet man zwei Familien, die Rhagionidae und Tabanidae, die mehr Übereinstimmungen mit diesem Grundplan aufweisen als alle übrigen „Orthorrhapha“ (vgl. Abb. 96; 97). Darüber hinaus weisen die Unterordnungen der „orthorrhaphen Fliegen“ in Bezug auf die antennalen Sensillen untereinander nur sehr geringe Unterschiede auf; anschaulichstes Beispiel dafür ist der Cone, der wahrscheinlich bei allen Fliegen sieben Triaden enthält [C 7x3] (einzige Ausnahme sind vielleicht die Vermileonidae). Die evolutiven Veränderungen des Pegs könnten dagegen ein Schlüsselement sein, um die Stammesgeschichte der Brachycera nachzuvollziehen. So sind die beiden erwähnten Tabanomorpha-Larven die einzigen Fliegen mit einem antennalen [4+1] Peg. Auch wenn eine Konvergenz zwischen den fünfzelligen Pegs der Tabanomorpha und der „höheren Mücken“ nicht völlig ausgeschlossen werden kann, sind - zumindest basierend auf den Sensillenmerkmalen und nach dem Parsimonitätsprinzip - die Tabanomorpha s.s.\* die Fliegengruppe mit den ursprünglichsten Merkmalen innerhalb der Brachycera (Abb. 103). Für alle übrigen „Orthorrhapha“ wäre dann der [3+1] Peg ein synapomorphes Merkmal. Während die Vermutung, daß die bisher ältesten Fossilfunde von Fliegen zur Familie der Rhagionidae gehören (Woodley 1989), diese Theorie stützen, gibt es andere Merkmale die ihr widersprechen, wie z.B. der Bau des zentralen Nervensystems (Melzer et al. 1995).

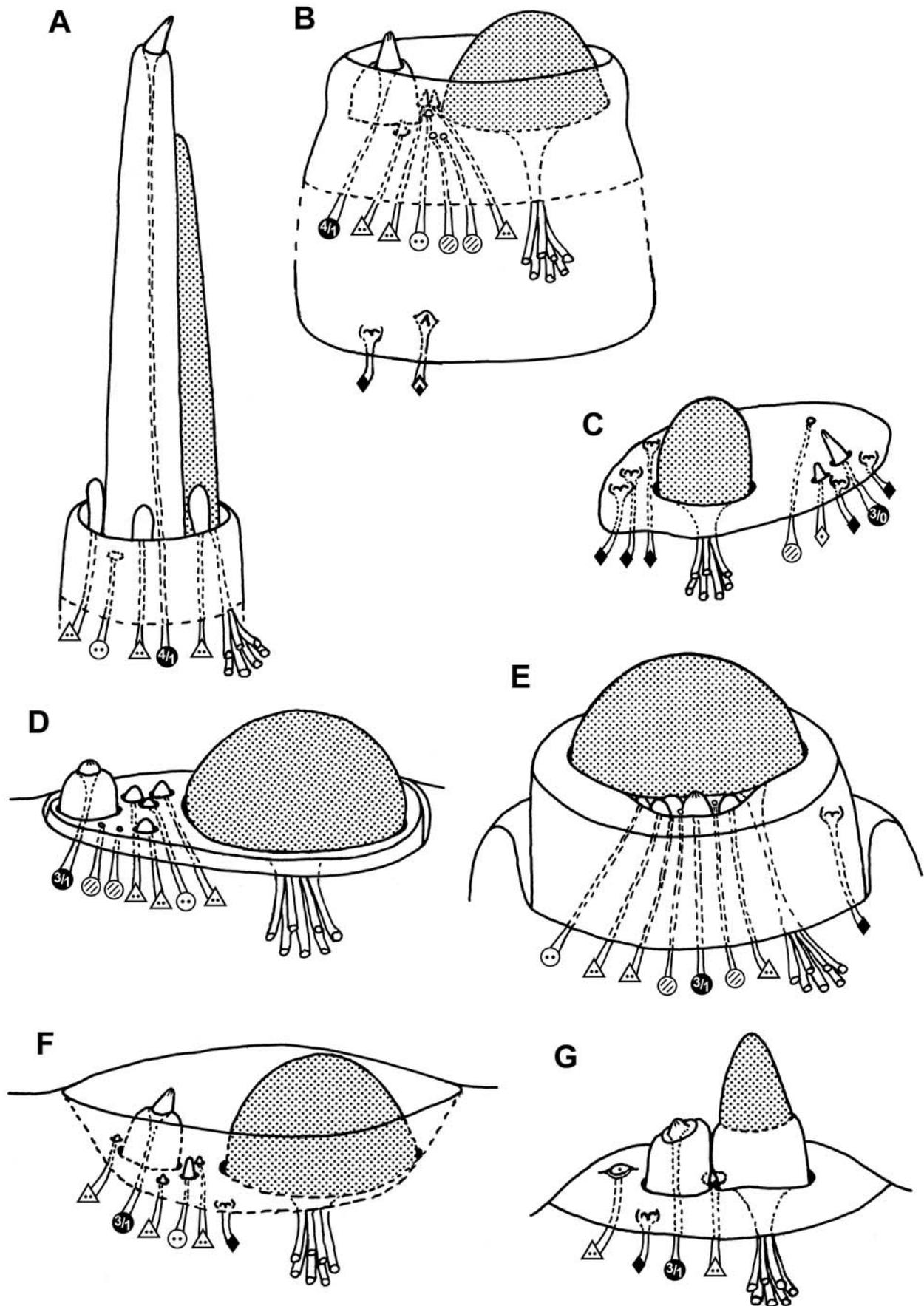
Ausgehend von den obigen Interpretationen stellt sich der antennale Sensillengrundplan der Brachycera wie folgt dar: Ein [7x3] Cone, ein [4+1] Peg, drei  $\Delta$ S2-Sensillen, ein eDS2-Sensillum, zwei IS3-Sensillen und ein basales TS1-Sensillum. Auf Sensillenebene unterscheidet sich der Grundplan der Brachycera von den Merkmalen der Anisopodidae nur durch einige Reduktionen (ventrales eDS-Sensillum, S1-Sensillum und TS1-Sensillen).

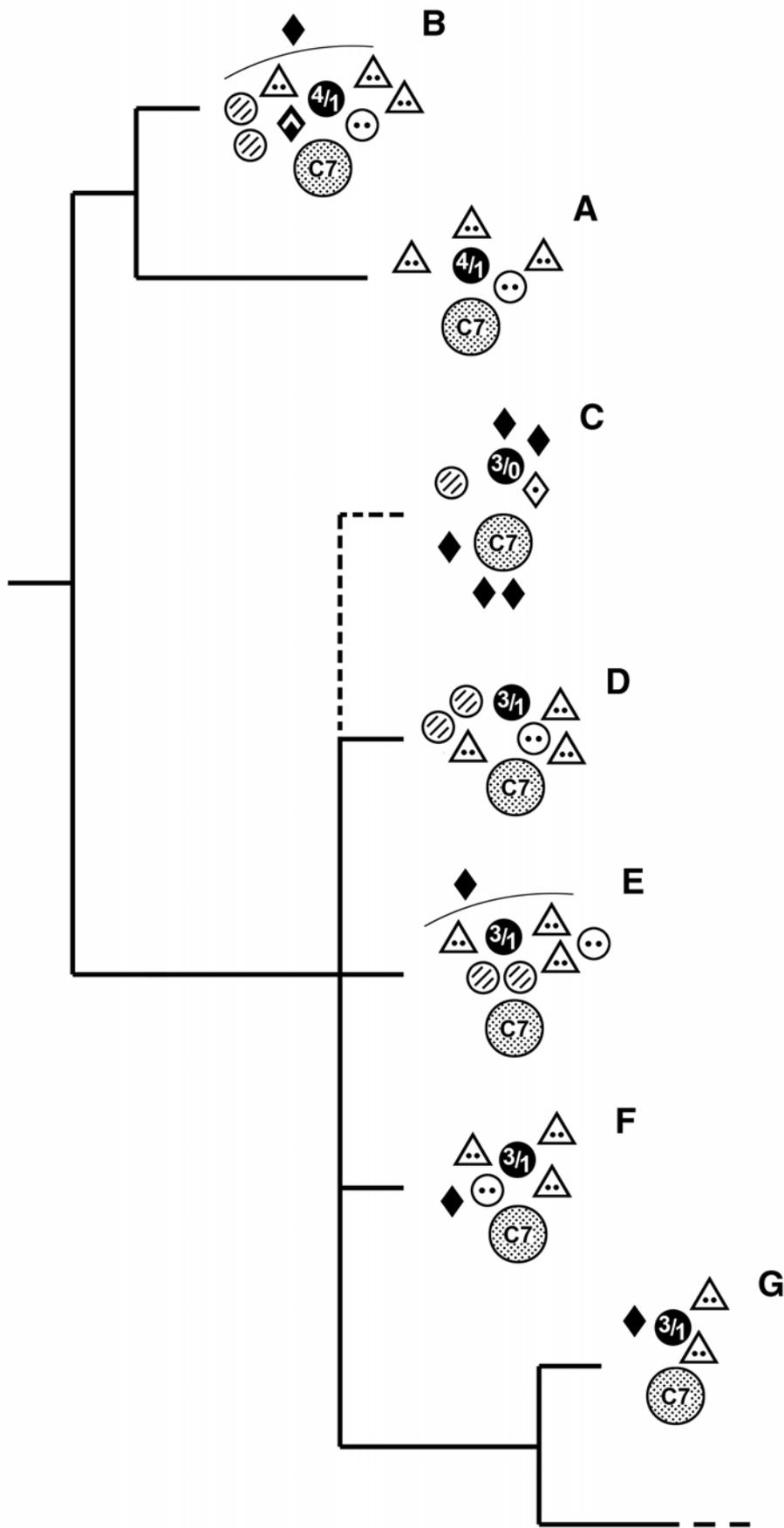
---

**Abb. 96)** Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einiger „Orthorrhapha“. **A)** *Rhagio* sp. (Rhagionidae); **B)** *Hybomitra bimaculata* (Tabanidae); **C)** *Vermileo vermileo* (Vermileonidae); **D)** *Xylophagus cinctus* (Xylophagidae); **E)** *Sargus bipunctatus* (Stratiomyidae); **F)** Therevidae; **G)** Dolichopodidae. Legende siehe S. 254.

---

\* Die Tabanomorpha s.s. enthalten die drei Familien Rhagionidae, Athericidae und Tabanidae, nicht aber die von Woodley (1989) als „*sedis incertae*“ eingeschlossenen Vermileonidae.





Auch im weiteren Verlauf der Evolution ist bei den Brachycera eine Tendenz zur Reduktion von antennalen Sensillen feststellbar. So fehlt sowohl den Antennen der Therevidae, als auch beider Familien der Empidoidea das ventrale IS3-Sensillenpaar. Auch das Eremoneura-Konzept wird durch die Reduktion von zwei antennalen Sensillen unterstrichen, denn die Empidoidea und die Cyclorrhapha besitzen kein eDS2-Sensillum und nur noch zwei  $\Delta$ S2-Sensillen.

Darüber hinaus weisen die Sensillenmerkmale auf eine enge Verwandtschaftsbeziehung der Xylophagomorpha und Stratiomyomorpha hin, denn mit Ausnahme leicht verschobener Positionen ist das Sensilleninventar bei den beiden untersuchten Vertretern fast identisch (Abb. 97 D, E).

In den bisherigen systematischen Arbeiten scheint die phylogenetische Stellung der Vermileonidae auffallend unklar zu sein und so wurde diese Familie schon den Rhagionidae (Hennig 1973), den Tabanomorpha als „*incertae sedis*“ (Woodley 1989) und den Asiliformia (Teskey 1989) zugeordnet, den Eremoneura nahegestellt (Nagatomi 1992) oder gar allen übrigen Fliegen als Schwestergruppe gegenübergestellt (Kovalev 1987). Leider können auch die vorliegenden Ergebnisse zu den antennalen Sensillen von *Vermileo vermileo* die Frage nach ihren Verwandtschaftsverhältnissen unter den „Orthorrhapha“ nicht lösen, denn die Sensillen sind mit denen der übrigen „orthorrhaphen Fliegen“ praktisch nicht in Einklang zu bringen. Die Vermileonidae besitzen keine Kontaktchemorezeptoren und nur ein gustatorisches Sensillum (Peg), da ihnen  $\Delta$ S- und eDS-Sensillen ebenso fehlen, wie die mechanosensitive Komponente des Pegs; auf der anderen Seite sind aber zahlreiche TS1-Sensillen vorhanden. Eine mögliche Erklärung für dieses ungewöhnliche Sensilleninventar liefert die Lebensweise der Vermileonidae, denn die carnivoren Larven suchen nicht aktiv nach Beute, sondern lauern am Grund eines Sandtrichters auf kleine Insekten, die in diesen Trichter abrutschen; für diese spezielle Form des Nahrungserwerbs ist primär die Wahrnehmung mechanischer Reize wichtig, um potenzielle Beute schnell ergreifen zu können.

Einerseits sollen die Vermileonidae – wie die Rhagionidae - mit zu den ältesten Fossilfunden der Fliegen zählen (Woodley 1989), andererseits besitzt das einzige Sensillum, das als Peg interpretiert werden kann, nur drei chemosensitive Sinneszellen [P3+0], so daß sich deren Peg eher von einem [3+1] Peg ableiten läßt als vom [4+1] Peg der Tabanomorpha s.s. Äußerlich bestehen auffallende Ähnlichkeiten mit den Antennen einiger Asiloidea (z.B. Bombyliidae; Diplomarbeit von H. Hruschka 1996), aber ultrastrukturell gibt es fast keine Gemeinsamkeiten mit dem Sensilleninventar der Therevidae (Asiloidea).

---

**Abb. 97)** Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten verschiedener „Orthorrhapha“; die Diagramme repräsentieren jeweils einen Vertreter der größeren systematischen Gruppen des Stammbaums. **A)** *Rhagio* sp. (Rhagionidae); **B)** *Hybomitra bimaculata* (Tabanidae); **C)** *Vermileo vermileo* (Vermileonidae); **D)** *Xylophagus cinctus* (Xylophagidae); **E)** *Sargus bipunctatus* (Stratiomyidae); **F)** Therevidae; **G)** Dolichopodidae. Legende siehe S. 254. (**A,B,D-F**) Ventral links; (**C,G**) ventral unten.

### 5.7.1.8 Muscoidea (= Cyclorrhapha)

Die Cyclorrhapha sind ein durch Synapomorphien relativ sicher belegtes Monophylum. Ihre Stammesgeschichte wird dagegen unterschiedlich interpretiert, wie der Vergleich einiger wichtiger systematischer Arbeiten in der Einleitung zeigte (Abb. 3). In den letzten Jahren haben sich aber verstärkt die Ideen von Hennig (1976) durchgesetzt, nach denen die Platypezidae die Fliegenfamilie sind, deren Vertreter den ursprünglichsten Merkmalskomplex innerhalb der Cyclorrhapha besitzen. Leider stand in der vorliegenden Untersuchung kein Vertreter dieser Familie zur Verfügung. In der Folge werden dennoch Sensillenmerkmale herausgearbeitet, die sehr wahrscheinlich schon im Grundplan der Cyclorrhapha vorhanden waren. Um diese aber als tatsächliche Grundplanmerkmale aller Cyclorrhapha absichern zu können, wäre eine Untersuchung der Platypezidae und vor allem der Gattung *Opetia* nötig. Dennoch ist es gelungen mit *Lonchoptera lutea* („Aschiza“ mit relativ ursprünglichen Merkmalen), *Episyrphus balteatus* („Aschiza“ mit überwiegend abgeleiteten Merkmalen), *Drosophila* sp. (acalyprate Schizophora mit ursprünglichen Merkmalen) und einer Calliphoridae (calyprate Schizophora) Repräsentanten für fast die gesamte Cyclorrhapha-Stammesgeschichte in die Untersuchung einzubeziehen.

Bereits bei der Rekonstruktion der Stammesgeschichte der „Orthorrhapha“ hat sich gezeigt, daß der evolutive Verlauf sehr schön an den Merkmalen des Pegs verfolgt werden kann. Auch bei den Cyclorrhapha hat eine Veränderung stattgefunden, die vermutlich als Synapomorphie der Cyclorrhapha gedeutet werden kann, denn ihre larvalen Antennen sind mit einem Peg ausgestattet, der nur noch drei chemosensitive Dendriten und keine mechanosensitive Sinneszelle mehr enthält [P3+0].

Der Vergleich der vier hier untersuchten, sowie der vier in der Literatur beschriebenen cyclorrhaphen Vertreter (siehe Tab. 4.8), zeigt so viele Übereinstimmungen bei den antennalen Sensillen, daß auch an den übrigen Grundplanmerkmalen der Muscoidea wenig Zweifel besteht: neben dem bei Fliegen praktisch obligatorischen [7x3] Cone und dem erwähnten [3+0] Peg gehören zwei  $\Delta$ S2-Sensillen, ein externes IS3-Sensillum (LPR), zwei interne IS2-Sensillen und ein bis zwei TS1-Sensillen zum vermutlichen Grundplan. Das Vorhandensein von gleich drei IS-Sensillen bei allen untersuchten cyclorrhaphen Fliegen deutet an, daß die Antennen bei diesen Tieren eine wichtige Rolle bei der Thermo- bzw. Thermo-/Hygrorezeption spielen.

