

**Ernährungssystem, Verhalten und Wehrsekret  
des subsozialen Phlaeothripinen  
*Suocerathrips linguis* MOUND & MARULLO, 1994  
(Insecta, Thysanoptera, Tubulifera)**

**Dissertation**

zur Erlangung des wissenschaftlichen Grades  
doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt der

Naturwissenschaftlichen Fakultät I  
Biowissenschaften

der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

von

Frau Uta Gehlsen

geboren am: 06.02.1978 in: Halle (Saale)

Gutachter:

1. Prof. Dr. Gerald Moritz (MLU Halle-Wittenberg)
2. Prof. Dr. Konrad Dettner (Universität Bayreuth)
3. Prof. Dr. Rolf Ziegler (University of Arizona)

Halle (Saale), 27.04.2009

## Gliederung

<b>1.</b>	<b>Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>2.</b>	<b>Material und Methoden</b>	<b>8</b>
2.1.	Versuchstiere	8
2.1.1.	Verwendete Arten	8
2.1.2.	Haltung und Zucht	8
2.2.	Präparationsmethoden	10
2.2.1.	Lichtmikroskopie	10
2.2.1.1.	Totalpräparate	10
2.2.1.2.	Paraffineinbettung	11
2.2.1.3.	Semidünnschnitte	13
2.2.2.	Rasterelektronenmikroskopie SEM	14
2.2.3.	Transmissionselektronenmikroskopie TEM	16
2.2.4.	Frischpräparation	17
2.3.	Molekulare Untersuchungen	17
2.3.1.	DNA-Isolierung	17
2.3.2.	Polymerase-Kettenreaktion PCR	18
2.3.3.	Gel-Elektrophorese	20
2.4.	Gaschromatographie und Massenspektrometrie GC/MS	20
2.4.1.	Analyse des Analsekretes	21
2.4.2.	Derivatisierung mit Dimethyldisulfid (DMDS)	22
2.4.3.	Kováts Retentionsindex	23
2.5.	Ethologische Beobachtungen	24
<b>3.</b>	<b>Ergebnisse</b>	<b>25</b>
3.1.	Digestionssystem	25
3.1.1.	Mundwerkzeuge	25
3.1.2.	Darm und Adnexe	26
3.1.2.1.	Stomodaeum und Glandulae labiales	26
3.1.2.2.	Mesenteron und Vasa malpighii	27
3.1.2.3.	Proctodaeum und Glandulae rectales	28

---

3.1.3.	Ernährungsweise	28
3.2.	Wehrsekret des Enddarms	31
3.2.1.	Aliphatische n-Alkane, n-Alkene und n-Alkadiene	34
3.2.2.	Acetate	35
3.2.3.	Fettsäuremethylester	40
3.3.	Sozialität und Funktionsmorphismen	41
3.3.1.	Sexualdimorphismus - Extraintestinales Pilzreservoir	42
3.3.2.	Dealation, Flügelmorphismus und Sex Ratio	43
<b>4.</b>	<b>Diskussion</b>	<b>49</b>
4.1.	Digestionssystem	49
4.1.1.	Mundwerkzeuge	49
4.1.2.	Stomodaeum	52
4.1.3.	Glandulae labiales	53
4.1.4.	Mesenteron	54
4.1.5.	Vasa malpighii	57
4.1.6.	Proctodaeum sowie Glandulae rectales	63
4.1.7.	Ernährungsweise	66
4.2.	Chemische Ökologie des Wehrsekretes	68
4.2.1.	Aliphatische n-Alkane, n-Alkene und n-Alkadiene	70
4.2.2.	Acetate	74
4.2.3.	Fettsäuremethylester	81
4.2.4.	Biosynthese	85
4.3.	Sozialität	86
4.3.1.	Brutpflege und Sex Ratio	86
4.3.2.	Dealation und Flügelmorphismus	93
4.3.3.	Sexualdimorphismus - Extraintestinales Reservoir	96
<b>5.</b>	<b>Zusammenfassung</b>	<b>101</b>
<b>6.</b>	<b>Literatur</b>	<b>104</b>
<b>7.</b>	<b>Anhang</b>	<b>145</b>
7.1.	Tafeln	145

---

7.2.	Abkürzungsverzeichnis	172
7.3.	Danksagung	175
7.4.	Lebenslauf	177
7.5.	Eidesstattliche Erklärung	178

## 1. Einleitung

In der Ordnung der Thysanoptera wurden bisher ca. 5500 größtenteils weltweit verbreitete Arten beschrieben (LEWIS 1973, MORITZ *et al.* 2001). Die auch als Thripse, Fransenflügler oder Blasenfüße bezeichneten Mikroinsekten sind meist 1 - 3 mm groß und vorwiegend hellgelb bis dunkelbraun gefärbt. Sie besitzen charakteristisch asymmetrisch gestaltete, stechend-saugende Mundwerkzeuge, zwei Paar befranste, membranöse Flügel, ein- bzw. zweigliedrige Tarsen mit einem hoch spezialisierten Arolium (HEMING 1971, MORITZ 1989c) sowie reduzierte Abdominalstigmata (MORITZ 1985). Die Thysanopteren werden in zwei Unterordnungen unterteilt, die sich in ihrer Morphologie, Biologie, Verbreitung sowie ihrem ökonomischen Status stark unterscheiden. Während die Terebrantia ihre Eier mit Hilfe eines orthopteroiden Legeapparates (Ovipositor) im Pflanzengewebe versenken, befestigen die Tubulifera diese oft mit Kittsubstanzen auf dem Substrat, z. B. Blättern, Blüten, Pilzen, totem Holz oder Detritus. Vor allem die pflanzensaftsaugenden Vertreter der Terebrantia standen bisher aufgrund ihrer wirtschaftlichen Schädigung durch den Saugvorgang *per se*, sowie die potentielle Übertragung von Viren, Bakterien und Pilzen, im Mittelpunkt der Forschung (Übersichten in ANANTHAKRISHNAN 1993, MORITZ 2006). Weit weniger beachtet wurden dagegen die über 3200, sich oftmals von Pilzsporen und -hyphen ernährenden Vertreter der Phlaeothripidae, der einzigen Familie der Tubulifera. Aufgrund der oftmals spezialisierten Verbindung mit Pilzarten ist eine standardisierte Laborhaltung über längere Zeiträume meist kompliziert oder gar unmöglich. Auch gestaltet sich trotz molekularer Verwandtschaftsanalysen (CHAPMAN & CRESPI 1998) und der beginnenden Nutzung von ribosomalen ITS1- und ITS2-Regionen gestützten Identifikationsmethoden (MORITZ *et al.* 2000, 2001, 2004c, MORITZ 2005) die systematische Gruppierung dieser artenreichen Familie noch immer schwierig. Während zur Morphologie und Anatomie der pflanzensaftsaugenden Thrips-Arten zahlreiche, ausführliche Arbeiten vorliegen (Übersicht in MORITZ 2006), sind die Kenntnisse zum Bau der Phlaeothripiden weiterhin lückenhaft. MOUND & PALMER (1983) charakterisieren ausführlich die Unterfamilie der Idolothripinae, welche typische Anpassungen an eine pilzsporenfressende Ernährungsweise zeigt. Studien von ANANTHAKRISHNAN (1955) und SHARGA (1933) beschäftigen sich dagegen mit der Anatomie ausgewählter

phytosuger Phlaeothripiden-Arten. Trotzdem sind im Hinblick auf eine pilzfressende Ernährung und soziale Lebensweisen im Vergleich zu pflanzensaftsaugenden, solitären Vertretern der Terebrantia und Tubulifera weitere erhebliche morphologische Abwandlungen und Anpassungen zu erwarten, die weiterführende Untersuchungen sinnvoll erscheinen lassen.

Das Hauptaugenmerk der vorliegenden Arbeit liegt auf dem Phlaeothripiden *Suocerathrips linguis* MOUND & MARULLO. Von A. SCOTT-BROWN im Royal Botanical Garden London entdeckt und von MOUND & MARULLO (1994) erstmals beschrieben, wurde diese morphologisch schlicht strukturierte, einheitlich dunkel pigmentierte und dorsoventral auffällig abgeflachte Art bisher nur auf *Sansevieria spec.* (Ruscaceae) (Tafel I, Abb. 1) nachgewiesen. Trotz der anscheinend essentiellen Bindung fungiert diese Sukkulente jedoch nicht direkt als Wirtspflanze, sondern dient vielmehr niederen Pilzen, vor allem Ascomyceten als Habitat, welche wiederum wahrscheinlich von *S. linguis* als Nahrungsquelle genutzt werden (MORITZ 2002). Das native Verbreitungsgebiet von Arten der Gattung *Sansevieria* gibt BROWN (1915) mit dem tropischen Zentral- und den trockenen Regionen Ost- und Südafrikas an, so dass die ursprüngliche Herkunft von *S. linguis* ebenfalls dort vermutet wird (MORITZ 2002). Ungewöhnlich sind Aggregationen von zum Teil hunderten von Individuen aller Ontogenesestadien, die lokal wochenlang bestehen bleiben können (MORITZ *et al.* 2004d). Ebenso deuten Synchronisationen der Flugaktivität, des Kopulationsverhaltens und der Eiablage (MORITZ *et al.* 1998), sowie ein aktiver Transport der Eier mit Hilfe der Vorderextremitäten zu gemeinsamen Sammelpunkten (MORITZ 2002) auf ein deutliches Sozialverhalten von *S. linguis* hin.

Die meisten Thysanopteren sind solitär lebende Insekten, die sich maximal während bestimmter Entwicklungsphasen zu temporären Aggregationen zusammenfinden. Einige Arten der Phlaeothripidae zeigen jedoch ein hoch entwickeltes Sozialverhalten, ähnlich den Vertretern eusozialer Hymenoptera. Oftmals einhergehend mit Domizil- und Gallbildung, kooperativer Brutpflege und dem Vorhandensein verschiedener Kasten (u. a. CHAPMANN *et al.* 2000, CRESPI 1992b, CRESPI *et al.* 1998, 2004, KRANZ *et al.* 1999, 2001, MORRIS *et al.* 2002), rückt es diese Arten in den Blickpunkt verhaltensbiologischer Untersuchungen.

Hoch soziales Verhalten findet sich weit verbreitet im Tierreich bei Insekten (Hymenoptera, Isoptera: WILSON 1971, BUSCHINGER 2003, Thysanoptera: CHAPMAN *et*

---

al. 2000, CRESPI 1992b, KRANZ *et al.* 1999, 2001, MORRIS *et al.* 2002, Aphidina: STERN & FOSTER 1996, Coleoptera: KENT & SIMPSON 1992) und anderen Arthropoden (*Alpheus spec.*, *Synalpheus spec.*: DUFFY 1996, DUFFY *et al.* 2000), aber auch bei Vertretern der Mammalia (*Heterocephalus glaber* RÜPPELL 1842: SHERMAN *et al.* 1991, *Helogale parvula*: CREEL & WASER 1994, *Suricata suricatta*: CLUTTON-BROCK *et al.* 2004) und Aves (*Melanerpes formicivorus*: STACEY 1979, *Acrocephalus sechellensis*: KOMDEUR 1994). Eusozialität als die höchste Stufe sozialer Verbände ist dabei durch kooperatives Zusammenleben von mindestens zwei Generationen, Arbeitsteilung, Polyethismus und Kastenbildung gekennzeichnet (GATTERMANN *et al.* 2006). BATRA (1966) beschreibt dazu eine generationenübergreifende Bienenkolonie mit reproduktiver Arbeitsteilung und kooperativer Brutpflege und gebraucht als Erster den Begriff „eusozial“. MICHENER (1969), WILSON (1971), GADAKAR (1994), CRESPI & YANEGA (1995) und SHERMAN (1995) beschreiben übereinstimmend als gegebene Kriterien, eine Aggregation von Eltern und Nachkommen, kooperative Brutpflege und Arbeitsteilung. Trotz der Kritik an MICHENERS Definition, dass sich diese zu speziell auf Bienen bezieht und für die Betrachtung sozialer Varianzen anderer Arthropoden nicht geeignet ist, stimmt sie weitgehend mit WILSONS Einteilung überein. Nach WILSON (1971) (siehe Tab. 1 u. 2) können Arten nach ihrer subsozialen, quasisozialen, semisozialen, primitiv und hoch eusozialen Lebensweise unterschieden werden, wobei der semi- oder parasoziale Weg der Evolution der Eusozialität vom subsozialen Weg abzugrenzen ist. Da die gegebenen Faktoren unabhängig voneinander existieren, definieren sich die Zwischenstufen von solitär bis eusozial durch die Kombination von einzelnen Merkmalen.

**Tab. 1:** Definition verschiedener Sozialisierungsgrade des semi- oder parasozialen Weges der Evolution Eusozialität nach WILSON (1971)

	Faktor	Faktor	Faktor	Faktor
Sozialisierungsgrad	Gemeinsame Kolonien	Kooperative Brutpflege	Reproduktive Arbeitsteilung/ Kastenbildung	Überlappende Generationen
Solitär	-	-	-	-
Kommunal	+	-	-	-
Subsozial	+	-	-	-
Quasisozial	+	+	-	-
Semisozial	+	+	+	-
Eusozial	+	+	+	+

**Tab. 2:** Definition verschiedener Sozialisierungsgrade des subsozialen Weges der Evolution der Eusozialität nach WILSON (1971)

	Faktor	Faktor	Faktor	Faktor
Sozialisierungsgrad	Brutpflege durch Mutter	Überlappende Generationen	Kooperative Brutpflege	Reproduktive Arbeitsteilung/ Kastenbildung
Solitär	-	-	-	-
Primitiv subsozial	+	-	-	-
Intermediär subsozial I	+	+	-	-
Intermediär subsozial II	+	+	+	-
Eusozial	+	+	+	+

In den 1990-er Jahren kam es immer wieder zu Diskussionen und Unklarheiten bezüglich der Definition von „echter“ Sozialität (CRESPI & YANEGA 1995, KELLER & PERRIN 1995, SHERMAN *et al.* 1995, REEVE *et al.* 1996, WCISLO 1997). Das Hauptproblem der Definition von WILSON war der Begriff der reproduktiven Arbeitsteilung, da er nur schwer klar zu umreißen ist und mehrere Interpretationen

zulässt. Die meisten Arbeiten bemühen sich deshalb um eigenständige Definitionen, um auch komplexen Formen der Sozialität gerecht zu werden die sich mit WILSONS Schema nicht beschreiben lassen. COSTA & FITZGERALD (2005) fordern ein flexibleres Konzept und bemängeln das Fehlen eigenständiger Beschreibungen für subsoziale oder solitäre Arten, welche bisher nur negativ vergleichend mit eusozialen Gruppen definiert wurden und raten daher die Verwendung des neutralen Begriffs sozial an. Auch ELZINGA (2000) unterscheidet lediglich eusoziale Isoptera, Hymenoptera, Aphiden und Gallen induzierende Thripse von „eusozialähnlichen“, generationen-überlappenden Arten, wohingegen GULLAN & CRANSTON (2000) solitär, gesellig, subsozial und eusozial kategorisieren und ebenso wie CRESPI & YANEGA (1995) Eusozialität bei Thripsen und Aphiden am Vorhandensein morphologischer und verhaltensbiologischer Kasten festmachen. Die Betrachtung von Einzelfällen macht die Schwierigkeiten deutlich, innerhalb verschiedener Arthropodentaxa einheitliche Definitionen zu erstellen. So zeigen TRIPLEHORN & JOHNSON (2005) bei Thysanopteren Arten mit Soldatenkasten, aber ohne Reproduktionsteilung, während KIESTER & STRATES schon 1984 mit *Anactinothrips gustaviae* MOUND & PALMER eine Thripsart beschreiben, die zwar keine Kasten besitzt, aber zentrale Futterplätze anlegt und kooperative Brutpflege, Eiablage und Verteidigung betreibt. COSTA & FITZGERALD (2005), WCISLO (2005), CRESPI (2005) und LACEY & SHERMAN (2005) diskutieren die zurückliegende Debatte, doch es kommt weiterhin nicht zu einem Konsens. Die drei vorherrschenden Ansätze bleiben (a) die Abgrenzung von Eusozialität zu anderen kooperativen Gesellschaften (CRESPI & YANEGA 1995), (b) die Gemeinsamkeit eines breiten Spektrums aller kooperativen, sozialen Systeme inklusive Eusozialität (SHERMAN *et al.* 1995) und (c) die Erklärung eusozialer Gesellschaften mit Hilfe ihrer phylogenetischen Beziehungen (WCISLO 1997).

Da eine erfolgreiche Ontogenese bei *S. linguis* an die Anwesenheit adulter Individuen gebunden ist, erfolgte von MORITZ (2002) zunächst die Einstufung des vorliegenden Versuchstieres als subsozial. Hinsichtlich der aktuellen Definitionen werden jedoch weitere Abgrenzungen innerhalb einer solchen Lebensweise nötig. Mit dem auch unter Laborbedingungen standardisiert haltbaren Versuchstier *S. linguis* ergibt sich die Möglichkeit auch langfristig detaillierte morphologische und verhaltensbiologische Erkenntnisse über eine subsoziale Art zu gewinnen und diese in engem Zusammenhang mit solitären und eusozialen Thysanopteren-Arten zu diskutieren.

Zahlreiche Insekten verteidigen sich chemisch gegen Pradatoren und Parasitoide, wobei komplexe Zusammenhange zwischen verschiedenen okologischen Faktoren und einer solchen Fahigkeit deutlich werden. So zeigen z. B. langlebige und in Aggregationen lebende Arten oft ein groeres Vermogen zu einer chemischen Verteidigung als kurzlebige solitare. Nach ihrer Wirkart konnen mechanisch wirkende, klebrige oder schleimige Sekrete von echten Giften und von leichtfluchtigen Repellents unterschieden werden. Dabei besitzen letztere vor allem Signalwirkungen, wahrend Gifte und Sekrete stets direkte Wirkungen zeigen (Ubersichten in BLUM 1981, PASTEELS *et al.* 1983).

Die Produktion von Semiochemikalien erfolgt in speziellen, exokrinen Drusen. Bei Insekten kommen hier vor allem die Mandibel-, Maxillar-, Sternal- und Labialdrusen, sowie Pavan-, Dufour-, Anal- und Giftdrusen zum Einsatz, wobei bisher insgesamt mehr als 100 verschiedene Drusen nachgewiesen werden konnten (BILLEN & MORGAN 1998). Bei einigen Lepidopteren dienen auch spezielle Duftschuppen auf den Flugeln, so genannte Androkonien, zur Erzeugung von Pheromonen (GATTERMANN *et al.* 2006). Die abgegebenen Substanzen sind Sekundarmetabolite des Korpers und beinhalten ein breites Spektrum einfacher Verbindungen, wie Alkane, Alkene, Alkohole, Aldehyde, Fettsauren und ihre Derivate sowie Ester, aber auch aromatische Verbindungen, Terpenoide, Alkaloide u.s.w. (Ubersicht in DETTNER 2003a). Sie konnen *de novo* gebildet werden, oder mit der Nahrung aufgenommen und anschlieend verandert werden. Die Wirkung kann sich auf Einzelsubstanzen begrunden (z. B. *Haplothrips leucanthemi* (Thysanoptera): BLUM *et al.* 1992, *Lymantria dispar* (Lepidoptera): GRAHAM & PRESTWICH 1992, *Atta texana* (Hymenoptera): TURLINSON *et al.* 1971), oft ist die Hauptkomponente allein jedoch wenig oder gar nicht wirksam und erst synergistische Effekte mit zum Teil nur in Spuren enthaltenen Nebenkomponten ermoglichen eine artspezifische Funktionalitat (z. B. *Tetramorium caespitum* (Hymenoptera): ATTYGALLE & MORGAN 1983, *Sesia apiformis* (Lepidoptera): FRANCKE *et al.* 2004, *Gynaikothrips ficorum* (Thysanoptera): HOWARD *et al.* 1987, *Aenictus spec.* (Hymenoptera): OLDHAM *et al.* 1994).

Bei Storungen, z. B. bei Annaherung von potentiellen Pradatoren wie Ameisen, Raubmilben, carnivoren Thysanopteren oder Wanzen (Ubersicht in SABELIS & VAN RIJN 1997), sind Thysanopteren in der Lage ihr Abdomen nach vorn uber den Kopf zu heben und ein Wehrsekret gezielt auf den Angreifer abzugeben (LEWIS 1973).

Dieses Verhalten ist bei Phlaeothripiden besonders ausgeprägt (TERRY 1997), welche dafür einen mit unterschiedlich langen Borsten besetzten Tubus nutzen (HOWARD *et al.* 1983, TSCHUCH *et al.* 2004). Das Sekret kann als Allomon (Repellent), Alarmpheromon oder Kairomon wirken (HOWARD *et al.* 1987, TEERLING *et al.* 1993a, b) und nach Ende der Gefahrensituation auch wieder in den Körper eingesogen werden, wobei als Reservoir wahrscheinlich der Enddarm dient (HOWARD *et al.* 1983). Als Bestandteile von Wehrsekreten wurden bei Thysanopteren dabei bisher aliphatische Kohlenwasserstoffe, Pyranone, Carbonsäuren, Terpenoide, Aromate sowie verschiedene Acetate und zyklische Ester nachgewiesen (Übersicht in MORITZ 2006).

Bereits TURLINSON (1988) erkannte die Wichtigkeit der qualitativen Kenntnis möglichst aller Komponenten verschiedener Wehrsekrete. Mit der weiterführenden Erforschung der entsprechenden Biosynthesen wird für den Menschen eine effektive Nutzung dieser Verbindungen möglich. So ergeben sich aus der meist nicht toxischen, aber abschreckenden Wirkung gegen viele Arthropoden-Arten neue Perspektiven der ökologisch korrekten Schädlingskontrolle und -bekämpfung (Übersichten in BOWERS 1992, MC NEIL 1992). Da auch im Wehrsekret von *S. linguis* bereits eine neuartige Verbindung als Repellent gegen Ameisen nachgewiesen wurde (TSCHUCH *et al.* 2005), gestattet die Erfassung des funktionellen Zusammenhangs der restlichen Komponenten ein besseres Verständnis der generellen Wirkung.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Versuchstiere

#### 2.1.1. Verwendete Arten

In der vorliegenden Arbeit wurden die in der folgenden Tabelle aufgeführten Thysanopteren-Arten bearbeitet und verglichen.

**Tab. 3:** Verwendete Arten

Art	Autor/ Jahr	Unterordnung	Familie	Herkunft
<i>Suocerathrips linguis</i>	MOUND & MARULLO, 1994	Tubulifera	Phlaeothripidae	Laborzucht
<i>Haplothrips tritici</i>	KURDJUMOV, 1912	Tubulifera	Phlaeothripidae	Bulgarien
<i>Idolothrips spectrum</i>	HALIDAY, 1852	Tubulifera	Phlaeothripidae	Australien
<i>Frankliniella occidentalis</i>	(PERGANDE, 1895)	Terebrantia	Thripidae	Laborzucht
<i>Hercinothrips femoralis</i>	(O.M. REUTER, 1891)	Terebrantia	Thripidae	Laborzucht
<i>Thrips tabaci</i>	LINDEMANN, 1888	Terebrantia	Thripidae	Laborzucht

#### 2.1.2. Haltung und Zucht

##### *Suocerathrips linguis*:

Eine Startpopulation von *S. linguis* wurde der Arbeitsgruppe Entwicklungsbiologie der MLU Halle-Wittenberg 1999 vom British Museum Natural History (P. Griffiths, A. Scott-Brown) dankenswerterweise zur Verfügung gestellt. Zur Erfassung der morphologischen Daten wurden männliche und weibliche Tiere von *S. linguis*

---

(Phlaeothripinae, Tubulifera) auf *Sansevieria trifasciata* PRAIN (Ruscaceae) in sich selbstständig vermehrenden Kolonien gehalten. Die Stammhaltung erfolgte in einem klimatisierten Haltungsraum, mit einem Lichtregime von LD = 16:8 (Licht an: 6.00 Uhr MEZ) und einer Temperatur von 23 °C ± 1 K. Das Absammeln von Adulten und Larven erfolgte bei Bedarf mit einem Pinsel direkt von der Versuchspflanze. Da *S. linguis* seine Eier am Boden und zwischen den Blättern junger Pflanzentriebe ablegt, wurden zum Erhalten aller präimaginalen Stadien jeweils junge Triebe entfernt und die Tiere in einer Petrischale vorsichtig separiert.

*Haplothrips tritici*:

*H. tritici* wurde im Juni 2006 in Kostinbrod (Bulgarien) von *Triticum aestivum* L. (Poaceae) abgesammelt und mir freundlicherweise von Vladimir Krumov zur Verfügung gestellt. Die Proben befanden sich in 70%-igem Ethanol und wurden weitergehend für lichtmikroskopische Untersuchungen vorbereitet und verwendet.

*Frankliniella occidentalis*:

Die Haltung von *F. occidentalis* erfolgte in einem klimatisierten Zuchtraum (Temperatur 23 °C ± 1 K, Lichtregime LD = 16:8 (Licht an: 6.00 Uhr MEZ)) auf Buschbohnen (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). Bei Bedarf wurden die Tiere mit einem Pinsel direkt von den Pflanzen abgesammelt.

*Idolothrips spectrum*:

In Araldit eingebettete Exemplare von *I. spectrum* standen zur Verfügung und wurden weitergehend histologisch und mikroskopisch untersucht.

*Hercinothrips femoralis*:

*H. femoralis* wurde in einem klimatisierten Zuchtraum (Temperatur 23 °C ± 1 K, Lichtregime LD = 16:8 (Licht an: 6.00 Uhr MEZ) in einem separaten Gazekäfig auf Basilikum (*Ocimum basilicum* L., Lamiaceae) gehalten und für Versuchszwecke mit einem Pinsel abgesammelt.

*Thrips tabaci*:

Die Haltung von *T. tabaci* erfolgte ganzjährig in einem separaten Gazekäfig in einem Laborraum mit entsprechend schwankender, natürlicher Umgebungstemperatur, Luftfeuchte und Beleuchtung auf Porree (*Allium porrum* L., Alliaceae). Die Tiere wurden bei Bedarf mit einem Pinsel abgesammelt.

## 2.2. Präparationsmethoden

## 2.2.1. Lichtmikroskopie

## 2.2.1.1. Totalpräparate

Zur Untersuchung der Mundwerkzeuge wurden die Tiere in Streckflüssigkeit überführt (AGA, Zusammensetzung: 60 % Ethanol : Glycerol : Essigsäure = 10 : 1 : 1), in einer aufsteigenden Ethanolreihe entwässert, in  $\alpha$ -Terpineol verbracht und anschließend in Kanadabalsam eingebettet. Aufgrund ihrer einheitlich, dunkelbraunen Färbung mussten die adulten *S. linguis* außerdem 48 h in 5%-iger NaOH gebleicht werden (Tab. 4). Die Larval- und Metamorphosestadien wurden wegen des umfangreichen Fettkörpers vor der Präparation für 30 min bei 60 °C mit 90%-iger Milchsäure mazeriert.

**Tab. 4:** Zeitplan für die Totalpräparation

	Konzentration	Temperatur	Dauer
Milchsäure	90 %	60 °C	30 min
AGA		RT	1 h
Ethanol	60 %	RT	24 h
NaOH	5 %	RT	<48 h
dH <sub>2</sub> O		RT	1 h
Ethanol	60 %	RT	24 h
Ethanol	70 %	RT	1 h
Ethanol	80 %	RT	20 min

Ethanol	95 %	RT	10 min
Ethanol	100 %	RT	5 min
Terpineol		RT	30 min
Kanadabalsam			

### 2.2.1.2. Paraffineinbettung

Die abgesammelten Tiere (*S. linguis*) wurden direkt in Carnoy überführt (Zusammensetzung: 100 % Ethanol : Chloroform : Eisessig = 6 : 3 : 1, ROMEIS 1989) und eine Stunde bei Raumtemperatur fixiert. Die in 70%-igen Ethanol vorliegenden *H. tritici* wurden aus diesem ebenfalls direkt in Carnoy verbracht. Es schloss sich eine Dehydrierung in einer aufsteigenden Ethanolreihe und Isopropanol an. Anschließend wurden die Tiere in Paraffin eingebettet (Tab. 5). Zur Überführung des fixierten Materials erwiesen sich mit Gaze verschlossene modifizierte Pasteurpipetten als vorteilhaft (nach MORITZ 1982a). Mit einem Schlittenmikrotom (Leica, Typ SM 2000 R) wurden transversale, frontale und sagittale Schnittserien angefertigt. Die Schnittdicke betrug 6 - 8 µm.

Die Entparaffinierung der auf Objektträger überführten, getrockneten und gestreckten Schnitte erfolgte über Xylol und eine absteigende Ethanolreihe.

**Tab. 5:** Zeitplan für die Entwässerung und Paraffineinbettung

	Konzentration	Dauer
Ethanol	70 %	1 h
Ethanol	80 %	1 h
Ethanol	90 %	1 h
Ethanol	100 %	1 h
Isopropanol I	100 %	2 h
Isopropanol II	100 %	2 h
Isopropanol III	100 %	2 h
Isopropanol : Paraffin	1 : 1	24 h
Paraffin I	100 %	24 h
Paraffin II	100 %	24 h
Paraffin III	100 %	24 h

Die Routinefärbung der Schnitte erfolgte nach der Hämatoxylin-Eosinmethode von SMITH & BRUTON (1979) bzw. Hämalaun-Eosin-Färbung nach ROMEIS (1989) (Tab. 6).

**Tab. 6:** Zeitplan für die Hämalaun-Eosin-Färbung

	<b>Dauer</b>
Hämalaun	6 min
H <sub>2</sub> O	10 min
dH <sub>2</sub> O	1 min
Eosin	5 min
dH <sub>2</sub> O	1 min
96 % Ethanol	1 min
Isopropanol	2 min
Xylol	2 min
Kanadabalsam	

Zum histologischen Nachweis der Pilze in den Tieren kamen zwei Methoden zum Einsatz. Die Fluoreszenzfärbung mit Calcofluor<sup>®</sup>White ST nach ROHRINGER *et. al* (1977) ist ein sehr sensitiver Nachweis von Pilzen in geringer Keimzahl. Es bindet an Cellulose und ähnliche Polysaccharide, wie z. B. Chitin. Zur Behandlung wurden die entparaffinierten Schnitte aus destilliertem Wasser in 0,1 % (w/v) Calcofluor<sup>®</sup>White ST in 0,1M Tris/HCl Puffer (pH = 8,5) überführt, 5 min gefärbt und anschließend viermal 10 min mit destilliertem Wasser gespült.

Mit Hilfe der Methenamin-Silbernitratfärbung nach GOMORI (GROCOTT 1955) können argentaaffine Strukturen z. B. in enterochromaffinen Zellen und Basalmembranen schwarz angefärbt werden, die Gegenfärbung erfolgt mit Lichtgrün. Zur Verwendung kam ein entsprechendes Färbungskit (Merck) (Tab. 7).

**Tab. 7:** Zeitplan für die Methenamin-Silbernitratfärbung

	<b>Temperatur</b>	<b>Zeit</b>
dH <sub>2</sub> O	RT	2 min
Periodsäure	RT	10 min

dH <sub>2</sub> O	RT	3 x 30 s
Silbernitrat/Methenaminborat	55 °C	45 min
dH <sub>2</sub> O	RT	3 x 30 s
Goldchlorid	RT	1 min
dH <sub>2</sub> O	RT	30 s
Natrium-Thiosulfat	RT	2 min
Leitungswasser (fließend)		3 min
dH <sub>2</sub> O	RT	30 s
Lichtgrün SF	RT	3 min
dH <sub>2</sub> O	RT	30 s
Xylol (Entwässerung)	RT	
Kanadabalsam		

Die Färbung der Pilze auf den *Sansevieria*-Pflanzen erfolgte mit Hilfe von Coomassie-Brillant-Blau nach SCHÜTZ (2003). Coomassie färbt durch Anlagerung an die basischen Seitenketten der Aminosäuren Proteine unspezifisch an. Die Pilze erscheinen dunkelblau. Nach vollständigem Lösen von 0,06 g Coomassie in 40 ml Methanol, wurden 10 ml Essigsäure zugegeben, mit destilliertem Wasser auf 100 ml aufgefüllt und die Blattproben für 5 min gefärbt. Anschließend wurde mehrmals mit destilliertem Wasser gespült.

Die lichtmikroskopische Auswertung und Dokumentation erfolgte mit einem Leitz-Forschungsmikroskop (Leitz DMRBE, Leica) und dem Automontageprogramm (SYNCROSCOPY, Synoptics Ltd.).

### 2.2.1.3. Semidünnschnitte

Die in 70%-igem Ethanol aufbewahrten Proben von *H. tritici* wurden zunächst für 1 h in 0,1 M Sörensen-Phosphatpuffer gespült und anschließend ebenso wie frisch abgesammelte *S. linguis* in 4%-igem Paraformaldehyd in 0,1 M Sörensen-Phosphatpuffer (pH 7,2) (ROBINSON *et al.* 1987) für 3 h bei 4 °C und für 1 h bei Raumtemperatur fixiert. Danach wurden die Proben viermal je 20 min und über Nacht bei Raumtemperatur mit Phosphatpuffer gewaschen. Die Nachfixierung erfolgte für 2 h mit 2%-igem Osmiumtetroxid in 0,1 M Phosphatpuffer bei Raumtemperatur. Im Anschluss wurde mit destilliertem Wasser abermals viermal für 20 min gewaschen

und über eine unvergällte, aufsteigende Alkoholreihe entwässert. Die Einbettung erfolgte in Propylenoxid und Epoxidharz (Araldit CY 212, Agar Scientific) (Tab. 8). Exemplare von *I. spectrum* standen bereits eingebettet zur Verfügung.

**Tab. 8:** Zeitplan für die Entwässerung und Epoxidharzeinbettung

	Konzentration	Temperatur	Dauer
Ethanol	30 %	RT	2 x 10 min
Ethanol	50 %	RT	2 x 10 min
Ethanol	70 %	RT	2 x 10 min
Ethanol	80 %	RT	2 x 10 min
Ethanol	95 %	RT	2 x 10 min
Ethanol	100 %	RT	2 x 10 min
Propylenoxid PO	100 %	RT	2 x 10 min
Harz : PO	1 :1	RT	2 x 24 h
Harz	100 %	65 °C	48 h
Zusammensetzung Harz: Araldit (20 ml), DDSA (22 ml), BDMA 3 % (1,1 ml)			

Nach dem trapezförmigen Antrimmen der polymerisierten Proben erfolgte mit Hilfe von selbst gefertigten Glasmessern (Polysciences INC, 7800 Knife Maker 7801 A, LKB) mit einem Ultramikrotom (Ultracut R, Leica) die Herstellung von Semidünnschnitten (1000 nm). Die Schnitte wurden in bidestilliertes Wasser auf Objektträger überführt und hitzefixiert. Nach Verdampfen des Wassers wurde auf einer Heizplatte mit 0,5 % alkoholischer Safraninlösung (SERVA) (ROMEIS 1989) gefärbt und die Farbreste wurden anschließend mit destilliertem Wasser abgespült. Die Auswertung erfolgte mittels Lichtmikroskop (Leitz DMRBE, Leica) und dem Automontageprogramm (SYNCROSCOPY, Synoptics Ltd.).

### 2.2.2. Rasterelektronenmikroskopie SEM

Zur Untersuchung der Mundwerkzeuge und des Verdauungssystems adulter und präimaginaler Stadien von *S. linguis* wurde zunächst mit Carnoy fixiert (siehe 2.2.1.2.) und anschließend in Paraffin eingebettet (Tab. 5). Mit einem Schlittenmikrotom wurden unter ständiger Kontrolle mittels Binokular 10 µm dicke Schnitte

durchgeführt, um das Tier zu halbieren bzw. transversale und sagittale Schnittserien anzufertigen. Die Ziele waren, eventuell einziehbare Strukturen der Mundwerkzeuge sichtbar zu machen, sowie mögliche Besonderheiten der Darmepithelien aufzuzeigen. Wurde eine geeignete Schnittfläche gefunden, konnte die Probe mit Xylol entparaffiniert und der weiteren rasterelektronenmikroskopischen Präparation zugänglich gemacht werden (Tab. 9).

**Tab. 9:** Zeitplan für die Entparaffinierung

	Temperatur	Zeit
Xylol	40 °C	2 x 15 min
Xylol	40 °C	2 x 30 min
Xylol	RT	2 h
Xylol	RT	24 h
96 % Ethanol	RT	20 min
HMDS	RT	10 min

Für die Totalpräparation aller Entwicklungsstadien und Flügelmorphen von *S. linguis* wurden die Proben bei Raumtemperatur in modifiziertem Carnoy (Zusammensetzung: 100 % Ethanol : Chloroform : Eisessig = 3 : 1 : 1) fixiert, in einer aufsteigenden, unvergällten Ethanolreihe entwässert und ebenfalls mit Hexamethyldisilazan behandelt (Tab. 10).

**Tab. 10:** Zeitplan für die Entwässerung für SEM

	Konzentration	Zeit
modifiziertes Carnoy		15 min
Ethanol	70 %	10 min
Ethanol	80 %	10 min
Ethanol	90 %	10 min
Ethanol	95 %	10 min
Ethanol	100 %	10 min
HMDS		5 min

---

Nach der Behandlung mit HMDS wurden die Proben auf Filterpapier überführt und luftgetrocknet, anschließend mit doppelseitig klebender Haftfolie (Plano) auf die SEM-Probenteller (Plano) aufgebracht und abgedeckt über Nacht weiter getrocknet.

Um die notwendige Leitfähigkeit zu erreichen, wurden die Proben in einer Sputteranlage (SCD 004, Balzers) in einer Argonatmosphäre ( $p = 8 \text{ Pa}$ ,  $t = 300\text{s}$ ,  $I = 20 \text{ mA}$ ) aus einer Distanz von 30 mm mit einer dünnen Goldschicht versehen. Die Auswertung erfolgte an einem Rasterelektronenmikroskop (Hitachi SEM- 2400) bei 18 kV und wurde auf Ilford FP4 plus 125 Rollfilm dokumentiert.

### 2.2.3. Transmissionselektronenmikroskopie TEM

Die Vorbereitung der Proben erfolgte wie in Kapitel 2.2.1.3. (Semidünnschnitte) beschrieben. Die Ultradünnschnitte (70 nm) entstanden an einem Ultramikrotom (Ultracut R, Leica) mit einem Diamantmesser (Diatome), mit einer Geschwindigkeit von 0,8 mm/s. Nach Strecken der Schnitte mit Chloroform wurden diese auf zuvor vorsichtig mit Formvar (SERVA) beschichtete Kupfernetze (Typ G 150, 200) übertragen. Dazu wurden acetongereinigte Objektträger mit einer 1,2 % (w/v) Formvar-Chloroform-Lösung überzogen. Nach Lufttrocknung wurden der entstandene Film in destilliertem Wasser abgelöst und die Kupfernetze darauf platziert. Anschließend konnten diese mit Parafilm von der Wasseroberfläche abgenommen und nach dem Trocknen verwendet werden. Zur Kontrastierung der übertragenen Schnitte wurde zunächst für 30 min bei Raumtemperatur mit 1 % (w/v) Uranylacetat in destilliertem Wasser gefärbt und anschließend für 2 min mit Bleicitrat nachkontrastiert (VENABLE & COGGESHALL 1965). Um die Bildung von Bleicarbonat zu vermeiden, wurde dazu in kohlendioxidarmer Atmosphäre in Petrischalen mit Natriumhydroxidkristallen gearbeitet. Nach jedem Färbeschritt wurden die Trägernetze gründlich zweimal 1 min mit bidestilliertem Wasser gespült und luftgetrocknet. Zur Auswertung wurde ein JEM 1010 Transmissionselektronenmikroskop (JEOL) mit 80 kV mit kombiniertem Soft Imaging System Mega View II und analySIS<sup>®</sup> 3.0 Software verwendet.

#### 2.2.4. Frischpräparation

Für die Frischpräparation wurden lebende Tiere (*S. linguis*) auf einem Objektträger in einem Tropfen Leitungswasser platziert und ihnen unter einem Binokular (Leica L 2) mit zwei dünnen Präpariernadeln vorsichtig das Abdomen entfernt und der Darm freipräpariert. Dabei musste ein Austrocknen der Präparate vermieden werden. Das Darmpräparat wurde nach Entfernen der Körperhülle mit einem Tropfen 1%-iger wässriger Toluidinlösung überfärbt und sofort mit Leitungswasser gespült. Die Präparate waren nicht haltbar und wurden deshalb sofort im Anschluss mit einem Lichtmikroskop (Leitz DMRBE, Leica) untersucht und mit dem Automontageprogramm (SYNCROSCOPY, Synoptics Ltd.) dokumentiert.

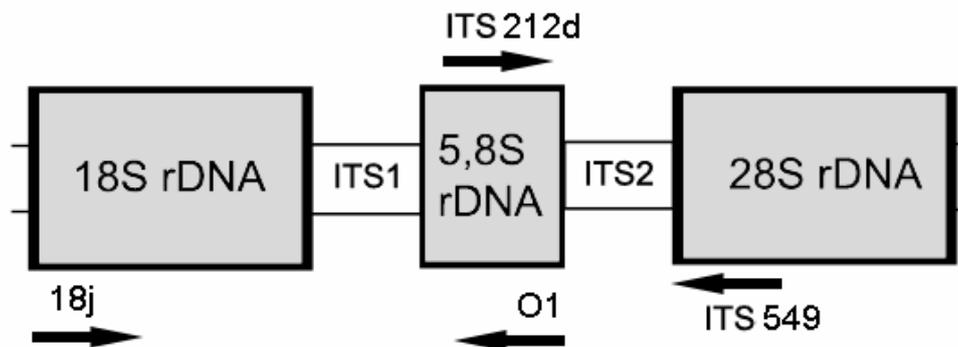
### 2.3. Molekulare Untersuchungen

#### 2.3.1. DNA-Isolierung

Die DNA-Isolierung erfolgte nach der 100-Fliegen-Methode (ROBERTS 1998). Es wurden Tiere aller Entwicklungsstadien (*S. linguis*) verwendet. Pro Gefäß (1,5 ml) wurde jeweils ein Thrips bzw. die frisch präparierten Därme von jeweils 10 Tieren in 100 µl Fliegenpuffer (Zusammensetzung: 0,2 M Sucrose, 0,1 M TRIS, 0,1 M NaCl, 0,05 EDTA, 0,5 % SDS, pH 9,2) gemörsert. Anschließend wurde bei 65 °C für 15 min im Blockthermostaten inkubiert. Danach wurden die Proben auf Eis überführt, 15 µl eiskaltes 8M Kaliumacetat hinzu gegeben und für 15 min auf Eis gekühlt. Nach einer Zentrifugation (15 min, 13000 U/min, Eppendorf centrifuge 5415 D) wurde der Überstand in ein steriles Eppendorfgefäß überführt, mit 2,5 Vol Ethanol (99 %) und 0,1 Vol 3M Natriumacetat versetzt und durchmischt (Vortex-Genie 2, Stufe 8). Anschließend wurde die DNA 1 h bei -80 °C gefällt, danach erneut zentrifugiert (15 min, 16000 U/min) und der Überstand verworfen. Das Pellet wurde sodann mit 100 µl 70%-igem Ethanol gewaschen, 5 min bei 16000 U/min zentrifugiert und das Pellet, nach Verwerfen des Überstands, bei 45 °C getrocknet. Das Lösen der DNA erfolgt in 15 µl bidestilliertem Wasser für 30 min bei 45 °C. Anschließend war die DNA bei -20 °C für mehrere Wochen lagerfähig, oder konnte sofort weiter verwendet werden.

### 2.3.2. Polymerase-Kettenreaktion PCR

PCR ermöglicht eine schnelle, spezifische Amplifikation bestimmter DNA-Fragmente. Es kamen 19 - 24 Basen lange Oligonucleotid-Primer (ITS 212d/ITS 549) zum Einsatz, die von PEDERSEN *et al.* (1997) als penicilliumtypisch angegeben wurden. Der Nachweis tierischen DNA-Materials in der Probe erfolgte mittels der 18j/O1-Primer (MORITZ *et al.* 2004c). Diese binden spezifisch an die ITS1 beziehungsweise ITS2 Regionen, die zwischen der 18S rDNA und der 5,8S rDNA beziehungsweise entsprechend zwischen der 5,8S rDNA und der 28S rDNA liegen (Abb. 1). Das Primerpaar PEF/PER wurde von MAREK *et al.* (2003) für einen Teil des Polygalacturonase-Gens von *Penicillium expansum* beschrieben.



**Abb. 1:** Ansatzstellen der verwendeten ITS Primer (ITS 212d/ITS 549 und 18j/O1)

**Tab. 11:** Sequenzen der verwendeten Primer

Primer	Sequenz 5' → 3'	Konzentration
18j	GGC TGC GGC TTA ATT TGA CTC	100 µmol/µl
O1	CGA TCC ACG AGC CGA GTG AT	100 µmol/µl
ITS 212d	AAA TAT AAA TTA TTT AAA ACT TTC	100 µmol/µl
ITS 549	CTG GAT AAA AAT TTG GGT TG	100 µmol/µl
PEF	ATC GGC TGC GGA TTG AAA G	100 µmol/µl
PER	AGT CAC GGG TTT GGA GGG A	100 µmol/µl

Die PCR-Reaktion (Tab. 12 - 14) erfolgte in einem Eppendorf Mastercycler Gradient mit jeweils 50 µl Ansätzen wie folgt.

- 5 µl DNA-templete (entsprechend der Konzentration)
- 5µl 10 x taq Puffer (Eppendorf)
- 3 µl 25 mM MgCl<sub>2</sub>
- 0,4 µl 25 mM dNTP
- 1 µl 5 pmol Primer
- 1 µl 5 pmol Primer
- 0,2 µl taq Polymerase
- 34,4 µl ddH<sub>2</sub>O

**Tab. 12:** Ablauf der PCR-Reaktion mit ITS 212d/ITS 549

Vorgang	Temperatur	Dauer	Zyklen
Initiale Denaturierung	95 °C	5 min	1
Denaturierung	94 °C	30 s	45
Hybridisierung	48 °C	30 s	45
Elongation	72 °C	30 s	45
Finale Elongation	72 °C	10 min	1
Ende	4 °C		

**Tab. 13:** Ablauf der PCR-Reaktion mit PEF/PER

Vorgang	Temperatur	Dauer	Zyklen
Initiale Denaturierung	92 °C	5 min	1
Denaturierung	92 °C	1 min	30
Hybridisierung	55 °C	45 s	30
Elongation	72 °C	45 s	30
Finale Elongation	72 °C	7 min	1
Ende	4 °C		

**Tab. 14:** Ablauf der PCR-Reaktion mit 18j/O1

Vorgang	Temperatur	Dauer	Zyklen
Initiale Denaturierung	95 °C	3 min	1
Denaturierung	95 °C	45 s	32
Hybridisierung	56 °C	45 s	32
Elongation	72 °C	3 min	32
Finale Elongation	72 °C	5 min	1
Ende	4 °C		

### 2.3.3. Gel-Elektrophorese

Die PCR-Produkte (10 µl) wurden auf einem 1%-igen Agarosegel (1,5 g Agarose/150 ml TBE Puffer mit 3 µl (5 µg/ml) Ethidiumbromid) aufgetragen und bei 120 V für 2 h aufgetrennt (Elektrophoresis Power Supply EPS 600, Pharmacia Biotech). Zur Kontrolle der Bandengrößen diente ein 100 bp-Marker (Invitrogen). Die Auswertung erfolgte unter UV-Licht (UV-Transilluminator Image Master VDS, Pharmacia Biotech) und mit Hilfe der Image Master 1D Elite Software 301 (Pharmacia Biotech).