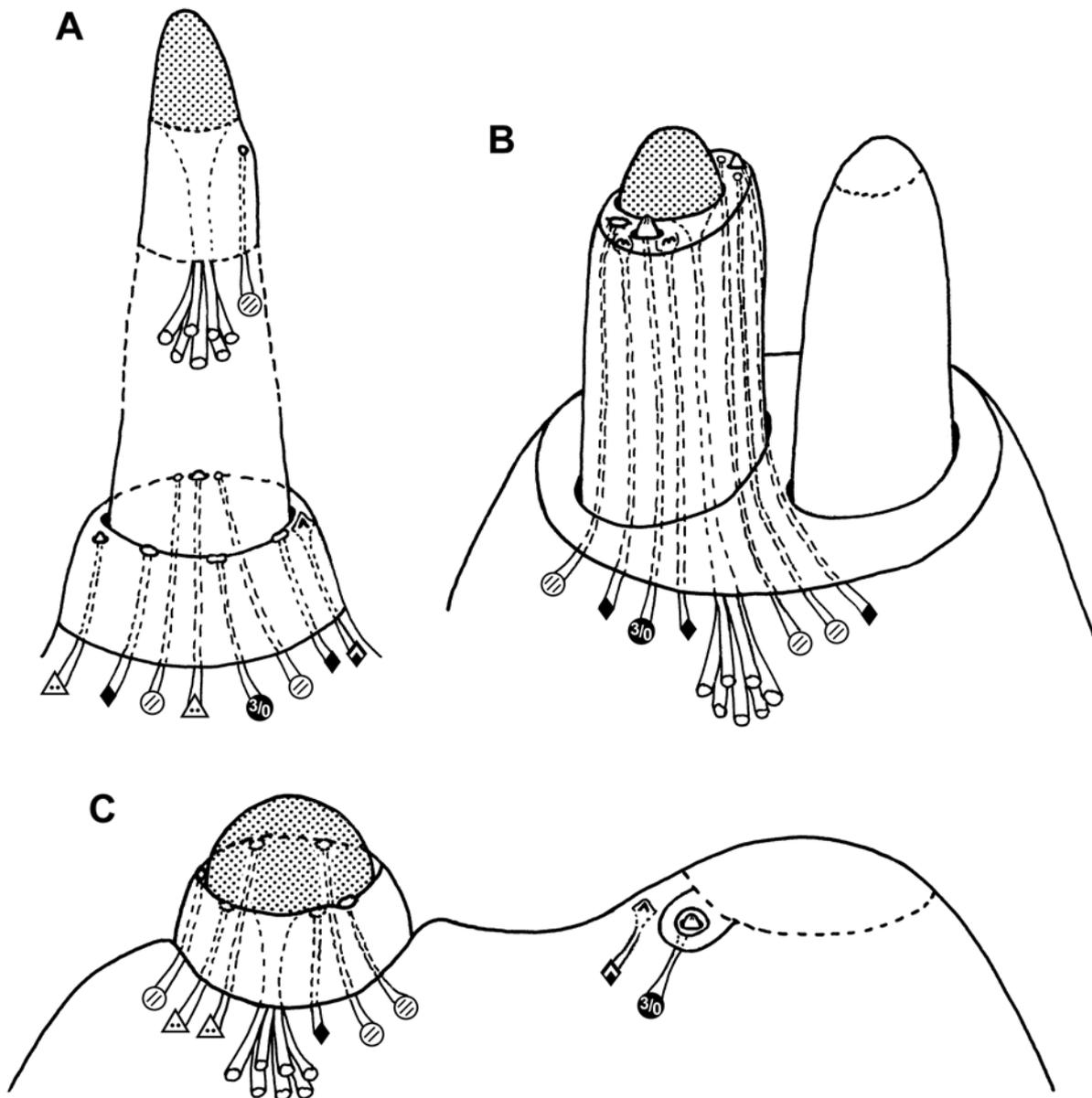
Eine weitere bemerkenswerte Synapomorphie wahrscheinlich aller Cyclorrhapha sind die Cilien mit zentral-akzessorischen Mikrotubuli [Cilienstruktur: 9x2 & 1-9x1-2], die in fast allen antennalen und maxillaren Sensillen dieser Vertreter gefunden wurden. Es wäre interessant herauszufinden, ob es bei dieser ciliären Sonderbildung einen funktionellen Zusammenhang gibt und welche molekulargenetischen Ereignisse zu dieser Veränderung führten. Die weite Verbreitung dieser elementaren Veränderung bei Sensillen unterschiedlicher Segmente (antennale Sensillen: Präoralsegment; Maxillarpalpus: Gnathalsegment) spricht dafür, daß grundlegende Details der Sinneszellen, wie etwa der Bau des Ciliums, nicht für jedes Sensillum einzeln festgeschrieben wird, sondern daß pro Zelle ein bis wenige Cilienbaupläne im Genom existieren,

auf die bei der ontogenetischen Entwicklung und Differenzierung der unterschiedlichsten Sensillen zurückgegriffen wird. Auch die unveränderten Cilien der Scolopidien geben Anlaß zu weiteren Fragen und Diskussionen, wie z.B. ob es entwicklungsbiologische oder funktionelle Zwänge für diese Ausnahme gab. Wie verbreitet diese ultrastrukturelle Besonderheit der Cilien auf dem Larvenkörper oder auch bei anderen Entwicklungsstadien der Cyclorrhapha ist, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen; sicher ist jedoch, daß ein mehrfach konvergentes Auftreten dieser Besonderheit sehr unwahrscheinlich ist.

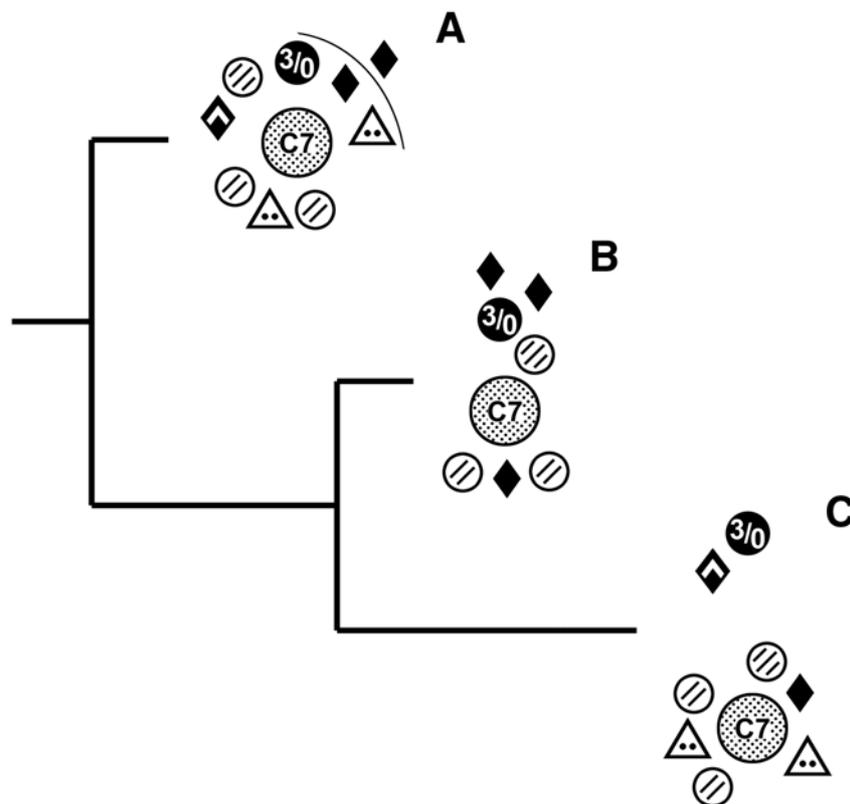
Bei einem Blick auf die einzelnen Familien der Muscoidea fällt auf, daß die Antennen bei *Lonchoptera lutea* noch dorsolateral auf den sklerotisierten Resten der Kopfkapsel ansetzen, es aber im Laufe der Stammesgeschichte der Cyclorrhapha offensichtlich zu einer sukzessiven Annäherung der Antennen und Maxillarpalpen jeweils einer Kopfseite kam (Abb. 98). Bei der hier untersuchten Syrphidae und bei allen Schizophora befinden sich Antenne und Maxillarpalpus bereits direkt nebeneinander auf einem gemeinsamen Sockel und bilden den sogenannten Antennen-Maxillar-Komplex (AMK). Ein mehrfach konvergenter Ursprung dieser spezifischen Anordnung von Kopfanhangsorganen ist äußerst unwahrscheinlich, so daß eine Schwestergruppenbeziehung zwischen den Syrphoidea und den Schizophora anzunehmen ist (Abb. 103). Dies widerspricht zwar der Hypothese von McAlpine (1989), der ein Schwestergruppenverhältnis zwischen monophyletischen Aschiza und den Schizophora sieht (Abb. 3), doch auch andere Merkmale weisen auf paraphyletische „Aschiza“ hin, so daß auch aktuelle Autoren (Wada 1991; Cumming et al. 1995; Yeates & Wiegmann 1999) die grundlegenden Aussagen Hennigs (1973, 1976) vertreten.

Auf den ersten Blick scheint der antennale [3+0] Peg bei den hier untersuchten und auch den in der Literatur beschriebenen Schizophora (siehe Tab. 4.8) zu fehlen. Von verschiedenen Autoren ist jedoch bei Schizophora-Larven eine Verbindung zwischen einigen Sensillen des Maxillarpalpus und dem Antennennerv bzw. den antennalen Glomeruli beschrieben worden (Keilin 1927; Hertweck 1931; Chu-Wang & Axtell 1972). Frederick und Denell (1982) stellten schließlich durch die Untersuchung von *Drosophila*-Mutanten fest, daß jeweils ein P3-Sensillum und ein Scolopalorgan des Maxillarpalpus nicht wie die anderen Sensillen der Mundwerkzeuge das Unterschlundganglion innervieren, sondern zum Antennennerv stoßen und mit diesem weiter bis ins Oberschlundganglion projizieren. Nach der Theorie von Snodgrass (1960), daß die einem Segment zugeordneten Sinnesorgane primär auch dessen Ganglion innervieren, muß daher gefolgert werden, daß das antennale [P3+0] Peg-Sensillum und Scolopalorgan bei den Schizophora-Larven von den Antennen („dorsal organ“) in die dorsolaterale Sensillengruppe des benachbarten Maxillarpalpus („terminal organ“) verlagert wurde (Abb. 98 C), es sich bei den Sensillen also dem Ursprung nach um Sinnesorgane der Pränathalsegmente handelt. Begünstigt wurde eine derartige Verlagerung vermutlich durch die starke Annäherung der Antennen und Maxillarpalpen im AMK. Bei den Syrphidae befindet sich der Peg noch auf der Antenne, obwohl diese Larven bereits Antennen-Maxillar-Komplexe besitzen, so daß die Sensillen-Verlagerung wohl eine Synapomorphie der Schizophora ist.

Zum einen unterstreichen die Verschiebung des Pegs von der Antenne zum Maxillarpalpus und das Fehlen von antennalen eDS-Sensillen bei den Fliegen die Tendenz, daß im Laufe der Evolution die olfaktorische Funktion der Antennen ein Übergewicht erhielt, während gustatorische Aufgaben zunehmend von den Mundwerkzeugen übernommen wurden. Zum anderen aber geht diese Verlagerung vom antennalen, also prägnathalen Segment zu einem Segment der Mundwerkzeuge auch mit der oberflächlichen Verschmelzung, bzw. Auflösung von Segmentgrenzen der anterioren Körperbereiche bei Fliegenmaden einher (Jürgens et al. 1986).



**Abb. 98)** Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einiger Cyclorrhapha. **A)** *Lonchoptera lutea* (Lonchopteridae); **B)** *Episyrphus balteatus* (Syrphidae); **C)** Calliphoridae. Legende siehe S. 254.



**Abb. 99)** Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten verschiedener Cyclorrhapha; die Diagramme repräsentieren jeweils einen Vertreter der größeren systematischen Gruppen des Stammbaums. **A)** *Lonchoptera lutea* (Lonchopteridae); **B)** *Episyrphus balteatus* (Syrphidae); **C)** Calliphoridae. Legende siehe S. 254. Ventral ist jeweils links.

### 5.7.2 Evolutive Trends der Außengruppen

Im vorherigen Kapitel konnten anhand der evolutiven Veränderung der antennalen Sensillen weite Bereiche der Dipteren-Phylogenie erstaunlich detailliert rekonstruiert und für viele monophyletische Taxa Grundplanmerkmale - darunter auch Synapomorphien - angegeben werden. Dagegen fehlen bisher noch eindeutige Hinweise auf die Dipterengruppe, deren Vertreter den ursprünglichsten Merkmalskomplex innerhalb dieser Insektenordnung zeigen. Aus diesem Grund werden hier, basierend auf den larvalen Antennensensillen, die evolutiven Tendenzen ausgewählter Außengruppenvertreter analysiert, um durch einen anschließenden Außengruppenvergleich mögliche Grundplanmerkmale der Diptera und Taxa mit überwiegend ursprünglichen Merkmalen herleiten oder zumindest diskutieren zu können.

Im folgenden Vergleich werden nur die Vertreter der Außengruppen berücksichtigt, deren antennale Sensillen auch transmissionselektronenmikroskopisch untersucht wurden (Tab. 4.9).

Schon die Tatsache, daß die Homologie der beiden externen IS3-Sensillen für vermutlich alle Holometabola wahrscheinlich gemacht werden konnte, belegt, daß auch nach etwa 280 Millionen Jahren, die seit der Aufspaltung in die holometabolen Ordnungen vergangen sind (Hennig 1981; Kukalová-Peck 1991; Whiting et al. 1997), noch genug Übereinstimmungen vorhanden bzw. Sensillen konserviert sind, um die Stammesgeschichte der Holometabola zumindest in Teilbereichen nachvollziehen zu können.

Ein Vergleich der hier untersuchten Außengruppenvertreter und einiger veröffentlichter Ergebnisse weiterer Holometabola läßt darauf schließen, daß die folgenden antennalen Sensillen vermutlich schon im Grundplan der Holometabola vorhanden waren: ein bis mehrere olfaktorische Komplexchemosensillen, die mit mehreren Triaden bzw. Triaden und Dyaden ausgestattet sind; darüber hinaus zwei externe IS3-Sensillen, die auf unterschiedlichen Antennengliedern inserieren und von denen das distalere mit einem Scolopidium kombiniert ist, sowie schließlich auch noch ein bis mehrere Kontaktchemorezeptoren (Peg-Sensillen) auf dem letzten Antennenglied.

Sowohl die Monophylie der Holometabola, als auch der meisten holometabolen Ordnungen gilt als gut abgesichert, doch die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Ordnungen sind vielfach noch schlecht verstanden (siehe 2.3.4). Mit der Zielsetzung, Aussagen über den Grundplan der Diptera treffen zu können, wurden in der vorliegende Untersuchung vor allem Repräsentanten der Außengruppen ausgewählt, bei denen ein nahes Verwandtschaftsverhältnis zu den Diptera diskutiert wurde.

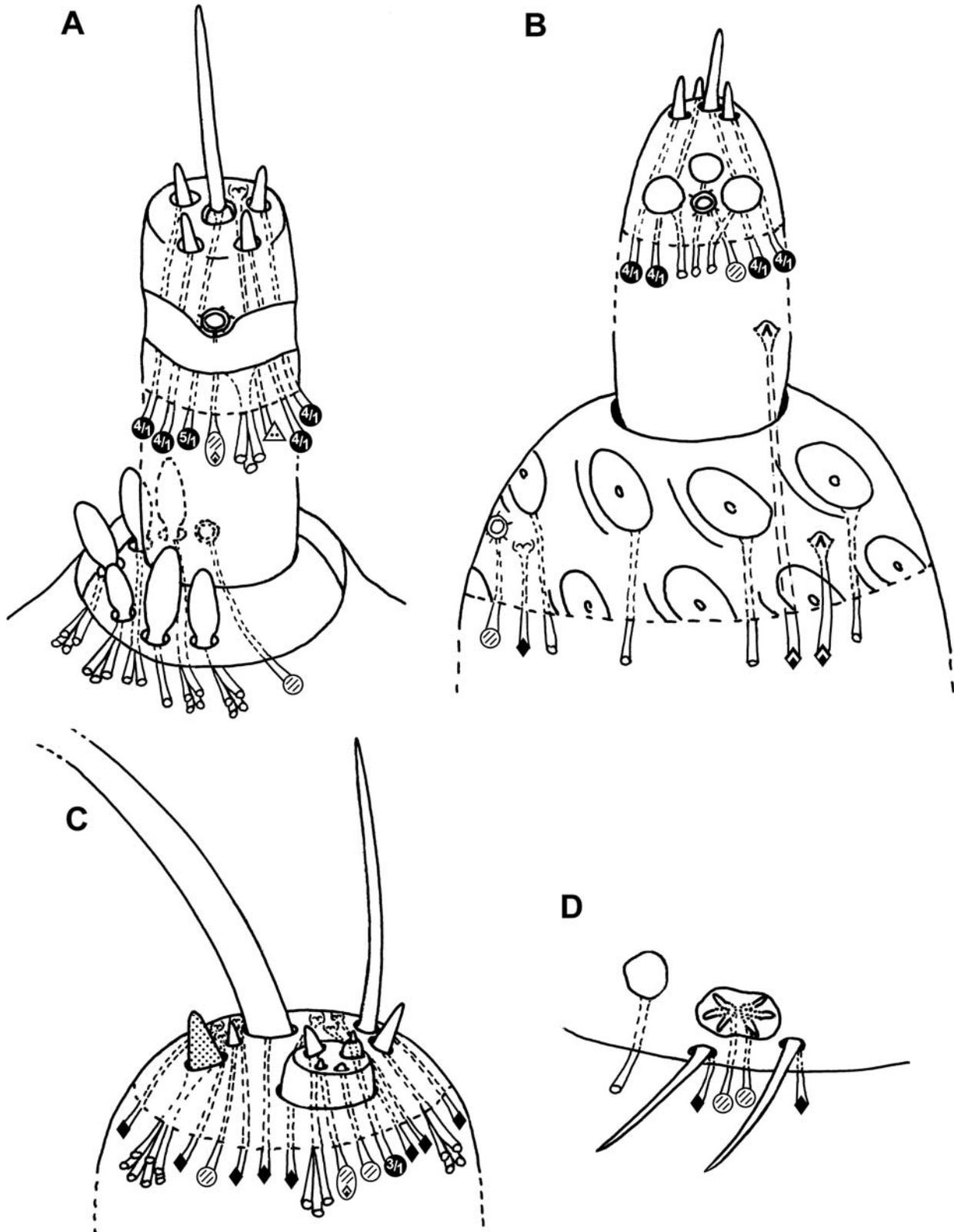
Das unmittelbare Schwestertaxon der Diptera wird äußerst kontrovers diskutiert, z.B. wurden lange Zeit allein die Mecoptera (Hennig 1969) und dann die Siphonaptera (Boudreaux 1979; Wood & Borkent 1989) favorisiert. Kristensen (1975, 1991) schlug die [Mecoptera + Siphonaptera] als das mit den Diptera nächst verwandte Taxon vor. Oft wurde aber auch nur eine Teilgruppe der Mecoptera, z.B. die Nannochoristidae, an die Seite der Diptera, oder der [Diptera + Siphonaptera] gestellt (Wood & Borkent 1989). Zu ganz anderen Ergebnissen kommen molekularphylogenetische Untersuchungen, die entweder ein Schwesterguppenverhältnis [Amphiesmenoptera + Diptera] (Liu & Beckenbach 1991; Pashley et al. 1993; Chalwatzis et al. 1996; Friedrich et al. 1997) oder [Strepsiptera + Diptera] (als „Halteria“) (Whiting & Wheeler 1994; Whiting et al. 1997) folgerten. Auch wenn die Ansicht weitverbreitet erscheint, daß das Taxon [Mecoptera + Siphonaptera] monophyletisch ist und mit den Diptera als Schwesterguppe zu den Antliophora zusammengefaßt werden kann (Kristensen 1975, 1981, 1991; Carmean et al. 1992; Schmitt 1992), ist diese Hypothese also bei weitem nicht unumstritten. Darüber hinaus weisen diverse Merkmale und Gensequenzvergleiche auf paraphyletische Mecoptera hin (bezüglich der Boreidae: Hinton 1958, Whiting et al. 1997; bezüglich der Nannochoristidae: Wood Borkent 1989, Kristensen 1995; bezüglich der Siphonaptera: Büning 1996).

Die hier gefundenen Sensillen-Ergebnisse könnten also geeignet sein, die Beziehungen innerhalb der Mecopterida näher zu beleuchten, während es nicht möglich sein wird, die Stammes-

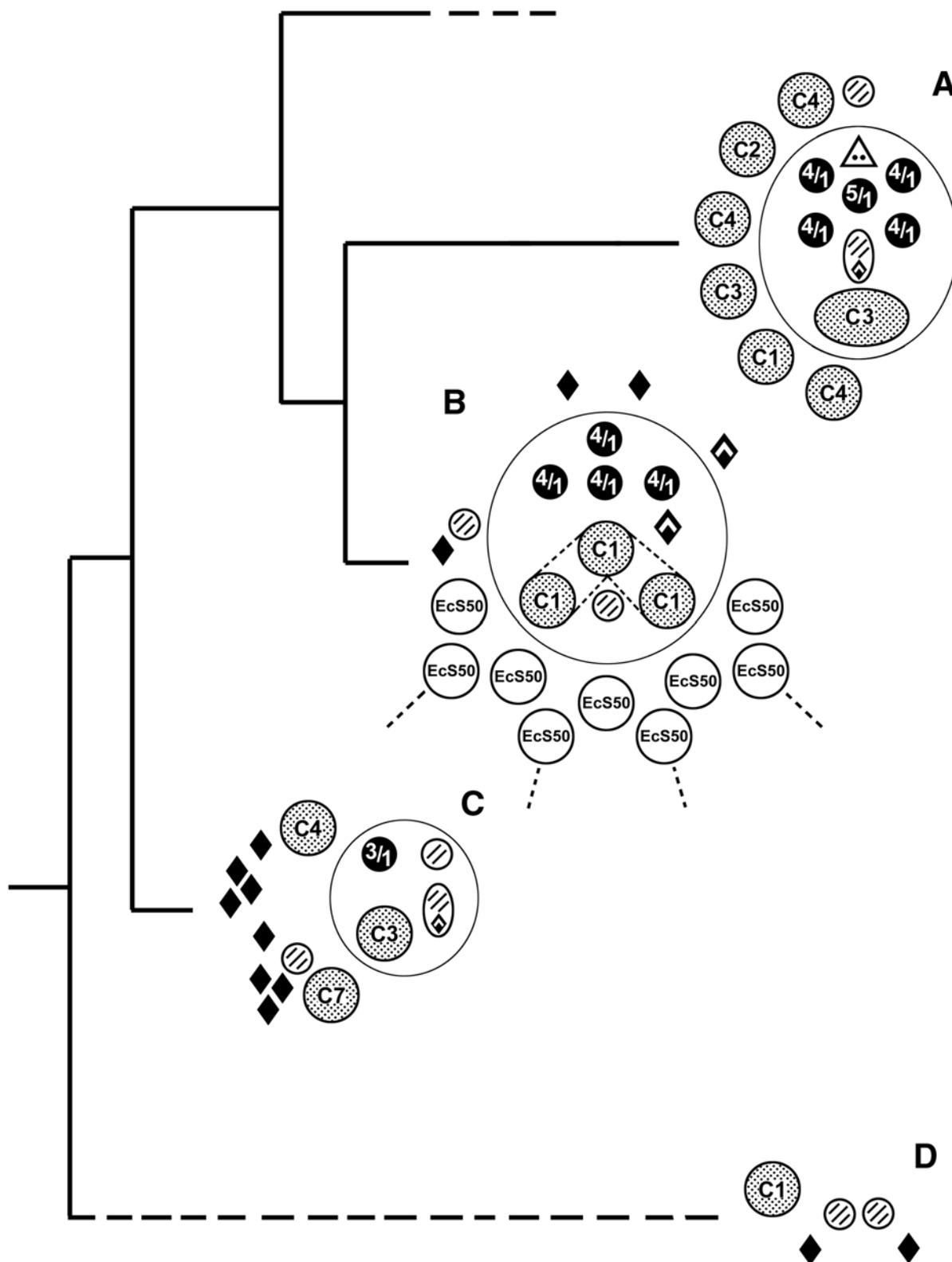
geschichte der Holometabola bis an die Basis zu rekonstruieren, da hierfür auch eine ultrastrukturelle Untersuchung von Vertretern der Neuroptera und der Hymenoptera nötig wären. Anders als die meisten Dipterenlarven besitzen viele Vertreter der übrigen Holometabola mehrere olfaktorische Komplexchemosensillen. Vergleicht man die spezifischen Qualitäten und ihre genaue Lage auf den larvalen Antennen (Abb. 100, 101), stellt sich bemerkenswerterweise heraus, daß sich einige von ihnen individuell verfolgen und homologisieren lassen. Die Antennen der Schmetterlingsraupe *Manduca sexta* sind mit drei gemischten Komplexchemosensillen ausgestattet: Das innere der drei Geruchssensillen mit sieben Einheiten befindet sich auf einer basaleren Ebene als der Peg und läßt sich mit dem Cone der Diptera homologisieren. Dagegen sprechen die spezifischen Qualitäten des Komplexchemosensillums mit drei gemischten Einheiten und die Lage auf einem distaleren Antennenglied für eine Homologie dieses Lepidoptera-Sensillums mit dem ebenfalls distalen Komplexchemosensillum der Siphonaptera und Mecoptera (vgl. Abb. 100 A-C; 101 A-C), auch wenn das Sensillum bei *Panorpa vulgaris* offensichtlich sekundär in einzelne S. placodea aufgespaltet wurde. Diese Konstellation der antennalen Sensillen spricht eindeutig für monophyletische Mecopterida, wobei mindestens ein distaler C3-Cone und ein proximaler C7-Cone zu den Grundplanmerkmalen dieser Gruppe gehören (Abb. 102). Darüber hinaus wird auch das Konzept monophyletischer Antliophora unterstützt, innerhalb der eine Schwestergruppenbeziehung zwischen den Diptera und den [Mecoptera + Siphonaptera] besteht (Abb. 102). Als Synapomorphie kam es bei letzterem Taxon zur Reduktion des C7-Cones und bei den Diptera zur Reduktion des distalen C3-Cones und distalen [IS3+SP]-Sensillums.

Das Vorkommen von  $\Delta S2$ -Sensillen, die (bisher) nur bei den Larven der Diptera und Siphonaptera gefunden wurden, ist vermutlich ebenfalls eine Synapomorphie der Antliophora, denn ein konvergentes Erscheinen dieses offensichtlich seltenen Merkmals ist unwahrscheinlich. Zwar wurde dieser Sensillentyp nicht bei der Mecoptera-Larve *Panorpa vulgaris* gefunden, doch es gibt dafür zwei mögliche Erklärungen: zum einen könnte es bei dieser Larve reduziert sein oder aber es endet auf dem zweiten Antennenglied und wurde angesichts der weit mehr als 1000 Sinneszellen in diesem Bereich übersehen, was im übrigen auch für die scolopidienähnliche Sinneszelle im distalen IS3-Sensillum der Fall sein könnte. Die antennalen Sensillen, vor allem des distalen Antennenglieds sprechen für eine enge Beziehung der Mecoptera und der Siphonaptera, es bleibt jedoch offen, ob es sich um ein Schwestergruppenverhältnis zweier Monophyla handelt, oder ob die Mecoptera paraphyletisch in Bezug auf die Siphonaptera sind.

Auf eine mögliche Paraphylie der Mecoptera weisen nicht nur molekulargenetische Untersuchungen hin (Chalwatzis et al. 1995), sondern vor allem das zeitgeschichtlich späte Auftauchen der Siphonaptera in den Fossilfunden (ca. 130 Mill. Jahre, Kukalová-Peck 1991; Mecoptera dagegen ca. 240 Mill. Jahre, Willman 1989). Ebenso unklar ist der Ursprung der etwa dreißig EcS50-Sensillen bei *Panorpa vulgaris*, bzw. ob ein Zusammenhang mit den basalen Komplexchemosensillen der Flohlarve besteht.



**Abb. 100)** Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einiger Holometabola. **A)** *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera); **B)** *Panorpa vulgaris* (Mecoptera); **C)** *Manduca sexta* (Lepidoptera); **D)** *Stylops mellitae* (Strepsiptera). Legende siehe S. 254.



**Abb. 101)** Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten verschiedener Holometabola; die Diagramme repräsentieren jeweils einen Vertreter der größeren systematischen Gruppen des Stammbaums. **A)** *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera); **B)** *Panorpa vulgaris* (Mecoptera); **C)** *Manduca sexta* (Lepidoptera); **D)** *Stylops mellitae* (Strepsiptera). Legende siehe S. 254. (A,C) Ventral links; (B,D) ventral unten.

Anhand der bisher untersuchten Holometabola-Larven lassen sich leider keine genauen Angaben über Anzahl und Sinneszellinventar der Peg-Sensillen im Grundplan der einzelnen Gruppierungen herleiten. Angesichts der geringen Übereinstimmungen (1-5 Peg-Sensillen mit 4-6 Sinneszellen; vgl. Tab. 4.9) kann wahrscheinlich nur eine ausführlichere Dokumentation durch mehr untersuchte Vertreter eine Rekonstruktion der evolutiven Veränderungen ermöglichen.

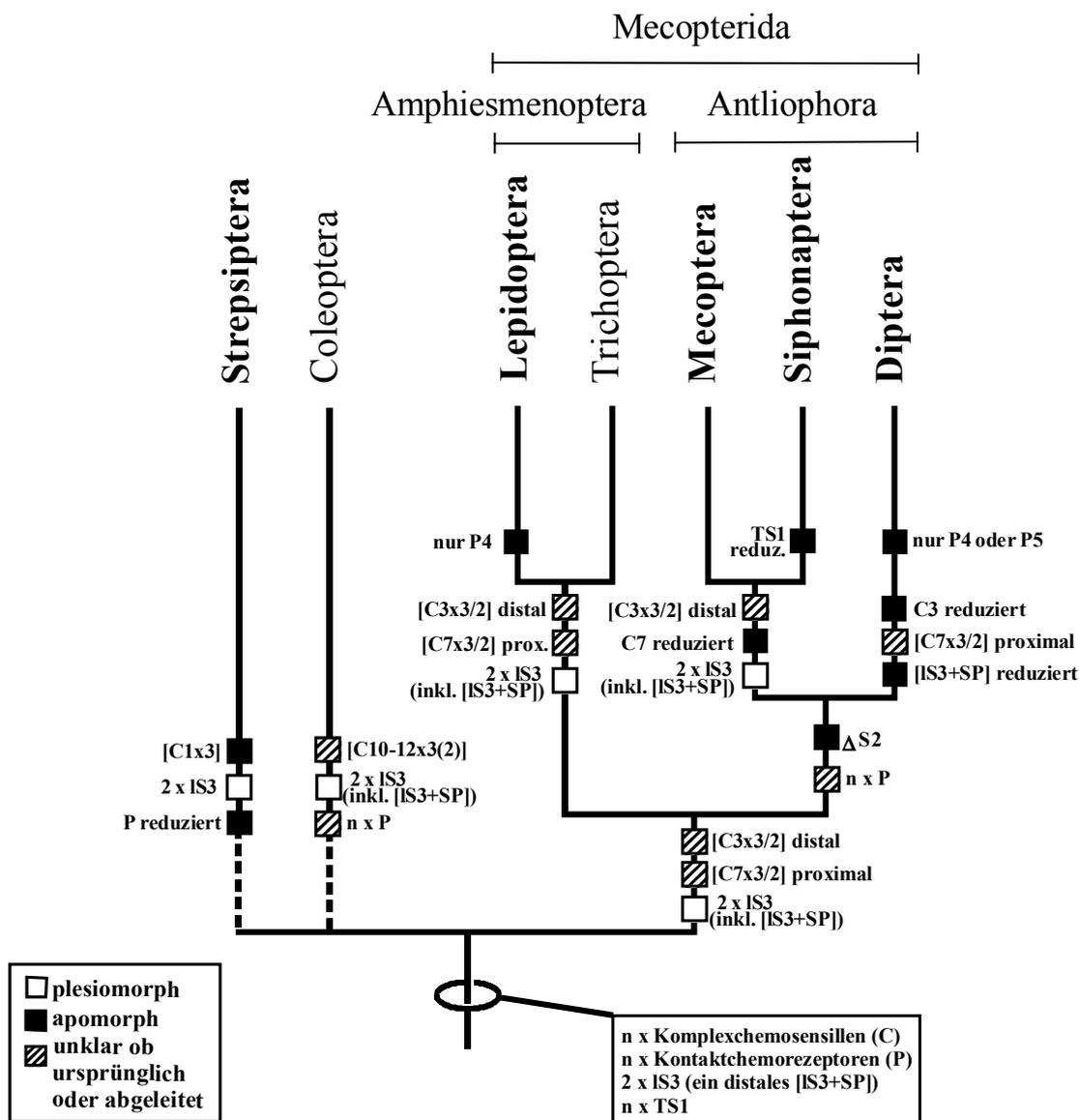
Das aktuell wohl meist umstrittene Thema ist die stammesgeschichtliche Stellung der Strepsiptera (Kristensen 1995). Seit ihrer Entdeckung durch Rossi (1793; *Xenos vesparum*) und der Interpretation als eigene Insektenordnung durch Kirby (1815) wurden die Strepsiptera den unterschiedlichsten Insektenordnungen als Teilgruppe oder als Schwestertaxon zugeordnet, wie z.B. den Hymenoptera (Rossi 1793), Lepidoptera, Siphonaptera, Coleoptera\* (Crowson 1960; Kathirithamby 1989, Kinzelbach 1990; Hennig 1981; Kristensen 1991, 1995; Pix et al. 1993; Kukalová-Peck & Lawrence 1993; Carmean & Crespi 1995, Huelsenbeck 1997) und den Diptera (Latreille 1809; Lamarck 1816; Pierce 1909; Whiting & Wheeler 1994; Whiting et al. 1997). Eine Stellung der Fächerflügler außerhalb der Holometabola wurde dagegen, bezogen auf moderne Arbeiten, nur von Kristensen (1991) als Möglichkeit angeführt. Nachdem die Interpretation der Strepsiptera als Schwestertaxon der Coleoptera die letzten etwa 30 Jahre vorherrschte, ist die Diskussion um die Stellung der Fächerflügler nach der Veröffentlichung von Whiting und Wheeler (1994), in der sie vor allem aufgrund molekulargenetischer, aber auch morphologischer Hinweise ein Schwestergruppenverhältnis mit den Diptera folgerten, erneut entflammt. Dies hat zu einem anhaltenden Schlagabtausch zwischen zwei Lagern geführt, wobei eigentlich nicht die primären Ergebnisse der genetischen Sequenzvergleiche, sondern nur die daraus gezogenen Schlußfolgerungen umstritten sind; während die eine Seite (Whiting & Kathirithamby 1995; Chalwatzis et al. 1995; Whiting et al. 1997; Whiting 1998 a,b) eine Schwestergruppenbeziehung [Diptera + Strepsiptera] annehmen, wird diese Interpretation von diversen Autoren (Carmean & Crespi 1995, Huelsenbeck 1997; Hwang et al. 1998) angezweifelt und als Artefakt („long-branch attraction“, Felsenstein 1978) betrachtet.

Bei den Strepsiptera handelt es sich, wie bei den Siphonaptera, um ein hochabgeleitetes Taxon (Hennig 1981). Anders als bei den Flohlarven sind die Antennen der Fächerflügler-Primärlarven aber nur noch Minimalausgaben mit völlig reduzierten Antennengliedern und nur noch fünf antennalen Sensillen. Mit zwei IS3-Sensillen, zwei TS1-Sensillen und einem stark reduzierten olfaktorischen Chemosensillum sind nur plesiomorphe Merkmale ohne aussagekräftiges Lagegefüge vorhanden, so daß die antennalen Sensillenmerkmale keine Antworten auf die Frage nach der systematischen Stellung der Strepsiptera geben können. Dennoch sind die Argumente für eine Schwestergruppenbeziehung zwischen den Diptera und den [Mecoptera + Siphonaptera] so stichhaltig, daß diese durch Merkmale der Strepsiptera erst einmal übertroffen sein wollen. Interessant wäre in jedem Fall auch eine Untersuchung der Sekundärlarvenstadien der

---

\* Schwestergruppenverhältnis aufgrund einer einzigen Synapomorphie: Hinterflügel als Flugantrieb („posteromotorism“).

Strepsiptera. Die ungewöhnliche Architektur der beiden IS3-Sensillen von *Stylops mellitae* erinnert etwas an Beschreibungen des sogenannten „tuff“-Sensillum (Haarbüschel-Sensillum), das bei den Läusen, wie wohl auch bei der Strepsiptera-Larve, als Thermo-/Hygrorezeptor fungiert (Steinbrecht 1994).



**Abb. 102)** Wahrscheinlichster Stammbaum der Holometabola basierend auf den antennalen Sensillenmerkmalen; berücksichtigt sind nur die hier untersuchten Ordnungen, sowie die in der Literatur beschriebenen Coleoptera.

### 5.7.3 Sensillen der larvalen Antennen im Grundplan der Diptera und der wahrscheinlichste Stammbaum anhand der Sensillenmerkmale

Unter Berücksichtigung der evolutiven Tendenzen bei den Außengruppenvertretern wird in der Folge diskutiert, welche antennalen Sensillen möglicherweise schon im Grundplan der Diptera vorhanden waren. Schließlich wird zum Schluß noch ein Stammbaumvorschlag vorgestellt (Abb. 103), der die grundsätzlichen Ideen der heute gängigen Kladogramme der Diptera mit dem in dieser Arbeit hergeleiteten, wahrscheinlichen Evolutionsverlauf der antennalen Sensillen in Einklang bringt.