### 2.4. Gaschromatographie und Massenspektrometrie GC/MS

Die Gaschromatographie ist eine sehr empfindliche Methode zur qualitativen Bestimmung von Kleinstmengen einzelner Substanzen und zur Analyse komplexer Stoffgemische und ermöglicht eine Untersuchung der Bestandteile des Analsekretes von *S. linguis*. Eine Voraussetzung dieser Methode ist eine Verdampfung der Substanzen beziehungsweise ihrer Derivate, so dass nur Stoffe mit geringen Molekülmassen ( $M < 1000$  amu) chromatographisch aufgetrennt werden können. Des Weiteren muss gewährleistet sein, dass die Substanzen sich zum Zeitpunkt der Verdampfung noch nicht spontan zersetzt haben. Die verdampften Proben werden mit Hilfe eines Trägergases durch eine Kapillarsäule transportiert und aufgrund von Wechselwirkungen der unterschiedlichen Einzelkomponenten mit der stationären Phase detektiert. Die Identifizierung und Quantifizierung der Substanzen erfolgt in einem nachgeschalteten Massenspektrometer, welches ein Gerät zur Messung des Verhältnisses Masse/Ladung ( $m/z$ ) darstellt. Hierzu werden die Proben mittels

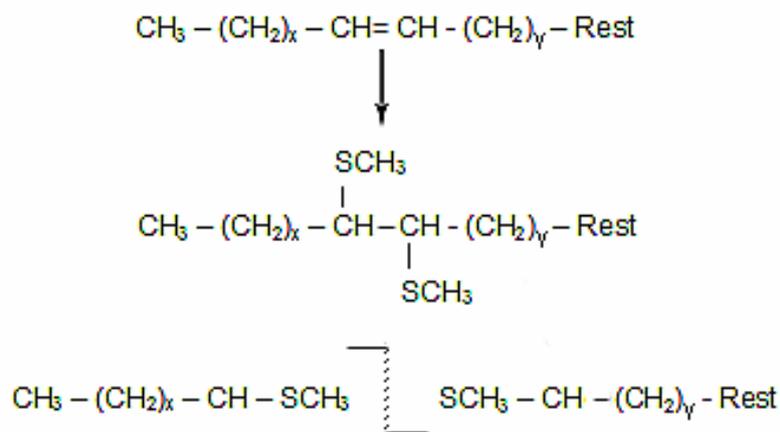
Elektronenstoßionisation ionisiert, in einem elektrischen Feld beschleunigt und anschließend durch elektromagnetische Felder im Analysator aufgetrennt. Die Inhaltsstoffe werden aufgrund ihrer Massenspektren, Abundanzen und ihrer Retentionszeiten, also der Zeit vom Einspritzen der Probe in den Injektor bis zum Passieren des Detektors bestimmt. Die Analyse erfolgt manuell oder mit Hilfe von Spektrenbibliotheken. In diesen erfolgt ein Abgleich der Daten mit integrierten Datenbanken. Im vorliegenden Fall erfolgte die analytische Auftrennung mit einem HP 5890 Gaschromatographen. Die zugehörigen Massenspektren lieferte ein 5972 MSD Quadrupol Massenspektrometer (Hewlett Packard, Waldbronn) mit einer 30 m x 0,25 mm crosslinked HP5-MS Silica-Kapillarsäule (stationäre Phase: 5 % Phenyl Methyl Silikon, Filmdicke: 0,1 µm). Als mobile Phase diente Helium, mit einer konstanten Durchflussrate von 1ml/min. Die Säulentemperatur begann bei 100 °C und stieg mit einer Geschwindigkeit von 7K/min konstant an. Die Injektortemperatur betrug 300 °C und die Detektortemperatur 280 °C. Die Proben wurden mittels Elektronenstoßionisation bei 70 eV ionisiert. Die Auswertung erfolgte manuell mit dem Computerprogramm AMDIS (2.1), da ein Abgleich mit der NIST Spektrenbibliothek (<http://webbook.nist.gov/chemistry>) nicht erfolgreich durchgeführt werden konnte, weil die ermittelten Substanzen nicht darin enthalten waren.

#### 2.4.1. Analyse des Analsekretes

Zur Analyse der Inhaltsstoffe des Analsekretes von *S. linguis* wurden 20 adulte Individuen durch Manipulation mit einem feinen Echthaarpinsel mechanisch zur Abgabe eines Sekrettropfens gereizt. Dann wurden die Tiere mit dem präsentierten Sekret sofort in einem Glasgefäß (2 ml mit 0,25 ml Einsätzen, Supelco) mit Methanol (Aldrich, 49, 429-1) überschichtet. Nach einer Stunde wurde der Überstand in ein neues Gefäß überführt und mittels GC/MS analysiert. Des Weiteren wurde von 20 adulten *S. linguis* mit Hilfe einer Mikroglasskapillare (Carl Roth, 5µl, L918.1) die Sekretropfen aufgenommen, in Methanol (Aldrich, 49, 429-1) gelöst und ebenfalls am GC/MS untersucht. Als Referenzsubstanzen wurden Stearylacetat (Sigma, 822-23-1), Oleylacetat (Sigma, 693-80-1) sowie Palmitylacetat (Sigma, 629-70-9) ebenso in Methanol (Aldrich, 49, 429-1) gelöst und analysiert.

## 2.4.2. Derivatisierung mit Dimethyldisulfid (DMDS)

Für die Lokalisation der Doppelbindungspositionen einzelner Komponenten des Substanzgemisches wurden die Proben mit Dimethyldisulfid derivatisiert (FRANCIS & VELAND 1981, BUSER *et al.* 1983). Durch eine Additionsreaktion kommt es zu einer Aufspaltung der betreffenden Doppelbindung(en) und einer Anlagerung von jeweils SCH<sub>3</sub> an die entsprechenden C-Atome. Dabei entstehen diagnostisch wichtige Ionenfragmente, deren m/z in direkter Beziehung zu der originalen Doppelbindungsposition stehen (Abb. 2).



**Abb. 2:** DMDS-Derivatisierungsschema am Beispiel eines einfach ungesättigten Kohlenwasserstoffes mit funktioneller Gruppe (Rest) und der wahrscheinliche Fragmentzerfall

Für die vorliegende Untersuchung wurden 200 adulte Thripse mechanisch zur Abgabe eines Sekretropfens stimuliert, mit 50 µl CS<sub>2</sub> (Aldrich, 18, 017-3) in Glasgefäßen (2 ml mit 0,25 ml Einsätzen, Supelco) überschichtet und die Proben über Nacht bei Raumtemperatur stehen gelassen. Anschließend wurde der Überstand von ca. 30 µl in ein neues Gefäß verbracht und mit 10 µl 5 % (w/v) Jod in CS<sub>2</sub> sowie mit 60 µl DMDS (Aldrich, 52, 801-3) vermischt. Nach mindestens 12 h bei 40 °C wurde die Reaktion mit 50 µl 5 % (w/v) Natriumthiosulfat (Aldrich, 21, 726-3) in destilliertem Wasser abgebrochen, die organische Phase bei 40 °C auf einem Objektträger eingedampft und mit Methanol (Aldrich, 49, 429-1) in ein neues Probengefäß aufgenommen. Es schloss sich, wie oben beschrieben, eine GC/MS-Untersuchung an.

### 2.4.3. Kováts Retentionsindex

Da Retentionsdaten stark von den unterschiedlichen experimentellen Bedingungen, wie mobiler und stationärer Phase, Gasfluss und Temperatur abhängen, die in der Praxis nur schwer vergleichbar sind, werden oft relative Messungen vorgenommen. Diese geben das Retentionsverhalten verschiedener Substanzen in einheitlichen, logarithmischen Maßstäben an, welche durch das Retentionsverhalten einer Serie eng verwandter Standardsubstanzen bestimmt wird. Daraus können qualitative und strukturelle Rückschlüsse gezogen werden, da für viele Substanzen Retentionsindices bereits detailliert vorliegen. Ein Beispiel sind die Kovátsindices für unverzweigte Alkane ( $C_nH_{2n+2}$ ) (KOVÁTS 1958, WEHRLI & KOVÁTS 1959). Bei isothermer Arbeitsweise besteht für diese, oder andere homologe Substanzserien, ein linearer Zusammenhang zwischen der Kohlenstoffanzahl und der Retentionszeit. Für geradkettige Alkane wurden die Retentionsindices willkürlich festgelegt, indem die Anzahl  $z$  der Kohlenstoffatome mit 100 multipliziert wird. Der Retentionsindex einer unbekannt Substanz kann bestimmt werden, indem die aufeinander folgenden Alkane als Standardsubstanzen verwendet werden, deren Retentionszeiten  $t_s$  im GC direkt vor und direkt nach der unbekannt Substanz liegen. Der Retentionsindex KI berechnet sich sodann aus der folgenden Gleichung:

$$KI = 100 \cdot z + 100 \cdot \frac{\log(t_s)_x - \log(t_s)_z}{\log(t_s)_{z+1} - \log(t_s)_z}$$

Dabei gelten  $(t_s)_x$  als die Retentionszeit der unbekannt Substanz und  $(t_s)_z$  als die Retentionszeit der vor, bzw.  $(t_s)_{z+1}$  als die Retentionszeit der nach der unbekannt Komponente eluierenden  $n$ -Alkane. Bei einem linearen Temperaturanstieg der GC-Säule vereinfacht sich jedoch der Zusammenhang zwischen Retentionszeit und Retentionsindex und wird näherungsweise linear, so dass der Logarithmus für die Berechnung vernachlässigt werden kann. Neben der Möglichkeit, den Retentionsindex rechnerisch zu ermitteln, kann auch mit Hilfe der Daten bekannter Alkane ein lineares Regressionsdiagramm erstellt werden, an welchem die Retentionsindices abgelesen werden können. In der vorliegenden Untersuchung wurde 10  $\mu$ l eines 40 mg/l  $C_8$ - $C_{20}$  Alkanstandard in Hexan (Fluka, 04070) zur Probe gegeben und im GC parallel zur Sekretprobe analysiert.

### 2.5. Ethologische Beobachtungen

Zu ergänzenden Untersuchungen der Lebensweise des *S. linguis* wurden mittels eines Stereomikroskops (Olympus SZH 10) mit Videoaufsatz und einem 24 h-Timelapse Recorder (Panasonic) sowohl in der Licht- als auch in der Dunkelzeit Videoaufnahmen von besiedelten *Sansevieria*-Pflanzen angefertigt. Die Auswertung erfolgte mittels der Software „The Observer“ (Version 3.0, Noldus Information Technology).

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Digestionssystem

Die Digestionssysteme der Thysanopteren erscheinen formal in ihrem anatomischen Aufbau sehr ähnlich, obwohl die Nahrungsressourcen äußerst unterschiedlich sein können. So sind neben reinen Prädatoren hauptsächlich phytosuge und fungivore Arten bekannt. Jedoch reicht auch hier die Spannbreite von extremen Spezialisten, die sich nur von einem einzigen Wirt ernähren (z. B. *Thrips sambuci* HEEGER mit *Sambucus nigra* L., *Thrips urticae* FABRICIUS mit *Urtica dioica* L.) (MARULLO 2004, MOUND & MARULLO 1994) bis hin zu ausgeprägten Generalisten (z. B. *Frankliniella occidentalis* mit über 600 Pflanzenarten in 45 Familien, *Frankliniella schultzei* TRYBOM mit 83 Pflanzenarten in 35 Familien, *Thrips palmi* KARNY mit 50 Pflanzenarten in 20 Familien, *Thrips tabaci* mit 300 Pflanzenarten in 44 Familien, *Scirtothrips dorsalis* HOOD mit 100 Pflanzenarten in 27 Familien) (LEIGH 1995, MAC LEOD *et al.* 2004, MILNE & WALTER 2000, NIETSCHKE *et al.* 2008). Ebenso werden zum Teil sehr unterschiedliche Pflanzenteile genutzt (z. B. Blattknospen: *Scirtothrips spec.*, Blätter: *Heliothrips haemorrhoidalis* HALIDAY, *Selenothrips rubrocinctus* KARNY, Blüten: Melanthripidae, Heterothripidae) (Übersicht in MORSE & HODDLE 2006), beziehungsweise sowohl ganze Pilzsporen aufgenommen (Idolothripinae), als auch Pilzhyphen ausgesaugt oder deren Ausscheidungsprodukte verwendet (diverse Phlaeothripinae) (ANATHAKRISHNAN & JAMES 1983, MOUND 1974, 2002, MOUND & PALMER 1983). Aus dieser Sicht lässt der anatomisch uniforme Digestionstrakt durchaus histologische Anpassungen an unterschiedliche Energieressourcen erwarten. Im folgenden Kapitel soll somit auf die Besonderheiten des Verdauungstraktes und seiner Adnexe verschiedener Phlaeothripiden, auch in Bezug auf eine pilzfressende Ernährungsweise, eingegangen werden.

##### 3.1.1. Mundwerkzeuge

Die Mundwerkzeuge der untersuchten Arten entsprechen dem asymmetrischen Bautyp stechend-saugender Thysanopteren. Der äußere Mundkegel ist bei *S. linguis* abgeflacht und zeigt das kraniale, unpaare Labrum, die paarigen Maxillen (Stipes)

mit dreigliedrigen Maxillarpalpen und das Labium mit sensillenbesetzten Paraglossae und Labialpalpen sowie die nur links ausgebildete Mandibel (Tafel XI, Abb. 1,2). Die Taster sind im Vergleich zu *H. tritici* verkürzt (Tafel XI, Abb. 6). Die Maxillarstilette sind bei *S. linguis* an den Enden breit, v-förmig und aufgerollt weit in den Kopf zurückgezogen und die verschränkten Laciniae kurz (Tafel XI, Abb. 3, 4), während diese beim phytosugen Phlaeothripiden *H. tritici* lang, schmal und gerade vorliegen (Tafel XI, Abb. 5, 7) und weit in den Kopf reichen (Tafel XI, Abb. 8). Entsprechend der unterschiedlichen Ausbildung des Mundkegels ist das Salivarium im Prä- und Postmentumbereich untergebracht und gibt über den funktionell gebildeten Ausgang der Laciniae Sekrete in das Wirtsgewebe ab. Kranial vom Salivarium fällt der kräftig sklerotisierte Boden des Cibariums auf, dessen membranöses Dach durch unterschiedlich stark ausgebildete Cibarialmuskeln als Saugpumpe fungiert.

### 3.1.2. Darm und Adnexe

Der Verdauungstrakt der untersuchten Thysanopteren gliedert sich mit Stomodaeum, Mesenteron und Proctodaeum in drei definierte Abschnitte. Auffälligstes Merkmal ist der gerade Verlauf des Mitteldarms bei allen drei untersuchten Arten (Tafel III, Abb. 1 - 4), insbesondere ohne die für die Terebrantia typische Mitteldarmschleife. Somit entspricht die Körperlänge im Wesentlichen auch der Länge des Darms. Exemplarische Auszüge transversaler Schnittserien sind für *S. linguis* auf Tafel VII (Abb. 1 - 8), für *H. tritici* auf Tafel V (Abb. 1 - 4) und für *I. spectrum* auf Tafel X (Abb. 1 - 6), zusammengestellt und zeigen deutlich nur ein kranio-caudal verlaufendes Darmrohr. Bei Frischpräparationen des Darmtrakts verschiedener Stadien von *S. linguis* (Tafel VI, Abb. 1 - 7), konnten die drei Darmabschnitte mit den einmündenden Malpighi Gefäßen separiert werden. Dabei zeigten auch die Larvalstadien einen geradlinigen Verlauf des Mitteldarms.

#### 3.1.2.1. Stomodaeum und Glandulae labiales

Der Darmtrakt aller untersuchten Thrips-Arten beginnt mit der eigentlichen morphologischen Mundöffnung Rima oris, die zwischen caudalem Cibariumausgang und oralem Pharynxbereich liegt. Als Vorderdarm wird der sich anschließende Bereich zwischen Rima oris und Valvula cardiaca bezeichnet. Dieser liegt variabel

und teilweise mit kräftig sklerotisierten, kropfförmigen Erweiterungen im Thoraxbereich. Deutlich wird eine große Flexibilität dieses Abschnitts bezüglich seiner Lage, welcher durch die benachbart lokalisierten, unterschiedlich großen Ovariolenstränge nach kranial verlagert sein kann. Anhänge dieses Darmabschnitts sind die paarigen, voluminösen Labialdrüsen im Thoraxbereich und die tubulären, dünnwandigen Speicheldrüsen (Tafel VII, Abb. 2), welche bis weit ins Abdomen verlaufen. Bei *S. linguis* fallen im anterioren Abschnitt dieses Darmteils großvolumige, weit ins Lumen reichende, doppelkernige Epithelzellen auf (Tafel XII, Abb. 1 u. 2). Caudal verändern sich hier die Epithelstrukturen. Die Zellen werden kleiner, der Mikrovillisaum wird reduziert und die Höhe der Epithelzellen von der Basalmembran verringert sich (Tafel XII, Abb. 3 – 5, Tafel VIII, Abb. 1-3, Tafel IX, Abb. 1). Eine solche Veränderung konnte ausschließlich für *S. linguis* nachgewiesen werden, bei *H. tritici* und *I. spectrum* konnte Entsprechendes nicht gezeigt werden (Tafel V, Abb. 7, Tafel IX, Abb. 2, Tafel X, Abb. 8). Vor allem *I. spectrum* besitzt hier ein voluminöses, kubisches Vorderdarmepithel.

### 3.1.2.2. Mesenteron und Vasa malpighii

Die Valvula cardiaca stellt als Ringmuskel den Eingang zum Mitteldarm dar, der von hier an bis zum zweiten muskulösen Ringmuskel, der Valvula pylorica verläuft. Der Mitteldarm der untersuchten Phlaeothripiden gliedert sich durch eine mediale Einschnürung in zwei Teile, deren Ausdehnungen, physiologisch bedingt, variabel gestaltet sein können. Bei Adulten des hypohensaugenden *S. linguis* kommt es zu einer drastischen Reduzierung der Darmepithelien dieser Abschnitte. Die einzelnen Epithelzellen sind stark abgeflacht und im Lichtmikroskop sowie im TEM nicht mehr separiert zu erkennen (Tafel XII, Abb. 6 u. 7, Tafel VIII, Abb. 7 u. 8). Dagegen sind diese bei adulten Exemplaren des phytosugen *H. tritici* (Tafel V, Abb. 8, Tafel IX, Abb. 3) und beim sporophagen *I. spectrum* (Tafel X, Abb. 7) deutlich erkennbar ausgebildet. Zwischen Mittel- und Enddarm münden im Bereich der Valvula pylorica bei allen untersuchten Thysanopteren vier Malpighische Gefäße ein (Tafel VI, Abb. 4). Diese sind bei *S. linguis* im Vergleich zu *H. tritici* kurz und dick und erscheinen aufgrund einer großen Anzahl von Konkrementen und anderen Einschlüssen sehr dunkel (Tafel IV, Abb. 4). Bei *H. tritici* sind die Tubuli deutlich länger (Tafel IV, Abb. 8). Das caudale Paar verläuft in unregelmäßigen Schleifen gewunden neben dem

Enddarm, während das anteriore, frei in der Leibeshöhle flotierend, den Mitteldarm bis in den Thorax begleitet (Tafel V, Abb. 5 u. 6, Tafel IV, Abb. 7). Auch bei *S. linguis* liegen die caudalen Gefäße dem Enddarm dicht an (Tafel IV, Abb. 4). Jedoch richtet sich das vordere Paar zunächst kopfwärts, um dann in einer Biegung zurück, ebenfalls nach hinten gerichtet, in der Nähe des Enddarms zu verlaufen (Tafel IV, Abb. 6 u. 7).

### 3.1.2.3. Proctodaeum und Glandulae rectales

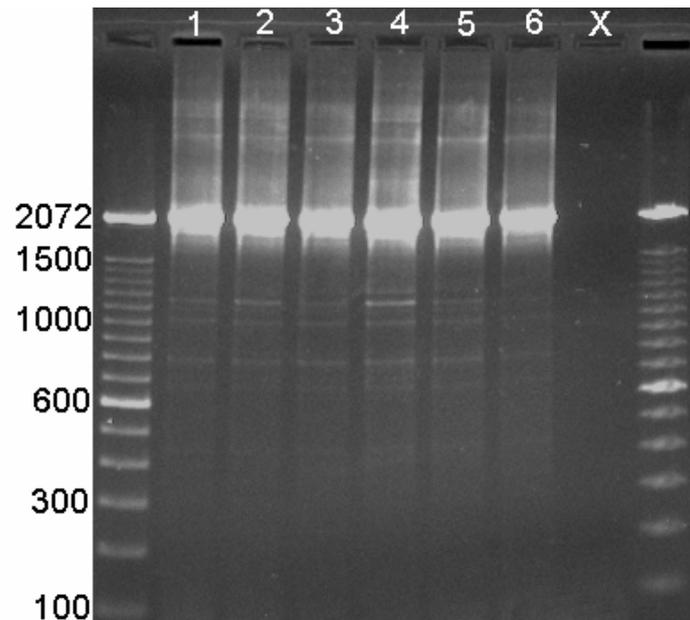
Den Abschluss des Digestionssystems bildet der Enddarm mit Ileum und Rektum. Im Rektum befinden sich bei allen Thysanopteren auch die Rektalpapillen. Eine muskulöse Verschlussfalte ermöglicht die Abtrennung des Enddarminhalts von den vorhergehenden Darmabschnitten. Der Enddarm ist bei *S. linguis* stark ausgebildet und es kommt im Gegensatz zu den vorherigen Abschnitten nicht zu einer morphologischen Umgestaltung der Epithelien (Tafel VIII, Abb. 4 - 6). Auffallend sind fünf hoch komplex strukturierte Rektalpapillen, welche sich ins Darmepithel integrieren (Tafel IV, Abb. 1 - 3), eine Anzahl die bisher bei keiner anderen Phlaeothripiden-Art nachgewiesen wurde. Im Unterschied dazu sind bei *H. tritici* und *I. spectrum*, wie bei den meisten bisher untersuchten terebranten Thysanopteren, nur vier Rektaldrüsen nachweisbar. Das 10. Abdominalsegment ist wie bei allen Arten der Phlaeothripidae auffallend tubenartig verlängert.

### 3.1.3. Ernährungsweise

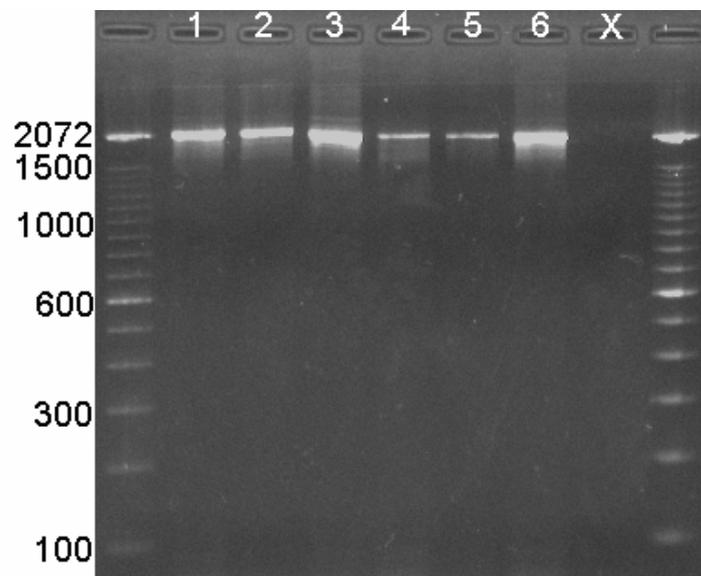
Um zu prüfen, ob sich *S. linguis* direkt von der Wirtspflanze ernährt, wurden vom Versuchstier unbefallene *S. trifasciata*-Pflanzen mit Adulten und Larven des mycophagen *S. linguis* und dem nachgewiesenen phytophagen *Hercinothrips femoralis* infiziert. Während bei den mit *S. linguis* infizierten Pflanzenproben keine Einstichstellen gefunden wurden, erfolgte bei mit *H. femoralis* besiedelten Pflanzen der Nachweis solcher durch Einstiche bedingter destruktiver Veränderungen der Kutikula. Auch makroskopisch waren Unterschiede feststellbar. Einer Besiedelung mit *S. linguis* konnten die Sansevierien über mehrere Wochen schadlos standhalten, jedoch zeigten sich bei der Besiedelung mit *H. femoralis* schon nach wenigen Tagen gelbe Verfärbungen und Beanspruchungen, welche zum Absterben der Pflanze

fürten. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen von mit *S. linguis* infizierten Trieben zeigten am Grund der Pflanzentrichter ein verzweigtes Pilzmycel mit septierten Hyphen und kugelförmigen Konidien (Tafel I, Abb. 5). Sowohl derartige konidientragende, als auch septierte, büschelförmige Hyphen wuchsen bei isolierter Haltung von *S. linguis* in Greinerschalen *post mortem* aus diesen aus (Tafel I, Abb. 7 u. 8). Das Mycel wurde nach Färbung mit Coomassie im Lichtmikroskop blau sichtbar. Ebenso konnten in der Nähe von mit Mycel befallenen Blattstellen neu austreibende Hyphen gefunden werden (Tafel I, Abb. 3). Innerhalb der pilzbefallenen Areale wurden auffällig kreisrunde Bereiche angefärbt, welche nur auf infizierten *Sansevieria*-Pflanzen existieren und die wahrscheinlich auf Schädigungen der Pflanzenoberfläche hinweisen.

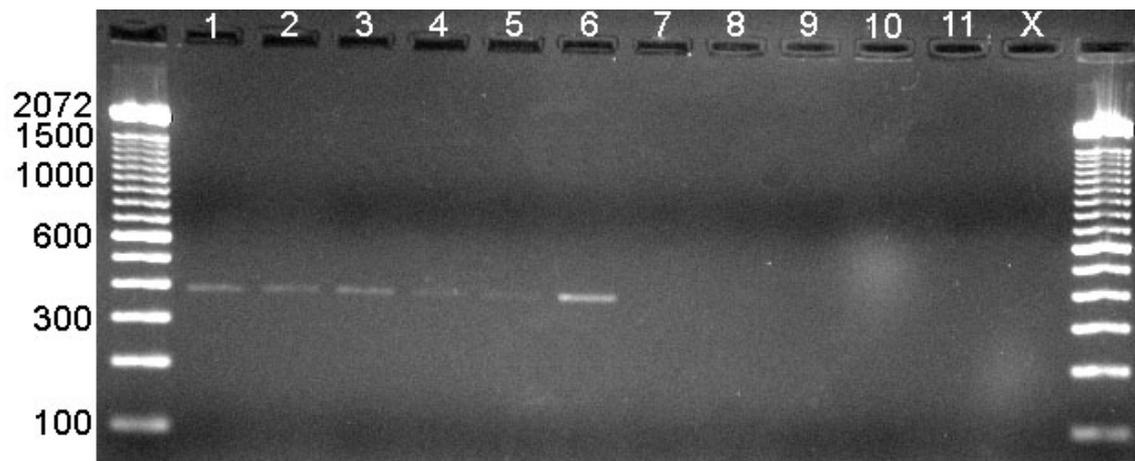
Adulte und präimaginale Stadien von *S. linguis* wurden mit Hilfe entsprechender Primer (ITS 212d/ITS 549, PEF/PER) auf *Penicillium*-Spuren getestet. Dabei konnten für keines der getesteten Tiere Pilzsignale nachgewiesen werden. Um sicherzugehen, dass in den untersuchten Extraktionsproben DNA enthalten war, wurde zum Nachweis der Thrips-DNA mit ITS 18j/O1-Primern ebenfalls PCR durchgeführt. Es konnte für alle Stadien von *S. linguis* ein Signal mit der Bandengröße 2070 bp und somit eine erfolgreiche Extraktion gezeigt werden (Abb. 3). Auf eine Darstellung der negativen PCR-Ergebnisse mit den *Penicillium* spezifischen Primern wurde verzichtet. Da bei *S. linguis* auch in einem extraintestinalen Reservoir histologisch Pilzmycelien nachweisbar waren, wurden erneut Darmpräparationen von Larven und Adulten durchgeführt und es erfolgten mit den isolierten Därfen weitere molekularbiologische Untersuchungen. Dabei wurden zu den Ganzkörperproben vergleichbare Ergebnisse gefunden und es konnte auch im Darm der untersuchten Exemplare keine *Penicillium*-DNA nachgewiesen werden. Der Nachweis der erfolgreichen Extraktion erfolgte ebenfalls mittels des ITS 18j/O1 Primerpaares (Abb. 4). Zur Kontrolle der *Penicillium* spezifischen Primer wurden diese mit den von MORITZ (2002) von *Sansevieria spec.* isolierten *Penicillium*-Pilzen ebenfalls per PCR getestet (Abb. 5 u. 6). Es konnten dabei sowohl *Penicillium expansum*, als auch ein weiterer *Penicillium spec.* detektiert werden.



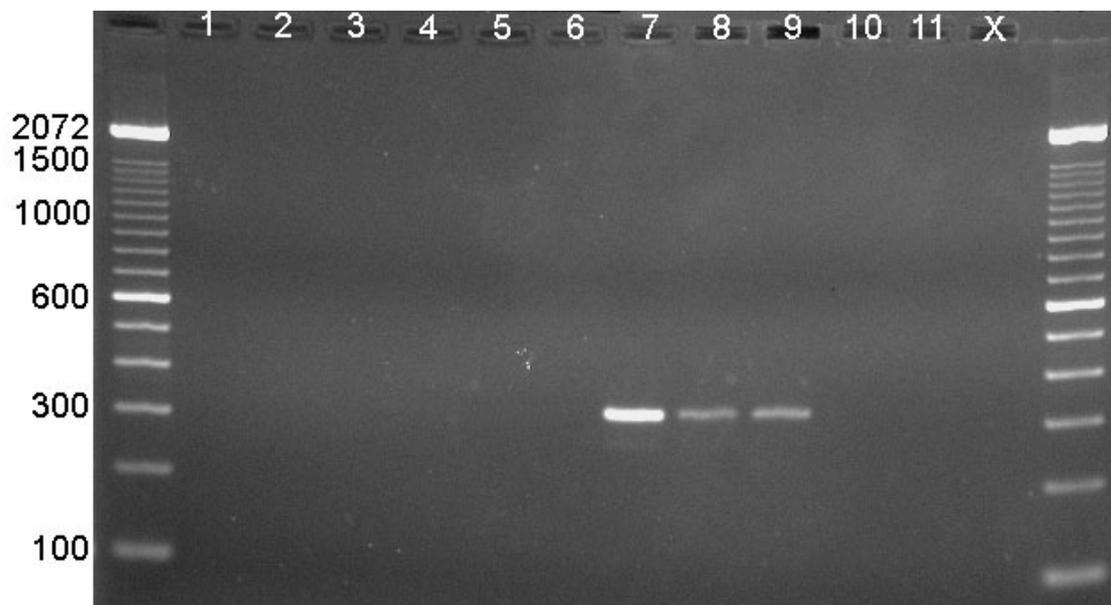
**Abb. 3:** Agarosegel-Elektropherese von PCR Produkten aller Ontogenesestadien von *S. linguis* mittels 18j/O1 (lane 1: *S. linguis* L1, lane 2: *S. linguis* L2, lane 3: *S. linguis* PP, lane 4: *S. linguis* P1, lane 5: *S. linguis* P2, lane 6: *S. linguis* Adult, lane X: Kontrolle)



**Abb. 4:** Agarosegel-Elektropherese von PCR Produkten von Darm-Frischpräparaten verschiedener Ontogenesestadien von *S. linguis* mittels 18j/O1 (lane 1: *S. linguis* L1, lane 2: *S. linguis* L2, lane 3: *S. linguis* Adult, lane 4: *S. linguis* L1, lane 5: *S. linguis* L2, lane 6: *S. linguis* Adult, lane X: Kontrolle)



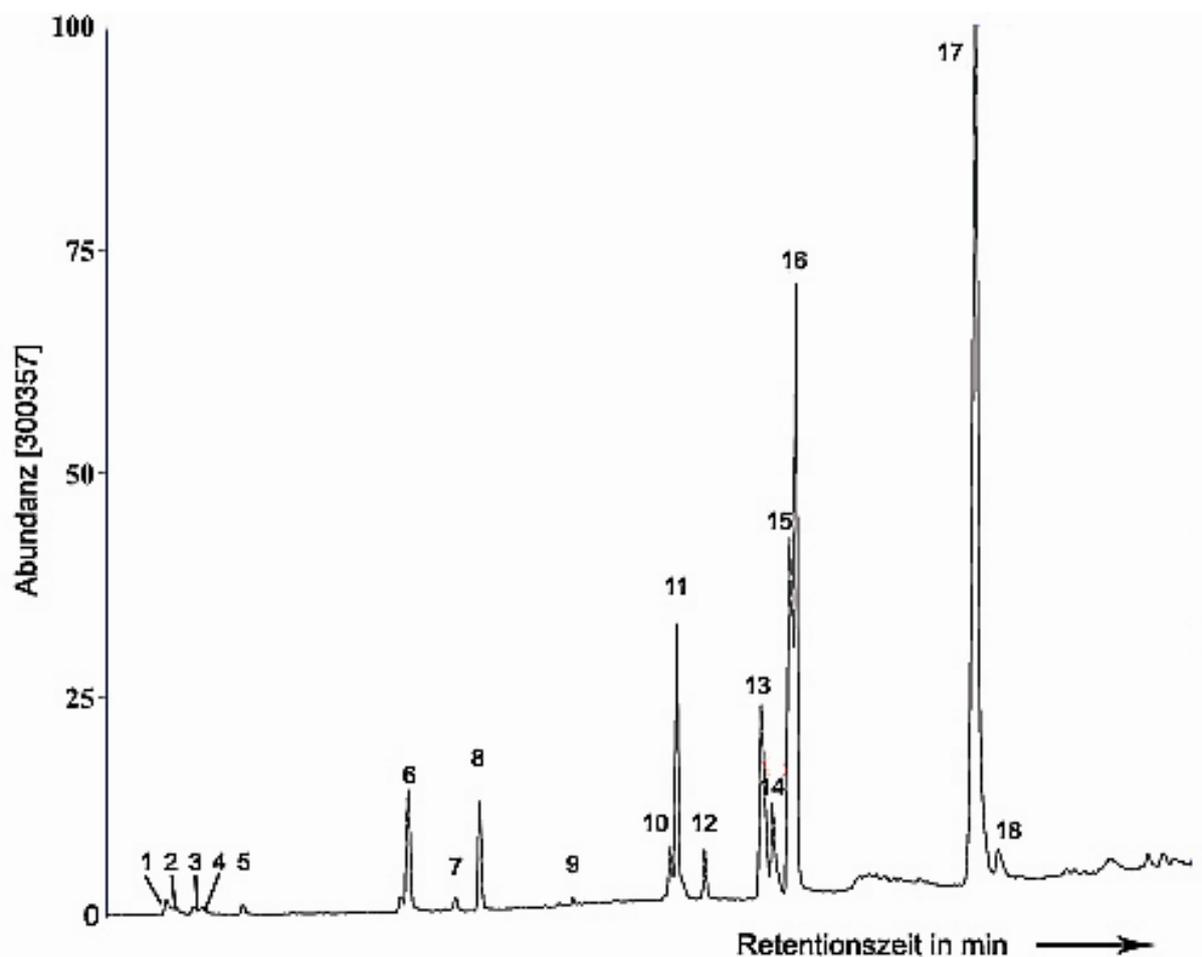
**Abb. 5:** Agarosegel-Elektropherese von PCR Produkten 11 isolierter Pilzkulturen von *S. linguis* besiedelten *Sansevieria spec.* mittels PEF/PER (lane 1 - 9: *Penicillium expansum*, lane 7 - 11: ohne Signal, lane X: Kontrolle)



**Abb. 6:** Agarosegel-Elektropherese von PCR Produkten 11 isolierter Pilzkulturen von *S. linguis* besiedelten *Sansevieria spec.* mittels ITS 212d/ITS 549 (lane 1 - 6: ohne Signal, lane 7 - 9: *Penicillium spec.*, lane 10 u. 11: ohne Signal, lane X: Kontrolle)

### 3.2. Wehrsekret des Enddarms

Die Analyse des in Methanol gelösten Extraktes von *S. linguis* ergab das folgende Totalionenchromatogramm (Abb. 7). Die detaillierte Auflistung der einzelnen Komponenten erfolgt in der anschließenden Tabelle (Tab. 15), die graphische Darstellung der strukturell geklärten Substanzen auf Tafel XIII.



**Abb. 7:** Totalionenchromatogramm (TIC) des Extraktes von 20 adulten *S. linguis* in Methanol

**Tab. 15:** Inhaltsstoffe des Extraktes adulter *S. linguis* mit Retentionszeiten und Kovátsindices (KI)

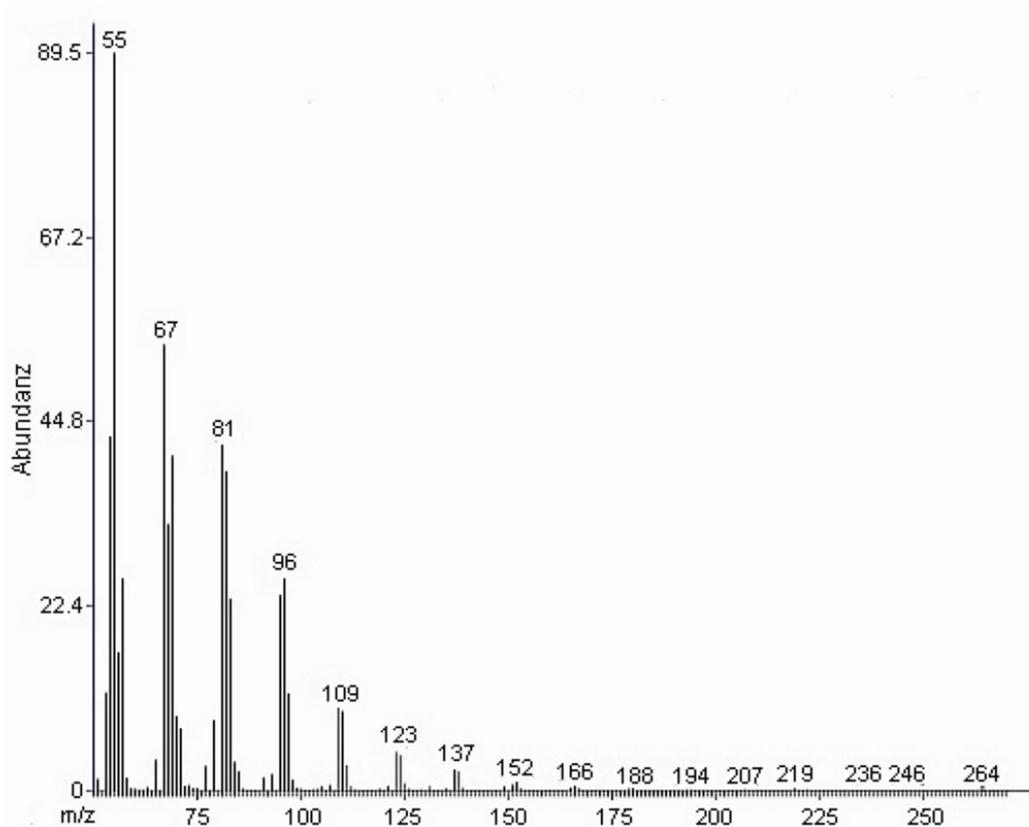
Peak	Substanz	Retentionszeit	KI
1	Heptadecadien (C17:2)	11,15 min	1672
2	Heptadecen (C17:1)	11,26 min	1679
3	Heptadecen (C17:1)	11,50 min	1694
4	Heptadecan (C17:0)	11,60 min	1700
5	Tetradecansäuremethylester (C14:0-Me)	12,12 min	1733
6	Nonadecadien (C19:2)	14,22 min	1869
7	Hexadecensäuremethylester (C16:1-Me)	14,81 min	1908
8	Hexadecensäuremethylester (C16:0-Me)	15,12 min	1929
9	Hexadecylacetat (C16:0-OAc)	16,30 min	2009
10	Octadecadiensäuremethylester (C18:2-Me)	17,55 min	2096

11	Octadecensäuremethylester (C18:1-Me)	17,64 min	2102
12	Octadecensäuremethylester (C18:0-Me)	17,98 min	2126
13	Octadecadienylacetat (C18:2-OAc)	18,70 min	2178
14	Octadecenylacetat (C18:1-OAc)	18,85 min	2188
15	Octadecenylacetat (C18:1-OAc)	19,07 min	2204
16	Octadecylacetat (C18:0-OAc)	19,15 min	2210
17	Eicosadienylacetat (C20:2-OAc)	21,42 min	2378
18	Eicosenylacetat (C20:1-OAc)	21,71 min	2401

Im Extrakt wurden 18 Komponenten identifiziert, bei welchen es sich im Wesentlichen um Essigsäureester (Acetate) langkettiger, doppelt und einfach ungesättigter und gesättigter Fettalkohole mit Kettenlängen von 16 bis 20 Kohlenstoffatomen handelt. Die Hauptkomponente [17] ist ein, für *S. linguis* bereits als (11Z)-11,19-Eicosadienylacetat beschriebenes (Tschuch *et al.* 2005), doppelt ungesättigtes Eicosadienylacetat. Bei der Komponente mit der zweitgrößten Abundanz [16] handelt es sich um das ebenfalls schon bekannte gesättigte Octadecylacetat (C18:0-OAc). Mit geringeren Abundanzen finden sich zwei Octadecenylacetate [14, 15] und ein Octadecadienylacetat [13], Hexadecylacetat [9], sowie Eicosenylacetat [18]. Auffallend sind auch zahlreiche Methylester gesättigter und ungesättigter Fettsäuren [5, 7, 8, 10, 11, 12] mit Abundanzen bis zu 35 %, die ausschließlich in Ganzkörperextrakten nachgewiesen wurden. Bei Substanz [6] handelt es sich um ein doppelt ungesättigtes Alken mit 19 Kohlenstoffatomen. In Spuren vorhanden sind außerdem drei Alkene und ein Alkan mit 17 Kohlenstoffatomen [1, 2, 3, 4] und relativ kurzen Retentionszeiten. Eine Extraktprobe wurde, wie in Kapitel 2.4.2. beschrieben, einer Derivatisierung mit DMDS unterzogen. Dabei waren die Komponenten [1 - 4] und [14] aufgrund zu geringer Abundanzen im Derivat nicht nachweisbar, ebenso wenig wie die Substanzen [13] und [18], deren Retentionszeiten erst nach Ende der Gesamtlauzeit lagen und die somit ebenfalls nicht erfasst werden konnten. Die neu identifizierten Substanzen werden im Folgenden näher beschrieben und charakterisiert.

3.2.1. Aliphatische n-Alkane, n-Alkene und n-Alkadiene

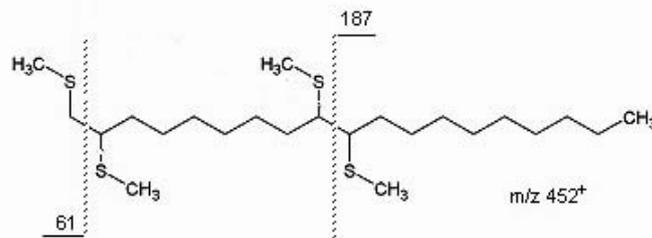
Abbildung 8 zeigt das Massenspektrum des Nonadecadiens bei einer Retentionszeit von 14,22 min. Deutlich wird ein regelmäßiges Massenspektrum mit alkadien-typischen, ausgeprägten Massenpeaks bei  $m/z$  67 und  $m/z$  81, sowie die dazugehörige  $C_nH_{2n-3}$ -Serie und die  $C_nH_{2n-2}$ -Serie. Bei kleinen Massen fällt weiterhin die auch für Alkene typische  $C_nH_{2n-1}$ -Reihe mit einem erwarteten Intensitätsmaximum bei dem  $C_4$ -Fragment auf. Das Massenspektrum zeigt das Molekülion  $M^+$  264 schwach, ebenso wie ein  $M-28$  Ion durch die Abspaltung einer Alkylgruppe.



**Abb. 8:** Massenspektrum Nonadecadien

Im Derivat konnte das Molekülion ( $M^+$  452) nicht gefunden werden. Durch das Vorkommen von zwei Doppelbindungen sind 81 theoretische Kombinationen möglich, die entsprechend viele Fragmente des Derivates hervorrufen können. In der vorliegenden Untersuchung konnte ein deutliches  $m/z$  61 Fragment, sowie ein intensitätsschwächeres Fragmentation mit  $m/z$  187 nachgewiesen werden. Da durch

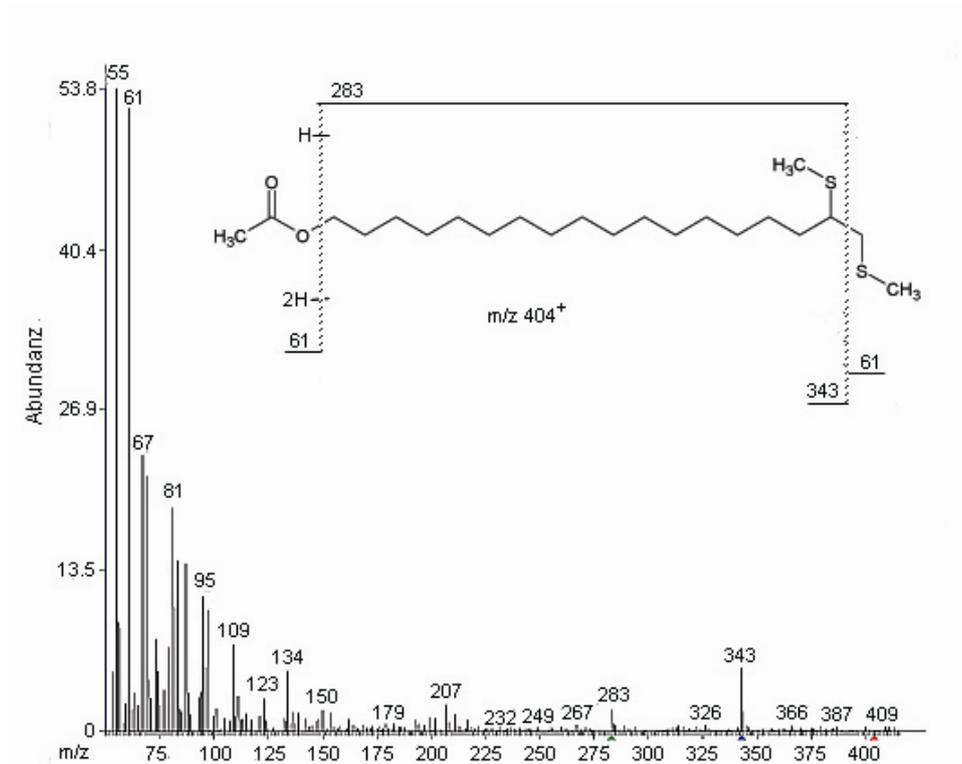
die Derivatisierung meist ein hoher Verschmutzungsgrad vorliegt, gehen abundanzschwache Substanzen zum Teil im Hintergrundrauschen unter. So konnte auch in diesem Fall aufgrund der geringen Abundanz des Nonadecadiens die Struktur nicht zweifelsfrei geklärt werden. Die vorliegenden Fragmente deuten jedoch darauf hin, dass sich die Doppelbindungen möglicherweise an Position eins und neun befinden. Dies wird durch das folgende Fragmentierungsschema veranschaulicht (Abb. 9).