Im vorherigen Kapitel konnte der evolutive Werdegang individueller Cone-Sensillen bei den Mecoptera erstaunlich detailliert rekonstruiert werden, so daß mit sehr großer Wahrscheinlichkeit der gemischte C7-Cone [7x3/2] auf einem eher proximalen Antennenglied zu den Grundplanmerkmalen der Diptera gehört. Hinsichtlich des gemischten Cones repräsentieren also die Culicomorpha und die Tipulomorpha die ursprünglichste Merkmalsausprägung bei den untersuchten Diptera.

Nicht bei allen antennalen Sensillen ist der Grundplanzustand so eindeutig herzuleiten, wie beim Dipteren-Cone. Obwohl es sich auf den ersten Blick anbietet, vom einzigen Peg der Lepidoptera-Antenne auch auf den Peg der Diptera zu schließen, deuten die zahlreichen Pegs bei den Coleoptera, Mecoptera und Siphonaptera eher darauf hin, daß auch im Grundplan der Mecoptera und Antliophora mehr als nur ein Peg vorhanden ist. Beim derzeitigen Kenntnisstand kann nicht entschieden werden, ob der [3+1] Peg (Lepidoptera) oder der [4+1] Peg (Mecoptera und Siphonaptera) der ursprünglichste Merkmalszustand bei den Diptera ist, denn auch die evolutiven Trends innerhalb der Diptera lassen beide Interpretationen zu. In jedem Fall ist die sparsamste phylogenetische Erklärung für die unterschiedlichen Pegs bei den Diptera, daß es zu einer frühen Aufspaltung in eine Linie mit [3+1] und eine mit [4+1] Peg kam, unabhängig davon welcher Peg das abgeleitete Merkmal darstellt (Abb. 103).

Ein wichtiger Hinweis, nicht nur für die Monophylie der Antliophora, sondern auch für weitere Sensillen im Grundplan der Diptera ist das  $\Delta S_2$ -Sensillum der Flohlarve. Ein konvergenter Ursprung dieser Sensillen bei so nahe verwandten Taxa ist unwahrscheinlich und deshalb kann man folgern, daß auch  $\Delta S_2$ -Sensillen Grundplanmerkmale der Diptera sind; ob allerdings zwei  $\Delta S_2$ -Sensillen, wie bei den Blephariceridae, Simuliidae und Dixidae oder aber drei  $\Delta S_2$ -Sensillen, wie bei vielen anderen Culicomorpha, ursprünglich sind, kann nur durch weitere Untersuchungen z.B. der Ptychopteromorpha, Thaumaleidae und Nymphomyiidae gelöst werden.

---

**Abb. 103)** Wahrscheinlichster Stammbaum der Diptera basierend auf den antennalen Sensillenmerkmalen. Boxen: vermutliche Grundplanmerkmale des im Stammbaum folgenden Taxons.



Interessanterweise ist die Schlußfolgerung, daß  $\Delta S2$ -Sensillen Grundplanmerkmale der larvalen Dipteren-Antennen sind, ein wichtiges Argument gegen die so häufig vermutete Stellung der Tipulomorpha als Schwestergruppe aller übrigen Diptera, da in diesem Fall entweder die  $\Delta S2$ -Sensillen der Siphonaptera und der basal abzweigenden Diptera oder aber die  $\Delta S3$ -Sensillen der Tipulomorpha und [Bibionomorpha + Trichoceridae] konvergent entstanden wären.

Die Verteilung der eDS-Sensillen bei den Diptera läßt die Möglichkeit offen, daß eventuell auch zwei eDS-Sensillen schon bei der Entstehung der Diptera vorhanden waren. Außer dem basale  $TS1_b$ -Sensillum, das bei fast allen Diptera zu finden ist und deshalb mit großer Sicherheit auch zu deren Grundplan zählt, gehören diesem vermutlich noch weitere  $TS1$ -Sensillen an.

Eine endgültige und über jeden Zweifel erhabene Aufklärung der Stammesgeschichte der Diptera war nach über 100 Jahren intensiver Dipterologie weder realistisch, noch Ziel dieser Arbeit. So spiegeln die hier vorgeschlagenen Stammbäume (Abb. 102 für die Holometabola, bzw. Abb. 103 für die Diptera) auch nur die – basierend auf den antennalen Sensillenmerkmalen der Larven – wahrscheinlichste Rekonstruktion der Phylogenie wider. Als solche vermögen sie durchaus Anregungen und Entscheidungshilfen in kritischen und umstrittenen Punkten zu geben, sind aber dennoch nur ein weiterer Baustein auf dem Weg zu einem besseren Verständnis der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Diptera bzw. der Holometabola.

Verglichen mit bestehenden Hypothesen repräsentiert das hier vorgeschlagene Kladogramm im Bezug auf die „Nematocera“ eine Mischung aus den Rekonstruktionen von Wood und Borkent (1989) bzw. Oosterbroek und Courtney (1995). Bei den Beziehungen zwischen den „Orthorrhapha“ unterstützen die Sensillenmerkmale eher die Anregungen und Interpretationen von Woodley (1989) und Sinclair et al. (1993). Zur Stammesgeschichte der Cyclorrhapha haben sich die aktuell gängigen Ideen bestätigt, konnten jedoch um bemerkenswert viele Synapomorphien für dieses Taxon bzw. für Teilgruppen ergänzt werden.

In dieser Arbeit konnte nicht nur die Homologie einzelner antennaler Sensillen gezeigt werden, sondern auch, daß individuelle Sensillen einem evolutiven Wandel unterworfen sind. Die Ergebnisse und Interpretationen belegen sogar, daß ultrastrukturelle Untersuchung von wenigzelligen Kleinsinnesorganen ein vielversprechendes Werkzeug für Stammbaumrekonstruktion auf höherer systematischer Ebene darstellen können. Im Zuge der Analyse konnten daher Aussagen zu den Grundplänen der Cyclorrhapha, Brachycera, Diptera, Mecoptera und teilweise sogar der Holometabola getroffen werden. Darüber hinaus wurde durch das Herausarbeiten spezifischer Merkmale auch ein gut dokumentiertes Referenzsystem geschaffen, das eine neue Plattform bietet, für eine auf gemeinsamem Ursprung (Homologie) beruhende Klassifizierung von Sensillen. Die Erkenntnis, daß holometabole Larven mit einem Satz homologer Sensillen ausgestattet sind und individuelle Sensillen über eine seit mehr als 280 Millionen Jahre andauernde Evolution (Kukalová-Peck 1991) verfolgt werden können, wird hoffentlich methodische, aber auch inhaltliche Anreize für zukünftige Untersuchungen liefern.

## 6 Literaturverzeichnis

- Adler P.H., Light R.W., Cameron E.A. (1985) Habitat characteristics of *Palaeodipteron walkeri* (Diptera: Nymphomyiidae). *Entomol. News* 96: 211-213.
- Alberts B., Bray D., Johnson A., Lewis J., Raff M., Roberts K., Walter P. (1998) Essential cell biology: an introduction to the molecular biology of the cell; (Hrsg.). New York: Garland Publishing Inc.; S. 513-545.
- Altner H. (1977a) Insektensensillen: Bau und Funktionsprinzipien. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1977: 139-153.
- Altner H. (1977b) Insect sensillum specificity and structure: an approach to a new typology. In: *Olfaction and Taste VI.*; Hrsg.: J. le Magnen, P. MacLeod. London: Information Retrieval; S. 295-303.
- Altner H., Hatt H., Altner I. (1986) Structural and functional properties of the mechanoreceptors and chemoreceptors in the anterior oesophageal sensilla of the crayfish, *Astacus astacus*. *Cell Tissue Res.* 244: 537-547.
- Altner H., Loftus R. (1985) Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors. *Ann. Rev. Entomol.* 30: 273-295.
- Altner H., Prillinger L. (1980) Ultrastructure of invertebrate chemo-, chermo-, and hygroreceptors and its functional significance. *Int. Rev. Cytol.* 67: 69-139.
- Altner H., Routil C., Loftus R. (1981) The structure of bimodal chemo-, thermo-, and hygroreceptive sensilla on the antenna of *Locusta migratoria*. *Cell Tissue Res.* 215: 289-308.
- Altner H., Sass H., Altner I. (1977) Relationship between structure and function of antennal chemo-, hygro-, and thermoreceptive sensilla in *Periplaneta americana*. *Cell Tissue Res.* 176: 389-405.
- Altner H., Schaller-Selzer L., Stetter H., Wohlrab I. (1983) Poreless sensilla with inflexible sockets. A comparative study of a fundamental type of insect sensilla probably comprising thermo- and hygroreceptors. *Cell Tissue Res.* 234: 279-307.
- Altner H., Thies G. (1972) Reizleitende Strukturen und Ablauf der Häutung an Sensillen einer euedaphischen Collembolenart. *Z. Zellforsch.* 129: 196-216.
- Altner H., Tichy H., Altner I. (1978) Lamellated outer dendritic segments of a sensory cell within a poreless thermo, and hygroreceptive sensillum of the insect *Carausius moronus*. *Cell Tissue Res.* 191: 284-304.
- Ameismeier F. (1987) Ultrastructure of the chemosensitive basiconic single-walled wall-pore sensilla on the antenna in adults and embryonic stages of *Locusta migratoria* L. (Insecta, Orthoptera). *Cell Tissue Res.* 274: 605-612.
- Anderson T.F. (1951) Techniques for the preservation of three dimensional structure in preparing specimen for the electron microscope. *Transact. N.Y. Acad. Sci.* 13: 130-133.
- Atema J. (1995) Chemical signals in the marine environment: dispersal, detection, and temporal signal analysis. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 92: 62-66.
- Babcock J.M. (1985) An Alaskan report for mountain midges (Diptera: Deuterophlebiidae) with notes on larval habitat. *Entomol. News* 96: 209-210.
- Baccetti B., Dallai R., Giusti F., Bernini F. (1974) The spermatozoon of Arthropoda XXIII: the „9+9+3” spermatozoon of Simuliid Diptera. *J. Ultrastruct. Res.* 46: 427-440.

- Bassemir U., Hansen K. (1980) Single-pore sensilla of damselfly-Larvae: representatives of phylogenetically old contact chemoreceptors? *Cell Tissue Res.* 207: 307-320.
- Bate C.M. (1978) Development of sensory systems in arthropods. In: Handbook of sensory physiology, IX; Hrsg.: H. Autrum, R. Jung, W.R. Loewenstein, D.M. MacKay, H.L. Teuber. Berlin: Springer; S. 1-53.
- Beglane P.F., Grasso F.W., Basil J.A., Atema J. (1997) Far field chemo-orientation in the American lobster, *Homarus americanus*: effects of unilateral ablation and lesioning of the lateral antennule. *Biol. Bull.* 193(2): 214-215.
- Behan M., Ryan M.F. (1978) Ultrastructure of antennal sensory receptors of *Tribolium* larvae (Coleoptera: Tenebrionidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 7: 221-236.
- Behrend K. (1971) Riechen in Wasser und in Luft bei *Dysticus marginalis* L. *Z. Vergl. Physiol.* 75: 108-123.
- Berg J. (1994) Feinstruktur und Häutung der Sensillen auf der Antennengeißel von *Lepisma saccharina* Linnaeus (Zygentoma) und *Machilis* sp. (Archaeognatha). Dissertation, Universität Karlsruhe.
- Berg J., Schmidt K. (1996) Moulting of mechanoreceptive hair sensilla of *Lepisma saccharina* (Zygentoma) and *Machilis* spec. (Archaeognatha). *Tissue Cell* 28: 9-15.
- Berg J., Schmidt K. (1997) Comparative morphology and moulting of sensilla basiconica of *Lepisma saccharina* Linnaeus (Zygentoma : Lepismatidae) and *Machilis* spec. (Archaeognatha: Machilidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 26: 161-172.
- Berlese A. (1909) Gli insetti. I. Embriologia e morfologie. Milano: Soc. Editrice Libreria.
- Bernays E.A, Chapman R.F. (1972) Control of changes in peripheral sensilla associated with feeding in *Locusta migratoria* (L). *J. Exp. Biol.* 57: 755-763.
- Bernays E.A, Chapman R.F. (1998) Phenotypic plasticity in numbers of antennal chemoreceptors in a grasshopper: effects of food. *J. Comp. Physiol. A* 183: 69-76.
- Bíró K. (1988) Kleiner Bestimmungsschlüssel für Zuckmückenlarven (Diptera: Chironomidae). In: Wasser und Abwasser; Hrsg.: Bundesanstalt für Wassergüte des Bundesministeriums für Land- und Forstwirtschaft. Wien; S. 1-329.
- Bischof L., Perondini A.L.P., Gutzeit H.O. (1985) Morphology of the 1st instar larva of *Bradysia tritici* (Diptera, Sciaridae). *Int. J. Insect Morphol.* 14: 193-198.
- Blochlinger K., Bodmer R., Jack J., Jan L.Y., Jan Y.N. (1988) Primary structure and expression of a product from *cut*, a locus involved in specifying sensory organ identity in *Drosophila*. *Nature* 333: 629-635.
- Blochlinger K., Bodmer R., Jan L.Y., Jan Y.N. (1990) Patterns of expression of *cut*, a protein required for external sensory organ development in wild-type and *cut* mutant *drosophila* embryos. *Gene Dev.* 4: 1322-1331.
- Bloom J.W., Zacharuk R.Y., Holodniuk A.E. (1981) Ultrastructure of a terminal chordotonal sensillum in larval antennae of the yellow mealworm, *Tenebrio molitor* L. *Can. J. Zool.* 59: 515-524.
- Bloom J.W., Zacharuk R.Y., Holodniuk A.E. (1982a) Ultrastructure of the larval antenna of *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae): structure of the trichoid and uniporous peg sensilla. *Can. J. Zool.* 60: 1528-1544.
- Bloom J.W., Zacharuk R.Y., Holodniuk A.E. (1982b) Ultrastructure of the larval antenna of *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae): structure of the blunt-tipped peg and papillate sensilla. *Can. J. Zool.* 60: 1545-1556.

- Bodmer R., Barbel S., Sheperd S., Jack J.W., Jan L.Y., Jan Y.N. (1987) Transformation of sensory organs by mutations of the *cut* locus of *Drosophila melanogaster*. *Cell* 51: 293-307.
- Boeckh J., Kaissling K.E., Schneider D. (1960) Sensillen und Bau der Antennengeißel von *Telea polyphemus*. *Zool. Jb. Anat.* 78: 559-584.
- Bolwig N. (1946) Senses and sense organs of the anterior end of the house fly larvae. *Vid. Medd. dansk. nat. hist. Foren.* 109: 81-217.
- Boo K.S., Richards A.G. (1975a) Fine structure of scolopidia in Johnstons organ of female *Aedes aegypti* compared with that of male. *J. Insect. Physiol.* 21: 1129-1139.
- Boo K.S., Richards A.G. (1975b) Fine structure of the scolopidia in the Johnstons organ of male *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 4: 549-566.
- Boudreaux H.B. (1979) Arthropod phylogeny with special reference to insects. New York: Wiley Press.
- Bourel B., Hedouin V., Martin-Bouyer L., Becart A., Tournel G., Deveaux M., Gosset D (1999). Effects of morphine in decomposing bodies on the development of *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae). *J. Forensic. Sci.* 44: 354-358.
- Boventer K. (1960) Johann Wilhelm Meigen (1764-1845), Entomologe und Botaniker, Begründer der Dipterologie. *Sudhoffs Archiv Gesch. Mediz. Naturw.* 44: 45-53.
- Brauns A. (1954) Terricole Dipterenlarven. Göttingen: Musterschmidt Wissenschaftlicher Verlag; S. 1-249.
- Breer H., Boekhoff I., Krieger J., Raming K., Strotmann J., Tareilus E. (1992) Molecular mechanisms of olfactory signal transduction. In: *Sensory Transduction*; Hrsg.: D.P. Corey, S.D. Rapet. New York: Rockefeller University Press; S. 94-108.
- Brindle A. (1960) The larvae and pupae of the British Tipulinae (Diptera: Tipulidae). In: *Transact. Soc. British Entomol.* Vol.14(3); Hrsg.: E.J. Popham, N.D. Riley. Abroath: Bruncl and Co. S. 63-114.
- Brindle A. (1967) The larvae and pupae of the British Cylindrotominae and Limoniinae (Diptera: Tipulidae). In: *Transact. Soc. British Entomol.* Vol.17(7); Hrsg.: E.J. Popham, N.D. Riley. Abroath: Bruncl and Co. S. 151-216.
- Brohmer P. (1988) *Fauna von Deutschland*. Heidelberg, Wiesbaden: Quelle & Meyer Verlag; S. 1-586.
- Bromley A.K., Dunn J.A., Anderson M. (1980) Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids. II. Trichoid, chordotonal and campaniform sensilla. *Cell Tissue Res.* 205: 493-511.
- Büning J. (1996) Ovariole: structure, types and phylogeny. In: *Microscopic anatomy of invertebrates*; Vol. 11/12 Insecta; Hrsg.: M. Locke, F.W. Harrison. New York: Wiley Press.
- Callahan P.S. (1975) Insect antennae with special reference to the mechanism of scent detection and the evolution of the sensilla. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 4: 381-430.
- Carmean D., Crespi J.B. (1995) Do long branches attract flies? *Nature* 373: 666.
- Carmean D., Kimsey L.S., Berbee M.L. (1992) 18S rDNA sequences and the holometabolous insects. *Mol. Phyl. Evol.* 2: 270-278.
- Chalwatzis N., Baur A., Stetzer E., Kinzelbach R., Zimmermann F.K. (1995) Strongly expanded 18S r-RNA genes correlated with a peculiar morphology in the insect order of strepsiptera. *Zoology* 98: 115-126.

- Chalwatzis N., Hauf J., Peer Y. van de, Kinzelbach R., Zimmermann R.K. (1996) 18S ribosomal-RNA genes of insects: primary structure of the genes and molecular phylogeny of the Holometabola. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89: 788-803.
- Chu I-W., Axtell R.C. (1971) Fine structure of the dorsal organ of the house fly larva, *Musca domestica* L. *Z. Zellforsch.* 117: 17-34.
- Chu-Wang I-W., Axtell R.C. (1972) Fine structure of the terminal organ of the house fly larva, *Musca domestica* L. *Z. Zellforsch.* 127: 287-305.
- Clever U. (1958) Untersuchungen zur Zelldifferenzierung und Musterbildung der Sinnesorgane und des Nervensystems in Wachsmottenflügeln. *Z. Morphol. Tiere* 47: 201-248.
- Colless D.H., McAlpine D.K. (1991) Diptera (flies). In: *The insects of Australia*; Hrsg.: CSIRO, 2nd edition. Melbourne: Melbourne Univ. Press; S. 717-786.
- Cook E.F. (1949) The evolution of the head in the larvae of Diptera. *Microentomology* 14: 1-57.
- Corbière-Tichané G. (1971) Structure nerveuse énigmatique dans l'antenne de la larve du *Speophyes lucidulus* Delar. (Coléoptère cavernicole de la sous-famille des Bathysciinae). *J. Microsc. (Paris)* 10: 191-202.
- Corbière-Tichané G. (1977) Données et hypothèses sur la fonction du récepteur sensoriel en lamelles chez les coléoptères cavernicoles. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 102: 31-38.
- Courtney G.W. (1990) Cuticular morphology of larval mountain midges (Diptera: Deuterophlebiidae): implications for the phylogenetic relationships of Nematocera. *Can. J. Zool.* 68: 556-578.
- Courtney G.W. (1994) Biosystematics of the Nymphomyiidae (Insecta: Diptera): life history, morphology, and phylogenetic relationships. *Smithson. Contrib. Zool.* 550: 1-41.
- Craig D.A., Batz H. (1982) Innervation and fine structure of antennal sensilla of Simuliidae larvae (Diptera: Culicomorpha). *Can. J. Zool.* 60: 696-711.
- Craig D.A., Borkent A. (1980) Intra- and inter-familial homologies of maxillary palpal sensilla of larval Simuliidae (Diptera: Culicomorpha). *Can. J. Zool.* 58: 2264-2279.
- Craig DA (1974) The labrum and cephalic fans of larval Simuliidae (Diptera: Nematocera). *Can. J. Zool.* 52: 133-159.
- Crouau Y. (1994) Ultrastructure of an antennal sense organ of a cave-dwelling terrestrial isopod, *Titanethes alba*. *Can. J. Zool.* 72: 2199-2204.
- Crouau Y. (1997) Comparison of crustacean and insect mechanoreceptive setae. *Int. J. Insect Morph. Embryol.* 26: 181-190.
- Crowson R.A. (1960) The phylogeny of Coleoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 5: 111-134.
- Cumming J.M., Sinclair B.J., Wood D.M. (1995) Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera - Eremoneura. *Ent. Scand.* 26: 123-151.
- Dallai R., Bellon P.L., Lanzavecchia S., Afzelius B.A. (1993) The dipteran sperm tail - ultrastructural characteristics and phylogenetic considerations. *Zool. Scr.* 22: 193-202.
- Davis E.E., Sokolove P.H.G. (1975) Temperature responses of antennal receptors of the mosquito, *Aedes aegypti*. *J. Comp. Physiol.* 96: 223-236.
- Derby C.D., Atema J. (1982) The function of chemoreceptors and mechanoreceptors in lobster (*homarus-americanus*) feeding behavior. *J. Exp. Biol.* 98: 317-327.
- Dethier V.G. (1941) The function of the antennal receptors of lepidopterous larvae. *Biol. Bull.* 80: 403-414.

- Dethier V.G. (1953) Chemoreception. In: Insect Physiology; Hrsg.: K.D. Roeder. New York: Wiley Press; S. 544-576.
- Dethier V.G. (1968) Chemosensory input and taste discrimination in the blowfly. *Science* 161: 389-391.
- Disney R.H.L. (1975) A key to the larvae, pupae and adults of the British Dixidae (Diptera). Hrsg.: Freshwater Biological Association, Scientific Publication No.31. Kendal: Wilson & Son; S. 1-78.
- Dorsett D.A., Hyde R. (1969) The fine structure of the compound sense organs on the cirri of *Nereis diversicolor*. *Z. Zellforsch.* 97: 512-527.
- Downes J.A. (1964) Arctic insects and their environment. *Canad. Ent.* 96: 279-307.
- Erler G. (1983a) Reduction of mechanical sensitivity in an insect mechanoreceptor correlated with destruction of its tubular body. *Cell Tissue Res.* 234: 451-461.
- Erler G. (1983b) Sensitivity of an insect mechanoreceptor after destruction of dendritic microtubules by means of vinblastine. *Cell Tissue Res.* 229: 673-684.
- Ernst A. (1976) Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von *Geophilus longicornis* LEACH (Myriapoda, Chilopoda) I. Die Sensilla trichoidea. *Zool. Jb. Anat.* 96: 586-604.
- Ernst K.D. (1969) Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 94: 72-102.
- Ernst K.D. (1972) Die Ontogenie der basiconischen Riechsensillen auf der Antenne von *Necrophorus* (Coleoptera). *Z. Zellforsch.* 129: 217-236.
- Evans D.R., Mellon D. jr. (1962) Electrophysiological Studies of a water receptor associated with the taste sensilla of the blowfly. *J. general Physiol.* 45: 487-500.
- Felsenstein J. (1978) Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Syst. Zool.* 27: 401-410.
- Filshie B.K. (1970) The fine structure and deposition of larval cuticle of the sheep blowfly (*Lucilia cuprina*). *Tissue Cell* 2: 479-489.
- Fittkau E.J., Roback S.S. (1983) The larvae of Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) of the holarctic region: key and diagnoses. *Ent. Scand. Suppl.* 19: 33-110.
- Foelix R.F., Chu-Wang I.-W., Beck L. (1975) Fine structure of tarsal sensory organs in the whip spider *Admetus pumilio* (Amblypygi, Arachnida). *Tissue Cell* 7: 331-346.
- Foelix R.F., Stocker R.F., Steinbrecht R.A. (1989) Fine structure of a sensory organ in the arista of *Drosophila melanogaster* and some other dipterans. *Cell Tissue Res.* 258: 277-287.
- Franke W.W., Krien S., Brown R.M. Jr. (1969) Simultaneous glutaraldehyde-osmium tetroxide fixation with postosmication. *Histochemie* 19: 162-164.
- Frederick R.D., Denell R.E. (1982) Embryological origin of the antenno-maxillary complex of the larva of *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 11: 227-233.
- Friedrich M., Tautz D. (1997) Evolution and phylogeny of the Diptera: a molecular phylogenetic analysis using 28S rDNA. *Syst. Biol.* 46: 674-698.
- Gaffal K.P. (1979) An ultrastructural study of the tips of four classical bimodal sensilla with one mechanosensitive and several chemosensitive receptor cells. *Zoomorphologie* 92: 273-291.
- Gaffal K.P., Theiß J. (1978) The tibia thread-hairs of *Acheta domesticus* L. (Saltatoria, Gryllidae). *Zoomorphologie* 90: 41-51.

- Gerhardt H.C., Allan S., Schwartz J.J. (1990) Female green treefrogs (*Hyla cinerea*) do not selectively respond to signals with a harmonic structure in noise. *J. Comp. Physiol. A* 166: 791-794.
- Getchell T.V., Margolis F.L., Getchell M.L. (1984) Perireceptor and receptor events in vertebrate olfaction. *Progress in Neurobiology* 23: 317-345.
- Ghysen A., Dambly-Chaudiere C., Jan L.Y., Jan Y.N. (1993) Cell interactions and gene interactions in peripheral neurogenesis. *Gene Dev.* 7: 723-733
- Gnatzy W., Schmidt K. (1972) Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). IV. Die Häutung der kurzen Borstenhaare. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 126: 223-239.
- Gnatzy W., Tautz J. (1977) Sensitivity of an insect mechanoreceptor during moulting. *Physiol. Entomol.* 2: 279-288.
- Gouin F. (1968) Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Myriapoden und Insekten; IV. Die Strukturen des Kopfes. *Fortschr. Zool.* 19: 194-282.
- Green P., Hartenstein V. (1997) Structure and spatial pattern of the sensilla of the body segments of insect larvae. *Microsc. Res. Techniq.* 39: 470-478.
- Griffiths G.C.D. (1990) Review of: J.F. McAlpine and D.M. Wood (Eds.). *Manual of Nearctic Diptera* Vol.3. *Quaest. Entomol.* 26: 117-130.
- Griffiths G.C.D. (1994) Relationships among the major subgroups of Brachycera (Diptera): a critical review. *Can. Entomol.* 126: 861-880.
- Griffiths G.C.D. (1996) Review of papers on the male genitalia of Diptera by D.M. Wood and associates. *Stud. Dipterol.* 3: 107-123.
- Hackman R.H. (1971) The integument of Arthropoda. In: *Chemical Zoology*, Vol. VI B; Hrsg.: M. Florin, B.T. Scheer. London, New York: Academic Press. S. 1-62.
- Hackman W., Väisänen R. (1982) Different classification systems in the Diptera. *Ann. Zool. Fenn.* 19: 209-219.
- Hansen K., Heumann H.-G. (1971) Die Feinstruktur der tarsalen Schmeckhaare der Fliege *Phormia terraenovae* Rob. Desv. *Z. Zellforsch.* 117: 419-442.
- Hartenstein V. (1997) Introduction to insect sensory organs as a model system in sensory physiology and developmental biology. *Microsc. Res. Techniq.* 39: 467-469.
- Heming B.S. (1996) Structure and development of larval antennae in embryos of *Lytta viridana* LeConte (Coleoptera: Meloidae). *Can. J. Zool.* 74: 1008-1034.
- Hemmings A.M. (1963) The ant-lion like sand-trap of the larva of *Lampromyia canariensis* M. *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.* 125: 237-267.
- Henke K. (1953) Über Zelldifferenzierung im Integument der Insekten und ihre Bedingungen. *J. Embryol. Exp. Morphol.* 1:217-226.
- Hennig W. (1948) Die Larvenformen der Diptera: eine Übersicht über die bisher bekannten Jugendstadien der zweiflügligen Insekten; Teil 1. Berlin: Akademie Verlag; S. 1-63.
- Hennig W. (1953) Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Ent.* 3: 1-85 (Sonderheft).
- Hennig W. (1969) Die Stammesgeschichte der Insekten. *Senckenberg Buch.* Frankfurt am Main: Kramer; S. 1-436.

- Hennig W. (1973) Diptera (Zweiflügler). In: Handbuch der Zoologie, Bd. 4(2). Hrsg.: J.-G. Helmcke, D. Starck, H. Wermuth. Berlin, New York: Walter De Gruyter Verlag; S. 1-337.
- Hennig W. (1976) Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* PANZER und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). Stuttg. Beitr. Naturkd. 283: 1-63.
- Hennig W. (1981) Insect Phylogeny. New York: Wiley Press.
- Hertweck H. (1931) Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* (Meigen). Zeitschr. Wiss. Zool. 139: 559-663.
- Hinton H.E. (1947) On the reduction of functional spiracles in the aquatic larvae of the Holometabola. Trans. r. ent. Soc. London 98: 449-473.
- Hinton H.E. (1958) The phylogeny of panorpoid orders. Annu. Rev. Entomol. 3: 181-206.
- Honda I., Ishikawa Y. (1987b) Electrophysiological studies on the dorsal and anterior organs of the onion fly larva *Hylemya antiqua* Meigen (Diptera, Anthomyiidae). Appl. Entomol. Zool. 22: 410-416.
- Honda I., Ishikawa Y. (1987a) Ultrastructures of the larval cephalic sensory organs of the onion and seed-corn flies, *Hylemya antiqua* Meigen and *H. platura* Meigen (Diptera: Anthomyiidae). Appl. Ent. Zool. 22(3): 325-334.
- Hooper R.L., Pitts C.W., Westfall J.A. (1972) Sense organs on the ovipositor of the face fly, *Musca autumnalis*. Ann. Ent. Soc. Am. 65: 577-586.
- Hruschka H. (1996) Antennale Sensillen bei Dipterenlarven: eine vergleichende elektronenmikroskopische Studie. Diplomarbeit, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Huelsenbeck J.P. (1997) Is the Felsenstein zone a fly trap? Syst. Biol. 46: 69-74.
- Hull C.D., Cribb B.W. (1997) Ultrastructure of the antennal sensilla of Queensland fruit fly, *Bactrocera tryoni* (Froggatt) (Diptera: Tephritidae). Int. J. Insect Morph. Embryol. 26: 27-34.
- Hunger T., Steinbrecht R.A. (1998) Functional morphology of a double-walled multiporous olfactory sensillum: the sensillum coeloconicum of *Bombyx mori* (Insecta, Lepidoptera) Tissue Cell 30: 14-29.
- Hwang U.W., Kim W., Tautz D., Friedrich M. (1998) Molecular phylogenetics at the Felsenstein zone: approaching the Strepsiptera problem using 5.8S and 28S rDNA sequences. Mol. Phylogenet. Evol. 9: 470-480.
- Jacobs W., Renner M. (1988) Biologie und Ökologie der Insekten: ein Taschenlexikon. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag; S. 1-690.
- Jan Y.N., Jan L.Y. (1994) Genetic control of cell fate specification in *Drosophila* peripheral nervous system. Annu. Rev. Genet. 28: 373-393.
- Jefferson R.N., Rubin R.E., McFarland S.U., Shorey H.H. (1970) Sex pheromones of noctuid moths; XXII. the external morphology of the antennae of *Trichoplusia ni*, *Heliothis zea*, *Prodenia ornithogalli*, and *Spodoptera exigua*. Ann. Entomol. Soc. Amer. 63: 1227-1238.
- Jez D.H., McIver S.B. (1980) Fine structure of antennal sensilla of larval *Toxorhynchites brevipalpis* Theobald (Diptera: Culicidae). Int. J. Insect Morphol. Embryol. 9: 147-159.
- Johannsen O.A. (1933) Aquatic Diptera; part I: Nematocera, exclusive of Chironomidae and Ceratopogonidae. New York: Cornell University.

- Johnson B.R., Borroni P.F., Atema J. (1985) Mixture effects in primary and gustatory receptor cells from the lobster. *Chem. Senses* 10: 367-373.
- Johnston C. (1855) Auditory apparatus of the *Culex* mosquito. *Quart. J. Micr. Sci.* 3: 97-102.
- Juberthie-Jupeau L., Bareth C. (1980) Ultrastructure des sensilles de l'organe cupuliforme de l'antenne des campodes (Insecta: Diplura). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 9: 255-268.
- Jung H.F., Theodor O. (1958) Psychodidae. In: *Die Fliegen der palaearktischen Region*. Hrsg.: E. Lindner. Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung; S. 1-358.
- Jürgens G., Lehmann R., Schardin M., Nüsslein-Volhard C. (1986) Segmental organization of the head in the embryo of *Drosophila melanogaster*: a blastoderm fate map of the cuticle structures of the larval head. *Roux's Arch. Dev. Biol.* 195: 359-377.
- Kafka W.A. (1970) Molekulare Wechselwirkungen bei der Erregung einzelner Riechzellen. *Z. Vergl. Physiol.* 70: 105-143.
- Kaissling K.E. (1987) R.H. Wright lectures on insect olfaction. Hrsg.: K. Colbow. Burnaby, BC, Canada: Simon Fraser University.
- Kaissling K.E. (1996) Peripheral mechanisms of pheromone reception in moths. *Chem. Senses* 21: 257-268.
- Kapoor N.N. (1987) Fine structure of the coniform sensillar complex on the antennal flagellum of the stonefly nymph *Paragnetina media* (Plecoptera, Perlidae). *Can. J. Zool.* 65: 1827-1832.
- Karuhize G.R. (1971) The structure of the postantennal organ in *Onychiurus* sp. (Insecta: Collembola) and its connection to the central nervous system. *Z. Zellforsch.* 118: 263-282.
- Kathirithamby J. (1989) Review of the order Strepsiptera. *Syst. Entomol.* 14: 41-92.
- Keil T.A. (1978) Die Makrochaeten auf dem Thorax von *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy (Calliphoridae, Diptera). *Zoomorphologie* 90: 151-180.
- Keil T.A. (1996) Entstehung einer Insektennase (Morphogenese der Schmetterlingsantenne). *Naturw. Rdsch.* 49: 465-473.
- Keil T.A. (1997a) Functional morphology of insect mechanoreceptors. *Microsc. Res. Techniq.* 39: 506-531.
- Keil T.A. (1997b) Comparative morphogenesis of sensilla: a review. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 26: 151-160.
- Keil T.A. (1998) The structure of integumental mechanoreceptors. In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*; 11 Insecta. S. 385-404.
- Keil T.A., Steinbrecht R.A. (1984) Mechanosensitive and olfactory sensilla of insects. In: *Insect Ultrastructure*, Vol. 2.; Hrsg.: R.C. King, H. Akai. New York: Plenum Publishing Corporation; S. 477-516.
- Keilin D. (1915) Recherches sur les larves de diptères cyclorrhaphes. *Bull. sc. France Belgique* 49: 15-198.
- Keilin D. (1927) The chordotonal organs of the antenno-maxillary complex in the larvae of cyclorrhaphous Diptera. *Ann. Magaz. Nat. Hist.* 20: 334-336.
- Kinzelbach R. (1990) The systematic position of Strepsiptera (Insecta). *Amer. Entomol.* 36: 292-303.
- Kirby W. (1813) Strepsiptera, a new order of insects. *Trans. Linnean Soc. London* 11: 86-122.