**Abb. 9:** Mögliches Fragmentierungsschema des DMSD-Derivates des 1,9-Nonadecadien

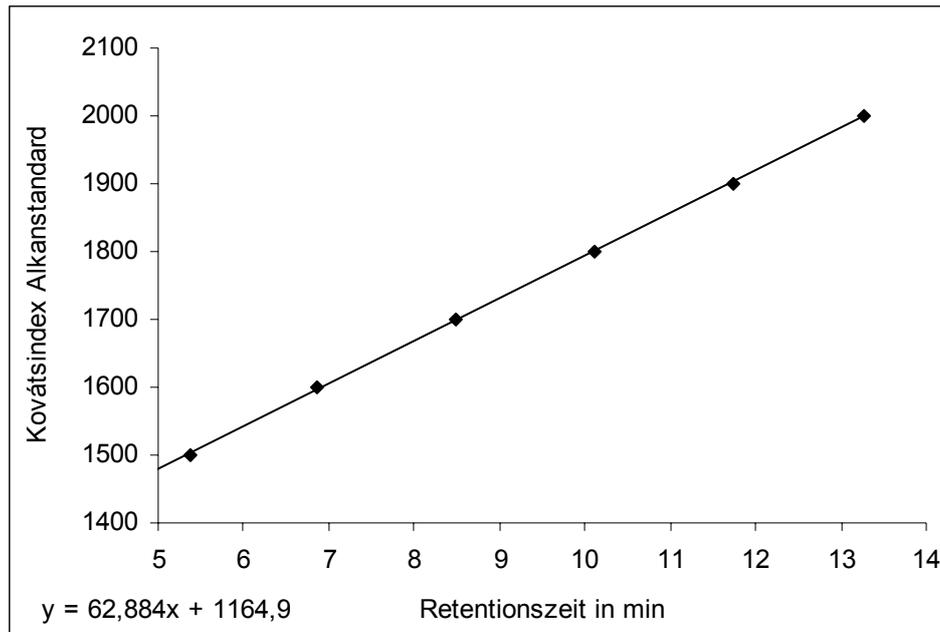
### 3.2.2. Acetate

Im Analsekret von *S. linguis* finden sich zwei einfach ungesättigte C<sub>18</sub>-Acetate. Das Massenspektrum der derivatisierten Probe zeigt für das Octadecenylacetat [15] charakteristische Fragmentationen bei m/z 61, m/z 283 und m/z 343 (Abb. 9). Das Fragmentation m/z 61 ist besonders ausgeprägt und erklärt sich zum einen aus der Abspaltung des Acetations (CH<sub>3</sub> - COOH) und zum anderen durch die Position der Doppelbindung. Wie in Abbildung 10 dargestellt, lassen die gefundenen Fragmentationen nur die Schlussfolgerung zu, dass es sich bei der vorliegenden Substanz um 17-Octadecenylacetat handelt, die Doppelbindung also an letzter Stelle vorliegen muss.



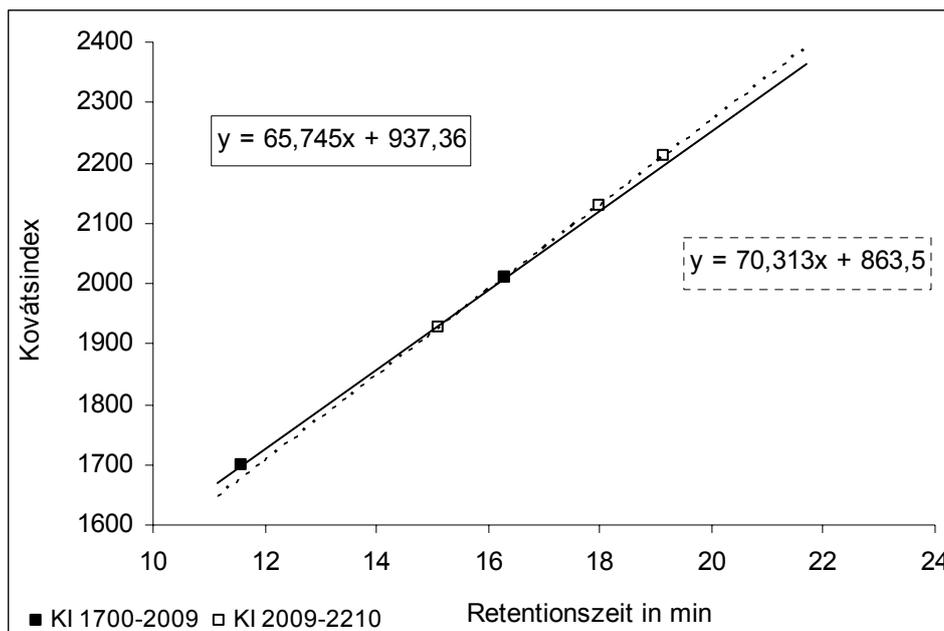
**Abb. 10:** Massenspektrum und Fragmentierungsschema des DMDS-Derivates von 17-Octadecenylacetat

Das zweite Octadecenylacetat [14] konnte aufgrund zu geringer Abundanz in der Derivatprobe nicht sicher nachgewiesen werden. Das Massenspektrum zeigt hier lediglich das charakteristische Fragmentation  $m/z$  61, welches sich in der Abspaltung des Acetations begründet sowie ein schwaches Fragmentation  $m/z$  171. Dieses würde auf eine Doppelbindung an Position 9 hindeuten. Trotzdem war eine eindeutige Bestimmung der Position der Doppelbindung auf diese Weise nicht möglich. Die Applikation eines n-Alkanstandards und Berechnung der Retentionsindices gestattete jedoch eine Einengung auf mögliche Positionen. Aufgrund des linearen Zusammenhangs zwischen Retentionszeit und Anzahl der Kohlenstoffatome der Alkanreihe (siehe Kapitel 2.2.7.3.) ergab sich das folgende Regressionsdiagramm (Abb. 11).



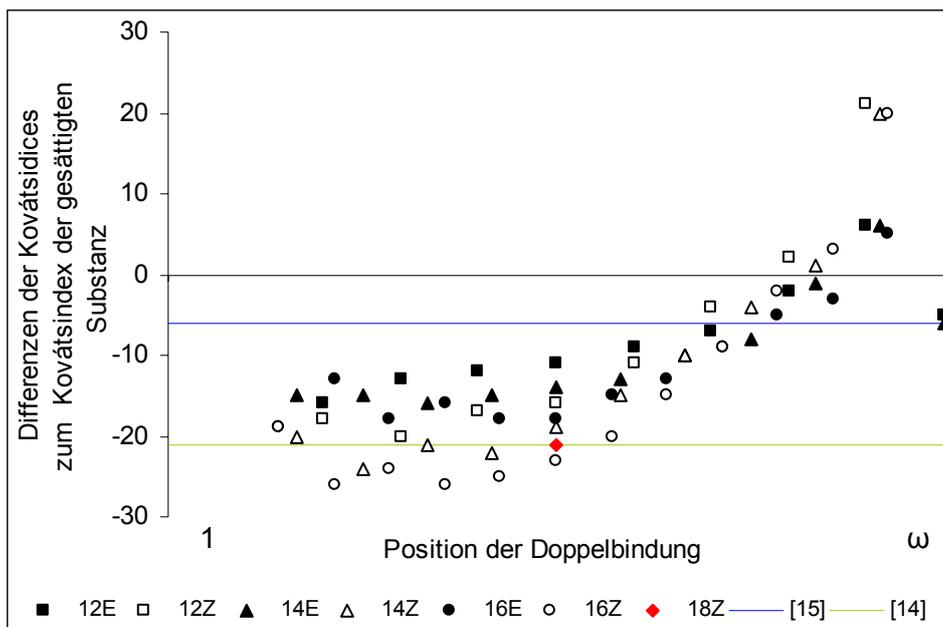
**Abb. 11:** Linearer Zusammenhang von Kovátsindices und Retentionszeiten des C<sub>15</sub>-C<sub>20</sub> n-Alkanstandards

Bei der Berechnung der Kovátsindices mit Hilfe des linearen Alkanstandards wurden vor allem bei den längerkettigen Komponenten mit mehr als 16 C-Atomen deutliche Abweichungen erkenntlich. Durch Vergleiche mit Literaturwerten gesättigter C<sub>14</sub>-, C<sub>16</sub>- und C<sub>18</sub>-Acetate sowie gesättigter C<sub>16</sub>- und C<sub>18</sub>-Fettsäuremethylester (ADAMS 1995, DE MARQUES *et al.* 2000, TAKÁCS *et al.* 2001) wurden deshalb zwei Geraden angenähert (Abb. 12) und mittels einer Exponentialfunktion eine Kurve angepasst. Davon ausgehend ergibt sich bei einer Retentionszeit von 18,85 min für das zweite Octadecenylacetat [14] somit ein Kovátsindex von KI=2188. Zur besseren Übersicht wurden für alle gefundenen Substanzen die Kovátsindices ermittelt und in Tabelle 15 aufgelistet (siehe Kapitel 3.2.).



**Abb. 12:** Zusammenhang von Kovátsindices und Retentionszeiten mittels Vergleichsdaten aus ADAMS (1995), DE MARQUES *et al.* (2000), TAKÁCS *et al.* (2001) zur Berechnung der Kovátsindices der Komponenten des Analsekretes von *S. linguis*

Nach DE MARQUES *et al.* (2000) wird bei einem Vergleich der Retentionsindices einfach ungesättigter C<sub>12</sub>-, C<sub>14</sub>- und C<sub>16</sub>-Acetate mit dem entsprechenden gesättigten Acetat ein Zusammenhang zwischen Index und Position der Doppelbindung deutlich. Acetate mit Doppelbindungspositionen nahe der Estergruppe haben kürzere Retentionszeiten als die gesättigten Analoga. Dagegen eluieren Essigsäureester mit einer Doppelbindung an den letzten vier Positionen mit ähnlichen Retentionszeiten wie die gesättigte Substanz, Acetate mit der Doppelbindung an der vorletzten Position sogar erst danach (Abb. 13). Davon ausgehend, dass die in der homologen Reihe folgenden C<sub>18</sub>-Acetate ähnliche Eigenschaften aufweisen sollten, wurden die Differenzen der Kovátsindices der ungesättigten C<sub>18</sub>-Acetate aus dem Analsekret von *S. linguis* entsprechend in Abbildung 13 eingetragen und die Doppelbindungspositionen angenähert.



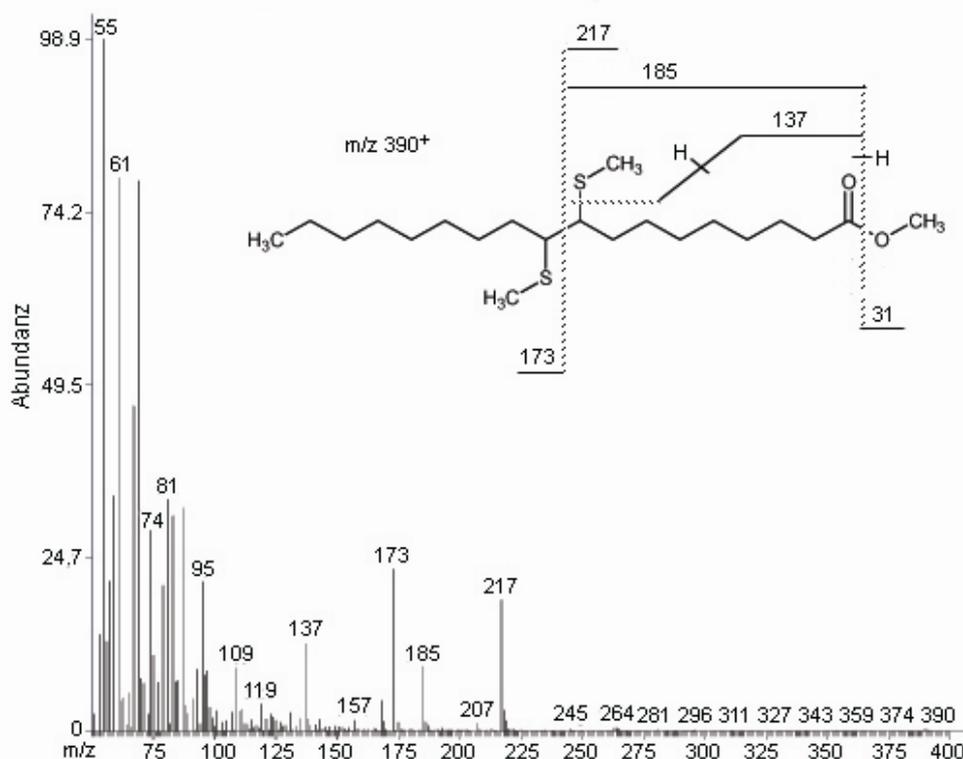
**Abb. 13:** Differenzen der Kovátsindices der Z- und E-Isomere einfach ungesättigter C<sub>12</sub>- bis C<sub>16</sub>-Acetate zum Kovátsindex des gesättigten Analogons (Nulllinie), im Zusammenhang mit der Position der Doppelbindung (verändert nach DE MARQUES *et al.* 2000); ebenso wurden die Kovátsindices der Komponenten [14] und [15], sowie Oleylacetat als Referenzsubstanz (rote Markierung) eingezeichnet

Bezogen auf die Octadecenylacetate des Analsekretes von *S. linguis* werden für die Doppelbindungspositionen 14, 15 und 17 zeitnahe, nur minimal kürzere Retentionszeiten als das gesättigte Octadecylacetat erwartet, beziehungsweise für das 16-Octadecenylacetat eine längere Retentionszeit. Dies wird für das erste Octadecenylacetat [15] bestätigt, welches kurz vor dem gesättigten Octadecylacetat [16] eluiert ( $\Delta KI = -6$ ) und dessen Doppelbindung sich an Position 17 befindet. Das zweite Octadecenylacetat [14] besitzt eine deutlich kürzere Retentionszeit als die gesättigte Komponente, so dass sich auch eine große Differenz von -22 bezüglich der Kovátsindices ergibt. Somit können die Positionen 13 bis 17 für die Doppelbindung ausgeschlossen werden und die möglichen Positionen zwischen 1 und 12 eingengt werden. Da das vermutete 9-Octadecenylacetat sich in diesem Bereich befindet, wurden als Referenzsubstanzen Palmylacetat, Stearylacetat und Oleylacetat ebenfalls am GC/MS analysiert und deren Kovátsindices ermittelt. Dabei ergaben sich sowohl für das Stearyl- ( $KI = 2210$ ) als auch für das Palmylacetat ( $KI = 2009$ ) Kovátsindices, die mit denen der entsprechenden Komponenten des Analsekretes von *S. linguis* identisch waren (siehe Tab. 15). Der Kovátsindex des Oleylacetates

entsprach mit KI=2189 dem Kovátsindex der Komponente [14], so dass es sich bei dieser wahrscheinlich ebenfalls um (9Z)-Octadecenylacetat handelt.

### 3.2.3. Fettsäuremethylester

In Methanolextrakten von ganzen *S. linguis* befinden sich zahlreiche gesättigte [5, 8, 12], sowie einfach [7, 11] und doppelt [10] ungesättigte Fettsäuremethylester mit Kettenlängen von 14 bis 18 Kohlenstoffatomen. Die Identifizierung der Methylester konnte sehr eindeutig erfolgen, da zum einen durch die  $\alpha$ -Spaltung der Carbonylgruppe und zum anderen durch die  $\beta$ -Spaltung mit Wasserstoffwanderung charakteristische M-31 und M-59 Ionen entstehen. Ebenso zeigten sich erwartungsgemäß deutliche Fragmentationen mit  $m/z$  74 und  $m/z$  87, welche sich durch die Abspaltung der Alkylgruppe erklären. Im DMDS-Derivat konnten für die Komponente [11] neben dem Molekülion ( $M^+$  390) auch ein deutliches  $m/z$  173,  $m/z$  185 und ein  $m/z$  217 Fragment nachgewiesen werden, wodurch die Substanz als 9-Octadecensäuremethylester identifiziert werden konnte (Abb. 14).



**Abb. 14:** Massenspektrum und Fragmentierungsschema des DMDS-Derivates von 9-Octadecensäuremethylester

Da Fettsäuremethylester nur in Proben mit vollständig in Methanol überschichteten *S. linguis* gefunden wurden, jedoch nicht in Proben, in denen ausschließlich die in Methanol aufgenommenen Sekrettropfen analysiert wurden und somit wahrscheinlich nicht Bestandteil des Analsekretes sind, wurde von einer weiteren Untersuchung dieser Komponenten abgesehen.

### 3.3. Sozialität und Funktionsmorphismen

Die verschiedenen Ontogenesestadien von *S. linguis* finden sich vor allem an der röhrenförmigen Basis der Blätter und an jungen Trieben (Tafel I, Abb. 2a, b), können sich bei starkem Befall jedoch auch bis zu den Spitzen ausgewachsener Blätter verteilen. Einzelne Entwicklungsstadien treten oft gehäuft auf. Adulte und präimaginale Stadien befinden sich in direktem Kontakt, zum Teil laufen die Tiere sogar scheinbar unbemerkt übereinander. Die Ablage der Eier erfolgt innerhalb der Aggregationen, jedoch nicht auf der Oberfläche ausgewachsener Blätter, sondern wahrscheinlich zwischen den zarten Blättern junger Triebe und im Pflanzentrichter (Tafel I, Abb. 6). Hier befinden sich zwischen Exuvien, toten Individuen und leeren Eihüllen auch stets alle ontogenetischen Stadien (Tafel I, Abb. 3) auf engstem Raum. Das vorherrschende Milieu hat eine sehr hohe Luftfeuchtigkeit, bzw. ist der Blatttrichter zum Teil flüssigkeitsgefüllt. Die beiden im Querschnitt drehrunden, flügellosen Larvalstadien sind ebenso wie die Metamorphosestadien nur leicht sklerotisiert und durchscheinend gelb. Sie sind anhand der Körpergröße leicht unterscheidbar. Die Zweitlarven erreichen zum Zeitpunkt der Häutung zur Puppe die adulte Körpergröße. Das Propuppenstadium zeigt an den Tergiten bereits die Entstehungsorte der Flügelscheiden und stummelförmig nach vorn gerichtete Antennen während die Antennenscheiden der beiden Puppenstadien nach hinten gerichtet sind. Unterschiedlich lange Flügelscheiden (Puppe 1 bis zum 3. Abdominalsegment, Puppe 2 bis zum 5. Abdominalsegment), ermöglichen ebenso wie die beginnende dorso-ventrale Abflachung des letzten Puppenstadiums eine deutliche Abgrenzung zwischen diesen Metamorphosestadien (Tafel I, Abb. 4). Auffallend war eine lokomotorische Inaktivität der Tiere, die sich zum Teil über mehrere Stunden erstreckte. Begannen einzelne Tiere unterschiedlicher Stadien sich zu bewegen, erfolgten eine Auflockerung der Aggregation und eine allgemeine Aktivität. Generell konnte für Larven eine höhere Aktivität als für Adulte beobachtet

werden. Innerhalb der Ansammlungen erfolgten wiederholt lang andauernde Kopulationen sowohl mit langflügeligen als auch mit kurzflügeligen Weibchen. Einzelne adulte Tiere patrouillierten zum Teil in Abwehrhaltung mit hochgebogenem Abdomen und präsentiertem Sekrettropfen an der Peripherie. Störungen z. B. durch mechanische Reizungen mittels eines Pinsels und Abgabe des Analsekretes führten zur Zerstreuung der direkt benachbarten Tiere. Es konnte gezeigt werden, dass ein Anstieg der Gruppengröße häufigeren und längeren Körperkontakt, sowie eine Abnahme der lokomotorischen Aktivität zur Folge hatte.

### 3.3.1. Sexualdimorphismus – Extraintestinales Pilzreservoir

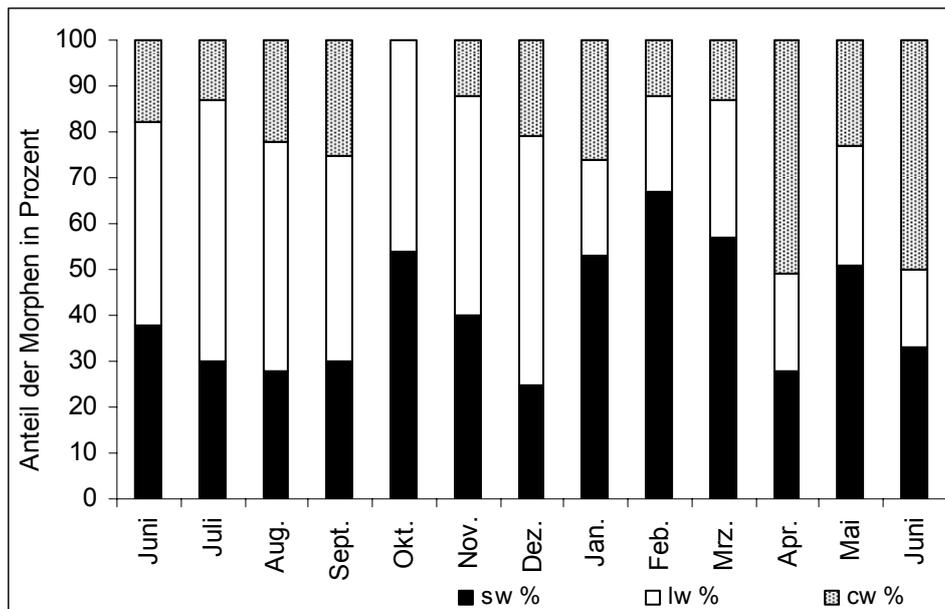
Mit Hilfe histologischer Methoden konnte ein Sexualdimorphismus bei adulten *S. linguis* nachgewiesen werden. Im hinteren Abdomenbereich befindet sich neben Enddarm und Oviductus communis eine dorso-laterale Aussackung zwischen dem 6. und 8. Abdominalsegment. Eine Verbindung zum Verdauungstrakt konnte nicht nachgewiesen werden (Tafel II, Abb. 6). Dieses extraintestinale Reservoir wurde nur bei Weibchen nachgewiesen. Dazu wurden von verschiedenen *Sansevieria*-Pflanzen alle sich darauf befindenden Tiere (n=520) abgesammelt und histologisch bearbeitet. Nahezu alle untersuchten Weibchen (n=408) besaßen dieses Reservoir, lediglich bei fünf Tieren konnte kein Reservoir gefunden werden. Hingegen konnte bei keinem der geprüften Männchen (n=112) eine entsprechende Bildung nachgewiesen werden.

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zeigen innerhalb dieses Reservoirs mycelartige Strukturen (Tafel II, Abb. 7 - 8), welche ein vollständiges Geflecht gegliederter Pilzhyphen bilden. Im Lichtmikroskop wird das Mycel nach Hämalaun-Eosin-Färbung hell rötlich-braun sichtbar. Tafel III, Abb. 1 zeigt dazu einen Sagittalschnitt und Tafel IV, Abb. 3 den Transversalschnitt eines adulten, fertilen Weibchens. Der Nachweis, dass es sich bei dem Mycel um einen Pilz handelt, erfolgte mit Hilfe zweier spezifischer Färbungen. Nach Färbung mit Calcofluor<sup>®</sup>White ST fluoreszieren die chitinösen Pilzstrukturen bei UV-Anregung hellblau (Tafel II, Abb. 1 u. 4). Im Gegenversuch wurde gezeigt, dass diese bei Grünanregung nicht fluoreszieren und somit eine reine Eigenfluoreszenz vernachlässigt beziehungsweise ausgeschlossen werden kann (Tafel II, Abb. 2 u. 4). Da durch die Anfärbung des Chitins auch eine Fluoreszenz des Wirtstieres *S. linguis* bedingt war, wurden weitere Proben mittels pilzspezifischer GOMORI-Färbung bearbeitet. Nach Behandlung mit

Methenamid-Silbernitrat konnten hier die Pilzhyphe durch eine schwarz-braune Färbung sichtbar gemacht werden. Tafel II, Abb. 3 zeigt das pilzgefüllte Reservoir eines adulten Weibchens in direkter Nähe zum Enddarm, Tafel II, Abb. 5 ein separiertes Pilzgeflecht. In Larval- und Metamorphosestadien von *S. linguis* konnte kein solches pilzgefülltes Reservoir nachgewiesen werden. Ebenso wurden bei histologischen Untersuchungen keine vergleichbaren Strukturen bei *H. tritici*, *I. spectrum*, *T. tabaci* oder *F. occidentalis* gefunden.

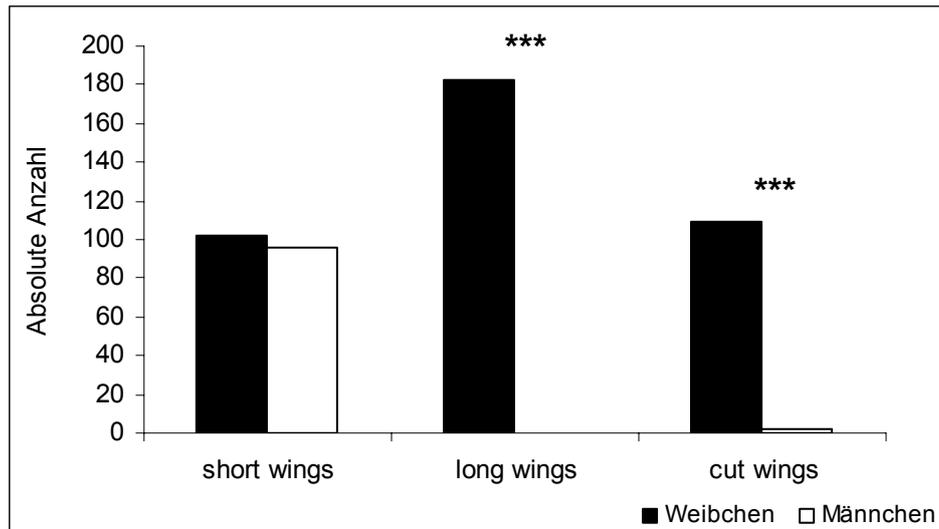
### 3.3.2. Dealation, Flügelmorphismus und Sex Ratio

Innerhalb einer Aggregation sind zwei verschiedene adulte Morphen und eine dritte sekundär entstandene Morphe differenzierbar (Tafel I, Abb. 4). Während die Flügellenden der ersten Morphe das 7. Abdominalsegment erreichen (long wings, im weiteren Verlauf als lw bezeichnet), enden die Flügel der zweiten Morphe bereits zwischen 5. und 6. Abdominalsegment (short wings, im weiteren Verlauf als sw bezeichnet). Auffällig ist das Auftreten von Individuen, deren Flügel in Höhe des zweiten Abdominalsegmentes glatt abgeschnitten sind (cut wings, im weiteren Verlauf als cw bezeichnet). Um die prozentuale Verteilung der Morphen im zeitlichen Verlauf darzustellen, erfolgte die Datenerhebung über zwölf Monate, von Juni 2005 bis Juni 2006 und ergab folgende prozentuale Verteilung der Morphen im Untersuchungszeitraum (Abb.15). Dargestellt ist die Anzahl aller untersuchten Tiere. Aufgrund der standardisierten Haltung, wurden saisonale Einflüsse vernachlässigt und die Angabe der Monate erfolgt nur zur Veranschaulichung der Untersuchungsdauer. Mit Ausnahme des Oktobers treten in jedem Monat alle Morphen auf, wobei die cw-Morphe, außer im April und Juni 2006, mit im Mittel  $22 \pm 14$  % jeweils den geringsten Anteil aufweist. In den Monaten September 2005 und Mai/Juni 2006 kam es zu einer auffällig starken Vermehrung und einem ausgeprägten, flächendeckenden Befall mehrerer Pflanzen bis zu den Blattspitzen. Die lw- und sw-Morphen treten mit  $37 \pm 14$  % beziehungsweise  $41 \pm 14$  % im Mittel nahezu gleich häufig auf. Im Untersuchungszeitraum kann kein einheitliches Muster ausgemacht werden.



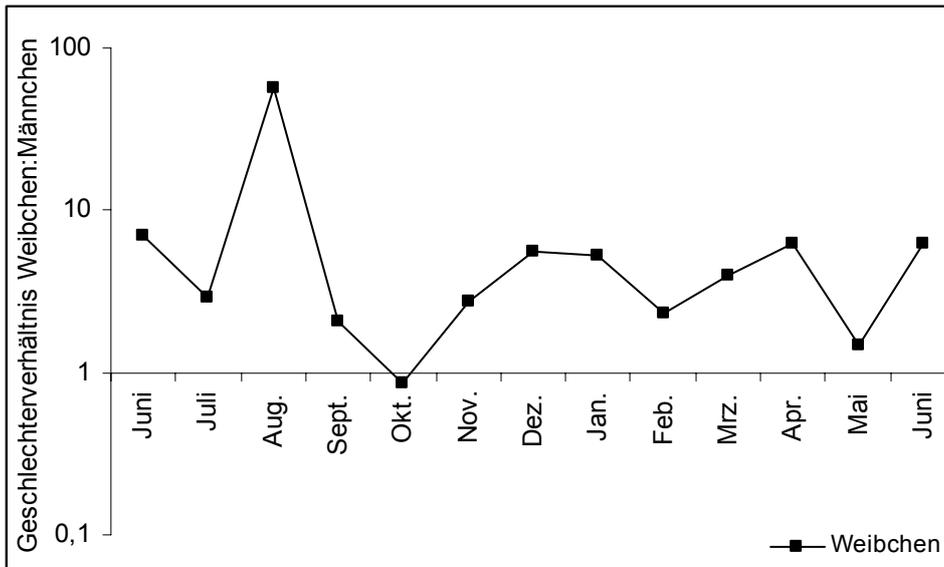
**Abb. 15:** Prozentuale Verteilung der Morphen innerhalb der Aggregation im Untersuchungszeitraum

Insgesamt wurden n=556 Individuen histologisch untersucht und die Sex Ratio der einzelnen Morphen ermittelt (Abb. 16). Dabei wurde nachgewiesen, dass es sich bei den cw-Tieren fast ausschließlich um fertile Weibchen handelt (n=109). Lediglich zwei Tiere waren männlich. Die Morphe der langflügligen Tiere beinhaltet ebenso ausschließlich Weibchen (n=182). Die Ovarien sind vollständig entwickelt, die Tiere somit fortpflanzungsfähig. Innerhalb der sw-Morphe wurden sowohl fertile Weibchen (n=102), als auch fertile Männchen (n=96) mit jeweils voll entwickelten Gonaden gefunden. Die Sex Ratio beträgt bei diesen somit 1:1. Da zwei rein weibliche Morphen, einer gemischtgeschlechtlichen gegenüberstehen, ergibt sich ein Gesamtgeschlechtsverhältnis von 1:4 (Männchen:Weibchen).



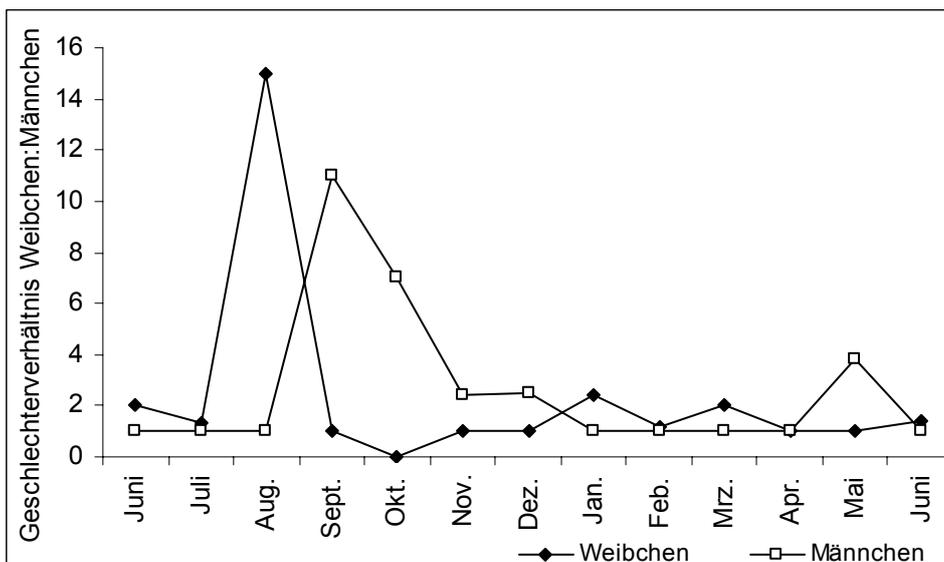
**Abb. 16:** Mittelwert der absoluten Geschlechterverteilung der sw-, lw- und cw-Morphen im gesamten Untersuchungszeitraum (\*\*\*)= $p < 0,0001$ ,  $\chi^2$ -Test)

Die folgende Abbildung 17 zeigt das relative Verhältnis der Geschlechter (Weibchen:Männchen) im zeitlichen Verlauf. Pro Monat wurden mindestens 30 Individuen an vergleichbaren Blattstellen abgesammelt. Hierbei handelte es sich jeweils um frische Triebe, mit einem mehrwöchigen Befall. Das Geschlecht der Versuchstiere wurde ebenfalls histologisch bestimmt. Es wird deutlich, dass die Sex Ratio starken Schwankungen unterworfen ist. Auffällig sind die Monate Oktober und Mai, in denen ein nahezu ausgeglichenes Verhältnis vorherrscht. In den übrigen Monaten finden sich stets mehr Weibchen als Männchen, was vor allem in den Monaten Juni, August und Dezember 2005, sowie Januar, März, April und Juni 2006 sehr deutlich wird. Besonders im August sticht ein extrem abweichender Wert von 57:1 hervor. Jedoch kann hier kein bestimmter Rhythmus festgestellt werden.



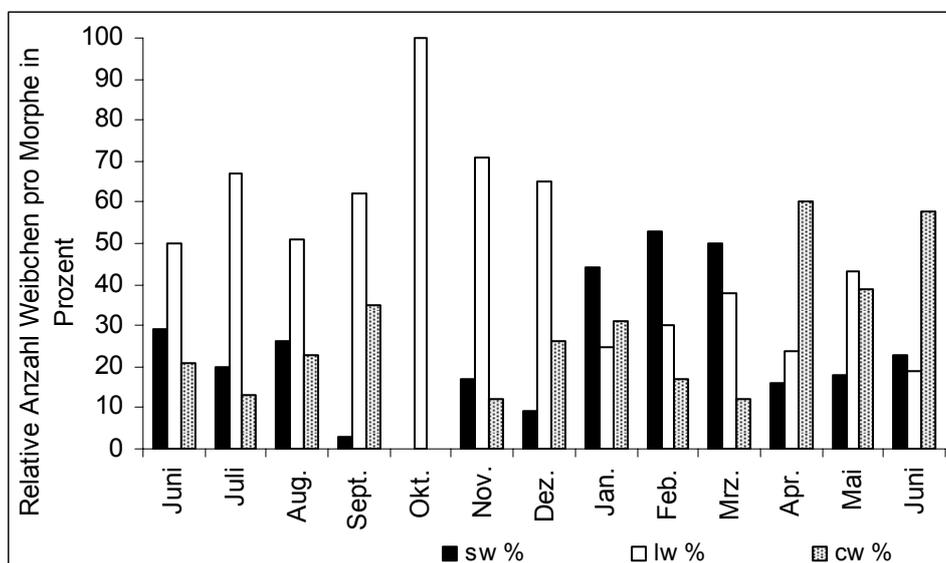
**Abb. 17:** Logarithmische Darstellung des relativen Geschlechterverhältnisses bei *S. linguis* (Weibchen:Männchen, x:1) im zeitlichen Verlauf des Untersuchungszeitraumes, Männchen nicht dargestellt

Abbildung 18 zeigt die relative Geschlechterverteilung der sw-Morphe im Verlauf des Untersuchungszeitraums. Auffällig ist ein starker Anstieg des Weibchenanteils im August, dem ein Anstieg der Männchen im September und Oktober folgt, wobei im Oktober keine sw-Weibchen gefunden wurden. Im übrigen Untersuchungszeitraum ist das Geschlechterverhältnis dieser Morphe ausgeglichener und beträgt im Mittel 0,9:1 (Weibchen:Männchen).



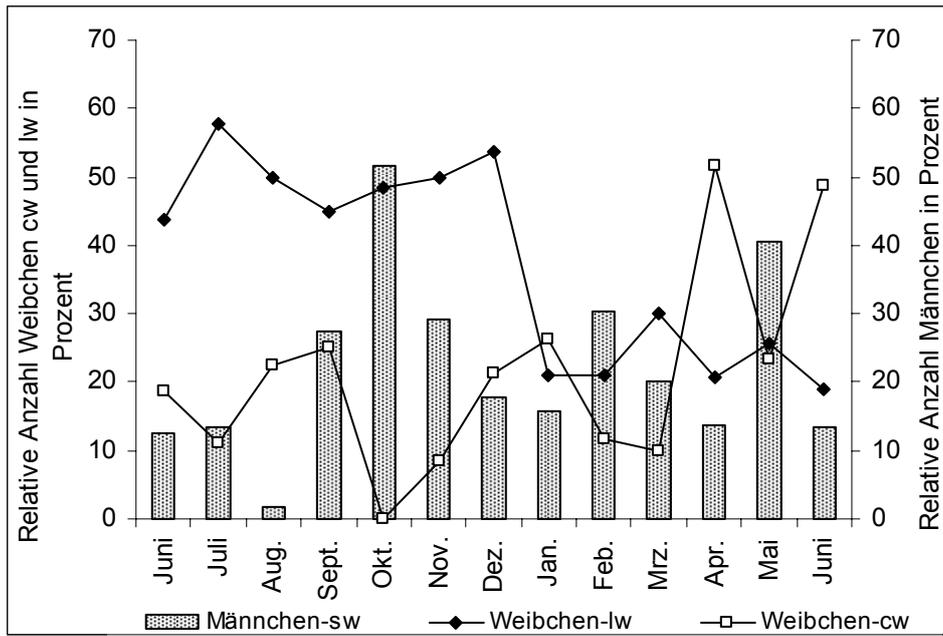
**Abb. 18:** Relative Geschlechterverteilung der sw-Morphe im Verlauf des Untersuchungszeitraums

Die in Abbildung 19 dargestellte Verteilung der Weibchen auf die einzelnen Morphen im Jahresverlauf zeigt einen Anstieg des lw-Anteils bis auf 100 % im Oktober und einen anschließenden Abfall bis Januar. Dem entgegengesetzt sinkt im gleichen Zeitraum der Anteil der sw-Morphe bis auf 0 % im Oktober. Es folgt ein langsamer Anstieg, der im Februar bei 53 % seinen Höhepunkt findet. Danach verringert sich der sw-Anteil wieder bis auf 16 % beziehungsweise 18 % im April und Mai, während der Anteil der lw-Morphe wieder zunimmt. Dem Verlauf des cw-Anteils kann kein bestimmtes Muster zugeordnet werden. Auffällig sind jedoch die Monate Oktober, mit einem völligen Fehlen dieser Morphe und April und Juni 2006, wo die cw-Weibchen mit 60 % den Hauptanteil stellen.



**Abb. 19:** Prozentuale Verteilung der Weibchen (n=385) auf die einzelnen Sexmorphen im Untersuchungszeitraum

Der Zusammenhang zwischen Männchenmenge und dem Auftreten der lw- und cw-Weibchen wird in Abbildung 20 aufgezeigt. Es wird deutlich, dass einem Abfall der Männchen z. B. im August, Dezember, Januar und April ein vermehrtes Auftreten der cw-Weibchen folgt. Ebenso zeigt ein erhöhtes Vorkommen von Männchen im Oktober und Mai eine gleichzeitige Verringerung der cw-Weibchen. Der Anteil der lw-Weibchen bleibt unabhängig von der Männchenmenge zunächst gleich bei ca. 50 %, fällt im Januar auf ca. 25 % ab und verbleibt so bis zum Ende des Untersuchungszeitraums.



**Abb. 20:** Relative Anzahl der cw- und lw-Weibchen in Prozent im Vergleich mit der relativen Anzahl aller Männchen in Prozent

## 4. Diskussion

### 4.1. Digestionssystem

Die ersten detaillierten Untersuchungen zur inneren Morphologie und Anatomie der Thysanopteren datieren bereits auf Beginn und Mitte des zwanzigsten Jahrhunderts (ANANTHAKRISHNAN 1955, KLOCKE 1926, MICKOLEIT 1961, PRIESNER 1928, SHARGA 1933, UZEL 1895). DEL BENE *et al.* (1991), MORITZ (1982c, 1989d, 1997) und ULLMAN *et al.* (1989) beschreiben weitestgehend übereinstimmend die Anatomie des Intestinaltrakts von Vertretern der Terebrantia und weisen auf eine typische Verlängerung des Mitteldarms durch Schleifenbildung hin. Aktuelle Studien beziehen sich hauptsächlich auf die tragende Rolle der Thysanoptera als Tospovirusvektoren und beleuchten vor allem den Mitteldarm-Speicheldrüsen-Komplex terebranter Arten, aufgrund des dort stattfindenden Virustransfers (z. B. DE ASSIS FILHO *et al.* 2002, 2004, KRITZMAN *et al.* 2002, MORITZ *et al.* 2004a, NAGATA *et al.* 1999, 2002). Zur Familie der Phlaeothripidae fehlen entsprechend detaillierte Arbeiten, bis auf die Beschreibung der inneren Morphologie von drei Vertretern der Phlaeothripidae durch ANATHAKRISHNAN (1955) und SHARGA (1933). Allerdings nehmen diese dabei keinen Bezug auf die unterschiedlichen Lebensweisen der untersuchten Arten. Bekannt ist jedoch, dass wie bei vielen Tieren, auch bei Insekten z. B. die Art der Ernährung mit Morphologie und Länge des Darmtrakts in Zusammenhang steht. So ist der Darmtrakt des carnivoren *Dytiscus marginalis* L. etwa doppelt so lang wie der Körper, während dieser beim phytophagen *Melolontha melolontha* FABRICIUS die siebenfache, beim koprophagen *Getrupes spec.* sogar die dreizehnfache Länge erreicht (HOFFMANN 1995).

#### 4.1.1. Mundwerkzeuge

Untersuchungen der Kopfmorphologie unter besonderer Berücksichtigung der Mundwerkzeuge liegen sowohl für die Aeolothripidae (MICKOLEIT 1963, MORITZ 1982b), als auch für die Thripidae (HUNTER & ULLMAN 1992, MORITZ 1989b, MOUND 1971) und Phlaeothripidae (HEMING 1978, MICKOLEIT 1963, REYNE 1927) vor. Die stechend-saugenden Mundwerkzeuge larvaler und adulter Thysanopteren ähneln

---

sich und weichen stark vom für Insekten ursprünglichen beißend-kauenden Bautyp ab. Äußerlich zeigt sich diese hohe Spezialisierung in einer Asymmetrie, welche sich durch die Reduzierung der rechten Mandibel ergibt. Variationen innerhalb der verschiedenen Thysanopteren-Familien bleiben dagegen oftmals verborgen, da sich diese vor allem auf tieferliegende Strukturen beziehen. Die blind endende linke Mandibel bildet stets eine typische Stechborste, welche basal mit der Kopfkapsel verschmilzt und in einer Führungsrinne aus sklerotisierter Hypopharynx, Teilen der Stipes und Labruminnenwand verläuft. Mit Hilfe der paarigen dreiteiligen Maxillen erfolgt die Nahrungsaufnahme, die durch Pumpbewegungen des Cibariums vermittelt wird. Die Maxillen sind über den Cardo gelenkig mit der Kopfkapsel verbunden und stellen sich von außen als seitliche Begrenzung des Mundkegels (Stipites) dar. Die Stipites sind distal vollständig vom Labium umschlossen und tragen die Maxillarpalpen. Im distalen Teil der Maxillen verzüngen sich die rinnenförmigen Laciniae zu Stechborsten (Stilette), welche von der Hypopharynxleiste fixiert werden. Das basal aus Post- und Prämentum und apikal aus den Paraglossae und der Glossa gebildete Labium formt den hinteren Abschluss des Mundkegels und trägt nebst den Labialpalpen zahlreiche Sensillen. Das asymmetrische Labrum stellt die frontale Begrenzung des Mundkegels dar. Sein Innenrand bildet, wie eingangs erwähnt, Mandibeltasche und Epipharynx. Da die eigentliche Mundöffnung, die so genannte Rima oris, tief am Ende des Mundkegels hinter dem Cibarium liegt, wird der sich davor ergebende Raum als Präoral- oder Speichelhöhle bezeichnet. Den Boden der Höhle bildet die sklerotisierte Hypopharynx, die häutige Epipharynx hingegen das Dach (MICKOLEIT 1963, MORITZ 1982b). In diesem Bereich sind zahlreiche Chemosensillen lokalisiert die zur Prüfung der Qualität der Nahrung dienen. Innerhalb der Präoralhöhle befindet sich die englumige Nahrungsrinne, welche in das Cibarium übergeht und an der Rima oris unterhalb des Deutocerebrums endet. Zwischen Labium und Hypopharynx befindet sich außerdem das sklerotisierte Salivarium, in welches die von den Labialdrüsen (siehe Kapitel 4.1.3.) produzierten Speichelsekrete abgegeben werden (Übersichten in KIRK 1997, MORITZ 2006).

Die Mundwerkzeuge der Terebrantia und Tubulifera ähneln sich in ihrem grundlegenden Aufbau. Unterschiede sind beispielsweise im Ausstülpmechanismus der Mandibel (REYNE 1927), in Anzahl und Ausprägung der entsprechenden Muskulatur (HEMING 1978, MICKOLEIT 1963) und Pumpleistung während der

Nahrungsaufnahme (HEMING 1978) zu verzeichnen. Weitere Abweichungen der Morphologie der Mundwerkzeuge ergeben sich durch die verschiedenen Ernährungsweisen der untersuchten Thysanopteren-Arten. Der größte Teil der Thysanoptera ernährt sich phytophag, einige wenige Arten prädatorisch. Viele Vertreter der Phlaeothripidae saugen dagegen an Pilzhyphen oder verwerten pilzliche Ausscheidungen und Pilzsporen (ANANTHAKRISHNAN & JAMES 1983, MOUND 1994, MOUND & PALMER 1983). In diesem Zusammenhang sind große Variabilitäten in der Form der jeweiligen Maxillarstilette hervorzuheben. Diese sind nach REYNE (1927) bei pflanzensaftsaugenden Arten schmal, stachelförmig und steif, während sie sich bei sporenfressenden als breit, bandförmig und biegsam darstellen und vermutlich zum Zusammenfegen und zum Transport von Sporen in den Mund dienen. REYNE (1927) erinnert jedoch daran, dass auch bei sporenfressenden Arten die Funktion der Mandibel als Bohrorgan erhalten bleibt. Zudem können im Unterschied zu phytophagen Arten die meist u- oder v-förmigen Stilette pilzfressender Thysanopteren tief in den Kopf eingezogen werden (MOUND 1974, MOUND & PALMER 1983, MOUND & MINAEI 2006, OKAJIMA 1983). Abgesehen von den Spezies der Idolothripinae nutzen die meisten im Falllaub lebenden Phlaeothripiden zur Nahrungsaufnahme schmale Stilette mit einem Durchmesser von 1 - 3 µm und ernähren sich hyphensaugend oder von Ausscheidungsprodukten der Pilze (MOUND 1972, 1974, 2002, MOUND & MINAEI 2006). Ebenso sind bei vielen Phlaeothripinae zusätzliche Strukturen, so genannte „maxillary guides“ oder „maxillary bridges“ nachweisbar, welche die Maxillarstilette verbinden und diesen als Führung dienen (MOUND 1974). Demgegenüber geben MOUND & PALMER (1983) für die obligatorisch sporenfressenden Idolothripinae parallel und weit getrennt stehende, typisch breite Maxillarstilette mit einem Durchmesser von 5 - 10 µm an. Hierbei existiert ein Zusammenhang zwischen dem Stilettdurchmesser und der Größe der im Darm befindlichen Sporen, da diese hart sind und während des Vorgangs der Nahrungsaufnahme vollständig aufgenommen werden.