- Klein U., Bock C., Kafka W.A., Moore T.E (1988) Antennal sensilla of *Magicicada cassini* (Fisher) (Homoptera: Cicadidae): fine structure and electrophysiological evidence for olfaction. *Int. J. Insect Morph. Embryol.* 17: 153-167.
- Knauer R.H. (1993) Schwimmen. In: Bionik, Patente der Natur; Hrsg.: WWF. München: Pro Futura Verlag; S. 32-41.
- Kormann K. (1988) Schwebfliegen Mitteleuropas. Landsberg a.L.: ecomed Verlagsgesellschaft.
- Kovalev V.G. (1987) Classification of the Diptera in the light of palaeontological data. In: Two-winged insects: systematics, morphology and ecology; Hrsg.: E.P. Narchuk. Leningrad: Zoological Institut of USSR Academy of Sciences; S. 156ff.
- Kristensen N.P. (1975) The phylogeny of hexapod „orders”. A critical review of recent accounts. *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch.* 13: 1-44.
- Kristensen N.P. (1981) Phylogeny of insect orders. *A. Rev. Ent.* 26: 135-157.
- Kristensen N.P. (1984) Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). *Steenstrupia* 10: 141-191.
- Kristensen N.P. (1991) Phylogeny of extant hexapods. In: The insects of Australia; Hrsg.: CSIRO, 2nd edition. Melbourne: Melbourne Univ. Press; S. 125-140.
- Kristensen N.P. (1995) Forty years' insect phylogenetic systematics: Hennig's „Kritische Bemerkungen ...” and subsequent developments. *Zool. Beitr.* 36: 83-124.
- Krivoshaina N.P. (1991) Phylogeny of the lower Brachycera (Diptera), a new view. *Acta Entomol. Bohemoslov.* 88: 81-93.
- Krzeminski W. (1992) Triassic and Lower Jurassic stage of Diptera evolution. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 65:39-59.
- Kukalova-Peck J. (1991) Fossil history and evolution of hexapod structures. In: The insects of Australia; Hrsg.: CSIRO, 2nd edition. Melbourne: Melbourne Univ. Press; S. 141-179.
- Kukalova-Peck J., Lawrence J.F. (1993) Evolution of the hind wing in Coleoptera. *Can. Entomol.* 125: 181-258.
- Lacher V. (1964) Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch, Kohlendioxyd, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der Arbeitsbiene und der Drohne (*Apis mellifica* L.). *Z. Vergl. Physiol.* 48: 587-623.
- Lamarck J.B. (1816) Les Rhipidoptères. *Histoire naturelle des animaux sans Vertébrés* 3: 348-352.
- Lanzavecchia S., Bellon P.L., Dallai R., Afzelius B.A. (1994) 3-dimensional reconstructions of accessory tubules observed in the sperm axonemes of 2 insect species. *J. Struct. Biol.* 113: 225-237.
- Latreille P.A. (1809) (Placed *Stylops* in Diptera, Tribe III, Phthiromyae). *Genera Crust. et Insect.* 4: 388.
- Lawrence P.A. (1966) Development and determination of hairs and bristles in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae, Hemiptera). *J. Cell Sci.* 1:475-498.
- Lindner E. (1949) Die Fliegen der paläarktischen Region. Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung.
- Lindner E. (1959) Beiträge zur Kenntnis der Larven der Limoniidae (Diptera). *Z. Morph. Ökol. Tiere* 48: 209-319.
- Liu H., Beckenbach A.T. (1992) Evolution of the mitochondrial cytochrome oxidase II gene among 10 orders of insects. *Mol. Phylogenet. Evol.* 1: 41-52.

- Locke M. (1961) Pore canals and related structures in insect cuticle. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 10: 589-618.
- Locke M. (1964) The structure and formation of the integument in insects. In: *The physiology of Insecta*; Vol. III; Hrsg.: Rockstein. New York, London: Academic Press; S. 379-470.
- Lodish H., Baltimore D., Berk A., Zipursky S.L., Matsudaira P., Darnell J. (1998) *Molecular cell biology*. Third edition. New York: Scientific American Books, Freeman and Company; S. 1067-1097.
- Loftus R. (1976) Temperature dependent dry receptor on antenna of *Periplaneta*: tonic response. *J. Comp. Physiol.* 111: 153-170.
- Loftus R., Corbière-Tichané G. (1981) Antennal warm and cold receptors of the cave beetle, *Speophyes lucidulus* Delar., in sensilla with a lamellated dendrite. *J. Comp. Physiol.* 143: 443-452.
- Luft J.H. (1961) Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. Biophys. Cytol.* 9: 409ff.
- Lyons K.M. (1969) Sense organs of monogenean skin parasites ending in a typical cilium. *Parasitology* 59: 611-623.
- Ma W.C. (1972) Dynamics of feeding response in *Pieris brassicae* Linn. as a function of chemosensory input: a behavioral, ultrastructural and electrophysiological study. *Meded. Landbouwhoges. Wageningen* 72:1-162.
- Macrae E.K. (1967) The Fine Structure of Sensory Receptor Processes in the Auricular Epithelium of the Planarian, *Dugesia tigrina*. *Z. Zellforsch.* 82: 479-494.
- Majer J. (1988) Vermilionidae. In: *Catalogue of palaearctic Diptera*; Vol. 5; Hrsg.: A. Soos. Budapest: Academia Kiado.
- Mani M.S. (1968) Ecology and biogeography of high altitude insects. *Series entomologica*, The Hague, 4: XIV & 527ff.
- Mannheims B. (1914) *Beiträge zur Biologie und Morphologie der Blepharoceriden (Diptera)*. Leipzig: Universitätsverlag R. Noske.
- Mannheims B.J. (1935) *Beiträge zur Biologie und Morphologie der Blepharoceriden (Dipt.)*. *Zool. Forsch.* 2: 1-115.
- McAlpine J.F. (1989) Phylogeny and classification of the Muscomorpha. In: *Manual of nearctic Diptera* Vol.3; Hrsg.: J.F. McAlpine, D.M. Wood, research branch agriculture Canada, Monography no. 32 Canada communication group. Ottawa; S. 1397-1518.
- McCutchan M.C. (1969) Responses of tarsal chemoreceptive hairs of the blowfly, *Phormia regina*. *J. Insect Physiol.* 15: 2059-2068.
- McIver S. (1975) Structure of cuticular mechanoreceptors of arthropods. *Ann. Rev. Entomol.* 20: 381-397.
- McIver S. (1982) Sensilla of mosquitoes (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 19: 489-535.
- McIver S. (1985) Mechanoreception. In: *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*; Vol.6 Nervous system: sensory; Hrsg.: G.A. Kerkut und L.I. Gilbert. New York: Pergamon Press; S. 71-132.
- McIver S., Beech M. (1986) Prey finding behaviour and mechanosensilla of larval *Toxorhynchites brevialpis* Theobald (Diptera: Culicidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 15: 213-225.
- McIver S., Siemicki R. (1976) Fine structure of the antennal tip of the crabhole mosquito *Deinocerites cancer* Theobald (Diptera: Culicidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 5: 319-334.

- Mead F., Gabouriaux D., Corbière-Tichané G. (1976) Structure de l'organe sensoriel apical de l'antenne chez l'Isopode terrestre *Metoponorthus sexfasciatus* Budde-Lund (Crustacea, Isopoda). *Zoomorphologie* 83: 253-269.
- Meijere J.C.H. de (1916) Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und Puppen. *Zool. Jb. Syst.* 40: 177-322.
- Meinecke C.-C. (1975) Riechsensillen und Systematik der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). *Zoomorphologie* 82: 1-42.
- Melzer R.R., Panzinger A., Reckel F., Smola U. (1995) Central nervous system of brachyceran larvae (Insecta, Diptera). *Zool. Anzeiger* 234: 113-123.
- Melzer R.R., Sprenger J., Nicastro D., Smola U. (1999) Larva-adult relationships in an ancestral dipteran: a re-examination of sensillar pathways across the antenna and leganlagen of *Chaoborus crystallinus* (DeGeer, 1776; Chaoboridae). *Dev. Genes Evol.* 209: 103-112.
- Meng L.Z., Wu C.H., Wicklein M., Kaissling K.E., Bestmann H.J. (1989) Number and sensitivity of 3 types of pheromone receptor-cells in *Antheraea pernyi* and *Antheraea polyphemus*. *J. Comp. Physiol. A* 165: 139-146.
- Merritt D.J. (1997) Transformation of external sensilla to chordotonal sensilla in the *cut* mutant of *Drosophila* assessed by single-cell marking in the embryo and larva. *Microsc. Res. Techniq.* 39: 492-505.
- Mohrig W. (1969) Die Culiciden Deutschlands. *Parasitolog. Schr. Reihe* 18: 1-260.
- Nagatomi A. (1992) Notes on the phylogeny of various taxa of the orthorrhaphous Brachycera (Insecta, Diptera). *Zool. Sci.* 9: 843-857.
- Nicastro D., Smola U., Melzer R.R. (1995) The antennal sensilla of the carnivorous „phantom“ larva of *Chaoborus crystallinus* (DE GEER, 1776) (Diptera, Nematocera). *Can. J. Zool.* 73: 15-26.
- Ochieng S.A., Hallberg E., Hansson B.S. (1998) Fine structure and distribution of antennal sensilla of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Cell Tissue Res.* 291: 525-536.
- Oosterbroek P.F.L.S., Courtney G. (1995) Phylogeny of the nematocerous families of Diptera (Insecta). *Zool. J. Linnean Soc.* 115:267-311.
- Otter C.J. den, Starre H. van der (1967) Responses of tarsal hairs of the bluebottle, *Calliphora erythrocephala* Meig., to sugar and water. *J. Insect Physiol.* 13: 1177-1188.
- Pashley D.P., McPheron B.A., Zimmer E.A. (1993) Systematics of holometabolous insect orders based on 18S ribosomal RNA. *Mol. Phylogen. Evol.* 2: 132-142.
- Pavillard E.R., Wright E.A. (1957) An antibiotic from maggots. *Nature* 180: 916-917.
- Peterson A. (1960) *Larvae of Insects*; Vol. 2. Columbus, Ohio; S. 315ff.
- Pierce W.D. (1909) A monographic revision of the twisted winged insects comprising the order Strepsiptera (Kirby). *Bull. U. S. Natl. Mus.* 66: 1-232.
- Pix W., Nalbach G., Zeil J. (1993) Strepsipteran forewings are haltere-like organs of equilibrium. *Naturwissenschaften* 80: 371-374.
- Pringle J.W.S. (1948) The gyroscopic mechanism of the halteres of Diptera. *Philos. Trans. R. Soc. London Biol.* 233: 347-384.
- Remane A. (1952) *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig: Akademische Verlagsges. Geest und Portig.
- Rempel J.G. (1975) The evolution of insect head: the endless dispute. *Quaest. Entomol.* 11: 7-25.

- Richards O.W., Davies R.G. (1977) Imm's general textbook of entomology, 10th edn. Chapman and Hall, Vol. 2. London.
- Richter S. (1962) Unmittelbarer Kontakt der Sinneszellen cuticularer Sinnesorgane mit der Aussenwelt. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 52: 171-196.
- Röder G. (1990) Biologie der Schwebfliegen Deutschlands (Diptera: Syrphidae). Keltern-Weiler: Erna Bauer Verlag.
- Roppel R.M., Arbogast R.T., Zeigler J.A. (1972) Antennal sensilla of the larval sawtoothed grain beetle, *Oryzaephilus surinamensis* (Coleoptera, Cucujidae). *Rev. Can. Biol.* 31: 9-20.
- Rossi P. (1793) Observations sur un nouveau genre d'insecte voisin des Ichneumons. *Bull. Soc. Philomathique* 1: 49.
- Royet J., Finkelstein R. (1995) Pattern formation in *Drosophila* head development: the role of the orthodenticle homeobox gene. *Development* 121: 3561-3572.
- Sabatini D.D., Bensch K., Barnett R.J. (1963) Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell Biol.* 17: 19-58.
- Schaefer V.J., Harker D. (1942) Surface replicas for use in the electron microscopy. *J. appl. Phys.* 13: 427.
- Schenk O. (1903) Die antennalen Sinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. *Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere* 17: 573-616.
- Schiner R. (1860-62) Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera). Wien, LXXX & 674ff.
- Schmidt K. (1969) Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege *Chrysopa* LEACH (Chrysopidae, Planipennia). *Z. Zellforsch.* 99: 357-388.
- Schmidt K. (1970) Vergleichend morphologische Untersuchungen über den Feinbau der Ciliarstrukturen in den Scolopidien des Johnstonschen Organs holometaboler Insekten. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 64: 88-92.
- Schmidt M. (1989) The hair-peg organs of the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda) ultrastructure and functional properties of sensilla sensitive to changes in seawater concentration. *Cell Tissue Res.* 257: 609-622.
- Schmitt M. (1992) Tiere. In: Lexikon der Biologie, Bd.10; Hrsg.: M. Schmitt. Freiburg: Herder Verlag; S. 97-186.
- Schmitz H., Bleckmann H. (1998) The photomechanic infrared receptor for the detection of forest fires in the beetle *Melanophila acuminata* (Coleoptera: Buprestidae). *J. Comp. Physiol. A.* 182: 647-657.
- Schneider D. (1964) Insect antennae. *Ann. Rev. Ent.* 9: 103-122.
- Schneider D. (1969) Insect olfaction: deciphering system for chemical messages. *Science* 163: 1031-1037.
- Schneider D., Steinbrecht R.A. (1968) Checklist of insect olfactory sensilla. In: Invertebrate receptors; Symp. Zool. Soc. Lond. 23: 279-297.
- Schoonhoven L.M., Dethier V.G. (1966) Sensory aspects of host plant discrimination by lepidopterous larvae. *Arch. néerl. Zool.* 16: 497-530.
- Schremmer F. (1950) Zur Morphologie und funktionellen Anatomie des Larvenkopfes von *Chaoborus obscuripes*. *V. d. Wulp. Österr. Zool. Z.* 2: 471-516.

- Schremmer F. (1956) Funktionsmorphologische Studien an Dipterenlarven. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1956: 301-305.
- Schumann H. (1992) Systematische Gliederung der Ordnung Diptera mit besonderer Berücksichtigung der in Deutschland vorkommenden Familien. Dtsch. Ent. Z. N. F. 39: 103-116.
- Scott D.A., Zacharuk R.Y. (1971) Fine structure of the antennal sensory appendix in the larva of *Ctenicera destructor* (Brown) (Elateridae: Coleoptera). Can. J. Zool. 49: 199-210.
- Seifert G. (1975) Entomologisches Praktikum. Stuttgart: G. Thieme Verlag.
- Seifert P., Perger M. von, Smola U. (1990) Multimodale Rezeptorfelder am Larvenkopf von *Psychoda cinerea* (Banks) (Diptera, Psychodidae). Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. 7: 492-498.
- Shaw S.R., Meinertzhagen I.A. (1986) Evolutionary progression at synaptic connections made by identified homologous neurons. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 83: 7961-7965.
- Shields V.D.C. (1994) Ultrastructure of the aporous sensilla on the galea of larval *Mamestra configurata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). Can. J. Zool. 72: 2032-2054.
- Sinclair B.J. (1992) A phylogenetic interpretation of the Brachycera (Diptera) based on the larval mandible and associated mouthpart structures. Syst. Entomol. 17: 233-252.
- Sinclair B.J., Cumming J.M., Wood D.M. (1993) Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera: lower Brachycera. Ent. Scand. 24: 407-430.
- Singh R.N., Singh K. (1984) Fine structure of the sensory organs of *Drosophila melanogaster* Meigen larva (Diptera: Drosophilidae). Int. J. Insect Morphol. Embryol. 13: 255-273.
- Slifer E.H. (1970) The structure of arthropod chemoreceptors. Ann. Rev. Entomol. 15: 121-142.
- Slifer E.H., Prestage J.J., Beams H.W. (1959) The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper (Orthoptera: Acrididae). J. Morphol. 105: 145-191.
- Slifer E.H., Sekhon S.S. (1971) Circumfila and other sense organs on the antenna of the sorghum midge. J. Morphol. 133: 287-302.
- Smith D.S. (1969) The fine structure of haltere sensilla in the blowfly, *Calliphora erythrocephala* (Meig.), with scanning electron microscopic observations on the haltere surface. Tissue Cell 1: 443-484.
- Smith K.G.V. (1989) An introduction to the immature stages of British flies. In: Handbooks for the Identification of British Insects, Vol.10(14); Hrsg.: W.R. Dolling, R.R. Askew. Dorchester, Dorset: Henry Ling Ltd., Dorset Press.
- Smola U, Gemperlein R. (1973) Inherent noise and information capacity in visual cells of *Calliphora erythrocephala* and *Periplaneta americana*. J. Comp. Physiol. 87: 393-404.
- Snodgrass R.E. (1926) The morphology of insect organs and the sensory nervous system. Smiths. Miscel. Coll. 77(8): 1-80.
- Snodgrass R.E. (1953) The metamorphosis of a fly's head. Smithson. misc. Coll. 122(3): 1-25.
- Snodgrass R.E. (1960) Facts and theories concerning the insect head. Smiths. Misc. Coll. 142: 1-61.
- Solinas M., Nuzzaci G., Isidoro N. (1987) Antennal sensory structures and their ecological-behavioural meaning in Cecidomyiidae (Diptera) larvae. Entomologica 22: 165-184.
- Stehr F.W. (1991) Immature Insects; Vol. I/II, (Hrsg.). Dubuque, Iowa: Kendall, Hunt Publishing Co.

- Steinbrecht R.A. (1969) Comparative morphology of olfactory receptors. In: Proceedings of the third International Conference on Olfaction and Taste. Hrsg.: C. Pfaffmann. New York: Rockefeller University Press; S. 3-21.
- Steinbrecht R.A. (1989) The fine structure of thermo-/hygrosensitive sensilla in the silkworm *Bombyx mori*: receptor membrane structure and sensory cell contacts. *Cell Tissue Res.* 255: 49-57.
- Steinbrecht R.A. (1994) The tuft organs of the human body louse, *Pediculus humanus corporis*: cryofixation study of a thermo-hygrosensitive sensillum. *Tissue Cell* 26: 259-275.
- Steinbrecht R.A. (1996) Are odorant-binding proteins involved in odorant discrimination? *Chem. Senses* 21: 719-727.
- Steinbrecht R.A. (1997) Pore structures in insect olfactory sensilla: a review of data and concepts. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 26: 229-245.
- Steinbrecht R.A. (1998) Bimodal thermo- and hygrosensitive sensilla. In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, 11(B) Insecta; S. 405-422.
- Steinbrecht R.A., Kasang G. (1972) Capture and conveyance of odour molecules in an insect olfactory receptor. In: *Olfaction and Taste IV. Proc. IVth Int. Symp.* Hrsg.: D. Schneider. Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft. S. 193-199.
- Steinbrecht R.A., Keil T.A., Ozaki M., Maida R., Ziegelberger G. (1991) Immunocytochemistry of pheromone binding protein. In: *Proceedings of the 19th Göttingen Neurobiology Conference.* Hrsg.: N. Elsner, H. Penzlin. Stuttgart: Thieme Verlag; S. 172.
- Steinbrecht R.A., Laue M., Ziegelberger G. (1995) Immunolocalisation of pheromone-binding protein and general odorant-binding protein in olfactory sensilla of the silkworms *Antheraea* and *Bombyx*. *Cell Tissue Res.* 282: 203-217.
- Steinbrecht R.A., Lee J.-K., Altner H., Zimmermann B. (1989) Volume and surface of receptor and auxiliary cells in hygro-/thermoreceptive sensilla of moths (*Bombyx mori*, *Antheraea pernyi*, and *A. polyphemus*). *Cell Tissue Res.* 255: 59-67.
- Steinbrecht R.A., Müller B. (1976) Fine structure of the antennal receptors of the bed bug, *Cimex lectularius* L. *Tissue Cell* 8: 615-636.
- Steinbrecht R.A., Müller B. (1991) The thermo-/hygrosensitive sensilla of the silkworm, *Bombyx mori*: morphological changes after dry- and moist adaptation. *Cell Tissue Res.* 266: 441-456.
- Steinbrecht R.A., Stankiewicz B.A. (1999) Molecular composition of the wall of insect olfactory sensilla - the chitin question. *J. Insect Physiol.* 45: 785-790.
- Stern C. (1954) Two or three bristles. *Am. Scientist* 42: 213-247.
- Storch V., Welsch U. (1969) Zur Feinstruktur des Nuchalorgans von *Eurythoe complanata* (Pallas) (Amphinomidae, Polychaeta). *Z. Zellforsch.* 100: 411-420.
- Struhl G. (1981) A blastoderm fate map of compartments and segments of the *Drosophila* head. *Develop. Biol.* 84: 386-396.
- Stuckenberg B.R. (1995) A taxonomic revision of *Vermipardus* Stuckenberg, 1960, with descriptions of new species and notes on the biology and biogeography of the genus (Diptera: Vermileonidae). *Ann. Natal Museum* 36: 215-253.
- Stuckenberg B.R. (1997) A revised generic classification of the wormlion flies of Southern Africa previously placed in *Lampromyia* Macquart, with reinstatement of *Leptynoma* Westwood 1876, and descriptions of a new subgenus and two species (Diptera, Vermileonidae). *Ann. Natal Museum* 37: 239-266.

- Stuckenberg B.R. (1998) A revision of the Palearctic species of *Lampromyia* Macquart (Diptera, Vermileonidae), with the description of a new Iberian species and a cladogram for the genus. *Bonner Zool. Beitr.* 48: 67-96.
- Svacha P (1992) What are and what are not imaginal disks - reevaluation of some basic concepts (Insecta, Holometabola). *Develop. Biol.* 154: 101-117.
- Teskey H.J. (1981) Vermileonidae. In: *Manual of nearctic Diptera*, Vol.1; Hrsg.: J.F. McAlpine, D.M. Wood. research branch agriculture Canada, Monography no. 32 Canada communication group. Ottawa; S. 674ff.
- Teskey H.J. (1989) Key to families - larvae. In: *Manual of nearctic Diptera*, Vol.3; Hrsg.: J.F. McAlpine, D.M. Wood; research branch agriculture Canada, Monography no. 32 Canada communication group, Ottawa.
- Theowald B. (1957) Die Entwicklungsstadien der Tipuliden (Diptera, Nematocera), insbesondere der west-palaearktischen Arten. *Tijdschrift voor Entomologie* 100: 195-308.
- Theowald B., Theischinger G. (1979) Tipulidae. In: *Phylogenie und Systematik der Tipulidae* Savtshenko; *Tijdschrift voor Entomologie* 122: 91-126.
- Thurm U. (1964) Mechanoreception in the cuticle of the honey bee: fine structure and stimulus mechanism. *Science* 145: 1063-1065.
- Thurm U. (1965) An insect mechanoreceptor; Teil I. fine structure and adequate stimulus. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* 30: 75-82.
- Thurm U. (1969) General organization of sensory receptors. *Rc. Scu. intern Figs. "Enrico Fermi"* 44: 43-68.
- Thurm U. (1982) Mechanoelektrische Transduktion. In: *Biophysik*; Hrsg.: W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markl, H. Ziegler. Berlin: Springer Verlag, S. 691-696.
- Thurm U., Erler G., Gödde J., Kastrup H., Keil T., Völker W., Vohwinkel B. (1983) Cilia specialized for mechanoreception. *J. Submicrosc. Cytol.* 15: 151-155.
- Thurm U., Küppers J. (1980) Epithelial physiology of insect sensilla . In: *Insect Biology in the Future*. Hrsg.: M. Locke, D.S. Smith. New York: Academic Press. S. 735-758.
- Tichy H., Barth F.G. (1992) Fine structure of olfactory sensilla in myriapods and arachnids. *Microsc. Res. Techniq.* 22: 372-391.
- Tinkeu L.N., Hance T. (1998) Functional morphology of the mandibles of the larvae of *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776) (Diptera : Syrphidae). *Int. J Insect Morphol. Embryol.* 27: 135-142.
- Tischler W. (1955) *Synökologie der Landtiere*. Stuttgart. XVI & 415pp.
- Uga S., Kuwabara M. (1965) On the fine structure of the chordotonal sensillum in antenna of *Drosophila melanogaster*. *J. Electron Micr.* 14: 173-181.
- Ulrich W. (1933) Fang und Züchtung von Strepsipteren. In: *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*; Bd. IX(7). S. 259-327.
- Vogt R.G., Riddiford L.M. (1981) Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature* 293: 161-163.
- Vogt R.G., Prestwich G.D., Lerner M.R. (1991) Odorant-binding-protein subfamilies associate with distinct classes of olfactory receptor neurons in insects. *J. Neurobiol.* 22: 74-84.
- Vondran T., Apel K.-H., Schmitz H. (1995) The infrared receptor of *Melanophila acuminata* DeGeer (Coleoptera: Buprestidae): ultrastructural study of a unique insect thermoreceptor and its possible descent from a hair mechanoreceptor. *Tissue Cell* 27: 645-658.

- Wada S. (1991) Morphologische Indizien für das unmittelbare Schwestergruppenverhältnis der Schizophora mit den Syrphoidea („Aschiza“) in der phylogenetischen Systematik der Cyclorrhapha (Diptera: Brachycera). *J. Nat. Hist.* 25: 1531-1570.
- Wagner J. (1939) Aphaniptera. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs (Arthropoda, Insecta); Bd.5(3/13). Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft; S. 114 ff.
- Waku Y. (1991) Developmental changes of the antenna and its neurons in the silkworm *Bombyx mori* with special regard to larval-pupal transformation. *J. Morph.* 207: 253-272.
- Weber H. (1933) Lehrbuch der Entomologie. Jena: G. Fischer Verlag; S. 276-314.
- Weismann A. (1864) Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. *Z. Wiss. Zool.* 14: 187ff.
- Weismann A. (1866) Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*. *Z. Wiss. Zool.* 16: 45-127.
- Wesenberg-Lund C. (1943) Biologie der Süßwasserinsekten. Berlin: Springer Verlag; S. 682ff.
- Whiting M.F. (1998) Phylogenetic position of the Strepsiptera: review of molecular and morphological evidence. *Int. J. Insect Morph. Embryol.* 27: 53-60.
- Whiting M.F., Carpenter J.C., Wheeler Q.D., Wheeler W.D. (1997) The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.* 46: 1-68.
- Whiting M.F., Kathirithamby J. (1995) Strepsiptera do not share hind-wing venational synapomorphies with the Coleoptera. *J. NY Entomol. Soc.* 103: 1-14.
- Whiting M.F., Wheeler W.C. (1994) Insect homeotic transformation. *Nature* 368: 696.
- Wiegmann B.M., Mitter C., Thompson F.C. (1993) Evolutionary origin of the Cyclorrhapha (Diptera) - tests of alternative morphological hypotheses. *Cladistics* 9: 41-81.
- Wiellette E.L., McGinnis W. (1999) *Hox* genes differentially regulate Serrate to generate segment specific structures. *Development* 126: 1985-1995.
- Wigglesworth V.B. (1940) Local and general factors in the development of „pattern“ in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. Exp. Biol.* 17: 180-200.
- Willmann R. (1989) Rediscovered: *Permotipula patricia*, the oldest known fly. *Naturwissenschaften* 76: 375-377.
- Wilsman N.J. (1978) Cilia of adult canine articular chondrocytes. *J. Ultrastruct. Res.* 64: 270-281.
- Wolbarsht M.L., Dethier V.G. (1958) Electrical activity in the chemoreceptors of the blowfly; I. Responses to chemical and mechanical stimulation. *J. Gen. Physiol.* 42: 393-412.
- Wolf K.W., Klein C. (1995) The basal bodies in spermatids of a caddisfly, *Potamophylax rotundipennis* (Limnephilidae, Trichoptera), possess a central pair of microtubules. *J. Struct. Biol.* 115: 60-67
- Wolfrum U. (1990) Actin filaments - the main components of the scolopale in insect sensilla. *Cell Tissue Res.* 261: 85-96.
- Wolfrum U. (1997) Cytoskeletal elements in insect sensilla. *Int. J. Insect Morphol.* 26: 191-203.
- Wood D.M., Borkent A. (1989) Phylogeny and classification of the Nematocera. In: Manual of nearctic Diptera, Vol.3; Hrsg.: J.F. McAlpine, D.M. Wood, research branch agriculture Canada, Monography no. 32 Canada communication group. Ottawa; S. 1333-1370.
- Woodley N.E. (1989) Phylogeny and classification of the „orthorrhaphous“ Brachycera. In: Manual of nearctic Diptera, Vol.3; Hrsg.: J.F. McAlpine, D.M. Wood. research branch

- agriculture Canada, Monography no. 32 Canada communication group, Ottawa; S. 1371-1395.
- Yeates D.K., Wiegmann B.M. (1999) Congruence and controversy: toward a higher-level phylogeny of Diptera. *Annu. Rev. Entomol.* 44: 397-428.
- Yokohari F. (1978) Hygroreceptor mechanism in the antenna of the cockroach *Periplaneta*. *J. Comp. Physiol.* 124: 53-60.
- Yokohari F. (1983) The coelocapitular sensillum, an antennal hygro- and thermoreceptive sensillum of the honey bee, *Apis mellifera* L. *Cell Tissue Res.* 233: 355-365.
- Yokohari F., Tominaga Y., Ando M., Tateda H. (1975) An antennal hygroreceptive sensillum of the cockroach. *J. Electron Microsc.* 24: 291-293.
- Zacharuk R.Y. (1980) Ultrastructure and function of insect chemosensilla. *Ann. Rev. Entomol.* 25: 27-47.
- Zacharuk R.Y. (1985) Antennae and sensilla. In: *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, Vol.6; Nervous system: sensory; Hrsg.: G.A. Kerkut, L.I. Gilbert. New York: Pergamon Press; S 1-70.
- Zacharuk R.Y., Blue S.G. (1971a) Ultrastructure of the peg and hair sensilla on the antenna of larval *Aedes aegypti* (L.). *J. Morph.* 135: 433-456.
- Zacharuk R.Y., Blue S.G. (1971b) Ultrastructure of a chordotonal and sinusoidal peg organ in the antenna of larval *Aedes aegypti* (L.). *Can. J. Zool.* 49: 1223-1229.
- Zacharuk R.Y., Shields V.D. (1991) Sensilla of immature insects. *Annu. Rev. Entomol.* 36: 331-354.
- Zacharuk R.Y., Yin L.R-S, Blue S.G. (1971) Fine structure of the antenna and its sensory cone in larvae of *Aedes aegypti* (L.) *J. Morph.* 135: 273-298.
- Zatwarnicki T. (1996) A new reconstruction of the origin of the eremoneuran hypopygium and its implications for classification (Insecta: Diptera). *Genus* 3: 103-175.
- Ziegelberger G. (1996) The multiple role of the pheromone-binding protein in olfactory transduction. In: *Olfaction in Mosquito-Host Interactions* (Ciba Found. Symp. 200). Hrsg.: G.R. Bock, G. Cardew. Chichester: Wiley. S. 267-280.

## Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

<b>Abb. 1)</b> System der „Nematocera“ .....	29
<b>Abb. 2)</b> System der Brachycera .....	30
<b>Abb. 3)</b> System der Cyclorrhapha .....	31
<b>Abb. 4)</b> System der Holometabola .....	33
<b>Abb. 5)</b> Ultrastruktur der Kutikulawand und des Porentubulisystems einiger Cone-Sensillen ...	47
<b>Abb. 6)</b> Ultrastruktur des Cone-Sensillum .....	49
<b>Abb. 7)</b> Ultrastruktur des Peg-Sensillum .....	51
<b>Abb. 8)</b> Ultrastruktur der $\Delta S_{2/3}$ -Sensillen .....	54
<b>Abb. 9)</b> Ultrastruktur der eDS <sub>2/3</sub> -Sensillen .....	56
<b>Abb. 10)</b> Ultrastruktur der IS <sub>2/3</sub> -Sensillen .....	58
<b>Abb. 11)</b> Ultrastruktur des Labyrinth-Sensillum .....	60
<b>Abb. 12)</b> Ultrastruktur von Sensillen ohne modalitätsspezifische Strukturen .....	61
<b>Abb. 13)</b> Ultrastruktur der TS <sub>1</sub> -Sensillen .....	63
<b>Abb. 14)</b> Ultrastruktur der Scolopalorgane .....	66
<b>Abb. 15)</b> Ultrastruktur der Einzelchemosensillen mit etwa 50 Sinneszellen (EcS <sub>50</sub> ) .....	68
<b>Abb. 16)</b> Ungewöhnliche Cilienstruktur bei cyclorrhaphen Fliegen .....	70
<b>Abb. 17)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Phylidorea</i> sp. (Limoniidae s.H.) .....	73
<b>Abb. 18)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur bei <i>Nephrotoma</i> sp. (Tipulidae s.H.) (Tipulomorpha, Teil I) .....	74
<b>Abb. 19)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur larvaler Limoniidae s.H. (Tipulomorpha, Teil II) .....	75
<b>Abb. 20)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einiger Tipulomorpha-Larven (Teil III) .....	76
<b>Abb. 21)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei Ptychopteridae-Larven .....	80
<b>Abb. 22)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Dixella</i> sp. (Dixidae) .....	83
<b>Abb. 23)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur bei <i>Dixa</i> sp. (Dixidae) .....	85
<b>Abb. 24)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Aedes mariaae</i> (Culicidae) .....	87
<b>Abb. 25)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Aedes mariaae</i> (Culicidae, Teil I) .....	89
<b>Abb. 26)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Aedes mariaae</i> (Culicidae, Teil II) .....	90
<b>Abb. 27)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Simulium</i> sp. (Simuliidae) .....	91
<b>Abb. 28)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Simulium</i> sp. (Simuliidae) .....	92
<b>Abb. 29)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Bezzia</i> sp. (Ceratopogonidae) .....	93
<b>Abb. 30)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Bezzia</i> sp. (Ceratopogonidae) .....	94
<b>Abb. 31)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Chironomus riparius/piger</i> (Chironomidae) .....	95
<b>Abb. 32)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur bei <i>Chironomus</i> sp. (Chironomidae, Teil I) .....	97
<b>Abb. 33)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von Chironomiden-Larven (Teil II) .....	98
<b>Abb. 34)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Nymphomyia walkeri</i> (Nymphomyiidae) .....	102

<b>Abb. 35)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Deuterophlebia inyoensis</i> (Deuterophlebiidae) .....	103
<b>Abb. 36)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei den beiden Blephariceridae <i>Liponeura</i> sp. und <i>Hapalothrix lugubris</i> .....	105
<b>Abb. 37)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von Blephariceridae-Larven (Teil I) .....	107
<b>Abb. 38)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von Blephariceridae-Larven (Teil II) .....	108
<b>Abb. 39)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Präecdysis-Larve von <i>Hapalothrix lugubris</i> (Blephariceridae, Teil III) .....	110
<b>Abb. 40)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Bibio marci</i> (Bibionidae) .....	112
<b>Abb. 41)</b> Äußere Struktur und Ultrastruktur des Cone-Sensillums von <i>Bibio marci</i> (Bibionidae; Teil I) .....	115
<b>Abb. 42)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Bibio marci</i> (Bibionidae; Teil II) .....	116
<b>Abb. 43)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei einer Mycetophilidae .....	117
<b>Abb. 44)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Mycetophilidae .....	119
<b>Abb. 45)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Sciara</i> sp. (Sciaridae) .....	120
<b>Abb. 46)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Sciara</i> sp. (Sciaridae, Teil I) .....	121
<b>Abb. 47)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Sciara</i> sp. (Sciaridae, Teil II) .....	122
<b>Abb. 48)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Lasioptera rubi</i> (Cecidomyiidae) .....	124
<b>Abb. 49)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Cecidomyiidae .....	127
<b>Abb. 50)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Satchelliella</i> sp. (Psychodidae) .....	129
<b>Abb. 51)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Satchelliella</i> sp. (Psychodidae) .....	131
<b>Abb. 52)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Trichocera</i> sp. (Trichoceridae) .....	132
<b>Abb. 53)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Trichocera</i> sp. (Trichoceridae) .....	133
<b>Abb. 54)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Sylvicola</i> sp. (Anisopodidae) .....	135
<b>Abb. 55)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Sylvicola</i> sp. (Anisopodidae, Teil I) .....	136
<b>Abb. 56)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Sylvicola</i> sp. (Anisopodidae, Teil II) .....	137
<b>Abb. 57)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Xylophagus cinctus</i> (Xylophagidae) .....	138
<b>Abb. 58)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur bei <i>Xylophagus cinctus</i> (Xylophagidae) .....	139
<b>Abb. 59)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Sargus bipunctatus</i> (Stratiomyidae) .....	141
<b>Abb. 60)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Sargus bipunctatus</i> (Stratiomyidae) .....	142
<b>Abb. 61)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Rhagio</i> sp. II (Rhagionidae) und bei <i>Haematopota pellucens</i> (Tabanidae) .....	145