In der vorliegenden Arbeit werden beim Vergleich des *S. linguis* mit dem nachweislich phytosugen Phlaeothripiden *H. tritici* bei ersterem breitere Maxillarstilette nachgewiesen. Demgegenüber stellen sich die Lacinae der pflanzensaftsaugenden Art schmaler und steifer dar. Anders als in der Literatur dargestellt, erwiesen sich die Stilette beider untersuchter Vertreter als weit in den Kopf rückziehbar. Da die Breite der Maxillarstilette von *S. linguis* deutlich unterhalb der für

Idolothripinae typischen Stilettbreite liegt, kann hier eine vollständige Aufnahme von Sporen ausgeschlossen und eine fungiphage Ernährungsweise postuliert werden.

#### 4.1.2. Stomodaeum

Das Darmsystem der Thysanopteren gliedert sich, wie bei Insekten üblich (CHAPMAN 1998), in Vorder-, Mittel- und Hinterdarm (ANANTHAKRISHNAN 1955, MORITZ 1982c, 1989c, d, 1997, 2006, PRIESNER 1968, SHARGA 1933, ULLMAN *et al.* 1989). Typischerweise befindet sich bei Insekten mit saugenden Mundwerkzeugen, vor der Mundöffnung liegend das Cibarium mit einer gut ausgebildeten Cibarialpumpe zur Nahrungsaufnahme. Der daran anschließende Vorderdarm wird für die meisten Vertreter der Terebrantia und Tubulifera als englumig und lang, mit flachen, dicht gelagerten Epithelzellen beschrieben, wobei von SHARGA (1933) für *Melanthrips fuscus* HALIDAY (Aeolothripidae) und *Haplothrips distinguendus* (UZEL) (Phlaeothripidae) auf eine im Vergleich mit Vertretern der Thripidae tendenziell größere Ausdehnung in Länge und Breite hingewiesen wird. Das Lumen des Vorderdarms ist in seiner Größe durch ein umgebendes polygonales Muskulturnetz flexibel, was sich durch die Ausdehnung des Oesophagus während des Nahrungsaufnahmeprozesses erklären lässt (MORITZ 1982c, 1997, ULLMAN *et al.* 1989). Bis zur Valvula cardiaca, dem Übergang zum Mitteldarm, wird durch die abgeflachten Epithelzellen apikal eine kutikuläre Schicht produziert, was auf den ektodermalen Ursprung des Vorderdarms hinweist (MORITZ 1997). Auf Grund der chitinösen Epikutikula wird der Vorderdarmbereich für wasserlösliche Stoffe nahezu impermeabel (CHAPMAN 1998). Dieser Darmbereich übernimmt auch bei der Absorption von Monosacchariden, Aminosäuren und Fetten meist keine Funktion (Übersicht in TREHERNE 1967). Auch bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten *S. linguis*, *H. tritici* und *I. spectrum* wurden vergleichbare Ergebnisse gefunden. Bei *S. linguis* erweitert sich der posteriore Teil des Oesophagus deutlich und kann somit, wie von ANANTHAKRISHNAN (1955) für *Arrhenothrips ramakrishnae* HOOD und *Gigantothrips (Cercothrips) tibialis* (SCHRANK) sowie MORITZ (1982c) für *Aeolothrips intermedius* HALIDAY vorgeschlagen, als kropfförmig bezeichnet werden. Auch SHARGA (1933) beschreibt für verschiedene Thripidae den Kropf als mindestens dreimal so breit wie den Oesophagus und gibt, homolog zu anderen flüssigkeitssaugenden Insekten, eine Funktion als Speicherorgan an. Die bei *S. linguis* beobachtete

posteriore Abnahme der Epithelstärke wurde bisher nicht beschrieben (GEHLEN & MORITZ 2008). CHAPMAN (1998) und MORITZ (1982c) weisen jedoch darauf hin, dass die starke Faltung der Kropfzellen einzig im leeren Zustand vorliegt und diese durch Ausdehnung nach einer Nahrungsaufnahme straff und abgeflacht angeordnet erscheinen können.

#### 4.1.3. Glandulae labiales

Alle bisher beschriebenen Thysanopteren besitzen in allen Ontogenesestadien sowohl tubuläre, dünnwandige Speicheldrüsen, welche längs des Mitteldarms verlaufen und vom Kopf bis ins Abdomen reichen können, als auch paarige, lobuläre Speicheldrüsen (DEL BENE *et al.* 1991, HEMING 1978, MORITZ 1982c, MÜLLER 1927, ULLMAN *et al.* 1992). Diese Eigenschaft bestätigte sich in der vorliegenden Untersuchung auch für *S. linguis*. MORITZ (2006) weist jedoch darauf hin, dass aufgrund der eigentlich extraintestinalen Funktion der aus dem Labialsegment hervorgehenden Drüsen diese eher als Labialdrüsen zu bezeichnen sind. Die lobulären Drüsen besitzen eine ovale bis längliche Form und werden im Verlauf der Larvalentwicklung und während der Metamorphosestadien durch die Ausbildung der Flugmuskulatur, die thorakale Verlagerung des Supraoesophagealganglions und die Umstrukturierungen des Mitteldarms caudal in den Thorax gedrängt (MORITZ 1982c, 1988, 1989a). Dabei erfolgt bei einigen Arten während des Erstlarvenstadiums sowie kurz nach der Häutung zur Zweitlarve eine Anlagerung der Speicheldrüse an den Mitteldarm mit anschließenden Zelladhäsionen. Bei Vektoren für Pflanzenviren, wie z. B. dem Tomato-spotted-wilt-Virus, erfolgt zu diesem Zeitpunkt die Übertragung der Viren aus dem Darm in die Speicheldrüsen (MORITZ *et al.* 2004a, b).

DEL BENE *et al.* (1999) beschreiben die Labialdrüsen der Thysanopteren als typische Drüsenorgane mit großen und organellenreichen sekretorischen Zellen. Die lobulären Drüsen bestehen hauptsächlich aus großen, locker aggregierten Zellen, welche durch große Zellkerne, zahlreiche Lipideinschlüsse, Golgi-Vesikel, Mitochondrien, Endoplasmatische Retikuli und sekretorische Vesikel charakterisiert sind (DEL BENE *et al.* 1999, ULLMAN *et al.* 1989, 1992). DEL BENE *et al.* (1999) erwähnen zudem lose verbundene, granulöse Adipocyten als weiteren Zelltypus. Die tubulären Drüsen differieren von diesen durch flache Zellen mit kleinem Zellkern (MORITZ 2006). Speicheldrüsen mit strukturell und funktionell unterscheidbaren

Regionen wurden auch für verschiedene Diptera (z. B. *Drosophila melanogaster* MEIGEN: ANDREW *et al.* 1999, *Mayetiola destructor* (SAY): STUART & HATCHETT 1987) und Hemiptera (z. B. *Lethocerus indicus* (LEPELETIER & SERVILLE): KUMAR *et al.* 1995, *Peregrinus maidis* (ASHMEAD): AMMAR 1986) nachgewiesen.

Die Sekrete der Speicheldrüsen gelangen durch Pumpbewegungen des Salivariums während des Anstechens sowie des gesamten Stechvorgangs in die Zellen und dienen vor allem der Erleichterung des Sauggeschehens (MORITZ 2006).

#### 4.1.4. Mesenteron

Der Mitteldarm bildet bei den bisher beschriebenen Thysanopteren den längsten Teil des Verdauungskanals (ANANTHAKRISHNAN 1955, MORITZ 1982c, 1989d, 2006, SHARGA 1933). ULLMAN *et al.* (1989) beschreiben die Zellmorphologie dieses Darmabschnitts als typisches einschichtiges Epithel mit Mikrovillibusatz, wie es bei den meisten Insekten nachweisbar ist. BILLINGSLEY & LEHANE (1996) sowie CHAPMAN (1998) fassen hierzu die Ultrastruktur des Insektenmitteldarms übersichtartig zusammen: Die meist zylinderförmigen Zellen des einschichtigen Epithels liegen einer Basallamina auf und zeigen im apikalen Bereich zahlreiche Mikrovilli zum Zwecke der Oberflächenvergrößerung. Die Mikrovilli können mittels Actinfilamenten verstärkt und von einer kohlenhydratreichen Glykokalyx umgeben sein. Die typische Mitteldarmzelle zeichnet sich durch zahlreiche Golgi-Apparate, Vesikel und raue Endoplasmatische Retikuli aus und dient neben der Produktion und Sekretion von Verdauungsenzymen auch dem aktiven Transport und der Absorption der Nahrungsstoffe. Durch Osmose und einen aktiven Natrium- und Kaliumtransport mittels Ionenpumpen existiert entlang der gesamten Länge des Mitteldarms ein starker Wassertransport. Dagegen werden Monosaccharide vor allem im anterioren Teil und über passive Diffusionsprozesse aufgenommen. Auch die Absorption von Aminosäuren erfolgt nicht aktiv gegen ein Konzentrationsgefälle. Das Vorhandensein lipoiden Materials, welches in Zellen des anterioren Bereiches eingelagert sein kann, deutet außerdem auf eine hier stattfindende Fettaufnahme hin (TREHERNE 1967). Zwischen den Mitteldarmzellen sind regenerative Zellen in Krypten oder Gruppen, so genannten Nidi, angeordnet und ersetzen abgestorbene stetig (CHAPMAN 1998). Derartige Regenerationszellen werden von DEL BENE *et al.* (1991) auch bei *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera) beschrieben. Im Cytoplasma der

Epidermiszellen befinden sich zudem lamellenartige, von ULLMAN *et al.* (1989) als „spherocrystals“ bezeichnete Strukturen, welche den Exkretionseinschlüssen der Malpighischen Gefäße entsprechen (DEL BENE *et al.* 1991, MORITZ 1997, ULLMAN *et al.* 1989).

Der Mitteldarm der Thysanopteren verläuft bei den bisher beschriebenen terebranten Arten mit einer Schleife (DEL BENE *et al.* 1991, MORITZ 1982c, 1989d, 1997, ULLMAN *et al.* 1989). Der erste Mitteldarmabschnitt wird von zwei tubulären Speicheldrüsen flankiert und verläuft caudal bis zum sechsten oder siebten Abdominalsegment (DEL BENE *et al.* 1991, MORITZ 2006). Während DEL BENE *et al.* (1991) und ULLMAN *et al.* (1989) für *Frankliniella occidentalis* (Thripidae) lediglich ein einschichtiges Epithel mit zahlreichen Mikrovilli für alle drei Regionen beschreiben, unterscheidet MORITZ (1982c, 1989d) bei *Aeolothrips intermedius* (Aeolothripidae) und bei *Hercinothrips femoralis* BAGNALL (Thripidae) die Mitteldarmabschnitte zudem morphologisch. So fallen die säulenförmig ins Lumen ragenden Epithelzellen des ersten Abschnitts mit einem starken Mikrovillibesatz und apikalen Sekretvakuolen auf. MORITZ (2006) weist außerdem auf Doppelkernsysteme in diesem Bereich hin, wodurch die Sekretionsleistung gesteigert werden kann. Der zweite, aufsteigende Mitteldarmteil verläuft kranial bis zu den ersten Abdominalsegmenten zurück und wird durch abgeflachte Zellen charakterisiert. Im erneut caudal ausgerichteten dritten Abschnitt nehmen die Zellen wieder an Größe zu und ragen zapfenförmig in das im Querschnitt sternförmig aussehende Lumen. Ein entsprechender Darmverlauf mit Schleife konnte in der vorliegenden Arbeit bei den untersuchten Phlaeothripiden weder für *S. linguis* (Phlaeothripinae) oder *H. tritici* (Phlaeothripinae) noch für *I. spectrum* (Idolothripinae) gefunden werden. In allen Fällen verläuft der Verdauungstrakt gerade und liegt leicht gestaucht im Körper (GEHLSSEN & MORITZ 2008). ANANTHAKRISHNAN (1955) weist nach Frischpräparationen von *Arrhenothrips ramakrishnae* und *Gigantothrips (Cercothrips) tibialis*, zwei phytosugen Phlaeothripiden-Arten, auf eine Darmlänge hin, die annähernd der Gesamtlänge des Tieres entspricht, und unterscheidet drei Mitteldarmregionen. Auch SHARGA (1933) beschreibt nach ähnlicher Präparationsmethode für *Haplothrips distinguendus* (Phlaeothripidae) einen im Vergleich zu verschiedenen Terebrantia-Arten kürzeren, jedoch breiteren Mitteldarm, der aus einem vorderen, länglichen und einem hinteren, voluminösen Teil („globular chamber“) besteht. Ebenso konnten bei *S. linguis* deutlich zwei Mitteldarmbereiche differenziert werden, wobei der hintere stets einen

größeren Umfang aufweist als der längliche vordere Teil. Denkbar wäre somit, dass es sich bezüglich des Darmverlaufs ohne Mitteldarmschleifen um ein generelles morphologisches Merkmal der Phlaeothripidae handeln könnte, durch welches sie sich, unabhängig von ihrer Ernährungsweise, von den Terebrantia unterscheiden würden.

Die bei dem pilzfressenden *S. linguis* beobachtete im Vorderdarm beginnende deutliche Reduzierung der Epithelien dieses Darmanschnitts wurde bisher für Thysanopteren nicht beschrieben. Sowohl die generelle Verkürzung des Darms, als auch die zusätzliche Reduzierung der Darmepithelien bei *S. linguis* könnte in Verbindung mit der allgemein sehr elementaren Morphologie und den außergewöhnlichen Verhaltensweisen dieser lokomotorisch äußerst trägen und absolut standorttreuen Art als weitere Anpassung an die Umweltbedingungen interpretiert werden. Somit ließe sich die pilzfressende Ernährung dieser Phlaeothripidenart mit einer generell „energiesparenden“ Lebensweise in Zusammenhang bringen.

Im Gegensatz zu Vorder- und Hinterdarm besitzt der Mitteldarm aufgrund seiner entodermalen Herkunft keine Kutikula, jedoch wird von den Epithelzellen bei vielen Insekten eine semipermeable, chitinhaltige, peritrophische Membran beziehungsweise Matrix aus relativ ungeordneten Mikrofibrillen abgeschieden. Diese kann entweder von allen Zellen des Mitteldarmepithels (Typ I) oder nur in bestimmten Zonen des anterioren Mitteldarms (Typ II) produziert werden. Die Funktionen und Strukturen der peritrophischen Membran variieren zwischen verschiedenen Insektenarten und zum Teil sogar während unterschiedlicher Entwicklungsstadien. Die primären Aufgaben liegen jedoch stets in der Umhüllung der Nahrung im Verdauungskanal. Dies bewirkt neben einer mechanischen Schutzwirkung vor einer Abnutzung des Epithels, auch eine Barrierefunktion gegen Bakterien, Viren, Parasiten und Toxine (Übersichten in CHAPMAN 1998, LEHANE 1997, TELLAM 1996). Auch Thysanopteren weisen eine ähnliche extrazelluläre, membranöse Umhüllung der Nahrung auf (BODE 1979, DEL BENE *et al.* 1991, KITAJIMA 1975, MORITZ 1997, 2006). Da in diesem Fall in der Umhüllung jedoch keine chitinösen Bestandteile enthalten sind, kann analog zu den Hemiptera nicht von einer echten peritrophischen Membran gesprochen werden (LEHANE 1997, WATERHOUSE 1953). Von einer entsprechenden Bildung einer peritrophischen Membran wurde auch für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten ausgegangen, doch konnte sie lichtmikroskopisch nicht explizit nachgewiesen werden.

#### 4.1.5. Vasa malpighii

Ein zentrales Organ der Exkretion und Osmoregulation bei Arthropoden sind die Malpighischen Gefäße. Im einfachsten Fall flottieren die blind endenden Schläuche frei in der Leibeshöhle oder sind dem Fettkörper angehaftet und werden komplett von der Hämolymphe umspült. Sie münden am Übergang vom Mittel- in den Hinterdarm in den Verdauungstrakt und geben dort Exkrete und Sekrete ab, von denen ein Teil in den Rektaldrüsen wieder absorbiert wird. Viscerale Muskelzellen sorgen mittels peristaltischer Pumpbewegungen für deren Abtransport, können aber auch ganz fehlen. Abschließend erfolgt über Rektum und Anus die Ausscheidung (Übersicht in BRADLEY 1985). BILLEN & BUSCHINGER (2000) beschreiben als spezielle Anpassung für *Tetraponera attenuata* SMITH, *T. binghami* (FOREL) und *T. nitida* (SMITH) (Hymenoptera) zudem die Wiederverwertung des Harnsäurestickstoffs der Malpighischen Gefäße mit Hilfe symbiotischer Bakterien. Generell variiert die Anzahl der Malpighischen Gefäße zwischen zwei, so z. B. bei *Lithobius* (Chilopoda) (HENSON 1932) und einigen *Coccina*-Arten, und zweihundert beispielsweise bei diversen Apidae und Blattodea (Übersicht in EICHELBERG & WESSING 1975). Tiere mit bis zu acht Malpighischen Gefäßen werden unter dem Begriff Oligonephria zusammengefasst (EISENBEIS & WICHARD 2003), zu denen somit auch die vier Malpighische Gefäße besitzenden Thysanoptera gehören (DALLAI *et al.* 1991b, KLOCKE 1926, SHARGA 1933). Für Aleyrodina, Aphidina und Collembola sind hingegen keine Malpighischen Gefäße nachgewiesen: die Exkretion reguliert sich hier vor allem über modifizierte Mitteldarmteile die als Filterorgane fungieren, so genannte Labial- bzw. Maxillarnephridien, Fettkörper und Rektum (BÄHRMANN 2002, VERHOEF *et al.* 1979). CICERO *et al.* (1995) beschreiben bei *Bemisia tabaci* (GENNADIUS) (Homoptera) in diesem Zusammenhang auch ein Verschieben des Mitteldarms oder dessen Caeca in den Thorax zur Aufnahme von Exkretionsprodukten vor Ort. Neben der Exkretion können die Malpighischen Gefäße auch weitere Funktionen übernehmen. So produzieren die Larven einiger Neuroptera, Coleoptera, Diptera und Ephemeroptera mittels verschieden modifizierter Malpighischer Gefäße Spinnseide, die meist für den Kokonbau des Metamorphose-stadiums verwendet wird (Übersicht in CRAIG 1997). Der Eiparasit *Mantispa spec.* (Neuroptera) webt sich im letzten Larvenstadium sogar mitsamt seiner Beute ein (REDBORG 1998). Auch *Bombus atratus* FRANKLIN

(Hymenoptera) produziert ein mucöses, faseriges Sekret aus Proteinen, Glycosaminoglucanen und anderen Polysacchariden, das während des Larvenstadiums in Form von Filamenten ausgeschieden wird (MELLO 1979). Einige Dipteren speichern in den zu so genannten Kalkdrüsen („limeglands“) umgewandelten anterioren Tubuli vor allem die mineralischen Exkretbestandteile (z. B. Calcium, Magnesium, Phosphat, Carbonat) und bauen diese in die Eikokons oder Puppenkutikula ein (z. B. *Musca autumnalis* DE GEER: DARLINGTON *et al.* 1983, GORDOWITZ & BROCE 1983). Dagegen nutzen die in hypersalinen Gewässern lebenden Larven von *Ephydra hians* SAY (Diptera) die Calciumcarbonatkonkreme in den Kalkdrüsen zur Osmoregulation (HERBST & BRADLEY 1989). Die kryptobiotischen, xylemsaugenden Juvenilstadien der Cicadoidea und Cercopoidea (Hemiptera) produzieren in einem proximalen, aufgeblähten Teil der Malpighischen Gefäße ein Mucopolysaccharidsekret, welches in Verbindung mit dem extrem wasserhaltigen Darminhalt als festigende Zementsubstanz für den Höhlenbau verwendet wird (RAKITOV 2002). Auf eine vergleichbare Art verstärken die Larven von *Halictus affinis* SMITH (Hymenoptera) die Wände ihrer Brutzellen mit einer Mischung aus Kot und Spinnseide. Dazu besitzen sie neben Malpighischen Gefäßen, die der Exkretion dienen, auch zwei Paar modifizierte Tubuli zur Produktion der Seidenfäden (HIRASHIMA 1960). Larven von *Chrysopa spec.* (Neuroptera) produzieren in ihren Tubuluszellen eine adhäsive, proteinhaltige Klebesubstanz, welche im Hinterdarm gespeichert und über den Anus abgegeben wird. Diese dient einigen Chrysopidenlarven zur Anheftung und Verankerung am Substrat und zur Fortbewegung (SPIEGLER 1962), andere Arten nutzen sie als Verteidigungssekret gegen Ameisen (LAMUNYON & ADAMS 1987). Es konnte gezeigt werden, dass in betreffendem Sekret auch Exkretionsprodukte enthalten sind, so dass dieses von Zeit zu Zeit ausgeschieden werden muss. Eine weitere verhaltensbiologische Funktion übernehmen die distalen Abschnitte der Tubuli bei *Arachnocampa luminosa* (SKUSE) (Diptera), welche als biolumineszentes Organ fungieren (GREEN 1980).

Die Ultrastruktur der Malpighischen Gefäße der meisten bisher untersuchten Insekten ist grundsätzlich ähnlich (Übersichten in BRADLEY 1985, EICHELBERG & WESSING 1975). An die Hämolympfseite grenzt das im Allgemeinen einschichtige Epithel mit einer Basallamina, die als Ultrafilter fungiert und auf welche partiell feine Muskelfasern und Tracheen aufgelagert sein können. Typischerweise vergrößern basale Membraneinfaltungen (basales Labyrinth) und apikale Mikrovilli (Bürsten-

saum) die Oberfläche der Zellen, welche intermediär meist reich mit Mitochondrien, Endoplasmatischen Retikuli, Golgi-Apparaten, multivesikulären Körpern und Vesikeln versorgt sind (EICHEBERG & WESSING 1975, MEYER 1957, WALL *et al.* 1975, WESSING & EICHEBERG 1969, YU 2003). Da die Tubuli bei vielen Insekten, wie im Folgenden beschrieben, mehrere funktionelle Abschnitte aufweisen, erfahren auch die Zellen der einzelnen Regionen entsprechende Strukturveränderungen und weichen in Bau oder Gehalt spezifischer Organellen vom allgemeinen Zelltypus Malpighischer Gefäße ab. So unterscheiden WESSING & EICHEBERG (1969) bei *Drosophila melanogaster* (Diptera) Anfangs-, Übergangs- und Hauptstück sowie einmündenden Ureter. Die Bildung des Primärharns durch aktive Sekretion und die intrazelluläre Entwässerung desselben erfolgt dort im distalen Anfangsstück, anschließend läuft während der Ableitung des konzentrierten, kristallinen Primärharns Richtung Darm in den Mikrovillizwischenräumen des Übergangsstücks eine weitere Wasserresorption ab. Im Verlauf dieses Transportmechanismus durchlaufen die Zellen einen funktionellen sowie einen strukturellen Zyklus und wechseln zwischen einem wasserarmen und einem wasserreichen Zustand ab. Die aktive Reabsorption noch verwertbarer Stoffe, wie z. B. Zuckern, Aminosäuren und Ionen folgt im längsten Teil der Tubuli, dem Hauptstück, so dass über den Ureter anschließend Sekundärharn zum Darm transportiert wird. Dementsprechend sind die Zellen des Anfangsstücks deutlich abgeflacht und weisen wenige Mikrovilli, jedoch kräftig ausgebildete Endoplasmatische Retikuli, Golgi-Apparate und zahlreiche Vesikel auf. Die Zellen des resorptiven Übergangs- und Hauptstückes besitzen hingegen stark ausgebildete basale Labyrinth; zahlreiche Mitochondrien sowie Konkremente und die Mikrovilli stehen direkt mit den Endoplasmatischen Retikuli in Verbindung. Der morphologische Wandel lässt sich besonders markant am Ureter verdeutlichen, dessen Zellen im distalen Abschnitt denen des angrenzenden Hauptstücks ähneln und sich danach in proximaler Richtung dem Darmtrakt immer stärker angleichen (EICHEBERG & WESSING 1975). Eine regionale Gliederung der Malpighischen Gefäße geben unter anderem auch SMITH & LITTAU (1960), SOHAL (1974), WALL *et al.* (1975) sowie WIGGLESWORTH & SALPETER (1962) an. Eine vergleichbare regionale Zonierung wurde für Thysanopteren bisher nicht nachgewiesen. DALLAI *et al.* (1991b), KLOCKE (1926) und ULLMAN *et al.* (1989) beschreiben vielmehr gleichmäßige, schlauchförmige Röhren ohne Muskulatur, welche separat in den Darm einmünden. Jedoch weisen DALLAI *et al.* (1991b) bei *Frankliniella occidentalis* am Übergang zwischen Tubulus

und Darmepithel auf Zellen hin, die, ohne Organellen und mit einer apikalen Kutikularintima überzogen, anscheinend keine aktive Transportfunktion übernehmen. Die bei einigen Arten auftretenden verschiedenen Zelltypen konnten bei Thysanopteren bislang ebenfalls nicht nachgewiesen werden. So unterscheiden BERRIDGE & OSCHMAN (1969) bei *Calliphora erythrocephala* MEIGEN (Diptera) sowie BRADLEY *et al.* (1982) bei *Aedes taeniorhynchus* (WIEDEMANN) (Diptera) weit und unregelmäßig ins Lumen reichende Hauptzellen sowie Sternzellen, welche deren Zwischenräume ausfüllen. Vergleichbares zeigen auch MEYRAN (1982) für *Blattella germanica* (L.) (Blattodea), TAYLOR (1971a, b) für *Carausius morosus* (SINETY) (Phasmatodea), WALL *et al.* (1975) für *Periplaneta americana* (L.) (Blattodea), sowie YU (1999, 2003) für *Culex pipiens* (L.) und *Anopheles sinensis* WIEDEMANN (Diptera). SOHAL (1974) beschreibt bei *Musca domestica* L. (Diptera) im Hauptabschnitt drei Typen von Zellen mit jeweils unterschiedlicher Organellausstattung und abweichendem Bau, sowie einen ausschließlich im gemeinsamen Ureter der beiden Tubuli vorkommenden Zelltypus. Dagegen findet sich bei *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera) nur eine Art von Zellen, welche den Hauptzellen entsprechen (DALLAI *et al.* 1991b, ULLMAN *et al.* 1989). Vergleichbar konnten in der vorliegenden Arbeit auch für *S. linguis* und *H. tritici* weder eine regionale Gliederung noch verschiedene Zelltypen innerhalb der Malpighischen Gefäße nachgewiesen werden. Ob es hier dennoch zu einer funktionellen Differenzierung kommt, oder die Sekretion des Primärharns wie bei *Aedes aegypti* L. (Diptera) (RAMSAY 1951) durch alle Zellen der Tubuli erfolgt, kann an dieser Stelle nicht mit Bestimmtheit gesagt werden.

SHARGA (1933) beschreibt bei *Aptinothrips rufus* HALIDAY und *Haplothrips distinguendus* (Thysanoptera) schmale, mäßig lange und hellbraune Malpighische Gefäße, was in der vorliegenden Studie auch für *H. tritici* gezeigt werden konnte. Die Tubuli von *S. linguis* fallen jedoch als deutlich kürzer und voluminöser auf und erscheinen aufgrund zahlreicher, dunkel gefärbter Einschlüsse tiefbraun. Diese bei Insekten weit verbreiteten exkretgefüllten Vesikel werden in der Literatur als Konkreme oder „mineral spherocrystals“ bezeichnet und wurden von DALLAI *et al.* (1991b), KLOCKE (1926) und ULLMAN *et al.* (1989) auch für Thysanopteren beschrieben. Sie dienen der Speicherung konzentrisch an eine Proteinmatrix gelagerter Harn- und Nahrungsbestandteile und verschiedener Ionen (z. B. Natrium, Calcium, Magnesium, Kupfer, Zink) und somit der Inaktivierung dieser osmotisch wirksamen Substanzen, mithin der Wasserersparnis, da die Konkreme selbst

keinen osmotischen oder elektrochemischen Einfluss auf die Tubuluszellen haben (BRADLEY 1985, WESSING *et al.* 1992). Die Zusammensetzung der Einschlüsse wird kontrovers diskutiert, artspezifische Unterschiede sind wahrscheinlich (Übersicht in WALL *et al.* 1975). MATHEW & RAI (1976) vermuten bei *Aedes aegypti* (Diptera) eine Funktion als Exkretspeicher, während RYERSE (1979) dies aufgrund der Beobachtung widerlegt, dass bei *Calpododes ethlius* (STOLL) (Lepidoptera) die Einschlüsse nicht nur während des letzten Larvenstadiums gebildet und während der Metamorphose gespeichert werden, sondern auch im Adultstadium verbraucht werden und ihre Anzahl mit steigendem Alter der Tiere abnimmt. Somit wird hier eher eine Funktion im anabolischen Stoffwechsel für die Calciumphosphat enthaltenden Konkreme angenommen. Allerdings weist RYERSE (1978) darauf hin, dass neben den Metamorphosestadien auch bei den Adulten anscheinend von einer generellen Verringerung der Sekretionsrate auszugehen ist, da es zu einer Reduzierung des Tubulusdurchmessers sowie der larval deutlich ausgeprägten basalen Einfaltungen und apikalen Mikrovilli kommt, wobei die Mitochondrien teilweise aus diesen zurückgezogen werden. *C. ethlius* besitzt zudem zusätzliche nadelförmig-kristalline Einschlüsse, welche Harnsäure enthalten und ihrerseits als Exkretspeicher dienen könnten (RYERSE 1979). Im Zusammenhang mit der oben erwähnten Möglichkeit, hohe Konzentrationen osmotisch wirksamer Ionen mit dem geringsten möglichen Wasserverlust auszuscheiden, wurden für *Drosophila hydei* STURTEVANT (Diptera) zwei Arten von Exkretionseinschlüssen beschrieben. Typ-I Konkreme enthalten neben großen Mengen an Calcium und Magnesium, auch eine höhere Quantität organischer Matrix als die Typ-II Konkreme, die vor allem Kalium aufweisen. Die distalen Abschnitte der anterioren Malpighischen Gefäße sind in den Fettkörper eingebettet. Hier finden sich im Lumen vor allem Typ-I Konkreme. In den übrigen Segmenten der anterioren aber auch in den posterioren Tubuli, welche der dorsalen Enddarmseite anliegen, finden sich ausschließlich Typ-II Konkreme. Beide Typen können sich zu voluminösen „biocrystals“ zusammenlagern und so den Abfluss des Harns behindern (WESSING *et al.* 1992). Auch für *Rhodnius prolixus* STÄL (Heteroptera) wurden sowohl intrazelluläre, dunkle Konkreme in den oberen Abschnitten der Tubuli, als auch extrazelluläre, typisch konzentrische Einschlüsse in den unteren Tubulusabschnitten nachgewiesen. Erstere enthalten keine Harnsäure und dienen wahrscheinlich den Harnsäure enthaltenden Exkretionsgranulae im Lumen als Kristallisationskeime (WIGGLESWORTH & SALPETER 1962). Die genaue

Zusammensetzung der Einschlüsse bei *S. linguis* und *H. tritici* kann im Rahmen dieser Studie nicht beantwortet werden. Da die Malpighischen Gefäße der phytosugen *H. tritici* generell schmaler gebaut sind und weniger Konkreme enthalten als die des mycophagen *S. linguis*, dessen kompakte Tubuli durch große, dunkle Konkreme auffallen, wird bei letzterem eine Speicherfunktion für Exkretprodukte und andere osmotisch aktive Stoffe mit dem Resultat einer verbesserten Wasserersparnis vermutet. Eine solche Fähigkeit sollte für pflanzen-saftsaugende Arten wie *H. tritici* dagegen nicht in solchem Ausmaß nötig sein. In diesem Zusammenhang ist auch die Ausrichtung der anterioren Tubuli bei *S. linguis* zu diskutieren. Alle bisher untersuchten Thysanopteren besitzen zwei Paar Malpighische Gefäße, von denen ein Tubulus jeweils anterior im Hämocoel gelegen den Darm begleitet und bis zu den vorderen Abdominalsegmenten reichen kann. Die posterioren Gefäße befinden sich dagegen in räumlicher Nähe zum Hinterdarm (SHARGA 1933, DALLAI *et al.* 1991b). Dabei werden den hinteren Tubuli Interaktionen mit den osmoregulatorischen Rektalpapillen (BODE 1977, DALLAI *et al.* 1991a), zugeschrieben, so dass von den Exkretionsgefäßen die dort reabsorbierten Substanzen direkt wieder aufgenommen werden könnten, was wiederum eine Einsparung im Wasserhaushalt mit sich bringen würde (DALLAI *et al.* 1991b, MORITZ 1989d). Bei der Betrachtung der Osmoregulation gilt es stets auch die unterschiedlichen Ernährungsweisen verschiedener Insektenarten zu beachten. Während die xylemsaugenden Cicadina und Coccina, sowie die phloemsaugenden Aphida und Lachnida so genannte Filterkammern zur Elimination überschüssigen Wassers benötigen, saugen phytophage Thysanopteren lediglich an oberflächennahen Zellen. So stellen sich bei diesen, ebenso wie bei fungiphagen Arten gänzlich andere Ansprüche an eine Verminderung des Wasserverlustes. Die bei *S. linguis* erstmals beobachtete Umkehrung der posterioren Tubuli nach caudal ebenfalls in die Nähe des Hinterdarms, deutet auf eine weitere Optimierung im Sinne eines einfachen Kryptonephridialsystems hin (GEHLSSEN & MORITZ 2008). Kryptonephridialsysteme wurden als Anpassung an Trockenheit und zum Zwecke der Wasserersparnis vor allem für Coleoptera (GRIMSTONE *et al.* 1968, KOEFOED 1971, RAMSAY 1964, SAINI 1964), Lepidoptera (RAMSAY 1976) und Diptera (GREEN 1980) beschrieben. Hierbei liegen die distalen Abschnitte in dichtem Kontakt dem Rektum an und bilden zusammen mit diesem einen funktionellen Verband, während die proximalen Abschnitte frei in der Hämolymphe flottieren. Eine mehrschichtige

perinephrische Membran trennt diesen Komplex vom Hämolympdraum. Mit Hilfe fensterartiger Leptophragmata und gesteuertem Ionentransport entsteht ein steiler osmotischer Gradient zwischen Enddarminhalt und Endabschnitt der Kryptonephridien, der zur Entwässerung des Faeces und somit einer hohen rektalen Wasserabsorption führt. Die direkte räumliche Nähe aller vier mit zahlreichen Konkrementen versorgter Malpighischer Gefäße am Enddarm könnte auch bei *S. linguis* eine entsprechende Optimierung der Wasserreabsorption aus dem Darm mit sich bringen.

#### 4.1.6. Proctodaeum sowie Glandulae rectales

Auch der Hinterdarm der Insekten fällt aufgrund seiner ebenfalls embryonal-ektodermalen Entstehung durch seine kutikuläre Auskleidung auf. Meist wird eine Unterteilung in drei Abschnitte möglich (Übersicht in CHAPMAN 1998). Den Übergang zum Mitteldarm bildet der Pylorus mit der muskulösen Valvula pylorica, welche eine Regulation des Durchtritts vom Darminhalt in den Hinterdarm ermöglicht. In diesem Bereich münden auch die Malpighischen Gefäße in den Darm. Es schließt sich das Ileum, auch Colon genannt, an, welches bei einigen holzfressenden Insektenarten Gärkammern enthalten kann (z. B. Blattodea: VOLLBRECHTSHAUSEN 1953, Isoptera: KÖNIG *et al.* 2002, NOIRET 1995), die mit Mikroorganismen vergesellschaftet sind. Diese produzieren als Stoffwechselprodukte im Wesentlichen Kohlendioxid, Methan und Acetate, welche als Kohlenstoff- und Energiequelle genutzt werden können. Das Rektum schließt sich mit einer weiteren Ventalfalte, der Valvula rectalis, als eigentlicher Enddarm an. Hier findet vor allem die Regulation des Wasser- und Ionenhaushalts statt. Das resorbierende Epithel stellt sich dabei entweder in Form von meist drei bis sechs Rektalpolstern bzw. -papillen dar oder ist als Intima organisiert. Funktionell wichtige Strukturen sind hier zahlreiche Mitochondrien, ein ausgedehnter Interzellularraum sowie apikale Mikrovillissäume direkt unterhalb der Intima.

Während TONKOV (1925) und KLOCKE (1926) noch eine sekretorische Funktion der Rektaldrüsen bei Diptera, Hymenoptera und Thysanoptera voraussetzen, wird dies von FAASCH (1936) verneint und aus diesem Grund der Begriff „Rektalpapillen“ vorgeschlagen. WIGGLESWORTH (1932) vermutet für Thysanura, Dermaptera, Orthoptera, Neuroptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera, Anopleura, Siphonap-

tera und Coleoptera bereits einen Zusammenhang zwischen den Rektaldrüsen und der Regulation des Wasserhaushalts, welcher von WALL & OSCHMANN (1975) zusammenfassend bestätigt wird. RAMSAY (1950) sowie PHILLIPS & MEREDITH (1969) beschreiben weiterführend für salz- und süßwasserlebende *Aedes*-Larven (Diptera) und PHILLIPS (1964) für terrestrische *Schistocerca gregaria* FORSSKÄL (Orthoptera) einen aktiven Ionentransport vom Rektum zur Hämolymphe sowie einen entsprechenden osmotisch induzierten Wassertransport. BERRIDGE & GUPTA (1968) und WESSING & EICHELBERG (1973) wiesen für *Calliphora erythrocephala* (Diptera) und *Drosophila melanogaster* (Diptera) in detaillierten Studien zudem eine vergrößerte Zelloberfläche, zahlreiche Mitochondrien, eine Anhäufung von Natrium in der Kutikula sowie den Membraneinstülpungen und in direkter Nähe ATPasen nach, womit der stoffwechselaktive Transportcharakter der Rektalpapillen unterstrichen wird. So ist das Rektum nicht nur ein möglicher Ort der Wasserresorption, sondern auch der Aufnahme von Natrium-, Calcium-, Kalium-, Phosphat- und Chloridionen sowie von Zuckern und Aminosäuren (WESSING & EICHELBERG 1973). Weitere ausführliche morphologische Untersuchungen der Ultrastruktur von Rektalpapillen wurden durch DAVIES & KING (1975) für *Nasonia vitripennis* (WALKER) (Hymenoptera), GUPTA & BERRIDGE (1966) für *Calliphora erythrocephala* (Diptera), HOPKINS (1967) für *Aedes aegypti* (Diptera), OSCHMAN & WALL (1969) für *Periplaneta americana* (Blattodea), DALLAI *et al.* (1991b) für *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera) und BODE (1977) für weitere terebrante Thysanopteren beschrieben. Die Ultrastruktur der Rektalpapille von *Thrips spec.* besteht aus vier verschiedenen Zelltypen, die einen abgeschlossenen Hohlraum bilden. Die innere Schicht wird von vier peripheren und einer zentralen doppelkernigen Hauptzelle gebildet, welche eine Kanalzelle umgibt. Apikal findet sich eine aufgelagerte Kutikularschicht, darunter bildet die Zellmembran der Hauptzellen einen Faltsaum, in den zahlreiche Mitochondrien eingelagert sind, auffallend ist hier das Auftreten vieler multivesikulärer Körper. Die beiden transportaktiven, ebenfalls mitochondrienreichen Nebenzellen sind durch so genannte tight junctions kontaktiert. Sie bilden die äußere Wand der Papille und grenzen das Lumen vom Hämolympdraum ab. Vor allem der Grenzbereich zu den Hauptzellen ist reich mit Tracheolen versorgt. Schmale Verbindungszellen umgeben randständig in drei bis vier Lagen die Rektalpapille und verbinden die peripheren Hauptzellen mit dem übrigen Rektalepithel. Hierbei ist die Epikutikula der Intima deutlich verdickt und für die mechanische Festigkeit der Papille ausschlaggebend.

Die interstitielle Flüssigkeit des Hauptzellkomplexes wird über die Kanalzelle zum zentralen Hohlraum geleitet, eine offene Verbindung vom Lumen der Papille zum Hämocoel existiert jedoch nicht (BODE 1977). Die Anzahl der Rektalpapillen wird für die meisten Vertreter der Thysanoptera mit vier angegeben (DALLAI *et al.* 1991a, KLOCKE 1926, MORITZ 1989d, 2006), lediglich die primitiven Aeolothripidae und Melanthripidae besitzen fünf (MORITZ 1982c, 1997, SHARGA 1933). Die Existenz von ebenfalls fünf Rektaldrüsen bei *S. linguis* wurde für weitere Vertreter der Phlaeothripidae bisher nicht beschrieben (GEHLEN & MORITZ 2008). Dass es sich hier nicht um ein generelles Merkmal dieser Familie handelt, zeigen unter anderem Untersuchungen an *Haplothrips distinguendus*, *Arrhenothrips ramakrishnae* und *Gigantothrips (Cercotrips) tibialis*, die jeweils nur vier Rektaldrüsen besitzen (ANANTHAKRISHNAN 1955, SHARGA 1933). Die erhöhte Anzahl der osmoregulatorischen Rektalpapillen bei *S. linguis* könnte, vor allem im Zusammenhang mit den abweichend posterior gerichteten Malpighischen Gefäßen (siehe Kapitel 4.1.5.), auf einen adaptierten Wasserhaushalt hindeuten.

Aktuelle Studien weisen zudem eine Funktion der Rektalpapillen als Speicherort nach. So sind diese bei Tephritiden als Pheromondepot bekannt (z. B. FLETCHER 1969, SCHULTZ & BOUSH 1971). Pentanextrakte von Rektalpapillen enthalten bei *Bactrocera (Dacus) dorsalis* (HENDEL) (Diptera) vor allem langkettige Fettsäuren, Fettsäureethylester und Spiroacetale (PERKINS *et al.* 1990). NISHIDA *et al.* (1988) zeigen für Männchen der gleichen Art eine Speicherung zweier Phenylpropanoidkomponenten in deren Rektaldrüsen, wenn sie mit Methyleugenol gefüttert worden sind. Dabei handelt es sich um eine antibakteriell, antifungal und auf männliche Tephritiden stark attraktiv wirkende Substanz. Neben der intraspezifischen Funktion bei Aggregations- und Partnerwahlverhalten sowie Männchen-Männchen-Interaktionen konnte auch eine allomonale, abschreckende Wirkung auf Prädatoren (*Passer montanus* (L.), Aves) nachgewiesen werden. WEE & TAN (2007) bestätigen diese Ergebnisse für *Bactrocera (Dacus) dorsalis* und *Bactrocera carambolae* DREW & HANCOCK (Diptera) und ermitteln eine größere Attraktivität auf Weibchen und eine erhöhte intrasexuelle Konkurrenzfähigkeit nach Methyleugenolkonsum. Dabei treten zwischen beiden Arten unterschiedliche altersabhängige Reaktionen und Verbrauchsdaten auf. KHOO & TAN (2005) weisen außerdem auf einen Sexualdimorphismus der vier Rektalpapillen bei *Bactrocera papayae* DREW & HANCOCK (Diptera) hin. Die männlichen Organe sind nicht nur größer, sondern auch

muskulöser als die weiblichen und enthalten zudem mehr Mitochondrien sowie Öltropfen wenn Methyleugenol verzehrt worden ist. Für Weibchen und methyleugenoldeprivierte Männchen konnten diese Tropfen nicht nachgewiesen werden. TSCHUCH *et al.* (2005) vermuten bei *S. linguis* den Enddarm als mögliches Reservoir für das Abwehrsekret. Ob in dieser Funktion die Rektalpapillen als Speicher, oder auch als möglicher Syntheseort eine Rolle spielen, kann in der vorliegenden Arbeit aber nicht eindeutig beantwortet werden.

Für Thysanopteren liegen zahlreiche ausführliche Studien über den Hinterdarm vor. So beschreiben DALLAI *et al.* (1991a) für *Frankliniella occidentalis* (Terebrantia) ein einfaches Epithel mit dünner Kutikula, eine darunterliegende Basallamina und darauf aufgelagerte Muskelfibern. MORITZ (1997) weist zudem auf zahlreiche Mikrovilli hin. Die Unterteilung der einzelnen Abschnitte wird von verschiedenen Autoren unterschiedlich angegeben. So gliedert KLOCKE (1926) den Enddarm in einen präglandulären Teil, einen glandulären mit Rektalpapillen und einen folgenden postglandulären Teil. SHARGA (1955) bezeichnet den tubulären präglandulären Abschnitt dagegen als Ileum und fasst glandulären und postglandulären als Rektum zusammen. MORITZ (1982c, 1989d, 2006) beschreibt ein kurzes schlauchartiges Ileum, welches in ein muskulöses Colon übergeht und vom glandulären Rektum durch die Valvula rectalis getrennt ist. Der postrektale Bereich befindet sich im Tubus und kann bei einigen Arten sehr lang und voluminös sein und auf diese Weise als Speicherort, z. B. für Analsekrete, dienen (HOWARD *et al.* 1983, MORITZ 2006). Der Namen gebende Tubus ist bei den Tubulifera besonders ausgeprägt und fällt in der vorliegenden Untersuchung vor allem bei *I. spectrum* (Phlaeothripidae) auf. Mit Hilfe des von Borsten besetzten Tubus sind Thysanopteren in der Lage, ihre Wehrsekrete gezielt auf potentielle Angreifer zu platzieren (HOWARD *et al.* 1983, LEWIS 1973, TSCHUCH *et al.* 2004).

#### 4.1.7. Ernährungsweise

MORITZ (2002) wies auf befallenen *Sansevieria spec.* zwei verschiedene Arten niederer Pilze nach (*Penicillium corylophilum* und *Penicillium expansum*) und vermutet diese als Nahrungsquelle für *S. linguis*. In diesem Fall hätten eine oder beide Pilzarten auch in den Tieren nachweisbar sein sollen. Zu diesem Zweck wurden sowohl die verschiedenen ontogenetischen Stadien, als auch isolierte Därme

von *S. linguis* auf das Vorhandensein von *Penicillium*-DNA untersucht. Jedoch konnte dies mittels *Penicillium* spezifischer Primer nicht nachgewiesen werden.

*Penicillium* ist eine umfangreiche Gattung aus der Klasse der Euscomyceten, mit über 250 Arten, deren Mycel aus stark verzweigten, vielkernigen und meist farblosen Hyphen bestehen. *Penicillium*-Arten leben in den meisten Klimazonen als weit verbreitete Bodenpilze und sind entsprechend oft da vorhanden, wo organisches Material zum Abbau anfällt (CARDOSO *et al.* 2007). Die bekanntesten Vertreter leben vor allem saprobiontisch auf organischen, abbaubaren Substanzen. Viele Arten sondern außerdem Mykotoxine wie Patulin und Citrinin ab, die hochgiftig sein können (CIEGLER *et al.* 1977, PITT *et al.* 2000). Die verschiedenen Arten sind sich nicht nur in ihrer Morphologie sehr ähnlich (PITT & HOCKING 1997), sondern es herrscht auch eine große intraspezifische Variabilität der Phänotypen, zum Beispiel bezüglich der Kolonietextur, -größe, oder -farbe vor. Dadurch gestattet die Nutzung morphologischer Kriterien nicht immer eine einwandfreie und zweifelsfreie Klassifizierung (FRISVAD 1981, FRISVAD & FILTENBORG 1983, PITT 1988). Die Verwendung verschiedenster molekularer Techniken, wie zum Beispiel PCR-, RFLP-, rRNA-, Telomerfingerprinting- oder RAPD-Analysen, ermöglicht jedoch inzwischen eine genaue Unterscheidung bis zur Art- und Unterartebene (CARDOSO *et al.* 2007, DUPONT *et al.* 1999, LAROCHE *et al.* 1995, LOBUGLIO & TAYLOR 1995, PIANZZOLA *et al.* 2004). Die in der vorliegenden Arbeit verwendete PCR ist auch für Pilze eine sensitive und schnelle Methode zur Primer-vermittelten Amplifikation spezifischer DNA (WHITE *et al.* 1990, ZHOU *et al.* 2000). BRUNS *et al.* (1991) stellten fest, dass fungale ribosomale Gene bis auf Gattungsebene oder höher, hoch konserviert vorliegen. Die hier benutzten, so genannten ITS1- und ITS2-Regionen („internal transcribed spacer regions“) sind solche nichtcodierenden, repetitiven Sequenzen, die auch für die Identifikation von Pilzen nutzbar sind. Diese Abschnitte entwickelten sich zum einen schneller als andere ribosomale Gene und sind deshalb für die Herstellung von Primern, welche sich auf Gattungs-, Art-, oder Unterartebene unterscheiden, nutzbar (HILLIS & DIXON 1991, WHITE *et al.* 1990). Zum anderen sind die ITS1/ITS2-Regionen meist nur zwischen 600 - 800 Basenpaare lang und liegen in vielen Kopien vor, wodurch eine leichte Amplifikation der DNA möglich wird (GARDES & BRUNS 1993). Weil die ITS-Regionen von hoch konservierten Gensequenzen flankiert werden, können theoretisch selbst Primer verwandtschaftlich weit entfernter Organismen verwendet werden (SEVERINI *et al.* 1996). Zur

Anwendung kam ein *Penicillium*-spezifisches Primerpaar ITS 212d/ITS 549, mit einer erwarteten Fragmentgröße von 336 bp (PEDERSEN *et al.* 1997). Da außerdem für den von MORITZ (2002) nachgewiesenen *Penicillium expansum* das Genom bereits bekannt ist (YAO *et al.* 1990) und ein aus einer Sequenz des Polygalacturonase-Gens entwickelter Primer, mit einer erwarteten Fragmentgröße von 404 bp, vorlag (MAREK *et al.* 2003), konnten hier entsprechende Aussagen bezüglich der Bedeutung von *P. expansum* als potentielle Nahrungsquelle von *S. linguis* gemacht werden. Durch den Nachweis tierischer DNA konnte gezeigt werden, dass die Extraktionsmethode in der vorliegenden Untersuchung erfolgreich war. Somit handelt es sich bei *P. expansum* eventuell nicht um die Nahrungsgrundlage von *S. linguis* beziehungsweise liegt keine exklusive Bindung der beiden potentiellen Partner vor. Es besteht die Möglichkeit, dass sowohl auf der Pflanze, als auch im Tier weitere Pilze vorhanden sind, die bisher nicht detektiert werden konnten, jedoch als Nahrungsquelle in Betracht zu ziehen sind. So geben auch PEDERSEN *et al.* (1997) für z. B. *Penicillium citrinum* THOM, *P. janezewskii* ZALESKI, *P. steckii* ZALESKI, *P. hispanicum* FERRER-ORTEGA & RAMIREZ, *P. selandiae* FRISVAD, *P. scabrosum* FRISVAD, *P. thomii* MAIRE, *Eupenicillium shearii* STOLK & SCOTT, *Aspergillus terreus* THOM und *Scopulariopsis brevicaulis* (SACCARDO) einige Arten an, die mit Hilfe des *Penicillium*-spezifischen ITS 212d/ITS 549 Primerpaares nicht nachweisbar sind. Eine definitive Klärung der im Darm und im Reservoir von *S. linguis* enthaltenen Pilze bedarf somit weiterführender Untersuchungen und einer Isolierung der vorliegenden Pilzarten in Reinkultur. Da keine Einstichstellen der befallenen *Sansevieria*-Pflanzen gefunden werden konnten, die Pflanze jedoch potentiell durch *Hercinothrips femoralis* zu schädigen ist und auch ein Vergleich der Mundwerkzeuge mit phytophagen Thysanopterenarten entsprechende Anpassungen an eine mycophage, wahrscheinlich hyphensaugende Ernährungsweise erkennen lassen, kann bei *S. linguis* auch von einer solchen Lebensweise ausgegangen werden.

#### 4.2. Chemische Ökologie des Wehrsekretes

Interaktionen zwischen Organismen erfordern und bedingen Informationsaustausch. Differenziert nach den Reizformen spielen optische und akustische Kommunikation bei Insekten nur eine untergeordnete Rolle, während taktile und vor allem olfaktorische Kommunikation sehr weit verbreitet sind und eine wichtige Funktion

übernehmen (BILLEN 2006). Grundsätzlich wird in der Chemorezeption zwischen Geschmacks- und Geruchswahrnehmung unterschieden. Gering konzentrierte, flüchtige Substanzen, die noch weit von ihrer Quelle entfernt, vor allem mit Hilfe der Antennen wahrgenommen werden, ordnet man dem Geruch zu, während hoch konzentrierte Substanzen, deren Wahrnehmung durch direkten Kontakt mit dem Rezeptor erfolgt, als Geschmack bezeichnet werden. Letztere werden mittels vielfältiger Sensillen an Mundwerkzeugen, Beinen und Antennen mit geringerer Empfindlichkeit, aber hoher Spezifität wahrgenommen (FITTSCHEN 2001, KAIB 2003). Die überwiegende Anzahl der Lebewesen nutzt chemische Botenstoffe, so genannte Semiochemikalien (NORDLUND 1981), wobei zwischen intra- und interspezifischer Verständigung unterschieden werden muss. Interspezifisch wirksame Substanzen werden als Allelochemikalien bezeichnet. Sie können als Allomon entweder für den Sender oder als Kairomon für den Empfänger von Nutzen sein (BROWN *et al.* 1970, WHITAKKER & FEENY 1970). Möglich ist auch eine Wirksamkeit für Sender und Empfänger (Synomone). Als Repellentien werden nach GATTERMANN *et al.* (2006) Duftstoffe bezeichnet, welche als intraspezifische Dispersionspheromone entweder der Vertreibung von Artgenossen, oder als interspezifische Allomone der Abwehr von Artfremden, z. B. Prädatoren dienen. Dabei nutzen Vertreter von weit mehr als der Hälfte aller terrestrischen Arthropoden-Ordnungen solche chemischen Abwehrstoffe (WHITMAN *et al.* 1990). Zu beachten ist jedoch, dass nicht alle Wehrsekrete auch Repellentien sind. Der Einsatz von Giften, klebrigen und ätzenden Sekreten oder anderen Körperflüssigkeiten kann vielmehr auch direkt schädigend auf artfremde Individuen wirken, auch wenn sich bei vielen Zielarten durch die Ausbildung chemischer Sensoren eine sekundäre Signalwirkung entwickelt hat. 1959 prägten KARLSON & LÜSCHER den Begriff Pheromon, mit welchem von Individuen nach außen abgegebene Substanzen oder Substanzgemische bezeichnet werden, welche bei Individuen der gleichen Art eine bestimmte Reaktion auslösen (KARLSON & BUTENANDT 1959, WILSON 1965). Diese können als „Primer“-Pheromon entweder eine physiologische Langzeitwirkung besitzen, oder als „Releaser“-Pheromon eine sofortige und kurzfristige Verhaltensänderung hervorrufen (WILSON & BOSSERT 1963). Pheromone haben sehr vielfältige Funktionen und dienen u. a. der Nahrungssuche, Habitatwahl und dem Sexualverhalten (KAIB 2003). Doch vor allem erfordert das Zusammenleben in sozialen Insektensystemen effektive Verständigungsmechanismen bei Art- und Verwandtenerkennung, Kastendeter-

mination und der damit verbundenen Sicherstellung des Dominanzgrades sowie der sozialen Regulation, Markierung von Wegen und Revieren, Gefahrenalarm und Futterrekrutierung (BUSCHINGER 2003).

#### 4.2.1. Aliphatische n-Alkane, n-Alkene und n-Alkadiene

Alkane, auch als Paraffine bezeichnet, sind gesättigte Kohlenwasserstoffe ohne Mehrfachbindungen und bestehen ausschließlich aus Kohlenstoff und Wasserstoff. Ausgehend vom einfachsten Vertreter Methan bilden sie durch Einfügen von Methylengruppen eine homologe Reihe geradkettiger, so genannter n-Alkane. Möglich sind das Vorhandensein weiterer Alkylreste und die Bildung verzweigter Alkane, ebenso wie Ringschlüsse der Kohlenstoffketten bei Cycloalkanen. Auf Grund der unpolaren Kohlenstoff-Kohlenstoffbindung und der nur schwach polaren Kohlenstoff-Wasserstoffbindung sind Alkane relativ reaktionsträge und hydrophob. Demgegenüber sind Alkene, als ungesättigte Kohlenwasserstoffe, reaktionsfreudig. Sie enthalten eine (Alkene), zwei (Alkadiene), oder mehrere Doppelbindungen, die über Additionsreaktionen abgesättigt werden können. Durch die Doppelbindung kommt es zu einer verminderten Drehbarkeit des Moleküls und neben dem Auftreten von Positionsisomeren, die sich in der Lage der Doppelbindung unterscheiden, zum Vorhandensein von cis- und trans-, beziehungsweise (Z)- und (E)-Stereoisomeren, je nachdem, auf welcher Seite sich die Substituenten befinden (MORTIMER *et al.* 2003). Die Biosynthese von n-Alkanen und n-Alkenen bei Arthropoden erfolgt mittels Kettenverlängerung verschiedener, passender Fettalkohol-CoenzymA und anschließender Decarboxylierung (HOWARD & BLOMQUIST 2005). Bei den in der vorliegenden Arbeit nachgewiesenen Alkanen und Alkenen handelt es sich um geradkettige Kohlenwasserstoffe ohne funktionelle Gruppen. Die ungesättigten C<sub>17</sub>-Kohlenwasserstoffe waren nur mit geringer Abundanz im Extrakt enthalten und konnten im Derivat nicht nachgewiesen werden, was eine weitere Bestimmung der Lage der Doppelbindungen verhinderte. Eine mögliche Struktur des C<sub>19</sub>-Alkadiens konnte jedoch geklärt und dieses vermutlich als 1,9-Nonadecadien identifiziert werden. Die Angabe der Stereoisomerie war auf diesem Wege allerdings nicht möglich.

Obwohl die größere Bedeutung der Alkane und Alkene sicherlich bei den kutikulären, einfachen Kohlenwasserstoffen liegt (siehe Kapitel 4.2.3.), kommen diesen auch als Bestandteil von Sekreten diverse Aufgaben zu. Unverzweigte, aber

auch einfach oder mehrfach methylverzweigte Alkane, Alkene und Alkadiene sind vor allem als Bestandteile des Dufour Drüsensekretes bei Formiciden weit verbreitet. Die dominante Komponente ist hier oft Undecan, mit einem Anteil von oft mehr als zwei Dritteln. So nutzen z. B. *Cataglyphis vagus* (SCOPOLI) und *C. savignyi* (DUFOUR) (ALI *et al.* 1988), *Messor bouveri* BONDROIT, *M. minor* (ANDRE) (ALI *et al.* 1989), *M. capensis* (MAYR) (BRAND & MPURU 1993), *Pogonomyrmex barbatus* (SMITH), *P. rugosus* EMERY, *P. maricopa* WHEELER (HÖLLDOBLER *et al.* 2004) und *Platythyrea cribinodis* (GERSTAEKER) (MORGAN *et al.* 2003) alkan- beziehungsweise alkenhaltige Dufour Drüsensekrete als Spurfolgepheromon und zur Territoriumsmarkierung. Dabei zeigen sich nicht nur art- und koloniespezifische Unterschiede der Sekretkompositionen, so folgen *P. rugosus* Arbeiter bevorzugt den Spuren von Nestangehörigen (HÖLLDOBLER *et al.* 2004), sondern auch Differenzen zwischen zwei verschiedenen Arbeitermorphen von *Camponotus aegypticans* EMERY (ALI *et al.* 1988). Ferner können gleiche Komponenten bei nahe verwandten Arten verschiedene, beziehungsweise keine Wirkungen besitzen. TORRES-CONTRERAS *et al.* (2007) verglichen in Biotests die Reaktionen verschiedener solitär Beute machender und in Gruppen Futter suchender *Pogonomyrmex* Arten auf das jeweilige Dufour Drüsensekret. Während die Hauptkomponente Pentadecan bei ersteren keinen Effekt hervorrief, nutzen letztere diese als Spurfolgepheromon. Die gegensätzliche Möglichkeit einer Mehrfachwirkung wiesen SALZEMANN *et al.* (1992) für *Atta laevigata* SMITH nach. Die Arbeiter dieser Blattschneiderameise produzieren in der Dufour Drüse und der Gasterspitze ein Pheromon, welches zum einen der Reviermarkierung und Orientierung dient und bei Arteigenen Spurfolgeverhalten auslöst und zum anderen eine Alarmfunktion innehat. Diese steigert bei ortsansässigen Tieren die Aufmerksamkeit und Aggressivität, während Eindringlinge eine erhöhte Unterwerfungsbereitschaft zeigen. Andere Hymenopteren nutzen Alkane und Alkene zum Markieren von Nahrungsquellen und Futterplätzen (z. B. *Bombus terrestris* (L.): SCHMITT *et al.* 1991, GOULSON *et al.* 2000, *Melipona seminigra* FRIESE: SCHULZ 2005). Die maximale Aktivität entsteht in den meisten Fällen durch das Zusammenwirken mehrerer Komponenten. Dabei können verschiedene Kombinationen auch sehr abweichende Funktionen besitzen. Undecan als Hauptkomponente des Dufour Drüsensekretes von *Paratrechina longicornis* (LATREILLE) (Hymenoptera) wirkt zusammen mit Ameisensäure als Alarmpheromon. Wird es jedoch alleine präsentiert, steigert es die Aktivität und wirkt im Rahmen der Futterrekrutierung als Attraktant

(WITTE *et al.* 2007). Undecan ist auch die Hauptkomponente des Sekretes der Tergaldrüsen bei *Tramiathaea cornigera* (BROUN) und *Thamiaraea fuscicornis* (BROUN) (Coleoptera) und übernimmt hier eine Funktion als Wehrsekret (GNANASUNDERAM *et al.* 1981). Auch in den Abwehrsekreten von *Bledius spectabilis* KRAATZ, *Platystethus arenarius*, *Oxytelus piceus* (L.) (Coleoptera) (DETTNER & SCHWINGER 1982), *Crepidogaster atrata* PERIGNEY (Coleoptera) (EISNER *et al.* 2001) und *Chrysoperla carnea* (STEPHENS) (Neuroptera) (ZHU *et al.* 2000) konnten n-Alkane und n-Alkene als Bestandteile nachgewiesen werden. In diesem Zusammenhang verwenden auch ectoparasitoide Hymenopteren (z. B. *Cephalonomia tarsalis* (ASHMEAD), *C. waterstoni* GAHAN, *Anisopteromalus calandrae* (HOWARD), *Pteromalus cerealellae* (BOUCEK): HOWARD & BAKER 2003, *Habrobracon hebetor* (SAY): HOWARD *et al.* 2003) entsprechende Komponenten in ihren Dufour Drüsensekreten zur Vermeidung von Superparasitismus und zusätzlicher Oviposition durch Artgenossen auf bereits befallene Wirtstiere. Zahlreiche Lepidopteren (z. B. *Coscinoptycha improbana* MEYRICK: GIBB *et al.* 2006, *Acrolepiopsis assectella* (ZELLER): LECOMTE *et al.* 1998, *Scoliopteryx libatrix* (L.): FRANCKE *et al.* 2000b), aber auch Hymenopteren (z. B. *Pikonema alaskensis* ROHWER: BARTELT *et al.* 1982, *Formica lugubris* ZETTERSTEDT: WALTER *et al.* 1993) und Coleopteren (z. B. *Tribolium confusum* DU VAL: KEVILLE & KANNOVSKI 1975) nutzen geradkettige und methylverzweigte Alkane und Alkene als Sexualpheromon. Weibchen des Bienenwolfs *Philanthus triangulum* (Hymenoptera) verwenden altersabhängige Änderungen in der Zusammensetzung des Sexual- und Reviermarkierungspheromon aus den Drüsen des Kopfbereiches der Männchen außerdem als Kriterium bei der Partnerwahl. Mittelalte Paarungspartner, deren Sekrete vor allem Komponenten mit funktionellen Gruppen beinhalten, werden signifikant bevorzugt, während sehr junge und alte Männchen überwiegend aliphatische Alkane und Alkene präsentieren (KALTENPOTH & STROHM 2006). Eine unterstützende Funktion übernehmen Alkane als Netzmittel für andere Wirkstoffe. So beschrieben ENDT & WHEELER (1971) Pentadecen als Surfactant für die repellent wirkenden Quinone im Abwehrsekret von *Tribolium confusum*. Ähnliches zeigten REGNIER & WILSON (1968, 1969) für Undecan als Verbreitungsmittel für Ameisensäure bei *Acanthomyops claviger* (ROGER) und *Lasius alienus* (FÖRSTER). Eine vergleichbare Funktion könnten nach der Kontamination möglicher Angreifer mit dem Abwehrsekret auch die bei *S. linguis* vorliegenden Alkane und Alkene übernehmen. Ein beschleunigtes Abdecken der Sensillen auf den Antennen der Prädatoren, vor

allem in Verbindung mit den im Sekret enthaltenen Fettalkohol-Acetaten (siehe Kapitel 4.2.2.) würde die Effektivität des Abwehrsekretes erhöhen. Aliphatische Kohlenwasserstoffe als Bestandteile von repellenten Analsekreten bei Thysanopteren wurden z. B. von HOWARD *et al.* (1987) und SUZUKI *et al.* (2004) nachgewiesen, darunter unter anderem ein Heptadecadien bei Vertretern der Docessissophothripini, welches bei *Holothrips yuasai* KARNY auch die Hauptkomponente darstellt. Dass Alkane und Alkene auch eine attraktive Wirkung vermitteln können, zeigten NOORMAN & DEN OTTER (2001), die das (Z)-9-Tricosen, neben seiner schon bekannten Wirkung als Sexualpheromon, in höheren Konzentrationen auch als Aggregationspheromon für Männchen und Weibchen von *Musca domestica* (Diptera) nachwies. Vergleichbares vermuten KRALL *et al.* (1999) auch für *Cosmopepla bimaculata* (THOMAS) (Heteroptera). Adulte beider Geschlechter produzieren ein Wehrsekret aus Tridecan (67 %), C<sub>12</sub>- und C<sub>16</sub>-Acetaten (14 %), Alkoholen (16 %) und anderen Alkanen (<1 %), welches wahrscheinlich auch eine Aggregationsfunktion innehat. Denkbar wäre eine entsprechende Doppelfunktion auch bei *S. linguis*, da beobachtet werden konnte, dass die Tiere zum Teil selbst mit dem Analsekret kontaminiert sind. Inwieweit diese dadurch Schaden nehmen, konnte bisher nicht geklärt werden. Es könnte somit eventuell dem erneuten Zusammenfinden der Aggregation nach einer potentiellen Störung dienen. Es gilt jedoch zu beachten, dass es sich vor allem bei den C<sub>17</sub>-Kohlenwasserstoffen lediglich um geringfügige Nebenkomponenten handelt. Dagegen tritt Nonadecadien mit einer Abundanz von 15 Prozent auf, weshalb eine direkte Wirksamkeit denkbar wäre. Einige Lepidopteren nutzen diese Substanz als Attraktant. So besteht das Sexualpheromon von *Sabulodes caberata* GUENÉE Weibchen aus einer Mischung von 6,9-Nonadecadien, 9-Nonadecen und Nonadecan, wobei nur ersteres verhaltensbiologisch wirksam ist und eine Zugabe von Nonadecen oder Nonadecan keinen synergistischen oder antagonistischen Effekt hat (McDONOUGH *et al.* 1986). Auch SZÖCS *et al.* (1984) identifizierten für *Alsophila quadripunctata* ESPER, MILLAR *et al.* (1990) für *Paleacrita vernata* (PECK) und PLAB (1999) bei *Operophtera fagata* (SCHARFENBERG) und *Theria rupicaprararia* (DENIS & SCHIFFMÜLLER) 6(Z),9(Z)-Nonadecadien als Bestandteil des weiblichen Sexualpheromons. BESTMANN & VOSTROWSKY (1982) fanden bei weiblichen *Bupalus piniarius* (L.) im Verhältnis von 100:5:5:5 ein Attraktantbouquet aus Epoxy-nonadecadien, Nonadecadien, Epoxy-nonadecen und Nonadecatrien. Wie im letzten Beispiel sind Nonadecadiene in vielen

Fällen nur als Nebenkomponente enthalten und isoliert nicht *per se* attraktiv. Verschiedene Autoren beschreiben die Substanz als zum Teil nur in Spuren enthaltene Nebenkomponente des Dufour Drüsensekretes verschiedener Formiciden-Arten (CAMMAERTS *et al.* 1981, HERMANN *et al.* 1984, ALI *et al.* 1989, DI TULLIO *et al.* 2003, MORGAN *et al.* 2003). Dabei übernehmen Nonadecadiene im konkreten Fall Funktionen als Alarmpheromon (*Polyrhachis spec.*: BROPHY *et al.* 1982), Spurfolge (*Atta laevigata* (SMITH): SALZEMANN *et al.* 1992) und Territorialpheromon (*Atta cephalotes* L.: JAFFE *et al.* 1979). LÖVQVIST & BERGSTRÖM (1980) fanden außerdem abweichende Zusammensetzungen des Dufour Drüsensekretes bei virginen Weibchen und Königinnen von *Formica polyctena* FÖRSTER. Dabei unterschieden diese sich unter anderem auch im Gehalt von Nonadecadien. Der Nachweis von einem Nonadecadien bei Thysanopteren gelang SUZUKI *et al.* (2004) im repellenten Analsekret von *Eugynothrips (Loepothrips) intorquens* (KARNY). Aufgrund des geringen Anteils von lediglich 5 Prozent war eine Lokalisierung der Doppelbindungen jedoch nicht möglich.

Eine Wirkung des Nonadecadien als Sexualpheromon bei *S. linguis* kann mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden, da in den Sekretropfen adulter Tiere keine geschlechtsspezifischen Unterschiede gefunden wurden (TSCHUCH *et al.* 2002a, 2004). Auch die zuvor angesprochenen Funktionen von Alkanen und Alkenen als Spurfolgesignale, Reviermarkierungspheromon und Kennzeichnung von Nahrungsquellen erscheint in diesem Zusammenhang nicht einleuchtend, da die untersuchte Art über lange Zeiträume deutlich ortsgebunden erscheint und neue Wirtspflanzen nur sehr langsam besiedelt. Von MORITZ *et al.* (1998) beobachtete Synchronisationen der Flugaktivität lassen jedoch ein zumindest temporär produziertes Aggregationspheromon vermuten, welches dieses Verhalten ermöglicht.

#### 4.2.2. Acetate

Acetate sind die Ester der Essigsäure und somit Carbonsäurederivate. Sie können in einer säurekatalysierten Gleichgewichtsreaktion durch Veresterung der Essigsäure mit einem Alkohol entstehen. Dabei erfolgt zunächst die Addition des Alkohols an die Carbonylgruppe und anschließend eine Dehydratisierung unter Bildung des Esters und Wasser. Das Gleichgewicht kann durch einen Überschuss an Alkohol zur Seite des Esters, oder durch Zugabe von Wasser zur Esterhydrolyse verschoben werden.

In der Natur sind Acetate vor allem Produkte von Fermentationen verschiedener organischer Materialien. So verwenden acetogene Bakterien diverse Kohlenstoffquellen wie Kohlendioxid, Kohlenmonoxid, Methanol, Ethanol, Formiat, oder auch verschiedene Zucker, wie Glucose, Xylose und Lactat (LJUNGDAHL 1986). Diese Fähigkeit nutzen auch verschiedene Termitenarten, welche mit Hilfe von symbiotischen Spirochaeten im Hinterdarm Acetate als Kohlenstoff- und Energieressource produzieren. Dabei können zum einen durch Hydrolyse von Cellulose und anschließende Fermentation der Glucosyleinheiten zwei Acetatmoleküle und aus dem dabei entstehenden CO<sub>2</sub> und H<sub>2</sub> direkt ein weiteres Acetatmolekül entstehen (BRAUMAN *et al.* 1992, BREZNAK & SWITZER 1986, LEADBETTER *et al.* 1999). Ebenso ist eine direkte, enzymvermittelte Acetatbildung z. B. bei *Periplaneta americana* (Blattodea) aus Propionat möglich (HALARNKAR *et al.* 1985).

Die relative Reaktivität von Estern ist verglichen mit anderen Carbonsäurederivaten gering, doch kommt ihnen eine große biochemische Bedeutung zu. Viele Ester besitzen einen charakteristischen, zum Teil angenehmen Geruch und finden als Geruchsstoffe, Lösungsmittel oder Weichmacher Verwendung. Eine wichtige Funktion übernehmen Triester langkettiger Carbon- beziehungsweise Fettsäuren mit Glycerin als natürliche Fette. Die meist gerade Anzahl der Kohlenstoffatome ergibt sich aus der ursprünglichen Ableitung von der Essigsäure und anschließende Kettenverlängerung mittels Acetyl-Coenzym A. Ester von Carbonsäuren und Fettalkoholen ab einer Kettenlänge von 24 Kohlenstoffatomen sind Hauptbestandteile tierischer und pflanzlicher Wachse (VOLLHARDT & SCHORE 2007).

Extrem umfangreich sind die Nachweise von Essigsäureestern langkettiger Fettsäurealkohole bei Lepidopteren, deren Sexualpheromone im Allgemeinen von aliphatischen C<sub>10</sub>- bis C<sub>22</sub>-Acetaten, Aldehyden und Alkoholen dominiert werden. Dabei überwiegen gesättigte und ungesättigte (ein bis drei Doppelbindungen) Z-Isomere (Übersicht in WITZGALL *et al.* 2004). Aufgrund der Fülle der Quellen sollen diese im weiteren Verlauf in der Diskussion jedoch nicht einzeln erwähnt werden. Acetate finden sich darüber hinaus auch als Aggregationspheromone bei diversen *Drosophila*-Arten. Hierbei handelt es sich vor allem um die Komponenten (Z11)-Octadecenylacetat (z. B. *Drosophila melanogaster*: BARTELT *et al.* 1985, *D. immigrans* STURTEVANT und *D. phalerata* MEIGEN: HEDLUND *et al.* 1996, *D. simulans* STURTEVANT: SCHANER *et al.* 1987) und (Z11)-Eicosenylacetat (z. B. *Drosophila falleni*

WHEELER: JAENIKE *et al.* 1992, *D. ananassae* DOLESCHALL und *D. bipectinata* DUDA: SCHANER *et al.* 1989a, *D. malerkotliana* BOCK & WHEELER: SCHANER *et al.* 1989b), welche von den Männchen produziert und während der Kopulation auf die Weibchen übertragen werden und auf beide Geschlechter attraktiv wirken. In Biotests (WERTHEIM *et al.* 2003, 2006) konnte außerdem ein positiver Einfluss der Aggregationspheromone auf das Ovipositionsverhalten und eine anziehende Wirkung auf Fressfeinde und Parasitoide nachgewiesen werden. Aggregationspheromone wurden bei Thysanopteren bisher bei *Hoplothrips japonicus* KARNY (HAGA *et al.* 1989) und *Bactrothrips brevitubus* (SUZUKI *et al.* 1990) beschrieben. Der einzige Beweis von Acetaten als Aggregationspheromon gelang HAMILTON *et al.* (2005) bei *Frankliniella occidentalis*. Hier findet sich in den Sternaldrüsen der Männchen ein Gemisch aus (R)-Lavandulylacetat und Neryl-(S)-2-methylbutanoat, welches auf beide Geschlechter attraktiv wirkt. Jedoch ist Lavandulylacetat nicht isoliert wirksam und zeigt auch im Biotest nur einen schwachen synergistischen Effekt. Auch viele Vertreter der Coleoptera nutzen aliphatische Essigsäureester, unter anderem als Abwehrsekrete (z. B. Cicindelidae, Tenebrionidae, Cerambycidae), Sexualpheromone und Attraktants (Curculionidae, Elateridae, Scarabaeidae), sowie als Lösungsmittel für andere Wirkstoffe wie Quinone oder Actinidin (Staphylinidae) (Übersicht in FRANCKE & DETTNER 2005).

TSCHUCH *et al.* (2002a, b) wiesen im Analsekret adulter und larvaler *S. linguis* ein Gemisch aus gesättigten und ungesättigten Acetaten von C<sub>16</sub>- bis C<sub>20</sub>-Fettsäurealkoholen nach. Die Hauptkomponente wurde als (11Z)-11,19-Eicosadienylacetat bestimmt, welches auch isoliert als Repellent wirkt (TSCHUCH *et al.* 2005). Die Hauptkomponente bestätigt sich auch für die vorliegende Arbeit. Deshalb soll im Folgenden vor allem auf die übrigen Acetatkomponenten eingegangen werden. Verschiedene Autoren beschrieben Hexadecylacetat als Bestandteil repellenter Analsekrete von Thysanopteren z. B. bei *Apelaunothrips consimilis* KARNY, *Xylaplothrips inquilinus* (PRIESNER), *Liothrips piperinus* PRIESNER, *L. wasabiae* HAGA & OKAJIMA (SUZUKI *et al.* 2004), *Gynaikothrips ficorum* (HOWARD *et al.* 1987), *Leeuwenia (Varshneyia) pasanii* (MUKAIGAWA), *Liothrips kuwanai* (MOULTON) (SUZUKI *et al.* 1988) und bei *Gynaikothrips ficorum* in einem 1:2 Gemisch mit Pentadecan als Hauptkomponente (SUZUKI *et al.* 1989, 2004). (Z)-9-Hexadecenylacetat findet sich als Nebenkomponente bei *Liothrips kuwanai* (8,9 %) und *L. wasabiae* (2,7 %) (SUZUKI *et al.* 2004). C<sub>16</sub>-Acetate wurden außerdem im Giftapparat bei *Parischnogaster mellyi*

(SAUSSURE) (Hymenoptera) (DANI *et al.* 1998) und in den thorakalen Giftdrüsen von *Leptoglossus clypealis* HEIDEMANN und *L. oppositus* (SAY) (Heteroptera) gefunden (ALDRICH *et al.* 1975). Gemische von Tetradecyl- und Hexadecylacetaten sind als Abwehrsekrete weit verbreitet und finden sich z. B. bei räuberischen *Cicindela flexuosa* FABRICIUS (Coleoptera) (HEFETZ *et al.* 1984) und stachellosen *Oxytrigona mediorufa* (COCKERELL) (Hymenoptera) (CRUZ LÓPEZ *et al.* 2007), während verschiedene *Bombus spec.* (Hymenoptera) diese als Markierpheromone verwenden (BERTSCH *et al.* 2004, KULLENBERG *et al.* 1970, SVENSSON *et al.* 1977).

Häufiger finden sich jedoch unterschiedliche Gemische aus C<sub>12</sub>- bis C<sub>20</sub>-Acetaten, wie z. B. in den Dufour Drüsen der Parasitoiden *Bracon cephi* (GAHAN) und *B. lissogaster* MUESEBECK (Hymenoptera). Dabei ähnelt die Zusammensetzung mit den Hauptkomponenten Hexadecyl-, Octadecyl- und Octadecenylacetat den Kutikularkohlenwasserstoffen des Wirtes *Cephus cinctus* NORTON (BAKER *et al.* 2005). Eine Wirkung als Kairomon ist auch für Decyl- und Dodecylacetat im fluchtstimulierenden Alarmpheromon der Larven von *Frankliniella occidentalis* bekannt, welches *Orius tricolor* (WHITE) (Hemiptera) und *Neoseiulus (Amblyseius) cucumeris* OUDEMANS (Acarina) zur Beutelokalisierung dient. Kommen die Prädatoren jedoch direkt mit dem Sekret in Kontakt, tritt die Abwehrfunktion in den Vordergrund (TEERLING *et al.* 1993a). REGNIER & WILSON (1971) beschreiben Decyl-, Dodecyl- und Tetradecylacetat in den Dufour Drüsensekreten von *Formica subintegra* WHEELER und *F. pergandei* EMERY. Die Sklaven haltenden Ameisen nutzen diese Komponenten als Pheromon, um Artgleiche als Verstärkung zum Beutefang anzulocken. Außerdem wird unter den Sklaven Panik und Zerstreuung ausgelöst. Königinnen und Arbeiter von *Formica sanguinea* LATREILLE produzieren in der Dufour Drüse Decyl- Dodecyl- und Undecylacetat. Dabei erlaubt die Ähnlichkeit ihres Sekretes mit dem der Beuteameisen ein schnelles Eindringen der Sklavenjäger in deren Kolonie (BERGSTRÖM & LÖFQVIST 1968).

Die Weibchen des obligaten Brutparasiten *Bombus (Psithyrus) norvegicus* SPARRE-SCHNEIDER sind in der Lage, sich beim Eindringen in das Wirtsnest, mit einem Gemisch kutikulärer C<sub>10</sub>- bis C<sub>18</sub>-Acetate gegen angreifende *Bombus (Pyrobombus) hypnorum* (L.) Arbeiterinnen zu verteidigen. Die Hauptkomponente ist hier Dodecylacetat, welches auch isoliert eine stark repellente Wirkung hat (ZIMMA *et al.* 2003). C<sub>16</sub>- bis C<sub>22</sub>-Acetate als Verteidigungssekrete wurden z. B. bei *Gastrophysa atroceana* MOTSCHULSKY (Coleoptera) nachgewiesen, hier wirken sie in

einem 1:4 (Octadecylacetat: (Z)-11-Eicosenylacetat) Gemisch gegen *Lasius niger* (L.) (Hymenoptera) (SUGAWARA *et al.* 1978). Bei *Gastrophysa viridula* (DE GEER) finden sich Octadecyl-, (Z)-11-Eicosenyl- und (Z)-13-Docosenylacetat in reproduktionsstatus-, geschlechts- und altersabhängigen Anteilen (EGGENBERGER *et al.* 1994), so dass sich zusätzlich zur Abwehrfunktion eine Rolle bei der intraspezifischen Kommunikation ergibt. Auch im Verteidigungssekret der Larven von *Linnaeidea aenea* (L.) (Coleoptera) konnten von SUGAWARA *et al.* (1979) Hexadecyl-, (Z)-9-Octadecenyl- und (Z)-11-Eicosenylacetat gezeigt werden. Ebenso wird das Dufour Drüsensekret von *Myrmecia pilosula* SMITH (Hymenoptera) von C<sub>12</sub>- bis C<sub>20</sub>-Acetaten dominiert und übernimmt auch eine Funktion als Alarmpheromon. Dabei variieren vor allem die Hauptkomponenten Hexadecyl-, (Z)-9-Octadecenyl- und (Z)-11-Eicosenylacetat abhängig vom geographischen Vorkommen der Versuchstiere (JACKSON *et al.* 1989). Repellente C<sub>18</sub>-Acetate finden sich auch in den Dufour Drüsensekreten weiterer Hymenopteren, z. B. bei *Camponotus aegyptiacus* (ALI *et al.* 1988), *Lasius niger* (ATTYGALLE *et al.* 1987) und *Polyergus rufescens* (LATREILLE) (D'ETTOREE *et al.* 2000). KALO (1985) und KALO & NEDERSTROM (1986) entdeckten in den Ovarien von *Hylobius abietis* (Coleoptera) Hexadecyl-, Octadecyl-, (Z)-9-Octadecenyl- und Eicosanylacetat, dabei unterscheiden sich die Konzentrationen der Komponenten im Laufe der Paarungszeit deutlich, so dass ein Zusammenhang der Acetate mit der intersexuellen Kommunikation naheliegt und diese eventuell auch der Protektion der abgelegten Eier gegen Fressfeinde dienen. C<sub>16</sub>-, C<sub>18</sub>- und C<sub>20</sub>-Acetate wurden ebenfalls in den cephalen und Dufour Drüsen eusozialer, stachelloser Bienen nachgewiesen, z. B. bei *Lestrimelitta limao* (SMITH) und *Friseomelitta trichocerata* (FRANCKE *et al.* 2000a), *Friseomelitta varia* (LEPELETIER) (PATRICIO *et al.* 2003) und *Melitta haemorrhoidalis* (FABRICIUS) (TENGÖ & BERGSTRÖM 1976). *Melissodes desponsa* SMITH (BATRA & HEFETZ 1979) und *Nannotrigona testaceicornis* (LEPELETIER) (CRUZ LÓPEZ *et al.* 2001) verwenden verzweigte Acetate, wie Farnesyl- und Geranylacetate, welche, ebenso wie die vorher erwähnten, art- und zum Teil nestspezifisch sind und somit vermutlich der intraspezifischen Kommunikation im Volk dienen.

Die Nachteile für ein soziales oder gregäres Gruppenleben gibt ALEXANDER (1974) neben einer vermehrten intraspezifischen Konkurrenz um Ressourcen, auch mit einer erhöhten Wahrscheinlichkeit für Prädation und Parasitenbefall an (siehe auch WERTHEIM *et al.* 2003, 2005). TERRY (1997) postuliert, dass noch mehr als für solitäre

Thysanopteren, vor allem für die gregären und sozialen Tubulifera wirksame Abwehrsubstanzen lebensnotwendig sind und vermutet für terebrante Arten eher Alarmpheromone (z. B. Decylacetat und Dodecylacetat bei *Frankliniella occidentalis*: TEERLING *et al.* 1993b, MACDONALD *et al.* 2003), die als Fluchtstimulatoren und Ovipositionshemmer wirken. Dagegen konnten für verschiedene Phlaeothripiden-Arten, neben den bereits erwähnten Acetaten, weitere Abwehrsubstanzen nachgewiesen werden (z. B. Dolichodial und Hexadecylbutanoat bei *Callococcithrips fuscipennis* (MOULTON): TSCHUCH *et al.* 2008, Perillen bei *Leeuwenia (Varshneyia) pasanii*: SUZUKI *et al.* 1986, Mellein bei *Haplothrips leucanthemi* (SCHRANK): BLUM *et al.* 1992,  $\gamma$ -Decalacton bei *Bagnalliella yuccae* KARNY: HOWARD *et al.* 1983, 3-Butanoyl-4-Hydroxy-6-Methyl-2H-Pyran-2-on bei *Holothrips japonicus*: SUZUKI *et al.* 1993, Tetradecansäure und Juglon bei *Ponticulothrips diospyrosi* HAGA & OKAJIMA: SUZUKI *et al.* 1995). SUZUKI *et al.* (2000, 2004) analysierten auch die Analsekrete diverser anderer Vertreter der Idolothripinae und Phlaeothripinae und vermuten weitere repellente Wirkungen. Auch die gregären Afterraupen von *Pristiphora erichsonii* (HARTIG) und *P. geniculata* (HARTIG) (Hymenoptera) sondern bei Gefahr ein Wehrsekret ab, welches aus C<sub>14</sub>-, C<sub>16</sub>- und C<sub>18</sub>-Acetaten besteht und auf das angreifende Prädatoren mit Rückzugsverhalten und ausgiebigem Fühlerputzen reagieren (DUFFIELD *et al.* 1990, JONSSON *et al.* 1988). Die nahe verwandten, aber solitär lebenden Larven von *Pristiphora wesmaeli* (TISCHBEIN) produzieren die Acetate dagegen nicht (JONSSON *et al.* 1988). BOEVÉ (1991) zeigte Ähnliches bei weiteren Tenthrediniden. Auch hier hat das Dolichodial enthaltende, abschreckende Ventraldrüsensekret der gregär lebenden, aposematischen *Craesus septentionalis* L.-Larven einen deutlich stärkeren Effekt auf angreifende *Myrmica spec.* als das der solitären Schwesternart *C. varus* (VILLARET).

Einige wehrhafte Tiere sind in der Lage mittels aposematischer Signale angreifende Prädatoren abzuschrecken. HENRIKSON & STENSON (1993) geben ein solches Beispiel für ein ausgeprägtes aposematisches Verhalten. Die auffällig dunkel gefärbten *Gyrinus aeratus* STEPHENS (Coleoptera) leben tagsüber in Aggregation von bis zu mehreren hundert Individuen auf offenen Wasserflächen. Sie sind somit für potentielle Fressfeinde leicht zu erkennen, jedoch durch die Produktion eines hocheffektiven, giftigen Abwehrsekretes abgesichert. Somit ergibt sich aus der auffallenden Gruppierung der Tiere wiederum eine starke Signalwirkung, die mögliche Angreifer davon abhält, sich der ungenießbaren Beute zu nähern

(GUILFORD 1990). Nach GATTERMANN *et al.* (2006) legen die Weibchen von aposematischen Insekten ihre Eier zudem häufig in lokalen Clustern ab. Auch die hier untersuchte Art *S. linguis*, lebt in individuenreichen, dichten Aggregationen, welche sich zum Teil exponiert bis zu den Blattspitzen ziehen und positioniert seine Eier in Ansammlungen. Zudem fällt eine lokomotorische Trägheit auf, die eine schnelle Flucht als Verteidigungsverhalten bei Angriffen eher unwahrscheinlich erscheinen lässt. Somit sind die Möglichkeit und die Notwendigkeit einer wirksamen Abwehr bei dieser Art einleuchtend. TSCHUCH *et al.* (2005) konnten bereits für die Hauptkomponente des Analsekretes von *S. linguis*, Eicosadienylacetat, in Biotests eine stark repellente Wirkung gegen *Myrmica rubra* (L.) nachweisen. C<sub>16</sub>- und C<sub>18</sub>-Acetate sind wasserunlösliche Surfactants, welche aufgrund einer geringen Oberflächenspannung auf Oberflächen schnell verlaufen und einen geschlossenen Film bilden (KARKARE *et al.* 1993). Die Prädatoren von Thysanopteren (z. B. Ameisen und Milben) orientieren sich hauptsächlich olfaktorisch und kommen so wahrscheinlich vor allem mit ihren Antennen in Kontakt mit dem Abwehrsekret. So beschreiben u. a. BAKKER & SABELIS (1989), BLUM *et al.* (1992) HOWARD *et al.* (1983, 1987) und TERRY (1997) Rückzugsverhalten und ausgiebiges Fühlerputzen bei kontaminierten Angreifern. Bei *S. linguis* ist das bis zu einer Temperatur von 32 °C feste, gesättigte Stearylacetat (MC GEER *et al.* 1952) in der flüssigen Hauptkomponente (11Z)-11,19-Eicosadienylacetat gelöst (TSCHUCH *et al.* 2004). In diesem Zusammenhang konnte der von TSCHUCH *et al.* (2004) geschätzte Schmelzpunkt von ca. -3 °C mittels einer Schmelzpunktbestimmung auf -15 °C berichtigt werden (GEHLSSEN *et al.* 2008). Da der Schmelzpunkt des Stearylacetates bei 32 °C beziehungsweise 306 K liegt (MC GEER *et al.* 1952) und sich die Schmelztemperatur bei einer Verschiebung der Doppelbindung zur Allylgruppe um circa -3 K erniedrigt (DUHAMEL 1963, STUBBS & SMITH 1984), wurde der Schmelzpunkt des 17-Octadecenylacetates auf circa 29 °C geschätzt. Somit handelt es sich bei diesem um eine bei Raumtemperatur feste Substanz. Oleylacetat besitzt dagegen einen Schmelzpunkt von -16 °C bis -17 °C (PHILLIPS & VISWANATHA 1967), so dass diese Komponente bei Raumtemperatur als Flüssigkeit vorliegt. So kann für Stearylacetat und 17-Octadecenylacetat eine Wirkung im Sinne einer Dampfdruckerniedrigung vermutet werden. Nachdem das Sekret auf den Angreifer verbracht wurde und das ungesättigte Eicosadienylacetat sowie das Oleylacetat verdampft sind, verbleiben das Stearylacetat und das 17-Octadecenylacetat dort auf den Sensillen und

verkleben diese. TSCHUCH *et al.* (2005) vermuten ferner zusätzliche Veränderungen der Substanzen und eine Steigerung der Wirksamkeit durch UV-Licht oder Ozon. Die dabei entstehenden festen Epoxide und Oligomere könnten so noch lang anhaltender haften (ARNDT *et al.* 1996, PANADES *et al.* 1989). Zusätzlich zum direkten abschreckenden Effekt, würden derartig funktionsunfähig gemachte Chemosensillen außerdem eine weitere Orientierung der Prädatoren bezüglich Beuteerkennung und –lokalisierung verhindern.

Die eingangs beschriebene Möglichkeit einer Wirkung der Acetate als Sexualpheromon scheint bei *S. linguis* nicht wahrscheinlich zu sein, da zum einen keine geschlechtsspezifischen Unterschiede der Analsekretropfen vorhanden sind (TSCHUCH *et al.* 2002a) und zum anderen durch die hohe Dichte der in Aggregationen lebenden Adulten (MORITZ *et al.* 1998, 2004d), nur kurze Distanzen überbrückt werden müssen und keine weit reichenden Sexuallockstoffe nötig sein sollten (TERRY 1997). Da für die Hauptkomponente bereits ein repellenter Effekt nachgewiesen wurde, sollte die Funktion der übrigen Acetate ebenfalls abschreckend sein. Denkbar wäre sowohl eine unterstützende Wirkung als Netzmittel für das Octadecyl- und das Eicosadienylacetat, als auch eine eigenständige, den Gesamteffekt verstärkende, repellente Wirkung der einzelnen Komponenten.

#### 4.2.3. Fettsäuremethylester

Die vorliegenden Tetradecansäure-, Hexadecansäure-, Hexadecensäure-, Octadecansäure-, 9-Octadecensäure- und Octadecadiensäuremethylester sind Carbonsäurederivate, die durch die Veresterung eines Methylalkohols mit der Carboxylgruppe einer langkettigen Fettsäure entstehen. Als Bestandteile von natürlichen Fetten weisen die Carbonsäuren stets eine gerade Kohlenstoffanzahl auf, da sie aus Acetyl-Coenzym A Einheiten synthetisiert werden. Die Doppelbindungen liegen meist isoliert und in *cis*-Form vor (LATSCHA *et al.* 2002). Aufgrund der Polarität der Carbonylgruppe besitzen Methylester eine hohe Reaktivität, wobei sowohl der Carbonylsauerstoff als auch der gesättigte Sauerstoff des Esters als funktionelles Zentrum fungieren können (MCLAFFERTY & TUREČEK 1995).