<b>Abb. 62)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Rhagio</i> sp. I (Rhagionidae) .....	147
<b>Abb. 63)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Hybomitra</i> <i>bimaculata</i> (Tabanidae) .....	148
<b>Abb. 64)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Vermileo vermileo</i> (Vermileonidae) .....	149
<b>Abb. 65)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Vermileo vermileo</i> (Vermileonidae) .....	150
<b>Abb. 66)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei einer Therevidae .....	152
<b>Abb. 67)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Therevidae .....	153
<b>Abb. 68)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei einer Dolichopodidae (Empidoidea) .....	154
<b>Abb. 69)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von Empidoidea-Larven .....	156
<b>Abb. 70)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Lonchoptera lutea</i> (Lonchopteridae) .....	160
<b>Abb. 71)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Lonchoptera lutea</i> (Lonchopteridae) .....	161
<b>Abb. 72)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei zwei Syrphidae-Larven .....	163
<b>Abb. 73)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Episyrphus</i> <i>balteatus</i> (Syrphidae, Teil I) .....	165
<b>Abb. 74)</b> Ultradünnschnittserie der rechten Antenne von <i>Episyrphus balteatus</i> (Syrphidae, Teil II) .....	166
<b>Abb. 75)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Drosophila melanogaster</i> (Drosophilidae) und bei einer Calliphoridae .....	168
<b>Abb. 76)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Drosophila</i> sp. (Drosophilidae) .....	170
<b>Abb. 77)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur einer Calliphoridae .....	171
<b>Abb. 78)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Ctenocephalides felis</i> (Siphonaptera) .....	179
<b>Abb. 79)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Ctenocephalides</i> <i>felis</i> (Siphonaptera; Teil I) .....	181
<b>Abb. 80)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Ctenocephalides</i> <i>felis</i> (Siphonaptera; Teil II) .....	182
<b>Abb. 81)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Panorpa vulgaris</i> (Mecoptera) .....	184
<b>Abb. 82)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Panorpa vulgaris</i> (Mecoptera; Teil I) .....	187
<b>Abb. 83)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Panorpa vulgaris</i> (Mecoptera; Teil II) .....	188
<b>Abb. 84)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Manduca sexta</i> (Lepidoptera) .....	190
<b>Abb. 85)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Manduca sexta</i> (Lepidoptera; Teil I) .....	192
<b>Abb. 86)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Manduca sexta</i> (Lepidoptera; Teil II) .....	193
<b>Abb. 87)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Craesus septentrionalis</i> (Hymenoptera) .....	195
<b>Abb. 88)</b> Äußere Struktur der Antennen und ihrer Sensillen bei <i>Stylops mellitae</i> (Strepsiptera) .....	197

<b>Abb. 89)</b> Antennales Sensilleninventar und Sensillenultrastruktur von <i>Stylops mellitae</i> (Strepsiptera) .....	199
<b>Abb. 90)</b> Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einer Blephariceridae und einiger Culicomorpha .....	255
<b>Abb. 91)</b> Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten einer Blephariceridae und verschiedener Culicomorpha .....	257
<b>Abb. 92)</b> Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einiger Bibionomorpha .....	262
<b>Abb. 93)</b> Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten verschiedener Bibionomorpha .....	263
<b>Abb. 94)</b> Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einer Tipulomorpha-Larve und einiger „höherer Mücken“ .....	265
<b>Abb. 95)</b> Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten einer Tipulomorpha-Larve und verschiedener „höherer Mücken“ .....	266
<b>Abb. 96)</b> Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einiger „Orthorrhapha“ .....	269
<b>Abb. 97)</b> Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten verschiedener „Orthorrhapha“ .....	270
<b>Abb. 98)</b> Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einiger Cyclorrhapha .....	274
<b>Abb. 99)</b> Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten verschiedener Cyclorrhapha .....	275
<b>Abb. 100)</b> Halbschematische Darstellung der larvalen Antennen einiger Holometabola .....	278
<b>Abb. 101)</b> Lageskizze der antennalen Sensillen auf halbschematischen Antennenquerschnitten verschiedener Holometabola .....	279
<b>Abb. 102)</b> Wahrscheinlichster Stammbaum der Holometabola basierend auf den antennalen Sensillenmerkmalen .....	281
<b>Abb. 103)</b> Wahrscheinlichster Stammbaum der Diptera basierend auf den antennalen Sensillenmerkmalen .....	283
<b>Tab. 3.1)</b> Art, Herkunft und Fixierung des verwendeten Tiermaterials .....	41
<b>Tab. 4.1)</b> Antennales Sensilleninventar der Tipulomorpha-Larven .....	78
<b>Tab. 4.2)</b> Antennales Sensilleninventar der Culicomorpha-Larven .....	100
<b>Tab. 4.3)</b> Antennales Sensilleninventar der larvalen Blephariceridae .....	109
<b>Tab. 4.4)</b> Antennales Sensilleninventar der Bibionomorpha-Larven .....	126
<b>Tab. 4.5)</b> Antennales Sensilleninventar der Psychodomorpha-Larven .....	137
<b>Tab. 4.6)</b> Antennales Sensilleninventar der larvalen „Orthorrhapha“ .....	157
<b>Tab. 4.7)</b> Antennales Sensilleninventar der larvalen Cyclorrhapha .....	172
<b>Tab. 4.8)</b> Die antennalen Sensillen von Dipterenlarven .....	173
<b>Tab. 4.9)</b> Sensilleninventar der larvalen Antennen einiger Holometabola .....	200
<b>Tab. 4.10)</b> Gegenüberstellung der äußerlich sichtbaren REM bzw. bei der TEM-Untersuchung gefundenen antennalen Sensillen bei Dipterenlarven und einigen larvalen Außengruppenvertretern .....	201
<b>Tab. 5.1)</b> Sinneskapazität der larvalen Antennen bei den Diptera .....	225
<b>Tab. 5.2)</b> Antennen- und Sensillenzahl in Abhängigkeit vom Larvenhabitat .....	229
<b>Tab. 5.3)</b> Interspezifischer Vergleich der antennalen Sensillen innerhalb einiger Dipterenfamilien .....	239



## Erklärung

Hiermit versichere ich, die vorliegende Dissertation selbständig verfaßt und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet zu haben.

München, den 27.03.2000

Daniela Nicastro

Einige Ergebnisse dieser Dissertation wurden bereits veröffentlicht:

- Nicastro D., Melzer R.R., Hruschka H., Smola U. (1998) The antennal sensilla of larval Diptera and their evolution. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 91.1.
- Nicastro D., Melzer R.R., Hruschka H., Smola U. (1998) Evolution of small sense organs: sensilla on the larval antennae traced back to the origin of the Diptera. *Naturwissenschaften* 85: 501-505.

## Danksagung

Nach insgesamt sechs Jahren in der Arbeitsgruppe von Herrn Prof. Smola geht für mich ein sehr lehrreicher, interessanter und auch menschlich schöner Abschnitt zu Ende. An dieser Stelle möchte ich all den Menschen danken, die auf die eine oder andere Weise zum Gelingen dieser Doktorarbeit beigetragen haben.

Mein erster Dank gilt PD DR. ROLAND MELZER, auch bekannt als „Herr der Fliegen“, unter dessen engagierter Betreuung diese Arbeit entstanden ist und der mir ein großartiger Lehrer war. Ich werde die Zeit, in der „alle Wege nach (zu) RoM führten“, nie vergessen.

Besonderer Dank gebührt auch Herrn PROF. DR. U. SMOLA für sein stetes Interesse und viele anregende Diskussionen. Zudem durfte ich unter seiner Leitung wertvolle Erfahrungen als wissenschaftliche Hilfskraft in einigen Praktika und Exkursionen sammeln, und dadurch die Befriedigung kennen lernen, die eigene Begeisterung und Faszination an Studenten weitergeben zu können.

Einen wichtigen Beitrag leisteten all die Kollegen, die mich tatkräftig bei der Beschaffung und Bestimmung des Tiermaterials unterstützt haben. Wolfgang SCHACHT und Dr. Friedrich REISS danke ich für das zur Verfügung gestellte Dipterenmaterial aus der Zoologischen Staatssammlung München; darüber hinaus halfen mir Prof. Greg COURTNEY (Ames, USA), Prof. Rimma ANDREEVA (Kiew), Prof. SAUER (Universität Bonn), Frau ZIEGENBEIN (Fa. Bayer Leverkusen), Hans MERZENDORFER, Christian LAFORSCH, Andreas WANNINGER, K. HÖVEMEYER und M. KÜHBANDNER.

Ich möchte Heidrun HRUSCHKA für die Bereitstellung von REM-Aufnahmen, sowie Dr. Michael LAUE und Prof. Dr. R.A. STEINBRECHT für wertvolle Tips danken.

Gedankt sei auch Prof. Dr. K. SCHÖNITZER und Stephan BLANK, weil sie mir zum ersten Kontakt mit der Elektronenmikroskopie verholfen haben, mich mit schwer zu organisierendem Material und wertvollen Ratschlägen versorgten und stets ein aufmunterndes Wort für mich übrig hatten.

Ganz herzlich bedanken möchte ich mich auch bei Peter LUDWIG, der mich mit Material versorgt und sich sehr kurzfristig zum Korrekturlesen meiner „kleinen“ Arbeit Zeit genommen hat. Danke, daß Du und MANUELA immer an mich gedacht und nicht locker gelassen habt, auch in Zeiten als ich drohte unter einem Wust von Arbeit zu verschwinden.

Gern erinnere ich mich an die entspannenden und unterhaltsamen Abende mit Harro Uwe HIENINGER, der mich in eine andere Welt entführte und mich so häufig neue Kraft schöpfen ließ. Außerdem haben seine Mails stets für die empfohlene Tagesdosis Schmunzeln gesorgt.

Unvergessen bleiben auch schöne Stunden mit anderen lieben Weggefährten, wie Martl HEB, Roland „Garth“ ESER - die Pfadfinderseele - und Sonja HONIG, Timo „Data“ ZIMMERMANN, Jenny HOLZHAIDER, Dieter JÄGER, Mehtap KOCAKUSAKOGLU, Julia SPRENGER und Frank RECKEL. Dank auch an alle Laborkollegen, wie Alenka Kerin („ja, schwimmen kann ich!“) und Jindra CHIHAKOVA („ich kenn‘ da einen Mann für Dich“), für die gute Zusammenarbeit und familiäre Arbeitsatmosphäre im EM-Labor.

Die Ludwig-Maximilians-Universität München hat mich von Januar 1997 bis Juni 1999 durch ein „Stipendium zur Förderung des künstlerischen und wissenschaftlichen Nachwuchses“ unterstützt und eine Vortragsreise zur Göttinger Neurobiologie-Tagung (1997) ermöglicht. Alle Mitarbeiter des Stipendienreferats zeigten sich hilfsbereit und erfrischend unbürokratisch mit viel Einfühlungsvermögen und Verständnis für die Bedürfnisse der Studenten.

Mit Beate ROCKEL, Conny BALDERMANN, Günter PFEIFER, Gundi und Jürgen BOSCH habe ich im Max-Planck-Institut für Biochemie neue Freunde gefunden, die mich im letzten Jahr auf liebevolle Weise moralisch unterstützt haben.

Dank schulde ich auch PROF. DR. BAUMEISTER vom Max-Planck-Institut für seine Geduld bis zu meiner Promotion.

„Heller“ wurde meine Studienzeit durch meine liebe Freundin Christine DUNKEL („wie hell“), die außerdem auch noch die beste („Meeres-“) BTA ist.

Dankbar bin ich auch Barbara MAYER für eine Freundschaft, die hoffentlich – nein: sicher – ewig hält.

Zum Schluß möchte ich mich noch bei den wichtigsten Menschen in meinem Leben bedanken, bei meiner Familie. Besonders meine MUTTER und meine SCHWESTER haben mir jede nur erdenkliche Unterstützung zuteil werden lassen; sie waren stets mein Rückhalt, indem sie mir ihr Verständnis, ihr Vertrauen und ihre Liebe geschenkt haben. DANKE!

## Lebenslauf

Name: Daniela Nicastro  
 Geburtsdatum: 29.07.1968  
 Geburtsort: Köln  
 Familienstand: ledig  
 Staatsangehörigkeit: deutsch  
 Eltern: Christa Nicastro, geb. Kowakowsky, und Giacomo Nicastro.

### Ausbildung:

1974 - 1979            Grundschule Gräfelfing  
 1979 - 1988            Feodor-Lynen-Gymnasium Planegg  
 VIII. 1987            mehrwöchiges Praktikum am Max-Planck-Institut für Biochemie in Martinsried  
 VI. 1988              Erwerb der Allgemeinen Hochschulreife  
 1988 - 1995            Studium der Biologie (Diplom) an der Ludwig-Maximilians-Universität München  
 V. 1991                Vordiplom in Biologie  
 1994                    Diplomarbeit am Zoologischen Institut der Ludwig-Maximilians-Universität München; Thema: „Feinstruktur und Homologie der antennalen Sensillen bei der Dipteren-Larve *Chaoborus crystallinus* (DeGeer, 1776) (Diptera, Nematocera)“  
 IX. 1995              Erwerb des Universitätsabschlusses im Fach Biologie (Dipl. Biol.); Prüfungsfächer: *Zoologie, Biochemie, Ökologie, Pharmakologie und Toxikologie*  
 I. 1996                Beginn der Doktorarbeit am Zoologischen Institut der Ludwig-Maximilians-Universität München, unterstützt durch ein zweieinhalbjähriges „Stipendium zur Förderung des künstlerischen und wissenschaftlichen Nachwuchses“ der Ludwig-Maximilians-Universität München.  
 X. 1998                Stelle am Max-Planck-Institut für Biochemie in Martinsried

**Weitere Veröffentlichungen:**

- Nicastro D., Smola U., Melzer R.R. (1995) The antennal sensilla of the carnivorous "phantom" larva of *Chaoborus crystallinus* (DeGeer, 1776) (Diptera, Nematocera). *Can. J. Zool.* 73: 15-26.
- Melzer R.R., Nicastro D., Smola U. (1995) Antennale Sensillen und ihr Projektionsweg bei der Mückenlarve *Chaoborus crystallinus* DeGeer (Diptera: Nematocera). *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 88(1): 206.
- Nicastro D., Melzer R.R., Smola U. (1997) The visual system of *Cylindroiulus compostorum* (Diplopoda, Julidae): A Golgi study of retinula axons and lamina neurons. In: Göttingen neurobiology report 1997; proceedings of the 25th Göttingen neurobiology conference Vol. II: 467. Hrsg.: N. Elsner, H. Wässle.
- Melzer R.R., Diersch R., Nicastro D., Smola U. (1997) Compound eye evolution: Highly conserved retinula and cone cell patterns indicate a common origin of the insect and crustacean ommatidium. *Naturwissenschaften* 84: 542-544.
- Melzer R.R., Sprenger J., Nicastro D., Smola, U. (1999) Larva-adult relationships in an ancestral dipteran: A re-examination of sensillar pathways across the antenna and leganlagen of *Chaoborus crystallinus* (DeGeer, 1776; Chaoboridae). *Dev. Genes Evol.* 209: 103-112.
- Nicastro D., Frangakis A.S., Nickell S., Baumeister W. (1999) Three-dimensional structure of *Neurospora* mitochondria: new insights provided by electron tomography of cryofixed cell organelles. *Microscopy & Microanalysis conference*; Portland, OR.
- Nicastro D., Frangakis A.S., Typke D., Baumeister W. (2000) Cryo-electron tomography of *Neurospora* mitochondria. *J. Struct. Biol.* 129: 48-56.



## Abkürzungen

A	Antenne	L3	Kutikulinschicht der Epikutikula
a	anterior	LaS	Labyrinth-Sensillum
Ab	Antennenbasis	LKS	Lumen des Kutikulasockels
aC	akzessorischer Cone	LPR	lateraler Porenrezeptor
aF	akzessorischer Fortsatz	IS2/3	Sensillum mit einem lamellierten und 1 bzw. 2 unverzweigten Dendriten
Ag	Antennenglied	M	Mundfächer
aM/MT	akzessorische Mikrotubuli	MIC	„membrane integrated cones“
AMK	Antennen-Maxillar-Komplex	Mxp	Maxillarpalpus
aS	äußerer Sensillenlymphraum	OBP	„odor-binding proteins“
Au	Ausstülpung des Dendriten	P	Peg, [Pn+1]: Peg mit „n“ chemosensitiven SZ
b	basal	pB	proximaler Basalkörper
C	Cone, [C n x 2/3]: Cone mit „n“ (Anzahl) Einheiten, mit 2 oder 3 SZ pro Einheit	PBP	„pheromon-binding proteins“
Ch	Cone-ähnliches Chemosensillum; Ch(3), Ch(4), Ch(7): Komplexchemosensillen mit 3, 4 bzw. 7 Einheiten	pM	periphere Mikrotubuli
Ci	Cilium	R	Reservoir
D	Dendrit	S	Septum der Dendritenscheide
d	dorsal	s.H.	<i>sensu</i> Hennig
dlg	dorsolaterale Sensillengruppe des Maxillarpalpus	s.l.	<i>sensu lato</i> (im weiteren Sinne)
DS	Dendritenscheide	s.s.	<i>sensu stricto</i> (im engeren Sinne)
dw-wp	„double-walled wall-pore sensillum“ (doppelwandiges Geruchssensillum)	s.W&B	<i>sensu</i> Wood und Borkent (1989)
EcS50	Einzelchemosensillum mit ca. 50 SZ	S1/2	Sensillum ohne modalitätsspezifische Strukturen mit 1 bzw. 2 SZ
eD	erweitertes Dendritenscheidenlumen	S1/F	S1-Sensillum als Cone-Fortsatz
eDS2/3	Sensillum mit eD und 2 bzw. 3 SZ	Sg	Sensillengruppe
Ep	Epikutikula	Sk	Subkutikula
Ev	Exuvialspalt	SOP	„sense organ precursor“
Ex	Exokutikula	Sp/SP	Scolopalorgan
F	Einfaltung der Dendritenscheide	SRV	Signal-zu-Rausch-Verhältnis
GM	Gelenkmembran	SS	Sockelseptum
Gw	Geißelwurzel	St	Stemma
hD	„heller“ Dendrit	sw-wp	„single-walled wall-pore sensillum“ (einfachwandiges Geruchssensillum)
Hk	Häutungskanal	SZ	Sinneszelle
Hp	Häutungspore	th	thekogene Hilfszelle
Hz	Hilfszelle	to	tormogene Hilfszelle
i	innen	tr	trichogene Hilfszelle
iD	inneres Dendritenglied	TS1	Sensillum mit Tubularkörper und gefalteter Dendritenscheide und einer mechanosensitiven SZ
iS	innerer Sensillenlymphraum		Index b/m/d: basal/median/distal
K	Kutikula	v	ventral
K-I	Kanal I (= Dendritenscheidenlumen)	Z	Zellausläufer
K-II	Kanal II (= äußerer Sensillenlymphraum)	Zk	Zellkern
KK	Kutikulakappe	ZNS	Zentrales Nevensystem
KS	Kutikulasockel	ΔS2/3	„delta“-Sensillum, mit Dendriten unterschiedlicher Elektronendichte und 2 bzw. 3 SZ
L	Lamellensystem der stratoterminalen SZ		
L1	Zementschicht der Epikutikula		
L2	Lipid- oder Wachsschicht der Epikutikula		