Die wahrscheinlichste Möglichkeit, dass es sich bei den aus *S. linguis* extrahierten Fettsäuremethylestern um biologisch nicht wirksame Substanzen handelt, wird durch Folgendes verdeutlicht: FITSCHEN (2001) konnte bei

Untersuchungen von Methanolextrakten der Nordseekrabbe *Crangon crangon* (L.) (Crangonidae, Decapoda) ebenfalls zahlreiche gesättigte und einfach und doppelt ungesättigte Methylester mit Kettenlängen von 14 bis 20 Kohlenstoffatomen nachweisen, die jedoch nicht Bestandteil der Kutikula sind und vermutet eine spontane Methylierung der entsprechenden Fettsäuren aufgrund eines Überschusses des Lösungsmittels. Vergleichbare Ergebnisse wurden auch für Rotalgenextrakte publiziert. So zeigten auch GUERRIERO *et al.* (1990) spontane Veresterungen in Extraktgemischen von *Lithothamnion corallioides* (MAERL) und *Lithothamnion calcareum* (PALLAS) (Rhodophyta) in Ethanol. Da auch in den vorliegenden Untersuchungen Methanol als Lösungsmittel zum Einsatz kam, liegen sowohl spontane Reaktionen der Fettsäurekomponenten des Sekretes oder der Kutikularkohlenwasserstoffe im Bereich des Möglichen.

Obwohl die Methylester bei *S. linguis* nicht Bestandteil des Analsekretes sind, kann eine Beteiligung der Komponenten an inter- und intraspezifischer Verständigung nicht völlig ausgeschlossen werden. Methylester generell sind innerhalb der chemischen Kommunikation der Arthropoden vorhanden und können verschiedene Funktionen übernehmen. So sind im Spurfolgepheromon von *Reticulitermes lucifugus grassei* CLÉMENT Arbeitern (Isoptera) Tetradecansäure- und Octadecansäuremethylester als Nebenkomponente enthalten (WOBST *et al.* 1999). Die wehrhaften Larven von *Abanante hylonome* DOUBLEDAY (Lepidoptera) verteidigen sich mittels eines Repellents aus den so genannten Nackendrüsen gegen Ameisen der Art *Camponotus rufipens* (FABRICIUS), wobei vor allem die späten Larvenstadien und größere Ansammlungen eine höhere Überlebensrate zeigen, da dann die Konzentrationen der Abwehrsubstanzen groß genug sind. Dabei sind Hexadecansäure- und Octadecansäuremethylester Bestandteile des Sekretes. Die in der gleichen Studie untersuchten Erstlarven von *Dione junio* (CRAMER) (Lepidoptera) besitzen dagegen keine Repellentwirkung, was durch das Fehlen von Methylestern in den Abwehrsekreten begründet wird (OSBORN & JAFFE 1998).

Auch eine Funktion als Sexualpheromon wurde bereits 1973 von KARLSON & SCHNEIDER in ihrem Übersichtswerk für *Acanthoscelides obtectus* (SAY) (Coleoptera) beschrieben. Methanolextrakte der Spinnseide von *Cupiennius salei* KEYSERLING (Arachnida) werden von den gesättigten Tetradecansäure- bis Eicosansäuremethylestern, sowie den entsprechenden ungesättigten Fettsäuremethylestern dominiert und dienen ebenfalls als Sexualpheromon dem Anlocken der Männchen (PAPKE

2000, TICHY *et al.* 2001). Auch die Kontaktsexpheromone weiterer Arachniden beinhalten komplexe Gemische verschiedener Fettsäuren und Methylester (SUTER & HIRSCHHEIMER 1986, SCHULZ & TOFT 1993).

Ein weiterer Effekt ergibt sich aus der antimikrobiellen Wirkung einiger aromatischer Carbonsäuren. So nutzen wasserbewohnende Käfer der Dytiscidae, Noteridae und Haliplidae (MASCHWITZ 1967, DETTNER 1985), Pleidae, Naucoridae und Corixidae (KOVAC & MASCHWITZ 1989, 1990) das Sekret der so genannten Pygidialdrüse zur Protektion gegen Mikroorganismen. DETTNER & SCHWINGER (1977) wiesen im Pygidialdrüsensekret von *Agabus melanarius* AUBÉ (Dytiscidae) unter anderem 3,4-Dihydroxybenzoesäuremethylester und p-Hydroxybenzoesäuremethylester nach.

Da die verschiedenen gesättigten und einfach ungesättigten Methylester bei *S. linguis* ausschließlich in Ganzkörperextrakten nachgewiesen wurden, nicht jedoch in den untersuchten Sekrettropfen, wird vermutet, dass diese Komponenten nicht zum eigentlichen Analsekret der Versuchstiere gehören, sondern eventuell aus der Kutikula herausgelöst wurden. Die bedeutende Rolle verschiedener langkettiger Kohlenwasserstoffe als Hauptbestandteil kutikulärer Lipide bei Insekten ist seit langem bekannt und wird von HOWARD (1993) zusammenfassend dargestellt. Die primäre Aufgabe der Kutikula beinhaltet die Regulation des Wasserhaushalts, Verdunstungsschutz und Schutz vor Mikroorganismen. Die sekundäre Wirkung ergibt sich aus der Funktion als Pheromon, Kairomon und Repellent (siehe auch HOWARD & BLOMQUIST 1982, 2005, SINGER 1998). So dienen diese nicht nur der art- (z. B. *Reticulitermes speratus* (KOLBE), *R. grassei*, *R. banyulensis* (CLÉMENT): TAKAHASHI & GASSA 1995), kolonie- bzw. nest- (z. B. *Polistes metricus* SAY: ESPELIE *et al.* 1990), oder kastenspezifischen (z. B. *Reticulitermes virginicus* (BANKS), *R. flavipes* KOLLAR): HOWARD *et al.* 1982, *Apis mellifera* L.: FRÖHLICH *et al.* 2001) Erkennung, sondern auch als geschlechts-, reproduktionsstatus- und alterstypisches Unterscheidungsmerkmal (z. B. *Polistes dominulus* (CHRIST): BONAVITA-COUCOURDAN *et al.* 1991, *Harpegnathos saltator* (JERDON): LIEBIG *et al.* 2000, *Diacamma ceylonense* EMERY: CUVILLIER-HOT *et al.* 2001), sowie als Spurfolge- (z. B. *Vespula vulgaris* (L.), *Vespa crabro* L.: STEINMETZ *et al.* 2002, 2003) und Sexpheromon (z. B. *Musca domestica*: ROGOFF *et al.* 1964, *Glossina morsitans* WIEDEMANN: LANGLEY *et al.* 1975, *Aleochara curtula* (GOEZE): PESCHKE 1987, *Drosophila mojavensis* LOFDAHL: HOWARD 1993, *Gryllus bimaculatus* DE GEER: TREGENZA & WEDELL 1997). Die z. T. komplexen

Gemische bestehen aus unverzweigten, langkettigen Alkanen und Alkenen, verzweigten Mono-, Di-, Tri- und Tetramethylalkanen, Fettsäuren, Alkoholen, den entsprechenden Estern, sowie Sterolen, Glyceriden und Aldehyden (BLOMQUIST *et al.* 1987, LOCKEY 1988). In den differierenden Kutikularprofilen von reproduktionsinaktiven Arbeitern und fertilen Individuen von *Harpegnathos saltator* wiesen LIEBIG *et al.* (2000) neben gesättigten und einfach ungesättigten C<sub>16</sub>- und C<sub>18</sub>-Fettsäuren auch deren Methylester nach. Da diese im Extrakt jedoch nur einen geringen Anteil ausmachten, wurden sie im Verlauf nicht weiter analysiert und diskutiert. Eine entsprechende Mitwirkung bezüglich der Kastenerkennung bei *H. saltator* ist jedoch nicht auszuschließen.

Untersuchungen zweier sympatrischer Spinnenarten *Tegenaria domestica* (CLERCK) und *Tegenaria pagana* (KOCH) ergaben, dass in der polaren Fraktion von Ganzkörperpentanextrakten unter anderem C<sub>14</sub>-, C<sub>16</sub>- und C<sub>18</sub>-Fettsäuremethylester vorhanden waren. Dabei besitzen attraktive *T. domestica*-Weibchen, verglichen mit unattraktiven Weibchen signifikant weniger Methylester und mehr Säurekomponenten. In Biotests konnte außerdem demonstriert werden, dass die Dauer des Körperkontakts zwischen Männchen und Weibchen bei beiden Arten nach Applikation der unpolaren Fraktion signifikant kürzer war, als nach der Applikation der Methylester enthaltenden polaren Fraktion oder des Gesamtextraktes (TRABALON *et al.* 1997). Unverpaarte, solitäre *Tegenaria atrica* (KOCH)-Weibchen nutzen ihr in eine spezielle Fettmatrix eingebettetes Netz zum Anlocken von Paarungspartnern. Pentanextrakte sowohl von Netzen und auch von Weibchen enthielten neben Alkanen, Alkoholen und freien Fettsäuren auch gesättigte und ungesättigte Fettsäuremethylester. Biotests zeigten eindeutig, dass sowohl die aus Netzen und Kutikula extrahierten Methylester, als auch ein synthetischer Octadecansäuremethylester als Attraktant wirken und männliches Paarungsverhalten hervorrufen (TRABALON *et al.* 2005).

Die Wirkung der Methylester bei *S. linguis* als Sexualpheromon ist nicht auszuschließen. Zu klären wäre weiterhin, ob es sich tatsächlich um kutikuläre Substanzen handelt, oder diese im Inneren der Tiere entstehen und dort herausgelöst wurden. Im Gegensatz zum Sekretröpfchen konnten TSCHUCH *et al.* (2004) Unterschiede in der Zusammensetzung von Ganzkörperextrakten männlicher und weiblicher *S. linguis* nachweisen und fanden ein Monoterpen, welches jeweils in unterschiedlichen Konzentrationen vorkommt und vermutlich der intraspezifischen

Kommunikation dient. Auch auf Grund der subsozialen Lebensweise und der dichten Aggregationen sollten weit reichende, leichtflüchtige, glanduläre Sexpheromone nicht vonnöten, sondern der erforderliche Informationsfluss bezüglich Reproduktionsstatus, Partnerwahl und Kopulation mit Hilfe kutikulärer Kontaktpheromone realisierbar sein.

#### 4.2.4. Biosynthese

Die bei der Biosynthese geradkettiger Fettsäuren beteiligten Schlüsselenzyme sind der Enzymkomplex Fettsäure-Synthetase und Acetyl-CoA Carboxylase, welches den limitierenden Enzymfaktor darstellt. Dabei entsteht durch eine Carboxylierung aus Acetyl-CoA unter ATP-Verbrauch zunächst Malonyl-CoA, woran sich eine Kondensreaktion anschließt, die im Wesentlichen eine Umkehr der  $\beta$ -Oxidation darstellt. Die resultierenden Produkte sind Palmitinsäure ( $C_{16}$ ) und Stearinsäure ( $C_{18}$ ). Diese Carbonsäuren können sodann mittels verschiedener Enzyme weiter modifiziert werden. So wird z. B. durch Desaturasen aufgrund der Übertragung eines Elektrons eine Doppelbindung eingefügt oder Hydrolasen und Elongasen verkürzen bzw. verlängern die Fettsäure. Als kettenverkürzende Enzyme kommen Thioesterhydrolasen und Acyl-CoA Oxidasen in Frage, welche wahrscheinlich spätestens am 12. C-Atom stoppen. Ebenso sind mehrere Verkürzungszyklen eines Moleküls hintereinander möglich. Auf diese Weise wird die Entstehung einer großen Menge gesättigter und einfach ungesättigter Pheromonkomponenten realisierbar, deren Anzahl sich durch die Addition funktioneller Gruppen, wie z. B. Acetatester, Alkoholen und Aldehyden weiter erhöht. Die meisten Pheromone des Kohlenwasserstofftyps entstehen durch Kettenverlängerungen mittels Malonyl-CoA und anschließender Decarboxylierung eines Aldehydintermediates zum Kohlenwasserstoff und Kohlenmonoxid. Die zweite denkbare Variante ist die Reduktion von Acyl-CoA zu einem Aldehydintermediat und eine folgende Decarboxylierung zum entsprechenden Kohlenwasserstoff und Kohlendioxid (Übersichten in JURENKA 2004, TILLMAN *et al.* 1999).

Somit sind auch die im Analsekret von *S. linguis* identifizierten NebenkompONENTEN als mögliche Vor- oder Zwischenstufen der Biosynthese der biologisch aktiven Verbindungen zu diskutieren. GEHLSSEN *et al.* (2008) postulieren, dass ausgehend von Stearinsäure-CoA nach dem reduktasevermittelten Abbau des CoA

und einer Transferierung einer Acetylgruppe, durch Einbau einer Doppelbindung mittels einer  $\delta^9$ -Desaturase (Übersicht in JURENKA 2004) und einer  $\delta^{17}$ -Desaturase sowohl 9-Octadecenylacetat, als auch 17-Octadecenylacetat entstehen könnten. Vergleichbar entstünde durch die gleichzeitige Aktivität beider erwähnter Desaturasen und die anschließende Verlängerung des Moleküls um einen  $C_2$ -Körper durch eine Acyl-CoA Elongase die Hauptkomponente (11Z)-11,19-Eicosadienylacetat. Demgegenüber ergeben der Einbau beider Doppelbindungen und die Verlängerung zum doppelt ungesättigten  $C_{20}$ -CoA, nach dem Abbau des CoA und einer anschließenden Decarboxylierung 1,9-Nonadecadien. Da die Stereochemie der Hauptkomponente bereits bekannt ist und beide aus der gleichen theoretischen Vorstufe hervorgehen, sollte es sich bei der Komponente 6 ebenfalls um das Z-Isomer des 1,9-Nonadecadiens handeln (GEHLSSEN *et al.* 2008).

### 4.3. Sozialität

#### 4.3.1. Brutpflege und Sex Ratio

Im Gegensatz zu solitären Lebensweisen kann, entsprechend der ökologischen Bedingungen, das Leben in sozialen Gruppen z. B. durch effizienteren Nahrungserwerb, verringerten Raubdruck, erfolgreichere Verteidigung der Ressourcen oder Vermeidung hoher Dispersionskosten entscheidende Vorteile mit sich bringen. Die Entstehung solcher Gemeinschaften setzt zum einen soziale Attraktion, sowie soziale Appetenz voraus (SCHMIDT 1974, VOLAND 2000). MORITZ (2002) und MORITZ *et al.* (2004d) konnten mit Hilfe verhaltensbiologischer Beobachtungen zeigen, dass *S. linguis* nicht typisch über die Pflanze verteilt vorkommt, sondern in Aggregationen bestimmte Areale der Wirtspflanze besiedelt. Als Aggregation wird hier eine anonyme Gruppierung artgleicher und gleichrangiger Individuen bezeichnet, die durch äußere, nicht soziale Faktoren (z. B. Futter, Temperatur) oder soziale Attraktion (z. B. Aggregationspheromone) entstehen (GATTERMANN *et al.* 2006, SCHMIDT 1974). Auch bei *S. linguis* befinden sich alle ontogenetischen Stadien in direktem Kontakt. Die Larven- und Puppenstadien sind, ebenso wie die sich in Ansammlungen befindlichen Eier, vor allem an der Basis und zwischen den jungen Trieben lokalisiert. Die Ablage der Eier erfolgt nicht immer sofort auf Haufen, allerdings werden die Eier von Adulten durch Bewegungen mit dem Kopf, den Vorderbeinen oder dem Abdomen zu den

Sammelpätzen bewegt. Isolierte Eier zeigen eine hundertprozentige Mortalität, da die Bewegung dieser anscheinend einen überlebenswichtigen Einfluss hat. Ebenso führte eine Separierung frisch geschlüpfter Larven zum Absterben dieser nach spätestens fünf Tagen. Wurden die Larven jedoch auf von vorher mit Adulten besiedelten *Sansevieria*-Blättern gehalten, konnte eine erfolgreiche Entwicklung beobachtet werden (MORITZ 2002, MORITZ *et al.* 2004d). Ein ähnlicher Anstieg der Mortalität bei Einzelhaltung konnte von KNERER (1974) auch für die subsozialen Larven verschiedener Tenthridiniden (Hymenoptera) nachgewiesen werden. TALLAMY & WOOD (1986) weisen in einer Übersicht darauf hin, dass für eine Einordnung als subsoziale Gruppierung nicht nur unterstützende Verhaltensweisen vor der Eiablage, wie z. B. Nestbau oder Nahrungsbereitstellung erfüllt werden müssen, sondern direktes elterliches Fürsorgeverhalten *post* Oviposition vorhanden sein muss. SCHMIDT (1974) unterscheidet dabei (a) Brutvorsorge (z. B. die Eiablage an günstigen, geschützten Stellen und Nahrungsvorsorge), (b) Brutfürsorge (z. B. zusätzliche Bewachung oder das Herumtragen des Geleges) und (c) Brutpflege in Gemeinschaften oder von einzelnen Individuen (z. B. Schutz der Gelege und Pflege der Eier). Wegen der Abhängigkeit der präimaginalen Stadien von der Anwesenheit adulter Individuen erfolgte die Einstufung des vorliegenden Versuchstieres von MORITZ (2002) als subsozial. Auch kann aufgrund der direkten Versorgung der Eier bei *S. linguis* von echter Brutpflege ausgegangen werden.

Auf die Schwierigkeiten bei der Einordnung bestimmter sozialer Lebensweisen wurde bereits in der Einleitung hingewiesen. Während eusoziale Insektenarten sich aufgrund des Vorhandenseins kooperativer Brutpflege in Generationen überlappenden Gemeinschaften, reproduktiver Arbeitsteilung und morphologisch oder verhaltensphysiologischer differierender Kasten relativ eindeutig abgrenzen lassen (BATRA 1966, CRESPI 1994, CRESPI & YANEGA 1995, GADAGKAR 1994, MICHENER 1969, WILSON 1971), sind die Unterschiede zwischen den Abstufungen verschiedener sozialer Verhaltensweisen fließend (Übersicht in CHOE & CRESPI 1997). WILSON (1971) beschreibt Subsozialität als niedrigste Stufe sozialen Verhaltens und gibt Brutpflege und primitive Eltern-Kind-Kommunikation als bezeichnendes Merkmal an. Nutzen die Mitglieder einer Generation auch das gleiche Habitat oder Nest, spricht man von quasisozial, werden zusätzlich die Kriterien Kastenbildung und reproduktive Arbeitsteilung erfüllt, von semisozial. Das bedeutet, dass nicht alle Individuen zur Reproduktion befähigt sind, so dass eine oder mehrere Königinnen ausschließlich

diese Aufgabe übernehmen, während andere auf eigenen Nachwuchs verzichten. Dass dieser Verzicht nicht unweigerlich zu gänzlichem Fitnessverlust führt, begründet sich unter anderem in der Haplodiploidie der meisten Hymenopteren (CROZIER 1975) und Thysanopteren (CRESPI 1991, CHAPMAN & CRESPI 1998). Während sich die diploiden Weibchen aus befruchteten Eiern entwickeln, entstehen die haploiden Männchen aus unbefruchteten Eiern. Somit sind Schwestern untereinander näher verwandt (Verwandtschaftskoeffizient  $r=0,75$ ), als zu ihrem eigenen Nachwuchs ( $r=0,5$ ) oder gar zu ihren Brüdern ( $r=0,25$ ) (HAMILTON 1964, TRIVERS & HARE 1976) und erwirtschaften einen größeren Fitnessgewinn bei der Unterstützung der Schwestern im Nest (LINKSVAYER & WADE 2005, WILSON 1971). Bezogen auf WILSONS Definition ist *S. linguis* aufgrund der kooperativen Brutpflege und gemeinsamer Nutzung eines Habitates als quasisozial beziehungsweise subsozial der Stufe Intermediär II einzuordnen. Eine ähnliche Definition findet GADAGKAR (1994), der semisoziale Arten mit kooperativer Brutpflege und reproduktiver Arbeitsteilung und quasisoziale Arten nur mit kooperativer Brutpflege beschreibt. Als subsozial werden hier Aggregationen von temporär Brutfürsorge durchführenden Eltern mit ihren Nachkommen bezeichnet. Finden sich Individuen der gleichen Generation zwar in Aggregationen zusammen, kommt es jedoch nicht zu Brutpflege, werden diese als kommunal benannt. Dagegen definieren CRESPI & CHOE (1997) kommunale Sozialitäten durch die Existenz kooperativer Brutpflege und aktiv verteidigter Brutstätten, jedoch ohne Kastenbildung. Nach COWAN (1991) sind subsozial nur die Arten, bei denen durch solitäre Eltern Brutpflege erfolgt. Darunter wird eine progressive Versorgung der Brut mit Nahrung verstanden, welche generell endet, bevor die Jungen das Adultstadium erreicht haben. Subsoziales Verhalten ist also das primitivste Niveau sozialer Interaktionen zwischen Eltern und ihrem Nachwuchs und kann neben passivem Verharren in der Nähe oder aktivem Bewachen der Eier (z. B. *Gargaphia solani* HEIDEMANN (Hemiptera): FINK 1915, TALLAMY & DENNO 1981, *Umbonia crassicornis* (AMYOST & SERVILLE) (Homoptera): WOOD 1974, *Platycotis vittata* (FABRICIUS) (Homoptera): WOOD 1976), dem Herumtragen der Larven oder des Geleges bis zum Schlupf (z. B. *Belostoma flumineum* SAY (Hemiptera): KRUSE 1990, *Phyllomorpha laciniata* VILLERS (Hemiptera): BOLIVAR 1894, KAITALA 1996) und Nestbau (z. B. *Passalus punctiger* LEPELETIER & SERVILLE (Coleoptera), *Odontotaenius disjunctus* (ILLIGER) (Coleoptera): SCHUSTER & SCHUSTER 1985, *Forficularia auricularia* L. (Dermaptera): LAMB 1976, WEYRAUCH 1929, *Labidura*

*riparia* (PALLAS) (Dermaptera): SHEPARD *et al.* 1973, *Anurogryllus muticus* (DE GEER) (Hensifera): WEST & ALEXANDER 1963, *Gryllotalpa vulgaris* LATREILLE (Ensifera): HAHN 1958), auch komplexe Verhaltensweisen wie die Anlage von Futterreserven (z. B. *Platystethus arenarius* (FOURCROY) (Coleoptera): HINTON 1944, *Oniticellus cinctus* (FABRICIUS) (Coleoptera): KLEMPERER 1983) oder direkte Nahrungsversorgung (z. B. *Anurogryllus muticus*: WEST & ALEXANDER 1963, *Diploptera punctata* (ESCHSCHOLTZ) (Blattodea): INGRAM *et al.* 1977, *Necrophorus spec.* (Coleoptera): PUKOWSKI 1933, BARTLETT 1988), sowie Schutz- (z. B. *Pachycoris fabricii* L. (Hemiptera): BEQUAERT 1935, *Physomeris grossipes* FABRICIUS (Hemiptera): HEMMINGSEN 1947, *Stigmaeopsis longus* (SAITO) (Acari): MORI & SAITO 2006) und Putzverhalten (z. B. *Forficula auricularia* (Dermaptera): WEYRAUCH 1929, *Minarthrum spec.* (Coleoptera), *Phrenaptus bennetti* OHAUS (Coleoptera): TALLAMY & WOOD 1986) beinhalten. Die primären Ursachen für die Evolution solcher Verhaltensweisen sind milieubedingt und finden sich in einem dauerhaften, aber physisch anspruchsvollen Lebensraum, reichhaltigen, doch kurzlebigen Ressourcen und Prädationsdruck. Subsoziale Interaktionen können ohne Zweifel reproduktive Verluste durch Prädation, Parasitismus, Konkurrenz und harte Lebensbedingungen mindern (Übersichten in CHOE & CRESPI 1997, TALLAMY & WOOD 1986, WILSON 1971).

Durch das Zusammenleben von Eltern und ihren Nachkommen ergeben sich soziale Verbände, so genannte Sozietäten. SCHMIDT (1974) unterscheidet dabei die maximal eine Vegetationsperiode überdauernden Adult-Larven-Familien, die als einfachste Form dem Schutz der Jungen nur während der Larvalphase dienen, sowie monomorphe (ohne Kasten) und heteromorphe (mit Kasten) Adultfamilien, in denen die Individuen auch als Adulte zusammen verbleiben. Auch Gemeinschaften bildende, brutpflegende Elterntiere und larvale oder adulte Geschwisterverbände werden meist jedes Jahr neu gegründet. Dem gegenüber bleiben Sippen über mehrere Generationen bestehen und grenzen sich von echten Tierstaaten dadurch ab, dass alle Individuen reproduzieren. GATTERMANN *et al.* (2006) unterteilen dagegen in anonyme Verbände ohne Erkennen und individualisierte Verbände mit individuellen Merkmalen aller Mitglieder, die als offene Gruppierungen entweder einen beliebigen Austausch einzelner Individuen ermöglichen, oder im geschlossenen Verband solches Verhalten nicht geduldet wird. Bei *S. linguis* kann nicht von einer Individualerkennung ausgegangen werden und ein Zu- und Abwandern einzelner Individuen scheint nicht problematisch zu sein. Allerdings konnten trotz

schwankender Individuenzahlen im Jahresverlauf keine Anzeichen festgestellt werden, dass sich die Aggregationen zu bestimmten Perioden auflösen. Da im vorliegenden Fall sowohl sämtliche präimaginale Stadien, auch über das Erreichen der Adulthood hinaus, mit den Elterntieren in einer Gruppe verbleiben und keine Unterschiede im Reproduktionspotential der Gruppenmitglieder festgestellt werden konnten, könnte nach der Definition von SCHMIDT (1974) diese Sozietät als Sippe bezeichnet werden.

Sozialverhalten bei Thysanopteren wurde vor allem für die Tubulifera beschrieben, während die Ausbreitung der terebranten Arten vor allem im Zusammenhang mit der Verfügbarkeit der Wirtspflanzen steht und nur geringfügig soziale Interaktionen gezeigt werden (ANATHAKRISHNAN 1993). So gibt LEWIS (1973) bei Terebrantia zwar für adulte Vertreter von *Thrips fuscipennis* HALIDAY, *Thrips major* UZEL, *Thrips flavus* SCHRANK, *Taeniothrips atratus* STEPHENS und *Thrips (Taeniothrips) vulgatissimus* (HALIDAY) Aggregationen auf verschiedenen Blüten an, jedoch liegen die Ursachen hier eher in der Verteilung der Nahrung. TERRY & GARDENER (1990) beschreiben für *Frankliniella occidentalis* (Terebrantia) Aggregationen beziehungsweise Schwärme im Zusammenhang mit dem Fortpflanzungsverhalten, jedoch gilt diese Art ansonsten als solitär und wirkt zu hohen Individuendichten mit Abwanderungen entgegen (PUCHE & FUNDERBURK 1995). Adulte *Limothrips cerealium* HALIDAY (Terebrantia) überwintern in Ansammlungen mit großer Dichte unter der Rinde von Kiefernzweigen (LEWIS 1963). Demgegenüber zeigen zahlreiche Tubulifera ein zum Teil ausgeprägtes Sozialverhalten (u. a. *Csirothrips watsoni* MOUND, *Elaphrothrips tuberculatus* BUFFA, *Iotatubothrips crozieri* MOUND & CRESPI, *Kladothrips rugosus* FROGGATT, *Koptothrips flavicornis* BAGNALL, *Lichanothrips spec.*, *Oncothrips (Kladothrips) tepperi* BAGNALL, *O. (Kl.) antennatus* (MOULTON), *Onychothrips (Kladothrips) arotrum* (MOUND), *On. (Kl.) tepperi* (UZEL), *Phallothrips houstoni* MOUND & CRESPI, *Thaumatothrips froggatti* KARNY, *Xaniothrips xantes* MOUND: CRESPI 1986, 1988a, 1990, 1992a, *Anactinothrips gustaviae* MOUND & PALMER, *Actinothrips trichaetus* HOOD, *Elaphrothrips tuberculatus*: KIESTER & STRATES 1984, *Kladothrips hamiltoni* MOUND & CRESPI, *Kl. rugosus*: KRANZ *et al.* 1999, 2000, *Kladothrips harpophyllae* MOUND, CRESPI & KRANZ, *Kl. maslini* FROGGATT, *Kl. xiphinus* MOUND, CRESPI & KRANZ, *Oncothrips (Kladothrips) morrisi* MOUND, CRESPI & KRANZ, *O. (Kl.) schwarzi* MOUND, CRESPI & KRANZ, *O. (Kl.) sterni* (MOUND, CRESPI & KRANZ), *O. (Kl.) torus* (MOUND, CRESPI & KRANZ), *Onychothrips (Kladothrips) pilbara* (MOUND, CRESPI &

KRANZ), *On. (Kl.) zygus* (MOUND, CRESPI & KRANZ): MOUND *et al.* 1996, *Dunatothrips spec.*, *Sartrithrips spec.*: MOUND & MORRIS 2001). Hier erreichen vor allem die australischen Gallen und Domizile bildenden Arten einen eusozialen Status. Diese werden von macropteren Weibchen oder einem Gründerpaar angelegt und enthalten oft über Monate hinweg neben diesen, mehrere Generationen ihrer Nachkommen (Übersichten in CRESPI *et al.* 2004, CRESPI & MOUND 1997, MOUND 2005). Die erste Generation stellt oftmals eine microptere oder aptere Soldatenkaste mit vergrößerten Vorderbeinen dar, die der Verteidigung der Gallen und ihrer Bewohner dient und von einer zweiten beflügelten Generation gefolgt wird, die meist die Gallen verlässt (CRESPI 1992a, b, KRANZ *et al.* 1999, MOUND *et al.* 1996). Obwohl oft auch die Soldaten reproduzieren, zeigen diese eine geringere Fekundität als die Gründerin und gelten deshalb als subfertil (KRANZ *et al.* 1999). Außerdem kann es zu starken Inzuchterscheinungen kommen, da Geschwisterverpaarungen innerhalb der Galle möglich sind (CHAPMAN & CRESPI 1998, CHAPMAN *et al.* 2000, Mc LEISH *et al.* 2006). Die Sex Ratios tendieren durch diese Inzucht und die erhöhte sexuelle Konkurrenz innerhalb der Galle oft deutlich zu Seiten der Weibchen (z. B. *Kladothrips rugosus* (1:6), *Onychothrips (Kladothrips) arotrum* (1:18), *lotatubothrips crozieri* (1:4): CRESPI 1992a; *Kladothrips hamiltoni* (1:20): KRANZ *et al.* 1999), wodurch aufgrund der Haplodiploidie der Thysanopteren die Evolution von Helferverhalten begünstigt wird (HAMILTON 1967, 1972). Auch bei dem in der vorliegenden Arbeit untersuchten *S. linguis* ergibt sich ein Weibchen dominiertes Geschlechterverhältnis von 1:4 und liegt damit deutlich über dem von KUMM (2002) mit 0,5:1 angegebenen. Die im Jahresverlauf auftretenden Schwankungen können keinem bestimmten Rhythmus zugeordnet werden, was sich damit erklären lässt, dass die Tiere nicht unter natürlichen Bedingungen gehalten wurden. Jedoch traten zu keinem Zeitpunkt mehr Männchen als Weibchen in der Population auf. Da auch bei dieser Art Brutpflege vorhanden ist, entspricht die Sex Ratio den Erwartungen für eine Sozietät.

Bei den meisten eusozialen Gruppen sind die zum Teil immobilen Larven von den Adulten bei der Nahrungsbeschaffung abhängig. Bei Thysanopteren trifft dies nicht direkt zu, jedoch sind Unterstützung bei der Nahrungssuche und Schutz vor Prädation möglich. So konnten auch bei *S. linguis* außer dem Körperkontakt keine direkten Interaktionen zwischen Larven und Adulten beobachtet werden. Bereits BAGNALL (1915) und MANI & RAO (1950) erwähnen mütterliches Brutpflegeverhalten bei Tubuliferen, ebenso wurde für *Bactrothrips brevitubus* KARNY (KRANZ *et al.* 2002),

*Actinothrips trichaetus* und *Elaphrothrips tuberculatus* (KIESTER & STRATES 1984) das Bewachen von Gelegen beschrieben. Der von KIESTER & STRATES (1984) als parasozial bezeichnete *Anactinothrips gustaviae* (Phlaeothripidae) zeigt ähnliche Verhaltensweisen wie *S. linguis*. Diese pilzfressende Art lebt in Kolonien von bis zu mehreren hundert Individuen und unterhält permanente, kommunale Rückzugsorte an geschützten Plätzen. Die Nahrungsaufnahme erfolgt pheromongesteuert zu bestimmten Perioden als koordinierte Aktivität der ganzen Kolonie. Nach dem Verlassen des Ruhelagers als dichte Gruppe, verteilen sich die einzelnen Mitglieder zum Fressen und kehren anschließend relativ geschlossen zurück. Am Rand der Ruheorte werden bis zu mehrere hundert Eier auf Haufen abgelegt und bewacht. Auch nach dem Schlupf verbleiben die Adulten in der Nähe der Larven, welche gleichfalls als Aggregation die Nahrungsplätze aufsuchen. Obwohl keine direkte Verteidigung der Nachkommen beobachtet werden konnte, gibt *A. gustaviae* ebenso wie *S. linguis* bei Störungen ein Analsekret ab (KIESTER & STRATES 1984). Eine kommunale Eiablage beschreibt auch CRESPI (1986, 1988b) bei den Pilzmycel fressenden *Hoplothrips pedicularius* AMYOT & SERVILLE und *Hoplothrips karnyi* AMYOT & SERVILLE (Phlaeothripidae). Die Weibchen verharren nach der Eiablage bis zu zwanzig Minuten in der Nähe der Gelege und verlassen diese dann. Die Männchen bewachen und verteidigen die Eimassen und kopulieren dort mit den Weibchen, wobei die intrasexuellen Konkurrenzkämpfe oft tödlich ausgehen. Subdominante, kleine Männchen vermeiden den physischen Kontakt mit den „Bewachern“ und zeigen eine Alternativstrategie. Sie kopulieren entweder nicht in der Nähe der Eiablageplätze oder erschleichen sich dort Kopulationen, verpaaren sich jedoch signifikant seltener. Ein ähnliches Verhalten zeigt der Sporen fressende, fakultativ vivipare Phlaeothripide *Elaphrothrips tuberculatus* (CRESPI 1988a, 1990). Die Eiablage erfolgt an geschützten Blattstellen und auch hier bewachen die dominanten Männchen die Eiablageplätze, während kleine Männchen sich um Verpaarungen abseits dieser Stellen bemühen. Jedoch verbleiben in diesem Fall auch die Weibchen in der Nähe der Gelege und schützen diese gegen kannibalistische Artgenossen, Parasiten und Prädatoren. Dazu können sie ein Analsekret abgeben, welches jedoch ausschließlich gegen Prädatoren verwendet wird. Die Brutfürsorge steigert die Überlebensfähigkeit der Nachkommen, wobei die Intensität des mütterlichen Investments mit der Gelegegröße ansteigt. Einige Weibchen zeigen eine Sekundärstrategie. Sie vermehren sich vivipar und ernähren sich kannibalistisch von den Eiern

der oviparen Artgenossen. Der Reproduktionserfolg der oviparen Weibchen steht dabei entsprechend in Zusammenhang mit Futterverfügbarkeit, Körpergröße und Weibchendichte, während die Fekundität der viviparen Weibchen mit der Anzahl der konsumierten Eier steigt. CRESPI (1990) weist zusammenfassend darauf hin, dass Brutpflege generell als Anpassung an widrige Bedingungen, wie z. B. erhöhten Prädatoren- oder Parasitendruck zu verstehen ist. Da Thysanopteren, außer den Gallen bildenden und Domizil anlegenden Arten, keine Nester bauen, beschränkt sich das Sozialverhalten wahrscheinlich auf die Brutpflege. Auch kooperative Brutpflege zwischen Verwandten sollte in diesem Zusammenhang schwierig zu realisieren sein, da sich die meisten Aggregationen relativ schnell wieder auflösen. Somit ist das andauernde gregäre Verhalten des *S. linguis* als weiteres Zeichen einer ausgeprägten Sozialität zu werten.

#### 4.3.2. Dealation und Flügelmorphismus

Obwohl es sich bei Thysanopteren um pterygote Insekten handelt, zeigen viele Arten bei einem oder beiden Geschlechtern eine teilweise oder gänzliche Reduzierung der Flügel (MOUND 2005). Vor allem bei den pilzfressenden Tubulifera finden sich verschiedene Flügelmorphen, die sich zum Teil aus der meist versteckten Lebensweise ergeben. So sind die gregär im Falllaub vorkommenden *Zemiathrips trisetata* MOUND, *Z. biseta* MOUND und *Z. uptoni* MOUND stets apter (MOUND 2002). MOUND & MINAEI (2006) geben mit *Apostlethrips apostus* MOUND & MINAEI, *A. pygus* MOUND & MINAEI, *Majerthrips barrowi* MOUND & MINAEI und *Streptothrips tribulatus* PRIESNER weitere pilzfressende Phlaeothripiden mit Flügelpolymorphismen an. Intraspezifische Variationen finden sich z. B. auch beim gallbildenden *Oncothrips (Kladothrips) tepperi*. Die Männchen und Weibchen der ersten Generation sind micropter und auf Verteidigung spezialisiert, während die zweite, voll beflügelte Generation der Dispersion dient (CRESPI 1992a, b). Ähnliche Flügelvariationen wurden von MOUND *et al.* (1996) für weitere Gallthripse beschrieben. CRESPI (1988b) gibt für den kolonialen, kämpfenden *Hoplothrips karnyi* aptere „Bewacher“ und subdominante, beflügelte Sekundärstrategen an. Der mycophage, microptere *Hoplothrips ulmi* (FABRICIUS) (Phlaeothripidae) produziert bei schlechten Nahrungsbedingungen vollbeflügelte Adulte, die wahrscheinlich der Abwanderung dienen (MOUND 2005). Auch von terebranten Arten sind Flügelpolymorphismen bekannt. So

sind die Männchen von *Thrips nigropilosus* UZEL stets micropter, während die Weibchen in Abhängigkeit von der Photoperiode und Temperatur entweder kurz- oder langflügelig oder in einer intermediären Ausprägung vorkommen können (NAKAO 1993). Einen weiteren Einfluss hat die Populationsdichte. Bei steigender Dichte sinkt die Anzahl der micropteren Weibchen, die dann im Vergleich auch eine geringere Körpergröße als die macropteren Weibchen aufweisen (NAKAO 1995). Ein Flügelpolymorphismus konnte auch bei *S. linguis* nachgewiesen werden (MORITZ 2002, MOUND & MARULLO 1994). Neben macropteren und micropteren Individuen fallen hier vor allem Weibchen mit exakt abgetrennten Flügeln auf. MORITZ (2002) konnte zeigen, dass dies aus den ungewöhnlich lang andauernden Kopulationen, bei denen sich die Männchen an den Flügeln der Weibchen festklammern und dem sich anschließenden Putzverhalten resultiert. MOUND & MINAEI (2006) beschreiben bei *Apostlethrips apostus* neben vollbeflügelten Weibchen, den Großteil der Weibchen ebenfalls mit bis zur Hälfte abgebrochenen Flügeln. Auch bei den Domizil bildenden *Dunatothrips aneurae* MOUND, *D. armatus* MOULTON, *D. aulidis* MOUND & MORRIS, *D. skene* MOUND & MORRIS, *D. vestitor* MOUND & MORRIS, *Sartrithrips lucator* MOUND & MORRIS und *S. pyctus* MOUND & MORRIS sind bei verpaarten Weibchen gewöhnlich vier Fünftel der Flügel abgebrochen beziehungsweise abgerissen. Dieses Vorkommen wurde aber nie bei jungen, virgilen Weibchen oder bei Männchen beobachtet (MOUND & MORRIS 2001). Im Unterschied dazu, finden sich bei *Laeiopria termitarii* DODD (Hymenoptera) stets beide Geschlechter mit abgebrochenen Flügeln. Diese Art ist direkt mit *Nasutitermes dixonii* (HILL) (Isoptera) in deren Nestern assoziiert und es kommt nicht nur zu Akzeptanz und Erkennung seitens der Termiten, sondern sogar zu Trophallaxis. Ob die abgebrochenen Flügel von den Wespen selbst oder den Termiten verursacht werden ist allerdings unbekannt (NAUMANN & MASNER 1980).

Die Dealation, das aktive Abwerfen der Flügel an Sollbruchstellen nach der Begattung bei Isoptera, Hymenoptera (v. a. Formicidae), sowie einigen Hemiptera, Blattodea, Diptera und Orthoptera stellt den Übergang von einem nicht reproduktiven, räumlich zerstreuten Zustand in einen stationären, fertilen Modus dar und wird dort vor allem als Anpassung an eine Nichtvorhersagbarkeit der Habitatsstabilität gesehen (Übersicht in ROFF 1989). Damit gehen oft der Verlust alter Verhaltensweisen, wie z. B. Nahrungssuche und das Auftreten neuer, wie z. B. die Produktion von sexualinhibitorischen Pheromonen gegen andere Weibchen oder Brutverhalten einher (FLETSCHER & BLUM 1981, VARGO 1999). Auch MORITZ (2002)

vermutet bei *S. linguis* einen Zusammenhang des Flügelverlustes mit reproduktiven Verhaltensänderungen, da so wahrscheinlich weitere Verpaarungen verhindert oder erschwert werden und die sekundär apteren Weibchen als stationäre Morphe in der Nähe der Nachkommen verbleiben. In der vorliegenden Studie konnte gezeigt werden, dass auch die Weibchen mit den abgeschnittenen Flügeln über voll entwickelte Ovarien verfügen und somit zumindest theoretisch fortpflanzungsfähig sind. Trotzdem schließt dies eine entsprechende erhöhte Bereitschaft zur Brutpflege nicht aus.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen von MORITZ (2002) und MORITZ *et al.* (2004d) stellte sich heraus, dass es sich bei der kurzflügeligen Morphe nicht nur um Männchen handelt. Vielmehr treten zu gleichen Teilen sowohl Männchen als auch Weibchen auf (Sex Ratio innerhalb der sw-Morphe 1:1, Gesamt Sex Ratio 1:4). Die langflügelige Morphe beinhaltet, ebenso wie die Morphe mit abgeschnittenen Flügeln dagegen nur Weibchen. Die zwei gefundenen männlichen Individuen mit abgeschnittenen Flügeln begründen sich möglicherweise durch eine gleichgeschlechtliche Pseudokopulation. Alle kontrollierten Individuen besaßen im gesamten Untersuchungszeitraum funktionsfähige Ovarien, wodurch eine Sterilität einer Morphe morphologisch ausgeschlossen werden kann. Ebenso wurden auch Kopulationen mit diesen Weibchen beobachtet. Obwohl im Jahresverlauf die sekundär flügellose Morphe den geringsten Anteil aufweist, konnte kein Muster in der Verteilung der einzelnen Morphen ermittelt werden und es scheint keine der Flügelformen zu bestimmten Perioden dominant aufzutreten. Auffälligerweise konnte kein definierter Einfluss der Männchen auf die einzelnen Weibchenmorphen zugeordnet werden. Bei einem Vergleich des Geschlechterverhältnisses der kurzflügeligen Morphe wurde deutlich, dass einem Anstieg der Menge der sw-Weibchen auch ein zeitverzögerter Anstieg der Männchenmenge folgte. Dies könnte sich aus der Entstehung der Männchen aus haploiden Eiern erklären. Im gleichen Zeitraum verschob sich die gesamte Sex Ratio extrem zu Seiten der Weibchen (57:1), was mit einem anschließenden Massenbefall der Versuchspflanzen übereinstimmen würde. Allerdings konnte auch zu einem weiteren Zeitpunkt ein ähnlich starker Befall gefunden werden, während die Sex Ratio im restlichen Zeitraum jedoch nahezu ausgeglichen vorliegt. Im Vergleich von Männchen mit den macropteren und sekundär flügellosen Weibchen fällt auf, dass einem Abfall der Männchenanzahl ein Anstieg der Weibchenmenge folgt. Umgekehrt scheint, entgegen der Erwartung, ein Anstieg der

Männchenmenge, mit einer deutlichen Abnahme der Anzahl der cw-Weibchen zusammenzuhängen. Davon ausgehend, dass das Abbrechen der Flügel während der Kopulationen verursacht wird, sollten aus einer größeren Anzahl an Männchen, eine erhöhte Menge an Verpaarungen und somit mehr Weibchen mit abgeschnittenen Flügeln resultieren. Möglich ist, dass die Flügel der Weibchen nicht bei der ersten Kopulation zerstört werden und somit die Anzahl der erfolgreichen Verpaarungen nicht direkt anhand der Morphen sichtbar wird. Ein weiteres Indiz dafür ist, dass auch in Weibchen mit intakten Flügeln gefüllte Spermatheken gefunden wurden. Eine echte Kastenbildung oder reproduktive Arbeitsteilung scheint somit in diesem Zusammenhang bei *S. linguis* nicht wahrscheinlich.

#### 4.3.3. Sexualdimorphismus – Extraintestinales Reservoir

Im hinteren Abdomen der Weibchen von *S. linguis* befindet sich ein extraintestinales Reservoir, welches mit einem Pilzmycel gefüllt ist. Bisher wurde eine solche Struktur bei Thysanopteren nicht gefunden. Obwohl eine Verbindung zum Verdauungstrakt oder ein Ausführgang bisher nicht nachgewiesen werden konnten, sind diese nicht auszuschließen. KLOCKE (1926) beschreibt erstmals bei Weibchen terebranter Thysanopteren-Arten zwischen dem 7. und 9. Abdominalsegment eine dorsal liegende Anhangsdrüse. Vergleichbares wird auch von DAVIES (1961) für *Limothrips cerealium*, HEMING (1970) für *Frankliniella fusca* (HINDS), MORITZ (1989d) für *Hercinothrips femoralis* und DALLAI *et al.* 1996 für *Frankliniella occidentalis* bestätigt. Diese Drüse produziert ein Mucoproteinsekret für die Eiablage, welches die Funktion des Ovipositors unterstützt und mündet mit einem Ausführgang an der Ovipositorbasis. Vertreter der Tubulifera zeigen aufgrund des abweichenden Ovipositionsverhaltens solche Drüsen nicht. Da jedoch auch bei *S. linguis* nur die Weibchen und keines der untersuchten Männchen ein entsprechendes Reservoir aufweisen, ist auch hier eine unterstützende Funktion im Rahmen der Reproduktion denkbar. Vermutet wird im vorliegenden Fall eine symbiotische Bedeutung des Myceliums.

Symbiosen sind nicht nur bei Insekten enorm wichtig und beeinflussen die Evolution zahlreicher Organismen (MARGULIS & FESTER 1991). Der Begriff Symbiose umfasst Mutualismus, als nicht lebensnotwendige Beziehung zweier Artfremder zu beiderseitigem Vorteil, Kommensalismus, als interspezifische Beziehung mit einseitig-

gem Vorteil aber ohne Nachteil für die andere Partei und den Wirtsorganismus schädigenden Parasitismus, welche zum Teil nicht eindeutig zu trennen sind (DETTNER 2003b, GATTERMANN *et al.* 2006). BUCHNER (1960) definiert diesen als die Coexistenz zweier Partner, wobei einer meist im Körper des höher organisierten vorkommt. Die symbiontischen Partner leben dauerhaft und zum gegenseitigen Nutzen zusammen und können meist alleine nicht mehr existieren (GATTERMANN *et al.* 2006). Dabei kann die gegenseitige Abhängigkeit bis zu einer signifikanten Änderung des Genoms und einer wirtskontrollierten Replikation und Vermehrung der Symbionten führen (AKMAN *et al.* 2001, 2002, DEGNAN *et al.* 2005, EISENBEIS 2006, GIL *et al.* 2002, 2003, SHIGENOBU *et al.* 2000, TAMAS & ANDERSSON 2003). Die Vorteile für die Wirte sind zahlreich und die Wirkungen der Symbiosen reichen von Verdauungsfunktionen wie Cellulose- und Stickstoffverwertung, Methanproduktion, Erzeugung essentieller Aminosäuren oder des Daseins als Nahrung selbst (BREZNAK *et al.* 1973, DILLON & DILLON 2004, DOUGLAS 1998, 2003, 2006, MC LEAN & HOUK 1973, MORAN & BAUMANN 2000, MÜLLER *et al.* 1998, 2001, SASAKI & ISHIKAWA 1995, SCHÄFER *et al.* 1996, ZIENTZ *et al.* 2004), über Schutz vor Pathogenen z. B. in Form von Resistenzvermittlung (CHARNLEY *et al.* 1985, DILLON *et al.* 2005, TAKATSUKA & KUNIMI 2000) und Brutfürsorge (KALTENPOTH *et al.* 2005), bis zu Funktionen bei der Kommunikation, z. B. bei der Nestwiedererkennung (DILLON *et al.* 2000, 2002, MATSURA 2003).

Symbiosen kommen in zwei Typen vor, als Ektosymbiosen und als Endosymbiosen. Die Endosymbionten finden sich entweder extrazellulär, z. B. im Darm-lumen oder Darmanhängen (z. B. Hefepilze der Gattung *Torulopsis* bei *Sitodrepa panicea* L. (Coleoptera): BUCHNER 1960), in den z. T. modifizierten Malpighischen Gefäßen (z. B. Bakterien bei *Argas persicus* (OKEN) (Arachnida), *Erythropion miniatum* GERM. (Coleoptera): BUCHNER 1960), oder in speziellen Drüsen (Bakterien bei *Philanthus triangulum* FABRICIUS (Hymenoptera): KALTENPOTH 2005), oder intrazellulär z. B. in Mycetocyten oder Bakteriocyten (ISHIKAWA 2003). Die mit Symbionten gefüllten Mycetocyten können frei in der Leibeshöhle verteilt oder in den Fettkörper eingelagert (z. B. Blattodea) sein (BUCHNER 1960). Möglich ist auch eine Zusammenlagerung der Mycetocyten zu Mycetomen. Die Übertragung der Symbionten auf die Nachkommen erfolgt entweder direkt nach der Eiablage über die Nahrung, den Kot oder entsprechend kontaminierte Eischalen, oder bereits im mütterlichen Körper in das Ei oder den Embryo. Dabei können eigentliche Ekto-

symbionten temporär endosymbiontisch weitergegeben werden. So besitzen z. B. die jungen Königinnen der Attini eine so genannte Infrabuccaltasche zur Übertragung der Pilze für eine Kolonienegründung, und die pilzzüchtenden Scolytidae überwintern ihren Symbionten in Einsenkungen der Chitinkutikula (BUCHNER 1960, DETTNER 2003b). Im vorliegenden Fall handelt es sich bei *S. linguis* um einen extrazellulären Endosymbionten. Aufgrund des alleinigen Vorkommens bei Weibchen, kann dieser auch als Sexualdimorphismus gewertet werden. BUCHNER (1960) weist darauf hin, dass bei Männchen oft bereits frühzeitig eine Reduzierung der Symbionten erfolgt. So besitzen z. B. nur weibliche *Stictococcus spec.* (Hemiptera) pilzgefüllte Mycetocyten. Nahe liegend scheint bei *S. linguis* somit eine Funktion abseits der Nahrungsaufnahme. Eine entsprechende Nahrungsfunktion wurde vor allem für die ektosymbiontischen Pilzgärten der Blattschneiderameisen (MÜLLER *et al.* 1998, 2001, WEBER 1979) und verschiedener Termiten (BATRA & BATRA 1979, BIGNELL 2006), sowie den so genannten Ambrosiakäfern (KOK 1979, NORRIS 1979, SIX 2003) nachgewiesen. BIGNELL (1984) und BYZOW (2006) beschreiben filamentöse Actinomyceten in der Darmwand von *Tachypodilus spec.* und *Pachyenulus flavipes* KOCH (Millipedes). Dort finden sich, vor allem im Enddarm, auch viele Hefen. Diese werden zwar vermutlich zum größten Teil verdaut, jedoch überstehen immer auch einige Exemplare die Darmpassage unbeschadet. Ebenso konnten aus dem Darm von *Ommatoiulus sabulosus* (L.) (Millipedes) hefeartige Pilze isoliert werden (JAROSZ & KANIA 2000). Auch im Enddarm verschiedener niederer Termiten (Mastrotermitidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae) konnten verschiedene Pilze, z. B. *Penicillium* und *Trichoderma*, als Symbionten nachgewiesen werden (PRILLINGER *et al.* 1996). Endosymbiosen mit Pilzen finden sich auch bei terrestrischen Isopoda, welche z. B. mit *Penicillium*, *Cladosporium*, *Aspergillus* und *Mucor* (COUGHENTREY *et al.* 1980, KAYANG *et al.* 1996, ZIMMER & TOPP 1998) oder verschiedenen Trichomyceten vergesellschaftet sein können (LICHTWARDT 1996). BIGNELL (2006) gibt für Mutualismen mit Pilzen wegen der Produktion von Verdauungsenzymen für schwer verwertbare Cellulose, Hemicellulose und Lignin generell einen hohen Wert an. Jedoch vermuten ROULAND-LEFÈVRE & BIGNELL (2000), dass filamentöse Pilze aufgrund der Größe ihrer Zellen und der Fragilität des Mycels nicht direkt im Darm leben.

Weitere symbiontische Wirkungen vermuten BRAND *et al.* (1976) für einen filamentösen Pilz der u. a. in den glandulären Mycangien weiblicher *Dendroctonus*

*frontalis* ZIMMERMANN (Coleoptera) vorkommt. Dieser wandelt, allerdings wahrscheinlich nur auf der besiedelten Wirtspflanze, eine Vorstufe zu Verbenon um, welches *D. frontalis* als Aggregationspheromon dient. Eine direkte Pheromonwirkung eines Endosymbionten wiesen DILLON *et al.* (2000) und (2002) für *Schistocerca gregaria* (Caelifera) nach. Sie isolierten aus dem Kot die Substanzen Guaiacol und Phenol, die von im Hinterdarm lokalisierten Bakterien (*Enterobacter cloacae* (JORDAN), *Pantoea (Enterobacter) agglomerans* (BEIJERINCK), *Klebsiella pneumoniae* SCHROETER) produziert werden. Beide Pheromonkomponenten sind an der Entstehung von Aggregationen während der gregären Phase von *S. gregaria* beteiligt. Eine Beteiligung des Pilzsymbionten an der Pheromonkommunikation bei *S. linguis* kann zum jetzigen Zeitpunkt nicht ausgeschlossen werden. Zwar konnten TSCHUCH *et al.* (2002a) nachweisen, dass im Analsekret von *S. linguis* keine Bestandteile der von MORITZ (2002) und MORITZ *et al.* (2004d) auf den Wirtspflanzen isolierten *Penicillium expansum* (LINK) und *P. corylophilum* (DIERCKX) enthalten sind, doch kann nur durch eine Determination und Isolierung der Pilze im Reservoir eine eventuelle Beteiligung ausgeschlossen werden.

DILLON *et al.* (2005) geben für verschiedene Darmbakterien von *Schistocerca gregaria* (Caelifera) eine Schutzfunktion gegen eine Besiedelung des pathogenen Bakteriums *Serratia marcescens* (BIZIO) an. Dabei hatte eine Vergesellschaftung mit mehreren Bakterienarten eine größere Protektion zur Folge, als mit einer einzelnen Art. Im Darm der Larven von *Homona magnanima* DIAKONOFF (Lepidoptera) finden sich mit *Streptococcus spec.* und *Staphylococcus spec.* zwei weitere, insekten-typische Bakterien, welche eine Besiedelung mit *Bacillus thuringiensis* BERLINER verhindern (TAKATSUKA & KUNIMI 2000). Symbionten der Art *Bacillus brevis* NAGANO schützen *Glomeris spec.* (Coleoptera) vor einem Befall mit schädlichen Mikroorganismen wie z. B. *Saccharomyces* oder *Cladosporium* durch die Produktion von Bacillomycin, Fluomycin und Surfacin (GEBHARD *et al.* 2002). Eine noch höher organisierte Form der Symbiose mit drei Partnern zeigen die Basidiomyceten züchtenden Attini (Hymenoptera). Mit Hilfe eines Antibiotika produzierenden, filamentösen Bakteriums (Pseudonocardiaceae) kann das Wachstum eines parasitischen Pilzes (*Escovopsis*) in den Pilzgärten verhindert werden. Das Bakterium ist artspezifisch an bestimmten Stellen der Kutikula lokalisiert und bildet dort eine puderige Kruste. Auffälligerweise zeigen sowohl Arbeiterinnen, als auch die Königin die kutikulären Actinomyceten, jedoch finden sich diese nie bei den

Männchen, welche weder an Kolonienegründungen noch an der Pilzpflege beteiligt sind (CAFARO & CURRIE 2005, CURRIE *et al.* 1999, 2003). Auch bei *S. linguis* konnte nur bei den Weibchen ein Pilzreservoir nachgewiesen werden. Ausgehend von einer pilzfressenden Lebensweise, wäre eine Übertragungsfunktion eines spezifischen Nahrungspilzes möglich. Nach Erreichen einer neuen Wirtspflanze und Absterben der Vektorindividuen, könnte ein Austreiben der Sporen aus dem Tier, die Pflanze mit dem Pilz infizieren und eine Besiedelung ermöglichen. KALTENPOTH *et al.* (2005) beschreiben bei *Philanthus triangulum* (Hymenoptera) eine ebenfalls rein weibliche Symbiose. In spezialisierten Antennendrüsen besitzen jene Antibiotika produzierende *Streptomyces*-Bakterien. Bei der Eiablage werden diese als sichtbare weiße Substanz in die Brutzellen im Boden abgegeben und von der Larve aufgenommen. Die Symbionten dienen der Imprägnierung des Kokons, wodurch die Gefahr eines Pilzbefalls herabgesetzt und der Überlebenserfolg der Larven signifikant erhöht wird. Auch eine vergleichbare antipathogene Wirkung bei *S. linguis* ist momentan nicht völlig auszuschließen.

Symbiotische Beziehungen zwischen Bakterien und Thysanopteren wurden bisher von PRIESNER (1968) in den abdominalen Oenocyten und von BOURNIER (1961, 1966), BOURNIER & LOUIS (1971) und HAGA (1985) in den Oocyten und Eiern verschiedener Phlaeothripiden angegeben. TSUTSUMI *et al.* (1994) beschreiben diese so genannten Myzetome jedoch eher als Zusammenschluss verschieden großer Granulae und fordern aufgrund fehlender Membraneinkapselungen eher eine Bezeichnung als Lysosomenaggregation. Bakterielle Darmsymbionten finden sich unter anderem bei den terebranten Arten *Frankliniella occidentalis* (*Erwinia spec.*) (DE VRIES *et al.* 2001a, b, ULLMAN *et al.* 1989) und *Frankliniella fusca* (*Pantoea ananantis* (SERRANO), *P. agglomerans*) (WELLS *et al.* 2002). Hierbei handelt es sich jedoch wahrscheinlich um eine fakultative Symbiose, da keine völlige Abhängigkeit vorliegt. Die Übertragung auf die Nachkommen erfolgt während der Nahrungsaufnahme durch die Larven selbst (DE VRIES 2001b). Auch die bei Insekten weit verbreiteten *Wolbachia*-Bakterien konnten bei Thysanopteren für *Franklinothrips vespiformis* BACK (ARAKAKI *et al.* 2001), *Heliethrips haemorrhoidalis* HALIDAY, *Hercinothrips femoralis* (PINTUREAU *et al.* 1999), *Echinothrips americanus* MORGAN, *Gynaikothrips ficorum* ZIMMERMANN, *Parthenothrips dracena* UZEL (KUMM *et al.* 2006) und auch *S. linguis* (KUMM & MORITZ 2007, 2008) nachgewiesen werden. Durch Bakterien dieser Gattung können diverse reproduktive Manipulationen inklusive

---

zytoplasmatischer Inkompatibilitäten, Ausschaltung der Männchen bei haplo-diploider Parthenogenese und Feminisierung ausgelöst werden (HUIGENS & STOUTHAMER 2003). Eine vergleichbare Vergesellschaftung zwischen Pilz und Thrips wie bei *S. linguis* wurde bisher nicht ermittelt. Somit handelt es sich bei dem vorliegenden Pilzreservoir um den erstmaligen Nachweis einer solchen Symbiose. Für die zukünftige, endgültige Klärung ist eine genaue Bestimmung des Pilzpartners jedoch unumgänglich.

## 5. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit behandelt verschiedene Aspekte der Morphologie und Biologie des Phlaeothripiden *Suocerathrips linguis* MOUND & MARULLO, 1994. Im Fokus der licht- und elektronenmikroskopischen, gaschromatographischen sowie verhaltens- und molekularbiologischen Untersuchungen standen vor allem potentielle Adaptationen an dessen fungivore und subsoziale Lebensweise im Vergleich mit phytosugen, solitären Phlaeothripiden-Arten. Dabei wurden folgende Themenbereiche bearbeitet:

**Darmmorphologie** Mit Hilfe histologischer Untersuchungen konnten verschiedene morphologische Anpassungen des gesamten Digestionssystems nachgewiesen werden. Ebenso wie bei adulten und larvalen *S. linguis* zeigt sich auch bei den Phlaeothripiden *Haplothrips tritici* und *Idolothrips spectrum* eine generelle Darmverkürzung und ein Verlauf des Mitteldarms ohne die für terebrante Arten typische Mitteldarmschleife. Im caudalen Verlauf des voluminösen Stomodaeums kommt es bei *S. linguis* zu einer kropfartigen Erweiterung und einer Abnahme der Epithelzelldicke. Das auf nur zwei Kompartimente reduzierte Mesenteron zeigt bei adulten *S. linguis* im Vergleich zu *H. tritici* und *I. spectrum* degenerierte Epithelzellfragmente, wodurch Resorptionsvorgänge und sekretorische Prozesse minimiert sind. Das Rektum ist dagegen kräftig entwickelt und zeigt typische Rektalpapillen. Bei *S. linguis* sind im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Arten der Phlaeothripidae, für die stets vier Rektaldrüsen nachgewiesen wurden (z. B. *H. tritici* und *I. spectrum*), fünf Papillen differenziert. Die Malpighischen Gefäße sind bei Thysanopteren auf vier reduziert, wobei jeweils zwei Gefäße nach kranial und caudal ausgerichtet sind. Bei *S. linguis* sind abweichend alle Malpighischen Gefäße caudal um den Enddarm gruppiert und können mit den osmoregulatorischen Rektalpapillen und der spezifischen Mitteldarmsituation als kryptonephridiale Bildung diskutiert werden.

**Ernährungsweise** Die Mundwerkzeuge von *S. linguis* besitzen Maxillarstilette, deren Durchmesser im Vergleich zu Vertretern der sporenfressenden Idolothripinae geringer ist ( $< 5 \mu\text{m}$ ), so dass die Aufnahme ganzer Sporen ausgeschlossen werden kann. Ebenso konnten auf mit *S. linguis* infizierten *Sansevieria-*

Pflanzen keine Einstichstellen und daraus resultierende Schädigungen der Pflanze gezeigt werden. Somit ist eine phytosuge Nahrungsaufnahme ebenfalls nicht wahrscheinlich und es kann bei *S. linguis* von einer fungivoren, hyphensaugenden Ernährungsweise ausgegangen werden. Die von *Sansevieria*-Pflanzen isolierten *Penicillium corylophilum* und *Penicillium expansum* konnten weder in Adulten noch in Larvenstadien von *S. linguis* molekular nachgewiesen werden. Es müssen daher neben den genannten *Penicillium*-Arten weitere Vergesellschaftungen mit anderen Pilzarten vorliegen, welche von *S. linguis* als Nahrung genutzt werden.

*Chemische Ökologie* In Extrakten adulter *S. linguis* konnten 18 Komponenten identifiziert werden, bei denen es sich im Wesentlichen um Essigsäureester gesättigter und ungesättigter Fettalkohole (Acetate) mit 16 bis 20 Kohlenstoffatomen, aliphatische Kohlenwasserstoffe (Alkane, Alkene und ein Alkadien) und zahlreiche Methylester gesättigter und ungesättigter Carbonsäuren handelt. Im Extrakt konnten 17-Octadecenylacetat, 9-Octadecenylacetat und (9Z)-1,9-Nonadecadien als neue Komponenten bestimmt werden, wobei 17-Octadecenylacetat erstmals als Naturstoff nachgewiesen wurde. Die terminalen Positionen der Doppelbindungen stellen eine Besonderheit dar, welche für Insekten bisher nicht gezeigt wurde. Im Extrakt konnten weiterhin ein Heptadecan, zwei Heptadecene, ein Heptadecadien, ein Octadecadienylacetat, sowie ein Eicosenylacetat identifiziert werden, deren Doppelbindungspositionen auf Grund zu geringer Abundanzen oder zu langer Retentionszeiten nicht ermittelt werden konnten. Der Schmelzpunkt des 9-Octadecenylacetat liegt bei -16 °C bis -17 °C, so dass dieses, ebenso wie die Hauptkomponente (11Z)-11,19-Eicosadienylacetat, dessen Schmelzpunkt auf -15 °C bestimmt wurde, als Lösungsmittel für die bei Raumtemperatur festen Acetatbestandteile fungiert. Vergleichbares ist für die Wehrsekrete von weiteren Vertretern der Insecta bisher nicht bekannt. In Ganzkörperextrakten wurden neben 9-Octadecensäuremethylester weitere Methylester nachgewiesen, die nicht Bestandteile des Analsekretes von *S. linguis* sind und aufgrund eines Überschusses des Lösungsmittels Methanol entweder als Nebenprodukte der Sekretbestandteile entstehen oder möglicherweise aus dem Inneren der Tiere oder der Kutikula herausgelöst wurden. In weiterführenden Untersuchungen sollen mit Hilfe eines postulierten Biosyntheseweges die Ergebnisse bestätigt, beziehungsweise weitere Doppelbindungspositionen und die Stereochemie der Komponenten geklärt werden.

*Sozialverhalten* Verhaltensbiologisch fällt eine generell nur geringe lokomotorische Aktivität des in Aggregationen lebenden *S. linguis* auf. Ein Anstieg der Gruppengröße führt zu einem Anstieg Gruppen bildenden Verhaltens wie z. B. Körperkontakt und einer Abnahme der Aktivität. An der Peripherie der Aggregationen konnten patrouillierende Adulte, zum Teil in Abwehrhaltung und mit präsentem Sekrettropfen beobachtet werden. Auf Grund der echten Brutpflege und des Zusammenlebens Adulte und ihrer Nachkommen über mehrere Generationen können die Aggregationen des (intermediär II) subsozialen *S. linguis* als Sippe bezeichnet werden.

*Sexualdimorphismus* Histologisch konnte ein Sexualdimorphismus in Form eines dorso-lateralen Reservoirs neben Enddarm und Oviductus communis nachgewiesen werden. Dieses ist zwischen dem 6. und 8. Abdominalsegment lokalisiert und mit einem Pilzmycel gefüllt. Dieses Pilzreservoir wurde nur bei adulten Weibchen gefunden. Adulte Männchen und präimaginale Stadien weisen dieses nicht auf. Die Funktion konnte mit dieser Arbeit nicht vollständig geklärt werden, wird jedoch als Symbiose im Rahmen der Reproduktion diskutiert.

*Flügelmorphismus* Innerhalb der Aggregationen existieren drei adulte Morphen, welche sich hinsichtlich ihrer Flügelängen unterscheiden. Auffallend sind die bereits in Höhe des 2. Abdominalsegment abgebrochenen Flügel einer nur Weibchen beinhaltenden Morphe, die stets den geringsten Anteil der Gesamtpopulation bildete. Auch die langflügelige Morphe, deren Flügel in Höhe des 7. Abdominalsegments enden, stellt sich rein weiblich dar. Demgegenüber enden die Flügel der kurzflügeligen Morphe bereits zwischen 5. und 6. Abdominalsegment. Innerhalb der letzten Morphe finden sich sowohl Männchen als auch Weibchen, in einem Geschlechtsverhältnis von 1:1. Die Ovarien aller Weibchen sind vollständig entwickelt und es wurden Kopulationen mit kurz- und langflügeligen Weibchen beobachtet. Somit scheint es sich nicht um eine streng reproduktive Arbeitsteilung zu handeln. Das Gesamtgeschlechtsverhältnis beträgt 1:4 (Männchen:Weibchen). Im Jahresverlauf zeigten sich Schwankungen, jedoch dominiert keine Morphe zu einem bestimmten Zeitpunkt signifikant.

## 6. Literatur

- ADAMS, R.P.** (1995): Identification of essential oil components by gas chromatography/quadrupole mass spectroscopy. Allured Publishing. Carol Stream, IL.
- AKMAN, L., RIO, R.V.M., BEARD, C.B., AKSOY, S.** (2001): Genome size determination and coding capacity of *Sodalis glossinidius*, an enteric symbiont of tsetse flies, as revealed by hybridization to *Escherichia coli* gene arrays. *J. Bact.* **183**: 4517-4525.
- AKMAN, L., YAMASHITA, A., WATANABE, H., OSHIMA, K., SHIBA, T., HATTORI, M., AKSOY, S.** (2002): Genome sequence of the endocellular obligate symbiont of tsetse flies, *Wigglesworthia glossinidia*. *Nature Genetics* **32**: 402-407.
- ALDRICH, J.R. & YONKE, T.R.** (1975): Natural products of abdominal and metathoracic scent glands of coreid bugs. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **68**: 955-960.
- ALEXANDER, R.D.** (1974): The evolution of social behaviour. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **5**: 325-387.
- ALI, M.F., BILLEN, J.P.J., JACKSON, B.D., MORGAN, E.D.** (1988): Secretion of the Dufour glands of two African desert ants, *Camponotus aegypticans* and *Cataglyphis savignyi* (Hymenoptera: Formicidae). *Biochem. Syst. Ecol.* **16**: 647-654.
- ALI, M.F., BILLEN, J.P.J., JACKSON, B.D., MORGAN, E.D.** (1989): The Dufour gland contents of three species of Euro-African Messor ants and a comparison with those of North American *Pogonomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Biochem. Syst. Ecol.* **17**: 469-477.
- AMMAR, A.D.** (1986): Ultrastructure of the salivary glands of the planthopper, *Peregrinus maidis* (ASHMEAD) (Homoptera: Delphacidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **15**: 417-428.
- ANANTHAKRISHNAN, T.N. & JAMES, P.W.** (1983): Feeding preferences in some sporophagous Idolothripinae (Tubulifera: Thysanoptera). *Proc. Indian Nat. Sci. Acad.* **B49**: 86-92.
- ANANTHAKRISHNAN, T.N.** (1955): On some internal organs of two tubuliferous Thysanoptera. *Agra. Univ. J. Res.* **4**: 35-39.
- ANANTHAKRISHNAN, T.N.** (1993): Bionomics of thrips. *Annu. Rev. Entomol.* **38**: 71-92.
- ANDREW, D.J., HENDERSON, K.D., SESHIAH, P.** (1999): Salivary gland development in *Drosophila melanogaster*. *Dev. Cell Biol. Anat.* **92**: 5-17.

- ARAKAKI, N., MIYOSHI, T., NODA, H. (2001):** *Wolbachia*-mediated parthenogenesis in the predatory thrips *Franklinothrips vespiformis* (Thysanoptera: Insecta). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **4**: 1011-1016.
- ARNDT, U., LORENZ, S., SCHACHNER, J. (1996):** Influence of ozone on insect pheromones. *Verh. Ges. Ök.* **25**: 187-194.
- ATTYGALLE, A.B. & MORGAN, E.D. (1983):** Trail pheromone of the ant *Tetramorium caespitum* L. *Naturwissenschaften* **70**: 364-365.
- ATTYGALLE, A.B., VOSTROWSKY, O., BESTMANN, H.J., MORGAN, E.D. (1987):** New chemicals from the Dufour gland of the formicine ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Biochem.* **17**: 219-225.
- BAGNALL, R.S. (1915):** On a collection of Thysanoptera from the West Indies descriptions of new genera and species. *J. Linn. Soc. Zool.* **32**: 495-507.
- BÄHRMANN, R. (2002):** Die Mottenschildläuse. Neue Brehm Bücherei, Bd. 664, Westarp. Hohenwarsleben.
- BAKER, J., HOWARD, R., MORRILL, W., MEERS, S., WEAVER, D. (2005):** Acetate esters of saturated and unsaturated alcohols (C<sub>12</sub>-C<sub>20</sub>) are major components in Dufour glands of *Bracon cephi* and *Bracon lissogaster* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of the stem sawfly, *Cephus cinctus* (Hymenoptera: Cephidae). *Biochem. Sys. Ecol.* **33**: 757-769.
- BAKKER, F.M. & SABELIS, M.W. (1989):** How larvae of *Thrips tabaci* reduce the attack success of phytoseid predators. *Entomol. Exp. App.* **50**: 47-51.
- BARTELT, R.J., JONES, R.L., KULMAN, H.M. (1982):** Hydrocarbon components of the yellow headed spruce sawfly sex pheromones. *J. Chem. Ecol.* **8**: 95-114.
- BARTELT, R.J., SCHANER, A.M., JACKSON, L.L. (1985):** Cis-vaccenyl acetate as an aggregation pheromone in *Drosophila melanogaster*. *J. Chem Ecol.* **11**: 1747-1756.
- BARTLETT, J. (1988):** Male mating success and paternal care in *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **23**: 297-303.
- BATRA, L.R. & BATRA, S.W.T. (1979):** Termite-fungus mutualism. In: BATRA, L.R. (ed.): Insect-fungus symbiosis. Nutrition, mutualism, and commensalism. Int. Mycological Congress. Tampa, Florida. John Wiley & Son Press. New York. 117-164.
- BATRA, R.J. & HEFETZ, A. (1979):** Chemistry of the cephalic and Dufour secretions of *Melissodes* bees. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **72**: 514-515.
- BATRA, S.W.T. (1966):** Nests and social behaviour of halictine bees of India (Hymenoptera: Halictidae). *Indian J. Entomol.* **28**: 375-393.

- BEQUAERT, J.** (1935): Presocial behaviour among the Hemiptera. *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.* **30**: 177-191.
- BERGSTRÖM, G. & LÖFQVIST, J.** (1968): Odour similarities between the slave-keeping ants *Formica sanguinea* and *Polyergus rufescens* and their slaves *Formica fusca* and *Formica rufibarbis*. *J. Insect Physiol.* **14**: 995-1011.
- BERRIDGE M.J. & GUPTA, B.L.** (1968): Fine structural localization of adenosine triphosphatase in the rectum of *Calliphora*. *J. Cell. Sci.* **3**: 17-32.
- BERRIDGE, M.J. & OSCHMANN, A.** (1969): A structural basis for fluid secretion by Malpighian tubules. *Tiss. Cell* **1**: 247-272.
- BERTSCH, A., SCHWEER, H., TITZE, A.** (2004): Analysis of the labial gland secretions of the male bumblebee *Bombus griseocollis* (Hymenoptera: Apidae). *Z. Naturforsch. C.* **59**: 701-707.
- BESTMANN, H.J. & VOSTROWSKY, O.** (1982): Insektenpheromone. Struktur und Vorkommen – Isolierung und Strukturaufklärung – Biologische Aktivität und Verhaltensauslösung – Anwendung im Pflanzenschutz. *Naturwissenschaften* **69**: 457-471.
- BIGNELL, D.E.** (1984): The arthropod gut as an environment for microorganisms. In: ANDERSON, J.M., RAYNER, A.D.M., WALTON, D.W.H. (eds.): Invertebrate–microbial interactions. Cambridge Univ. Press. Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney. 206-227.
- BIGNELL, D.E.** (2006): Termites as soil engineers and soil processors. In: KÖNIG, H. & VARMA, A. (eds.): Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates. Soil Biology 6. Springer Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. 183-220.
- BILLEN, J. & BUSCHINGER, A.** (2000): Morphology and ultrastructure of a specialized bacterial pouch in the digestive tract of *Tetraponera* ants (Formicidae, Pseudomyrmecinae). *Arthr. Struct. Develop.* **29**: 259-266.
- BILLEN, J. & MORGAN, E.D.** (1998): Pheromone communication in social insects – sources and secretions. In: VANDER MEER, R.K., BREED, M.D., WINSTON, M.L., ESPELIE, K.E. (eds.): Pheromone communication in social insects: ants, wasps, bees, and termites. Westview Press. Oxford. 3-33.
- BILLEN, J.** (2006): Signal variety and communication in social insects. *Proc. Neth. Entomol. Soc. Meet.* **17**: 9-25.

- BILLINGSLEY, P.F. & LEHANE, M.J.** (1996): Structure and ultrastructure of the insect midgut. In: LEHANE, M.J. & BILLINGSLEY, P.F. (eds.): *Biology of the insect midgut*. Chapman & Hall. London, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. 3-30.
- BLOMQUIST, G.J., NELSON, D.R., DE RENOBALLES, M.** (1987): Chemistry, biochemistry, and physiology of insect cuticular lipids. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* **6**: 227-265.
- BLUM, M.S.** (1981): *Chemical defense of arthropods*. Academic Press. New York.
- BLUM, M.S., FOOTIT, R., FALES, H.M.** (1992): Defensive chemistry and function of the anal exudate of the thrips *Haplothrips leucanthemi*. *Comp. Biochem. Physiol. C.* **102**: 209-211.
- BODE, W.** (1977): Die Ultrastruktur der Rektalpapillen von *Thrips* (Thysanoptera, Terebrantia). *Zoomorphologie* **86**: 251-270.
- BODE, W.** (1979): Peritrophische Membranen bei *Thrips validus* UZEL (Thysanoptera). *Zool. Jb. Anat.* **102**: 491-509.
- BOEVÉ, J.-L.** (1991): Gregariousness, field distribution and defence in the sawfly larvae *Croesus varus* and *C. septentrionales* (Hymenoptera, Tenthredinidae). *Oecologia* **85**: 440-446.
- BOLIVAR, J.** (1894): Observations sur la Phyllomorpha. *Feuille Jeunes Nat.* **24**: 43.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A., THERAULAZ, G., BAGNÉRES, A.-G., ROUX, M., PRATTE, M., POVOST, E., CLÉMENT, J.L.** (1991): Cuticular hydrocarbons, social organisation and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* CHRIST. *Comp. Biochem. Physiol.* **100B**: 667-680.
- BOURNIER, A. & LOUIS, C.** (1971): Confirmation ultrastructurale de la présence d'un mycétome dans les cellules germinales femelles de *Caudothrips buffai* (Thysanoptera: Tubulifera). *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **7**: 721-727.
- BOURNIER, A.** (1961): Sur l'existence et l'évolution d'un mycétome au cours de l'embryogénèse de *Caudothrips buffai* KARNY. *Verh. 11<sup>th</sup>. Int. Kongr. Entomol. Wien* **1**: 352-354.
- BOURNIER, A.** (1966): L'embryogénèse de *Caudothrips buffai* KARNY (Thysanoptera: Tubulifera). *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **2**: 415-435.
- BOWERS, M.D.** (1992): The evolution of unpalatability and the cost of chemical defense in insects. In: ROITBERG, B.D. & ISMAN, M.B. (eds.): *Insect chemical ecology – an evolutionary approach*. Chapman and Hall. Springer Verlag. New York, London. 216-244.

- BRADLEY, T.J.** (1985): The excretory system: Structure and physiology. In: KERKHUT, G.A. & GILBERT, L.I. (eds.): *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. 4. edition. Pergamon Press, Oxford. 421-465.
- BRADLEY, T.J., STUART, A.M., SATIR, P.** (1982): The ultrastructure of the larval Malpighian tubules of the saline-water mosquito, *Aedes taeniorhynchus*. *Tiss. Cell* **14**: 759-773.
- BRAND, J.M. & MPURU, S.P.** (1993): Dufour's gland and poison gland chemistry of the myrmecine ant, *Messor capensis* (MAYR). *J. Chem. Ecol.* **19**: 1315-1321.
- BRAND, J.M., BACKE, J.W., BRITTON, L.N., MARKOVETZ, A.J., BARRAS, S.J.** (1976): Bark beetle pheromones: production of verbenone by a mycangial fungus of *Dendroctonus frontalis*. *J. Chem. Ecol.* **2**: 195-199.
- BRAUMAN, A., KANE, M.D., LABAT, M., BREZNAK, J.A.** (1992): Genesis of acetate and methane by gut bacteria of nutritionally diverse termites. *Science* **257**: 1384-1387.
- BREZNAK, J.A. & SWITZER, J.M.** (1986): Acetate synthesis from H<sub>2</sub> plus CO<sub>2</sub> by termite gut microbes. *Appl. Environ. Microbiol.* **52**: 623-630.
- BREZNAK, J.A., BRILL, W.J., MERTINS, J.W., COPPEL, H.C.** (1973): Nitrogen fixation in termites. *Nature* **244**: 577-579.
- BROPHY, J.J., CAVILL, C.W.K., McDONALD, J.A., NELSON, D., PLANT, W.D.** (1982): Volatile constituents of two species of Australian formicine ants of the genera *Notoncus* and *Polyrhachis*. *Insect Biochem.* **12**: 215-219.
- BROWN, N.E.** (1915): *Sansevieria*. A monograph of all the known species. *Royal Bot. Gard., Kew. Bull. Misc. Inform.* **5**: 185-261.
- BROWN, W., EISNER, T., WHITTAKER, H.** (1970): Allomones and kairomones: transpecific chemical messengers. *Bio. Sciences* **20**: 21-28.
- BRUNS, T.D., WHITE, T.J., TAYLOR, J.W.** (1991): Fungal molecular systematics. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* **22**: 525-564.
- BUCHNER, P.** (1960): *Tiere als Mikrobenzüchter*. Verständliche Wissenschaft. Springer Verlag. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- BUSCHINGER, A.** (2003): Soziale Insekten - Kommunikation. In: DETTNER, K., PETERS, W. (eds.): *Lehrbuch der Entomologie*. 2. Auflage. Spektrum-Verlag. München. 482-484.
- BUSER, H.R., ARN, H., GUERIN, P., STEFAN, R.** (1983): Determination of double bond position in mono-saturated acetates by mass-spectrometry of dimethyl disulfide adducts. *Anal. Chem.* **55**: 818-822.

- BYZOW**, B.A. (2006): Intestinal microbiota of millipedes. In: KÖNIG, H. & VARMA, A. (eds.): Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates. Soil Biology 6. Springer Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. 90-131.
- CAFARO**, M.J. & CURRIE, C.R. (2005): Phylogenetic analysis of mutualistic filamentous bacteria associated with fungus-growing ants. *Can. J. Microbiol.* **51**: 441-446.
- CAMMAERTS**, M.C., EVERSLED, R.P., MORGAN, E.D. (1981): Comparative study of the Dufour gland secretions of workers of four species of *Myrmica* ants. *J. Insect Physiol.* **27**: 59-65.
- CARDOSO**, P.G., DE QUEIROZ, M.V., PEREIRA, O.L., DE ARAÚJO, E.F. (2007): Morphological and molecular differentiation of the pectinase producing fungi *Penicillium expansum* and *Penicillium griseoroseum*. *Braz. J. Microbiol.* **38**: 71-77.
- CHAPMAN**, R.F. (1998): The insects: structure and function. Cambridge Univ. Press. Cambridge, New York, Melbourne.
- CHAPMAN**, T.W. & CRESPI, B.J. (1998): High relatedness and inbreeding in two species of haplodiploid eusocial thrips (Insecta: Thysanoptera) revealed by microsatellite analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **43**: 301-306.
- CHAPMANN**, T.W., CRESPI, B.J., KRANZ, B.D., SCHWARZ, M.P. (2000): High relatedness and inbreeding at the origin of eusociality in gall-inducing thrips. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **97**: 1648-1650.
- CHARNLEY**, A.K., HUNT, J., DILLON, R.J. (1985): The germ-free culture of desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.* **31**: 477-485.
- CHOE**, J.C. & CRESPI, B.J. (eds.) (1997): The evolution of social behaviour in insects and arachnids. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- CICERO**, J.M., HIEBERT, E., WEBB, S.E. (1995): The alimentary canal of *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes abutilonea* (Homoptera, Sternorhynchi): histology, ultrastructure and correlations to function. *Zoomorphology* **115**: 31-39.
- CIEGLER**, A., VESONDER, R.F., JACKSON, L.K. (1977): Production and biological activity of patulin and citrinin from *Penicillium expansum*. *Appl. Environ. Microbiol.* **33**: 1004-1006.
- CLUTTON-BROCK**, T.H., RUSSELL, A.F., SHARPE, L.L. (2004): Behavioural tactics of breeders in cooperative meerkats. *Anim. Behav.* **68**: 1029-1040.
- COSTA**, J.T. & FITZGERALD, T.D. (2005): Social terminology revisited: Where are we ten years later? *Ann. Zool. Fennici* **42**: 559-564.

- COUGHENTREY, P.J., MARTIN, M.H., CHARD, J., SHALES, S.W.** (1980): Microorganisms and metal retention in the woodlouse *Oniscus asellus*. *Soil. Biol. Biochem.* **12**: 23-27.
- COWAN, D.P.** (1991): The solitary and presocial Vespidae. In: ROSS, G.K. & MATTHEW, R.W. (eds.): The social biology of wasps. Cornell Univ. Press. Ithaca. 33-73.
- CRAIG, C.L.** (1997): Evolution of arthropod silks. *Annu. Rev. Entomol.* **42**: 231-261.
- CREEL, S.R. & WASER, P.M.** (1994): Inclusive fitness and reproductive strategies in dwarf mongooses. *Behav. Ecol.* **5**: 339-248.
- CRESPI, B.J. & CHOE, J.C.** (1997): Explanation and evolution of social systems. In: CHOE, J.C. & CRESPI, B.J. (eds.): The evolution of social behaviour in insects and arachnids. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 499-524.
- CRESPI, B.J. & MOUND, L.A.** (1997): Ecology and evolution of social behaviour among Australian gall thrips and their allies. In: CHOE, J.C. & CRESPI, B.J. (eds.): The evolution of social behaviour in insects and arachnids. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 166-180.
- CRESPI, B.J. & YANEGA, D.** (1995): The definition of eusociality. *Behav. Ecol.* **6**: 109-115.
- CRESPI, B.J.** (1986): Territoriality and fighting in a colonial thrips, *Hoplothrips pedicularius*, and sexual dimorphism in Thysanoptera. *Ecol. Entomol.* **11**: 119-130.
- CRESPI, B.J.** (1988a): Alternative mating tactics in a thrips: effects of sex ratio variation and body size. *Am. Mid. Nat.* **119**: 83-92.
- CRESPI, B.J.** (1988b): Risks and benefits of lethal male fighting in the colonial, polygynous thrips *Hoplothrips karnyi* (Insecta: Thysanoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **22**: 293-301.
- CRESPI, B.J.** (1990): Subsociality and female reproductive success in a mycophagous thrips: an observational and experimental analysis. *J. Insect Behav.* **3**: 61-74.
- CRESPI, B.J.** (1991): Heterozygosity in the haplodiploid Thysanoptera. *Evolution* **45**: 458-464.
- CRESPI, B.J.** (1992a): Behavioural ecology of Australian gall thrips (Insecta, Thysanoptera). *J. Nat. Hist.* **26**: 769-809.
- CRESPI, B.J.** (1992b): Eusociality in Australian gall thrips. *Nature* **359**: 724-725.
- CRESPI, B.J.** (1994): Three conditions for the evolution of eusociality: are they sufficient? *Insectes Sociaux* **41**: 395-400.
- CRESPI, B.J.** (2005): Social sophistry: logos and mythos in the forms of cooperation. *Ann. Zool. Fennici* **42**: 569-571.

- CRESPI**, B.J., CARMEAN, D.A., MOUND, L.A., WOROBAY, M., MORRIS, D. (1998): Phylogenetics of social behavior in Australia gall-forming thrips: evidence from mitochondrial DNA sequence, adult morphology and behavior, and gall morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* **9**: 163-180.
- CRESPI**, B.J., MORRIS, D.C., MOUND, L.A. (2004): Evolution of ecological and behavioural diversity: Australian *Acacia* thrips as model organisms. Australian Biological Resource Study & Australian National Insect Collection, CSIRO, Canberra.
- CROZIER**, R.H. (1975): Animal Cytogenetics. Vol. 3 Hymenoptera. Gebrüder Bornträger Verlag. Berlin.
- CRUZ LÓPEZ**, L., AGUILAR, S., MALO, E.A., RINCÓN, M., GUZMAN, M., ROJAS, J.C. (2007): Elektroantennogram and behavioural responses of workers of the stingless bee *Oxytrigona mediorufa* to mandibular gland volatiles. *Entomol. Exp. Appl.* **123**: 43-47.
- CRUZ LÓPEZ**, L., PATRICIO, E.F.L.R.A., MORGAN, E.D. (2001): Secretion of stingless bees: cephalic secretions of two *Friseomelitta* species. *J. Insect Physiol.* **48**: 453-458.
- CURRIE**, C.R., SCOTT, J.A., SUMMERBELL, R.C., MALLOCH, D. (1999): Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. *Nature* **398**: 701-704.
- CURRIE**, C.R., SCOTT, J.A., SUMMERBELL, R.C., MALLOCH, D. (2003): Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. (Corrigenda) *Nature* **423**: 461.
- CUVILLIER-HOT**, V., COBB, M., MALOSSE, C., PEETERS, C. (2001): Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. *J. Insect Physiol.* **47**: 485-493.
- D'ETTORRE**, P., ERRARD, C., IBARRA, F., FRANCKE, W., HEFETZ, A. (2000): Sneak in or repel your enemy: Dufour's gland repellent as a strategy for successful usurpation in the slave-maker *Polyergus rufescens*. *Chemoecology* **10**: 135-142.
- DALLAI**, R., DEL BENE, G. MARCHINI, D. (1991a): The fine structure of the hindgut and rectal pads of *Frankliniella occidentalis* (PERGANDE) (Thysanoptera: Thripidae). *Redia* **74**: 29-44.
- DALLAI**, R., DEL BENE, G. MARCHINI, D. (1991b): The ultrastructure of Malpighian tubules and hindgut of *Frankliniella occidentalis* (PERGANDE) (Thysanoptera: Thripidae). *Int. J. Morphol. Embryol.* **20**: 223-233.

- DALLAI, R., DEL BENE, G., LUPETTI, P. (1996):** Fine structure of spermatheca and accessory gland of *Frankliniella occidentalis* (PERGANDE) (Thysanoptera: Thripidae). *Int. J. Morphol. Embryol.* **25**: 317-330.
- DANI, F.R., MORGAN, D.E., JONES, G.R., TURILLAZZI, S., CERVO, R., FRANCKE, W. (1998):** Species-specific volatile substances in the venom sac of hover wasps. *J. Chem. Ecol.* **24**: 1091-1104.
- DARLINGTON, M.V., MEYER, H.J., GRAF, G., FREEMAN, T.P. (1983):** The calcified puparium of the face fly, *Musca autumnalis* (Diptera: Muscidae). *J. Insect Physiol.* **29**: 157-162.
- DAVIES, I. & KING, P.E. (1975):** The structure of the rectal papilla in a parasitoid Hymenopteran *Nasonia vitripennis* (WALKER) (Hymenoptera, Pteromalidae). *Cell. Tiss. Res.* **161**: 413-419.
- DAVIES, R.G. (1961):** The post embryonic development of the female reproductive system in *Limothrips cerealium* HALIDAY (Thysanoptera Thripidae). *Proc. Zool. Soc. Lond.* **136**: 411-437.
- DE ASSIS FILHO, F.M., DEOM, C.M., SHERWOOD, J.L. (2004):** Acquisition of *Tomato Spotted Wilt Virus* by adults of two thrips species. *Phytopathology* **94**: 333-337.
- DE ASSIS FILHO, F.M., NAIDU, R.A., DEOM, C.M., SHERWOOD, J.L. (2002):** Dynamics of *Tomato Spotted Wilt Virus* replication in the alimentary canal of two thrips species. *Phytopathology* **92**: 729-734.
- DE MARQUES A., F., MC ELFRESH, J.S., MILLAR, J.G. (2000):** Kováts retention indexes of monounsaturated C<sub>12</sub>, C<sub>14</sub> and C<sub>16</sub> alcohols, acetates and aldehydes commonly found in lepidopteran pheromone blends. *J. Braz. Chem. Soc.* **11**: 592-599.
- DE VRIES, E.J., BREEUWER, J.A.J., JACOBS, G., MOLLEMA, C. (2001a):** The association of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, with a near *Erwinia* species gut bacteria: transient or permanent. *J. Inv. Pathol.* **77**: 120-128.
- DE VRIES, E.J., JACOBS, G., BREEUWER, J.A.J. (2001b):** Growth and transmission of gut bacteria in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *J. Inv. Pathol.* **77**: 129-137.
- DEGNAN, P.H., LAZARUS, A.B., WERNEGREN, J.J. (2005):** Genome sequence of *Blochmannia pennsylvanicus* indicates parallel evolutionary trends among bacterial mutualists of insects. *Genome Res.* **15**: 1023-1033.

- DEL BENE, G., DALLAI, D., MACHINI, D. (1991):** Ultrastructure of the midgut and the adhering tubular salivary glands of *Frankliniella occidentalis* (PERGANDE) (Thysanoptera: Thripidae). *Int. J. Morphol. Embryol.* **20**: 15-24.
- DEL BENE, G., DALLAI, R., CAVALLO, V., LUPETTI, P. (1999):** Fine structure of the salivary glands of *Heliethrips haemorrhoidalis* (BOUCHÉ) (Thysanoptera: Thripidae). *Int. J. Ins. Morphol. Embryol.* **28**: 301-308.
- DETTNER, K. & SCHWINGER, G. (1977):** Microdetermination of defensive substances of insects. *Naturwissenschaften* **64**: 42.
- DETTNER, K. & SCHWINGER, G. (1982):** Defensive secretions of three oxytelinae rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae). *J. Chem. Ecol.* **8**: 1411-1420.
- DETTNER, K. (1985):** Ecological and phylogenetic significance of defensive compounds from pygidial glands of Hydradephaga (Coleoptera). *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* **137**: 156-171.
- DETTNER, K. (2003a):** Abwehrmechanismen der Insekten. In: Dettner, K. & Peters, W. (eds.): Lehrbuch der Entomologie. 555-599.
- DETTNER, K. (2003b):** Insekten und Mikroorganismen. In: Dettner, K. & Peters, W. (eds.): Lehrbuch der Entomologie. 613-630.
- DI TULLIO, A., DE ANGELIS, F., REALE, S., GRASSO, D.A., VISICCHIO, R., CASTRACANI, C., MORI, A., LE MOLI, F. (2003):** Investigation by solid phase microextraction and gas chromatography/mass spectrometry of trail pheromones in ants. *Mass. Spectrom.* **17**: 2071-2074.
- DILLON, R.J. & DILLON, V.M. (2004):** The gut bacteria of insects: nonpathogenic interactions. *Annu. Rev. Entomol.* **49**: 71-92.
- DILLON, R.J., VENNARD, C.T., BUCKLING, A., CHARNLEY, A.K. (2005):** Diversity of locust gut bacteria protects against pathogen invasion. *Ecol. Letters* **8**: 1291-1298.
- DILLON, R.J., VENNARD, C.T., CHARNLEY, A.K. (2000):** Exploitation of gut bacteria in the locust. *Nature* **403**: 851.
- DILLON, R.J., VENNARD, C.T., CHARNLEY, A.K. (2002):** A note: gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone. *J. Appl. Microbiol.* **92**: 759-763.
- DOUGLAS, A.E. (1998):** Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. *Annu. Rev. Entomol.* **43**: 17-37.
- DOUGLAS, A.E. (2003):** *Buchnera* bacteria and other symbionts of aphids. In: BOURTZIS, K. & MILLER, T.A. (eds.): Insect symbiosis. 2. edition. CRC Press. Boca Raton, London, New York, Washington. 23-38.

- DOUGLAS, A.E.** (2006): Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *J. Exp. Bot.* **57**: 747-754.
- DUFFIELD, R.M., SHAFAGATI, A., RIDDICK, E.W., BOWEN, S., WHEELER, J.W.** (1990): Mandelonitrile in larval secretion of mountain ash sawfly, *Pristiphora geniculata* (Hymenoptera: Tenthredinidae). *J. Chem. Ecol.* **16**: 1103-1110.
- DUFFY, J.E.** (1996): The eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature* **381**: 512-514.
- DUFFY, J.E., MORRISON, C.L. & RIOS, R.** (2000): Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution* **54**: 503-516.
- DUHAMEL, L.** (1963): Études sur l'acide phellonique. *Ann. Chim. (Paris)* **8**: 315-346.
- DUPONT, J., MAGNIN, S., MARTI, A., BROUSSE, M.** (1999): Molecular tools for identification of *Penicillium* starter cultures used in food industry. *Int. J. Food Microbiol.* **49**: 109-118.
- EGGENBERGER, F., HEILPORN, S., DALOZE, D., PASTEELS, J.M.** (1994): Sexual dimorphism in the lipid fraction of the defensive secretion of *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Experientia* **50**: 766-770.
- EICHELBERG, D. & WESSING, A.** (1975): Morphology of the Malpighian tubules of insects. *Forts. Zool.* **23**: 124-147.
- EISENBEIS, G. & WICHARD, W.** (2003): Wasserhaushalt, Osmo- und Ionenregulation sowie Exkretion. In: DETTNER, K. & PETERS, W. (eds.): Lehrbuch der Entomologie. 2. Auflage. Spektrum-Verlag. München. 127-163.
- EISENBEIS, G.** (2006): Biology of invertebrates. In: KÖNIG, H. & VARMA, A. (eds.): Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates. Soil Biology 6. Springer Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. 3-47.
- EISNER, T., ANESHANSLEY, D.J., YACK, J., ATTYGALLE, A.B., EISNER, M.** (2001): Spray mechanism of crepidogastrine bombardier beetles (Carabidae; Crepidogastrini). *Chemoecology* **11**: 209-219.
- ELZINGA, R.J.** (2000): Fundamentals of entomology. 5<sup>th</sup> ed. Prentice Hall. Upper Saddle River. New Jersey.
- ENDT VON, D.W. & WHEELER, J.W.** (1971): 1-Pentadecen production in *Tribolium confusum*. *Science* **172**: 61-61.
- ESPELIE, K.E., WENZEL, J.W., CHANG, G.** (1990): Surface lipids of social wasp *Polistes metricus* say its nest and nest pedicel and their relation to nestmate recognition. *J. Chem. Ecol.* **16**: 2229-2241.

- FAASCH**, W.J. (1935): Darmkanal und Blutverdauung bei Aphanipteren. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **29**: 559-584.
- FINK**, D.E. (1915): The eggplant lace-bug. *Bull. US Dep. Agri.* **139**:1-7.
- FITTSCHEN**, U.E.A. (2001): Identifizierung von Naturstoffprofilen aus der Nordseekrabbe *Crangon crangon*. Dissertation. Universität Hamburg. 235 Seiten.
- FLETCHER**, B.S. (1969): The structure and function of the sex pheromone glands of the male Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. *J. Insect Physiol.* **15**: 1309-1322.
- FLETCHER**, D.J. & **BLUM**, M.S. (1981): Pheromonal control of dealation and oogenesis in virgin queen fire ants. *Science* **212**: 73-75.
- FRANCIS**, G.W. & **VELAND**, K. (1981): Alkylthiolation for the determination of double-bond position in linear alkenes. *J. Chrom.* **219**: 379-384.
- FRANCKE**, W. & **DETTNER**, K. (2005): Chemical signals in beetles. In: **SCHULZ**, S. (ed.): The Chemistry of Pheromones and other semiochemicals II. Topics in current chemistry. Bd. 240. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg: 85-166.
- FRANCKE**, W., **KARALIUS**, V., **PLOSS**, E., **LEHMANN**, L., **DOS SANTOS**, A., **BÜDA**, V., **BORG-KARLSON**, A.-K., **MOSŪRAITIS**, M. (2004): New type of sesiidae sex pheromone identified from the hornat moth *Sesia apiformis*. *J. Chem. Ecol.* **30**: 805-817.
- FRANCKE**, W., **LÜBKE**, G., **SCHRÖDER**, W., **RECKZIEGEL**, A., **IMPERATRIZ-FONSECA**, V., **KLEINERT**, A., **ENGELS**, E., **HARTFELDER**, K., **RADTKE**, R., **ENGELS**, W. (2000a): Identification of oxygen containing volatiles in cephalic secretions of workers of Brazilian stingless bees. *J. Braz. Chem. Soc.* **11**: 562-571.
- FRANCKE**, W., **PLOSS**, E., **ZIMMERMANN**, N., **TIETGEN**, H., **TOLASCH**, T., **FRANKE**, S., **SUBCHEV**, M., **TOSHOVA**, T., **PICKETT**, J.A., **WADHAMS**, L.J., **WOODCOCK**, C.M. (2000b): Major sex pheromone component of female herald moth *Scoliopteryx libatrix* is the novel branched (6Z,13)-Methylheneicosene. *J. Chem. Ecol.* **26**: 1135-1149.
- FRISVAD**, J.C. & **FILTENBORG**, O. (1983): Classification of terverticillate *Penicillia* based on profiles of mycotoxins and other secondary metabolites. *Appl. Environ. Microbiol.* **46**: 1301-1310.
- FRISVAD**, J.C. (1981): Physiological criteria and mycotoxin production as aids in identification of common asymmetric *Penicillia*. *Appl. Environ. Microbiol.* **41**: 568-579.
- FRÖHLICH**, B., **RIEDERER**, M., **TAUTZ**, J. (2001): Honeybees discriminate cuticular waxes based on esters and polar components. *Apidologie* **32**: 265-274.
- GADAKAR**, R. (1994): Why the definition of eusociality is not helpful to understand its evolution and what we should do about it. *Oikos* **70**: 485-488.

- GARDES, M. & BRUNS, T.D.** (1993): ITS primers with enhanced specificity for Basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.* **2**: 113-118.
- GATTERMANN, R., FRITZSCHE, P., NEUMANN, K., TSCHUCH, G., WEINANDY, R., WEINERT, D.** (2006): Wörterbuch zur Verhaltensbiologie der Tiere und des Menschen. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag. Elsevier. München.
- GEBHARD, K.J., SCHIMANA, J., MÜLLER, J., FIEDLER, H.-P., KALLENBORN, H.G., HOLZENKÄMPER, M., KRASTEL, P., ZACK, A., VATER, J., HÖTZEL, A., SCHMIED, D.G., RHEINHEINER, J., DETTNER, K.** (2002): Screening for biological active metabolics with endosymbiotic bacilli isolated from arthropods. *FEMS Microbiol. Letters* **217**: 199-205.
- GEHLESEN, U. & MORITZ, G.** (2008): Das Ernährungssystem des pilzfressenden, subsozialen Phlaeothripiden *Suocerathrips linguis* MOUND & MARULLO 1994 (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Entomol.* **16**: 405-408.
- GEHLESEN, U., LINDEMANN, P., RETTIG, W., MORITZ, G., TSCHUCH, G.** (2008): Terminal double bonds in the alkanes and acetates of defensive secretion from the thrips *Suocerathrips linguis* MOUND & MARULLO, 1994 (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Chemoecology*: submitted.
- GIBB, A.R., SUCKLING, D.M., MORRIS, B.D., DAWSON, T.E., BUNN, B., COMESKEY, D., DYMCK, J.J.** (2006): (Z)-7-Tricosene and monounsaturated ketones as sex-pheromone components of the Australian guava moth *Coscinoptycha improbana*: identification, field trapping, and phenology. *J. Chem. Ecol.* **32**: 221-237.
- GIL, R., SABATER-MUÑOZ, B., LATORRE, A., SILVA, F.J., MOYA, A.** (2002): Extreme genome reduction in *Buchnera* spp.: Toward the minimal genome needed for symbiotic life. *PNAS* **99**: 4454-4458.
- GIL, R., SILVA, F.J., ZIENTZ, E., DELMOTTE, F., GONZÁLES-CANDELAS, F., LATORRE, A., RAUSELL, C., KAMERBEEK, J., GADAU, J., HÖLLDOBLER, B., VAN HAM, R.C.H.J., GROSS, R., MOYA, A.** (2003): The genome sequence of *Blochmannia floridanus*: comparative analysis of reduced genomes. *PNAS* **100**: 9388-9393.
- GNANASUNDERAM, C., YOUNG, H., BUTCHER, C.F., HUTCHINS, R.F.N.** (1981): Ethyl decanoate as a major component in the defensive secretion of two New Zealand aleocharine (Staphylinidae) Beetles - *Tramiathaea cornigera* (BROUN) and *Thamiaraea fuscicornis* (BROUN). *J. Chem. Ecol.* **7**: 197-202.

- GORDOWITZ**, M.J. & **BROCE**, A.B. (1983): Calcium storage in face fly (Diptera: Muscidae) larvae for puparium formation. *Annu. Entomol. Soc. Am.* **76**: 418-424.
- GOULSON**, D., **STOUT**, J.C., **LANGLEY**, J., **HUGHES**, W.O.H. (2000): Identity and function of scent marks deposited by foraging bumblebees. *J. Chem. Ecol.* **26**: 2897-2911.
- GRAHAM**, S.M. & **PRESTWICH**, G.D. (1992): Tissue distribution and substrate specificity of an epoxide hydrolase in the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Experientia* **48**: 19-21.
- GREEN**, L.F.B. (1980): Cryptonephric Malpighian tubule system in a dipteran larva, the New Zealand glow-worm, *Arachnocampa luminosa* (Diptera: Mycetophilidae): a structural study. *Tiss. Cell* **12**: 141-151.
- GRIMSTONE**, A.V., **MULLINGER**, A.M., **RAMSAY**, J.A. (1968): Further studies on the rectal complex of the meal worm *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae). *Phil. Trans. Roy. Soc. B* **253**: 343-382.
- GROCOTT**, R.G. (1955): A stain for fungi in tissue sections and smears. *Am. J. Clin. Pathol.* **25**: 975-979.
- GUERRIERO**, A., **D'AMBROSIO**, M., **PIETRA**, F. (1990): Novel hydroxyeicosatetraenoic and hydroxyeicosapentaenoic acids and a 13-oxo analog. Isolation from a mixture of calcareous red algae *Lithothamnion corallioides* and *Lithothamnion calcareum* of Brittany waters. *Helv. Chim. Acta* **73**: 2183-2189.
- GUILFORD**, T. (1990): The evolution of aposematism. In: **EVANS**, D.L. & **SCHMIDT**, J.O. (eds.): Insect defenses. Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators. New York Press. Albany. 23-62.
- GULLAN**, P.J. & **CRANSTON**, P.S. (2000): The insects: an outline of entomology. 2. edition. Blackwell Science Ltd. Oxford. U.K.
- GUPTA**, B.J. & **BERRIDGE**, M.J. (1966): Fine structural organization of the rectum in the blowfly *Calliphora erythrocephala* (MEIG.) with special references to connective tissue, tracheae and neurosecretory innervation in the rectal papillae. *J. Morph.* **120**: 23-83.
- HAGA**, K. (1985): Oogenesis and embryogenesis of the idolothripine thrips, *Bactrothrips brevitubus* (Thysanoptera, Phlaeothripidae). In: **ANDO**, H. & **MIYA**, K. (eds.): Recent advances in insect embryology in Japan. ISEBU. Tsukuba. 45-106.
- HAGA**, K., **SUZUKI**, T., **KODAMA**, S., **KUWAHARA**, Y. (1989): Secretion of thrips. III. Secretions of acid-emitting thrips, *Hoplothrips japonicus* (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Appl. Entomol. Zool.* **24**: 242-244.

- HAHN**, E. (1958): Untersuchungen über die Lebensweise und Entwicklung der Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa vulgaris* LATR.) im Lande Brandenburg. *Beitr. Entomol.* **8**: 334-365.
- HALARNKAR**, P.P., NELSON, J.H., HEISLER, C.R., BLOMQUIST, G.J. (1985): Metabolism of proprionat to acetate in the cockroach *Periplaneta americana*. *Arch. Biochem. Biophys.* **236**: 526-534.
- HAMILTON**, J.G.C., HALL, D.R., KIRK, W.D.J. (2005): Identification of a male-produced aggregation pheromone in the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *J. Chem. Ecol.* **31**: 1369-1379.
- HAMILTON**, W.D. (1964): The genetical evolution of social behaviour, I&II. *J. Theor. Biol.* **122**: 95-121.
- HAMILTON**, W.D. (1967): Extraordinary sex ratios. *Science* **156**: 477-488.
- HAMILTON**, W.D. (1972): Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **3**: 193-232.
- HEDLUND**, K., BARTELT, R.J., DICKE, M., VET, L.E.M. (1996): Aggregation pheromones of *Drosophila immigrans*, *D. phalerata*, and *D. subobscura*. *J. Chem. Ecol.* **22**: 1835-1844.
- HEFETZ**, A., LLOYD, H.A., VALDENBERG, A. (1984): The defensive secretion of the tiger beetle *Cicindela flexuosa* (F.) (Cicindelinae; Carabidae). *Experientia* **40**: 539-540.
- HEMING**, B.S. (1970): Postembryonic development of the female reproductive system in *Frankliniella fusca* (Thripidae) and *Haplothrips verbasci* (Phlaeothripidae) (Thysanoptera). *Misc. Pub. Entomol. Soc. Amer.* **7**: 199-234.
- HEMING**, B.S. (1971): Functional morphology of the thysanopteran pretarsus. *Can. J. Zool.* **49**: 91- 108.
- HEMING**, B.S. (1978): Structure and function of the mouthparts in larvae of *Haplothrips verbasci* (OSBORN) (Thysanoptera, Phlaeothripidae). *J. Morphol.* **156**: 1-38.
- HEMMINGSSEN**, A.M. (1947): Plant bug guarding eggs and offspring and shooting anal jets (*Physomerus grossipes* F., Coreidae). *Entomol. Medd.* **25**: 200-207.
- HENRIKSON**, B.-I. & STENSON, J.A.E. (1993): Alarm substance in *Gyrinus aeratus* (Coleoptera, Gyrinidae). *Oecologia* **93**: 191-194.
- HENSON**, H. (1932): The development of the alimentary canal in *Pieris brassicae* and the endodermal origin of the Malpighian tubules of insects. *J. Cell Sci.* **75**: 283-305.

- HERBST**, D.B. & **BRADLEY**, T.J. (1989): A Malpighian tubule lime gland in an insect inhabiting alkaline salt lakes. *J. Exp. Biol.* **145**: 63-78.
- HERMANN**, H.R., **BLUM**, M.S., **WHEELER**, J.W., **OVERAL**, W.C., **SCHMIDT**, J.O., **CHAO**, J.-T. (1984): Comparative anatomy and chemistry of the venom apparatus and mandibular glands in *Dinoponera grandis* (GUÉRIN) and *Paraponera clavata* (F.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **77**: 272-279.
- HILLIS**, D.M. & **DIXON**, M.T. (1991): Ribosomal DNA: Molecular evolution and phylogenetic inference. *Quart. Rev. Biol.* **66**: 411-453.
- HINTON**, H.E. (1944): Some general remarks on sub-social beetles, with notes on the biology of the staphylinid *Plathystethus arenarius* (FOURCROY). *Proc. R. Entomol. London Ser. A* **19**: 115-128.
- HIRASHIMA**, Y. (1960): An interesting habit of full-grown larvae of *Halictus affinis* SMITH, apparently correlated with the function of the Malpighian tubes (Hymenoptera, Halictidae). *Mushi* **33**: 85-88.
- HOFFMANN**, K.H. (1995): Stoffwechsel. In: GEWECKE, M. (ed.): *Physiologie der Insekten*. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, New York. 1-60.
- HÖLLDOBLER**, B., **MORGAN**, E.D., **OLDHAM**, N.J., **LIEBIG**, J., **LIU**, Y. (2004): Dufour gland secretion in the harvester ant genus *Pogonomyrmex*. *Chemoecology* **14**: 101-106.
- HOPKINS**, C.R. (1967): The fine structural changes observed in the rectal papillae of the mosquito *Aedes aegypti* L., and their relation to the epithelial transport of water and inorganic ions. *J. Royal Microsc. Soc.* **86**: 235-252.
- HOWARD**, D.F., **BLUM**, M.S., **FALES**, H.F. (1983): Defense in thrips: forbidding fruitiness of a lactone. *Science* **220**: 335-336.
- HOWARD**, D.F., **BLUM**, M.S., **JONES**, T.H., **FALES**, H.M., **TOMALSKI**, M.D. (1987): Defensive function and chemistry of the anal exudate of the Cuban laurel thrips *Gynaikothrips ficorum* (MARCHAL). *Phytophaga* **1**: 163-170.
- HOWARD**, R.W. & **BAKER**, J.E. (2003): Morphology and chemistry of Dufour glands in four ectoparasitoids: *Cephalonomia tarsalis*, *C. waterstoni* (Hymenoptera: Bethyilidae), *Anisopteromalus calandrae*, and *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Comp. Biochem. Physiol. B* **135**: 153-167.
- HOWARD**, R.W. & **BLOMQUIST**, G.J. (1982): Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.* **27**: 149-172.
- HOWARD**, R.W. & **BLOMQUIST**, G.J. (2005): Ecological, behavioural, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.* **50**: 371-393.

- HOWARD, R.W.** (1993): Cuticular hydrocarbons and chemical communication. In: STANLEY-SAMUELSON, D.W. & NELSON, D.R. (eds.): Insect lipids: chemistry, biochemistry and biology. Univ. Nebraska Press. Lincoln. London. 176-226.
- HOWARD, R.W., BAKER, J.E., MORGAN, E.D.** (2003): Novel diterpenoids and hydrocarbons in the Dufour gland of the ectoparasitoid *Habrobracon hebetor* (SAY) (Hymenoptera: Braconidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.* **54**: 95-109.
- HOWARD, R.W., MCDANIEL, C.A., NELSON, D.R., BLOMQUIST, G.J., GELBAUM, L.T., ZALKOW, L.H.** (1982): Cuticular hydrocarbons of *Reticulitermes virginicus* (BANKS) and their role as a potential species- and caste-recognition cues. *J. Chem. Ecol.* **8**: 1227-1239.
- HUIGENS, M.A. & STOUTHAMER, R.** (2003): Parthenogenesis associated with *Wolbachia*. BOURTZIS, K. & MILLER, T.A. (eds.): Insect symbiosis. 2. edition. CRC Press. Boca Raton, London, New York, Washington. 247-266.
- HUNTER, W.B. & ULLMAN, D.E.** (1992): Anatomy and ultrastructure of the piercing-sucking mouthparts and paraglossal sensilla of *Frankliniella occidentalis* (PERGANDE) (Thysanoptera: Thripidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **21**: 17-35.
- INGRAM, M.J., STAY, B., CAIN, G.D.** (1977): Composition of milk from the viviparous cockroach *Diploptera punctata*. *Insect Biochem.* **7**: 257-267.
- ISHIKAWA, H.** (2003): Insect symbiosis: an introduction. In: BOURTZIS, K. & MILLER, T.A. (eds.): Insect symbiosis. 2. edition. CRC Press. Boca Raton, London, New York, Washington. 1-22.
- JACKSON, B.D., BILLEN, J.P.J., MORGAN, E.D.** (1989): Dufour gland contents of three species of *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae), primitive ants of Australia. *J. Chem. Ecol.* **15**: 2191-2205.
- JAENIKE, J., BARTELT, R.J., HUBERTY, A.F., THIBAUT, S., LIBLER, J.S.** (1992): Aggregations in mycophagous *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae): candidate pheromones and field responses. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **85**: 696-704.
- JAFFE, K., BZAIRE-BENAZET, M., HOWSE, P.E.** (1979): An integumentary pheromone secreting gland in *Atta spec.*: territorial marking with a colony-specific pheromone in *Atta cephalotes*. *J. Insect Physiol.* **25**: 833-839.
- JAROSZ, J. & KANIA, G.** (2000): The question of whether gut of the microflora of the millipede *Ommatoiulus sabulosus* could function as a threshold to food infections. *Pedobiologica* **44**: 705-708.

- JONSSON, S., BERGSTRÖM, G., LANNE, B.S., STENSDOTTER, U. (1988):** Defensive odor emission from larvae of two sawfly species, *Pristiphora erichsonii* and *P. wesmaeli*. *J. Chem. Ecol.* **14**: 713-721.
- JURENKA, R. (2004):** Insect pheromone biosynthesis. In: SCHULZ, S. (ed.): The chemistry of pheromones and other semiochemicals I. Topics in current chemistry. 239. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg. 97-132.
- KAIB, M. (2003):** Sinnesphysiologie - Chemorezeption. In: DETTNER, K. & PETERS, W. (eds.): Lehrbuch der Entomologie. 2. Auflage. Spektrum-Verlag. München. 304-316.
- KAITALA, A. (1996):** Oviposition on the back of conspecifics: An unusual reproductive tactic in a coreid bug. *Oikos* **77**: 381-389.
- KALO, P. & NEDERSTROM, A. (1986):** Female specific compounds in the ovaries of the large pine weevil *Hylobius abietis* Coleoptera Curculionidae. *Ann. Entomol. Fenn.* **52**: 95-101.
- KALO, P. (1985):** Microanalytical methods in the structure elucidation of sex-specific components in the large pine weevil *Hylobius abietis* Coleoptera Curculionidae. *J. Chromatogr.* **323**: 343-354.
- KALTENPOTH, M. & STROHM, E. (2006):** The scent of senescence: Age-dependent changes in the composition of the cephalic gland secretion of the male European beewolf, *Philanthus triangulum*. *J. Ins. Science* **6(20)**: 1-9.
- KALTENPOTH, M., GÖTTLER, W., HERZNER, G., STROHM, E. (2005):** Symbiotic bacteria protect wasp larvae from fungal infestation. *Curr. Biol.* **15**: 475-479.
- KARKARE, M.V., LA, T.H., FORT, T. (1993):** Criteria for effectiveness of surfactants as water-moving agents in "unsaturated" wet sand. *Langmuir* **9**: 1684-1690.
- KARLSON, P. & BUTENANDT, A. (1959):** Pheromones (ectohormones) in insects. *Annu. Rev. Entomol.* **4**: 39-58.
- KARLSON, P. & LÜSCHER, M. (1959):** Pheromones: a new term for a class of biologically active substances. *Nature* **183**: 55-56.
- KARLSON, P. & SCHNEIDER, D. (1973):** Sexualhormone der Schmetterlinge als Modelle chemischer Kommunikation. *Naturwissenschaften* **60**: 113-121.
- KAYANG, H., SHARMA, G.D., MISHRA, R.R. (1994):** The influence of the isopod grazing on microbial dynamics in the decomposing leaf litter of *Alnus nepalensis* D. DON. *Eur. J. Soil Biol.* **32**: 35-39.
- KELLER, L. & PERRIN, N. (1995):** Quantifying the level of eusociality. *Proc. R. Soc. Lond. B* **260**: 311-315.

- KENT**, D.S. & **SIMPSON**, J.A. (1992): Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera, Curculionidae). *Naturwissenschaften* **79**: 86-87.
- KEVILLE**, R. & **KANNOWSKI**, P.B. (1975): Sexual excitation by pheromones of the confused flour beetle. *J. Insect Physiol.* **21**: 81-84.
- KHOO**, C.C.H. & **TAN**, K.H. (2005): Rectal gland of *Bactrocera papayae*: ultrastructure, anatomy and sequestration of autofluorescent compounds upon methyl eugenol consumption by the male fruit fly. *Micros. Res. Tech.* **67**: 219-226.
- KIESTER**, A.R. & **STRATES**, E. (1984): Social behaviour in a thrips from Panama. *J. Nat. Hist.* **18**: 303-314.
- KIRK**, W.D.J. (1997): Feeding. In: **LEWIS**, T. (ed.): Thrips as crop pests. CAB International, Wallingford, Oxon: 119-174.
- KITAJIMA**, E.W. (1975): A peculiar type of glycocalyx on the microvilli of the midgut epithelial cells of the thrips *Frankliniella* sp. (Thysanoptera, Thripidae). *Cytobiologie* **11**: 299-303.
- KLEMPERER**, H.G. (1983): Subsocial behaviour in *Oniticellus cinctus* (Coleoptera, Scarabaeidae): effect of the brood on parental care and oviposition. *Physiol. Entomol.* **8**: 393-402.
- KLOCKE**, F. (1926): Beiträge zur Anatomie und Histologie der Thysanoptera. *Z. wiss. Zool. A* **128**: 1-36.
- KNERER**, G. (1974): Soziale Adaptation bei solitären Wespen. In: **SCHMIDT**, G.H. (ed.): Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH. Stuttgart. 202-215.
- KOEFOD**, B.M. (1971): Ultrastructure of the cryptonephridial system in the meal worm *Tenebrio molitor*. *Z. Zellforsch.* **116**: 487-501.
- KOK**, L.T. (1979): Lipids of the ambrosia fungi and the life of mutualistic beetles. In: **BATRA**, L.R. (ed.): Insect-fungus symbiosis. Nutrition, mutualism, and commensalism. Int. Mycological Congress. Tampa, Florida. John Wiley & Son Press. New York. 33-52.
- KOMDEUR**, J. (1994): Experimental evidence for helping and hindering by previous offspring in the cooperative-breeding Seychelles warbler *Acrocephalus sechellensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **34**: 175-186.
- KÖNIG**, H., **FRÖHLICH**, J., **BERCHTHOLD**, M., **WENZEL**, M. (2002): Diversity and microhabitats of the hindgut flora of termites. *Recent Res. Devel. Microbiol.* **6**: 125-156.

- KOVAC, D. & MASCHWITZ, U. (1989):** Secretion-grooming in the water bug *Plea minutissima*: a chemical defence against microorganisms interfering with the hydrofuge properties of the respiratory region. *Ecol. Entomol.* **14**: 403-411.
- KOVAC, D. & MASCHWITZ, U. (1990):** Secretion grooming in aquatic beetles (Hydradephaga): a chemical protection against contamination of the hydrofuge respiratory region. *Chemoecology* **1**: 131-138.
- KOVÁTS, E. (1958):** Gas-chromatographische Charakterisierung organischer Verbindungen. Teil 1: Retentionsindices aliphatischer Halogenide, Alkohole, Aldehyde und Ketone. *Helv. Chim. Acta* **41**: 1915-1932.
- KRALL, B.S., BARTELT, R.J., LEWIS, C.J., WHITMAN, D.W. (1999):** Chemical defense in the stink bug *Cosmopepla bimaculata*. *J. Chem. Ecol.* **25**: 2477-2494.
- KRANZ, B.D., CHAPMAN, T.W., CRESPI, B.J., SCHWARZ, M.P. (2001):** Social biology and sex ratios in the gall-inducing thrips, *Oncothrips waterhousei* and *Oncothrips habrus*. *Insectes Sociaux* **48**: 315-323.
- KRANZ, B.D., SCHWARZ, M.P., GILES, L.C., CRESPI, B.J. (2000):** Split sex ratios and virginity in a gall-inducing thrips. *J. Evol. Biol.* **13**: 700-706.
- KRANZ, B.D., SCHWARZ, M.P., MOUND, L.A., CRESPI, B.J. (1999):** Social biology and sex ratios of the eusocial gall-inducing thrips *Kladothrips hamiltoni*. *Ecol. Entomol.* **24**: 432-442.
- KRANZ, B.D., SHIBATA, T., TSUCHIDA, K., OKAJIMA, S. (2002):** Reproductive mode and split sex ratios in the facultatively ovoviviparous thrips *Bactrothrips brevitubus*. *Evol. Ecol. Res.* **4**: 1075-1092.
- KRITZMAN, A., GERA, A., RACCAH, B., VAN LENT, J.W.M., PETERS, D. (2002):** The route of *Tomato Spotted Wilt Virus* inside the thrips body in relation to transmission efficiency. *Arch. Virol.* **147**: 2143-2156.
- KRUSE, K.C. (1990):** Male backspace availability in the giant waterbug (*Belostoma fluminosa* SAY). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **26**: 281-289.
- KULLENBERG, B., BERGSTRÖM, G., STÄLLBERG-STENHAGEN, S. (1970):** Volatile components of the marking secretion of male bumblebees. *Acta Chem.* **24**: 1481-1483.
- KUMAR, D., YADAV, P.R., VENUGOPAL, K.J., SINGH, A.K. (1995):** Studies on the salivary glands of an aquatic bug, *Lethocerus indicus* (Belostomatidae): morphological, histological and preliminary electron microscopic investigations. *Insect Sci. Appl.* **16**: 51-61.

- KUMM, S. & MORITZ, G. (2007):** *Wolbachia* - protected or not protected is the question. In: ULLMAN, D., MOYER, J., GOLDBACH, R., MORITZ, G.: VIII. International Symposium on Thysanoptera and Tospoviruses. Asilomar. Pacific Grove, California: 17-18.
- KUMM, S. & MORITZ, G. (2008):** First detection of *Wolbachia* in arrhenotokous populations of thrips species (Thysanoptera: Thripidae and Phlaeothripidae) and its role in reproduction. *Environmental Entomology*: in press.
- KUMM, S. (2002):** Reproduction, progenesis, and embryogenesis of thrips (Thysanoptera, Insecta). Dissertation. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. 140 Seiten.
- KUMM, S., KRANZ, R., MORITZ, G. (2006):** Mikroorganismengesteuerte Parthenogenese bei Thysanopteren. *Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Entomol.* **15**: 153-156.
- LACEY, E.A. & SHERMAN, P.W. (2005):** Redefining eusociality: concepts, goals and levels of analysis. *Ann. Zool. Fennici* **42**: 573-577.
- LAMB, R.J. (1976):** Parental behaviour in the Dermaptera with special reference to *Forficula auricularia* (Dermaptera: Forficulidae). *Can. Entomol.* **108**: 609-619.
- LAMUNYON, G.W. & ADAMS, P.A. (1987):** Use and effect of an anal defensive secretion in larval Chrysopidae. *Ann. Ent. Soc. Am.* **80**: 804-808.
- LANGLEY, P.A., PIMLEY, R.W., CARLSON, D.A. (1975):** Sex recognition pheromone in tsetse fly *Glossina morsitans*. *Nature* **254**: 51-53.
- LAROCHE, A., GAUDET, D.A., SCHAALJE, G.B., ERICKSON, R.S., GINNS, J. (1995):** Grouping and identification of low temperature basidiomycetes using mating, RAPD and RFLP analyses. *Mycol. Res.* **99**: 297-310.
- LATSCHA, H.P., KAZMAIER, U., KLEIN, H.A. (2002):** Organische Chemie. 5. Auflage. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.
- LEADBETTER, J.R., SCHMIDT, T.M., GRABER, J.R., BREZNAK, J.A. (1999):** Acetogenesis from H<sub>2</sub> plus CO<sub>2</sub> by Spirochaetes from termite guts. *Science* **283**: 686-689.
- LECOMTE, C., THIBOUT, E., PIERRE, D., AUGER, J. (1998):** Transfer, perception, and activity of male pheromone of *Acrolepiopsis assectella* with special references to conspecific male sexual inhibition. *J. Chem. Ecol.* **24**: 655-671.
- LEHANE, M.J. (1997):** Peritrophic matrix structure and function. *Annu. Rev. Entomol.* **42**: 525-550.

- LEIGH**, T.F. (1995): Bionomics of cotton thrips: a review. In: **PARKER**, B.L., **SKINNER**, M., **LEWIS**, T. (eds.): Thrips biology and management. Plenum Press. New York, London. 61-70.
- LEWIS**, T. (1963): The effect of weather on emergence and take off of over wintering *Limothrips cerealium* HALIDAY (Thysanoptera). *Ann. Appl. Ecol.* **51**: 489-502.
- LEWIS**, T. (1973): Thrips: their biology, ecology and economic importance. Academic Press. London, New York.
- LICHTWARDT**, R.W. (1996): Trichomycetes and the arthropod gut. In: **HOWARD**, D. & **MÜLLER**, D. (eds.): The mycota, animal and human relations. Springer Verlag, New York, London. 315-330.
- LIEBIG**, J., **PEETERS**, C., **OLDHAM**, N.J., **MARKSTÄDTER**, C., **HÖLLDOBLER**, B. (2000): Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? *PNAS* **97**: 4124-4131.
- LINKSVAYER**, T.A. & **WADE**, M.J. (2005): The evolutionary origin and elaboration of sociality in the aculeate Hymenoptera: maternal effects, sib-social effects, and heterochrony. *Quart. Rev. Biol.* **80**: 317-336.
- LJUNGDAHL**, L.G. (1986): The autotrophic pathway of acetate synthesis in acetogenic bacteria. *Ann. Rev. Microbiol.* **40**: 415-450.
- LOBUGLIO**, K.F. & **TAYLOR**, J.W. (1995): Phylogeny and PCR identification of the human pathogenic fungus *Penicillium marneffeii*. *J. Clin. Microbiol.* **33**: 85-89.
- LOCKEY**, K.H. (1988): Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. *Comp. Biochem. Physiol.* **89B**: 595-645.
- LÖVQVIST**, J. & **BERGSTRÖM**, G. (1980): Volatile communication substances in Dufour's gland virgin females and old queens of the ant *Formica polyctena*. *J. Chem. Ecol.* **6**: 309-320.
- MAC LEOD**, A., **HEAD**, J., **GRAUNT**, A. (2004): An assessment of the potential economic impact of *Thrips palmi* on horticulture in England and the significance of a successful eradication campaign. *Crop Protection* **23**: 601-610.
- MACDONALD**, K.M., **HAMILTON**, J.G.C., **JACOBSON**, R., **KIRK**, W.D.J. (2003): Analysis of anal droplets of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *J. Chem. Ecol.* **29**: 2385-2389.
- MANI**, M.S. & **RAO**, S.N. (1950): A remarkable case of maternal solicitude in a thrips from India. *Curr. Sci.* **19**: 217.

- MAREK, P., ANNAMALAI, T., VENKITANARAYANAN, K. (2003):** Detection of *Penicillium expansum* by polymerase chain reaction. *Int. J. Food Microbiol.* **89**: 139-144.
- MARGULIS, L. & FESTER, R. (1991):** Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis. MIT Press. Cambridge.
- MARULLO, R. (2004):** Host-plant range and relationship in the Italian thrips fauna. *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.* **39**: 243-254.
- MASCHWITZ, U. (1967):** Eine neuartige Form der Abwehr von Mikroorganismen bei Insekten. *Naturwissenschaften* **54**: 649.
- MATHEW, G. & RAI, K.S. (1976):** Fine structure of the Malpighian tubules in *Aedes aegypti*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **69**: 659-661.
- MATSURA, K. (2003):** Symbionts affecting termite behaviour. In: BOURTZIS, K. & MILLER, T.A. (eds.): Insect symbiosis. 2. edition. CRC Press. Boca Raton, London, New York, Washington. 131-144.
- MC GEER, R.L., CURTIS, A.J., RATHMANN, G.B., SMYTH, C.P. (1952):** Microwave absorption and molecular structure in liquids VIII. Dielectric relaxation in some long chain esters. *J. Am. Chem. Soc.* **74**: 3541-3545.
- MC LEAN, D.L. & HOUK, E.J. (1973):** Phase contrast and electron microscopy of the mycetocytes and symbiontes of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *J. Insect Physiol.* **19**: 625-633.
- MC LEISH, M.J., CHAPMAN, T.W., CRESPI, B.J. (2006):** Inbreeding ancestors: the role of sibmating in the social evolution of gall thrips. *J. Heredity* **97**: 31-38.
- MC NEIL, J.N. (1992):** Evolutionary perspectives and insect pest control: An attractive blend for the deployment of semiochemicals in management programmes. In: ROITBERG, B.D. & ISMAN, M.B. (eds.): Insect chemical ecology – an evolutionary approach. Chapman and Hall. Springer Verlag. New York, London. 334-352.
- MCDONOUGH, L.M., BAILEY, J.B., HOFFMANN, M.P., LEONHARDT, B.A., BROWN, D.F., SMITHHISLER, C.L., OLSEN, K. (1986):** *Sabulodes caberata* GUENÉE (Lepidoptera: Geometridae) components of its sex pheromone gland. *J. Chem. Ecol.* **12**: 2107-2116.
- MCLAFFERTY, F.W. & TUREČEK, F. (1995):** Interpretation von Massenspektren. Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg.
- MELLO, M.L.S. (1979):** A mucous secretion in the Malpighian tubes of a neotropical bumblebee, *Bombus atratus* FRANKLIN. *Protoplasma* **99**: 147-158.

- MEYER, G.F.** (1957): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Malpighi-Gefäßen verschiedener Insekten. *Z. Zellforsch.* **47**: 18-28.
- MEYRAN, J.-C.** (1982): Comparative study of the segmental specializations in the Malpighian tubules of *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae) and *Tenebrio molitor* (L.) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Int. J. Morphol. Embryol.* **11**: 78-98.
- MICHENER, C.D.** (1969): Comparative social behaviour of bees. Harvard University Press. Massachusetts.
- MICKOLEIT, E.** (1963): Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Thysanopteren. *Zool. Jb. Anat.* **81**: 101-150.
- MICKOLEIT, G.** (1961): Zur Thoraxmorphologie der Thysanoptera. *Zool. Jb. Anat.* **79**: 1-92.
- MILLAR, J.G., GIBLIN, M., BARTON, D., REYNARD, D.A., NEILL, G.B., UNDERHILL, E.W.** (1990): Identification and field testing of female-produced sex pheromone components of the spring cankerworm, *Paleacrita vernata* PECK (Lepidoptera: Geometridae). *J. Chem. Ecol.* **16**: 3393-3409.
- MILNE, M. & WALTER, G.H.** (2000): Feeding and breeding across host plants within a locality by the widespread thrips *Frankliniella schultzei*, and the invasive potential of polyphagous herbivores. *Diversity and Distribution* **6**: 243-257.
- MORAN, N.A. & BAUMANN, P.** (2000): Bacterial symbionts in animals. *Curr. Opinion Microbiol.* **3**: 270-275.
- MORGAN, E.D., JUNGNIKEL, H., KEEGANS, S.J., DO NASCIMENTO R.R., BILLEN, J., GOBIN, B., ITO, F.** (2003): Comparative survey of abdominal gland secretion of the ant subfamily Ponerinae. *J. Chem. Ecol.* **29**: 95-114.
- MORI, K. & SAITO, Y.** (2006): Communal relationships in a social spider mite, *Stigmaeopsis longus* (Acari: Tetranychidae): an equal share of labor and reproduction between nest mates. *Ethology* **112**: 134-142.
- MORITZ, G.** (1982a): Beitrag zu Präparationstechniken bei Mikroinsekten. *Wiss. H. PH Köthen* **1**: 97- 98.
- MORITZ, G.** (1982b): Zur Morphologie und Anatomie des Fransenflüglers *Aeolothrips intermedius* BAGNALL, 1934. 2. Mitteilung: Der Kopf. *Zool. Jb. Anat.* **107**: 557-608.
- MORITZ, G.** (1982c): Zur Morphologie und Anatomie des Fransenflüglers *Aeolothrips intermedius* BAGNALL, 1934. 3. Mitteilung: Das Abdomen. *Zool. Jb. Anat.* **108**: 293-340.

**MORITZ, G.** (1985): Mikromorphologische Chitinstrukturen als Plastronbildner bei terrestrisch lebenden Thysanopteren (Insecta). *Biol. Rdsch.* **23**: 161-170.

**MORITZ, G.** (1988): Die Ontogenese der Thysanoptera (Insecta) unter besonderer Berücksichtigung des Fransenflüglers *Hercinothrips femoralis* (O.M. REUTER, 1891) (Thysanoptera, Thripidae, Panchaetothripinae). II. Mitteilung: Erst- und Zweitlarve. *Zool. Jb. Anat.* **117**: 299-351.

**MORITZ, G.** (1989a): Die Ontogenese der Thysanoptera (Insecta) unter besonderer Berücksichtigung des Fransenflüglers *Hercinothrips femoralis* (O.M. REUTER, 1891) (Thysanoptera, Thripidae, Panchaetothripinae). III. Mitteilung: Praepupa und Pupa. *Zool. Jb. Anat.* **118**: 15-54.

**MORITZ, G.** (1989b): Die Ontogenese der Thysanoptera (Insecta) unter besonderer Berücksichtigung des Fransenflüglers *Hercinothrips femoralis* (O.M. REUTER, 1891) (Thysanoptera, Thripidae, Panchaetothripinae). IV. Mitteilung: Imago - Kopf. *Zool. Jb. Anat.* **118**: 273-307.

**MORITZ, G.** (1989c): Die Ontogenese der Thysanoptera (Insecta) unter besonderer Berücksichtigung des Fransenflüglers *Hercinothrips femoralis* (O.M. REUTER, 1891) (Thysanoptera, Thripidae, Panchaetothripinae). V. Mitteilung: Imago - Thorax. *Zool. Jb. Anat.* **118**: 391-427.

**MORITZ, G.** (1989d): Die Ontogenese der Thysanoptera (Insecta) unter besonderer Berücksichtigung des Fransenflüglers *Hercinothrips femoralis* (O.M. REUTER, 1891) (Thysanoptera, Thripidae, Panchaetothripinae). VI. Mitteilung: Imago - Abdomen. *Zool. Jb. Anat.* **119**: 157-217.

**MORITZ, G.** (1997): Structure, growth and development. In: LEWIS, T. (ed.): Thrips as crop pests. CAB International, Wallingford, Oxon: 15-63.

**MORITZ, G.** (2002): The biology of thrips is not the biology of their adults: a developmental view. In: R. MARULLO & L. MOUND (eds.): Thrips and tospoviruses. Proc. 7<sup>th</sup> Int. Symp. Thysanoptera. Canberra. Aust. Natl. Insect Collect., Regio Calabria: 259-267.

**MORITZ, G.** (2005): Computergestützte Identifikation – ein Update dichotomer Bestimmungsschlüssel oder doch mehr? – Beispiel: Fransenflügler (Insecta: Thysanoptera, Thripse). *Beitr. Entomol.* **55**: 451-462.

**MORITZ, G.** (2006): Thripse. Neue Brehm Bücherei, Bd. 663, Westarp. Hohenwarsleben.

- MORITZ, G., DELKER, C., PAULSEN, M., MOUND, L.A. & W. BURGERMEISTER (2000):** Modern methods for identifications of Thysanoptera. *EPPO Bull.* **30**: 591-593.
- MORITZ, G., KUMM, S., MOUND, L. (2004a):** Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny. *Virus Research* **100**: 143-149.
- MORITZ, G., KUMM, S., WEIDENSDORFER, D., ZIETLOW, C. (2004b):** Thrips-Ontogenese: Basis erfolgreicher Viruspropagation und Transmission. *Mitt. Dtsch. Ges. all. angew. Ent.* **14**: 209-212.
- MORITZ, G., MORRIS, D.C., MOUND, L.A. (2001):** Thrips/ID- Pest thrips of the world. An interactive identification and information system. Aciar CD-ROM, CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- MORITZ, G., MOUND, L.A., MORRIS, D.C., GOLDARAZENA, A. (2004c):** Pest thrips of the world – An identification and information system using molecular and microscopical methods. CD-ROM. CBIT, University of Queensland.
- MORITZ, G., SCHÄFER, E., KUMM, S., STELLER, A., TSCHUCH, G. (2004d):** Der Alien-Thrips *Suocerathrips linguis*- Biologie und Verhalten. *Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent.* **14**: 177-181.
- MORITZ, G., STELLER, A., SCHÄFER, E. (1998):** Sexual de-alation in a phlaeothripine thrips (Thysanoptera, Insecta). *Ethologentreffen der Ethologischen Gesellschaft e.V. Halle* **16**: 95.
- MORRIS, D.C., SCHWARZ, M.P., COOPER, S.J., MOUND, L.A. (2002):** Phylogenetics of Australian acacia thrips: the evolution of behaviour and ecology. *Mol. Phylogenet. Evol.* **25**: 278-292.
- MORSE, J.G.C. & HODDLE, M.S. (2006):** Invasion biology of thrips. *Annu. Rev. Entomol.* **51**: 67-89.
- MORTIMER, C.E., MÜLLER, U. (2003):** Chemie: Das Basiswissen der Chemie. 8. Auflage. Thieme Verlag. Stuttgart, New York.
- MOUND, L.A. & J.M. PALMER (1983):** The generic and tribal classification of spore-feeding Thysanoptera (Phlaeothripidae, Idolothripinae). *Bull. British Mus. (Nat. Hist.)* **46**: 1-174.
- MOUND, L.A. & MARULLO, R. (1994):** New thrips on mother-in-law's tongue. *Entomol. Mont. Mag.* **130**: 95-98.
- MOUND, L.A. & MINAEI, K. (2006):** New fungus-feeding thrips (Thysanoptera-Phlaeothripinae) from tropical Australia. *Zootaxa* **1150**: 1-17.

- MOUND, L.A. & MORRIS, D.C.** (2001): Domicile constructing phlaeothripine Thysanoptera from *Acacia phyllodes* in Australia: *Dunatothrips* MOULTON and *Sartrithrips* gen.n., with a key to associated genera. *Sys. Entomol.* **26**: 401-419.
- MOUND, L.A. & PALMER, J.M.** (1983): The generic and tribal classification of spore-feeding Thysanoptera (Phlaeothripidae: Idolothripinae). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Entomol.* **46**: 1-174.
- MOUND, L.A.** (1971): The feeding apparatus of thrips. *Bull. Entomol. Res.* **60**: 547-548.
- MOUND, L.A.** (1972): Species complexes and the generic classification of leaf-litter thrips of the tribe Urothripini (Phlaeothripidae). *Austr. J. Zool.* **20**: 83-103.
- MOUND, L.A.** (1974): Spore feeding thrips (Phlaeothripidae) from leaf litter and dead wood in Australia. *Austr. J. Zool.* (Suppl.) **27**: 1-106.
- MOUND, L.A.** (1994): Thrips and gall induction: a search for patterns. In: WILLIAMS, M.A.J. (ed.): Plant galls. *Nat. Hist. Mus. Special Vol.* 49. Clarendon Press. London, Oxford. 131-149.
- MOUND, L.A.** (2002): *Zemiathrips*: a new genus of fungus-feeding phlaeothripine Thysanoptera in Australian leaf-litter. *Austr. J. Entomol.* **41**: 209-215.
- MOUND, L.A.** (2005): Thysanoptera: diversity and interactions. *Annu. Rev. Entomol.* **50**: 247-269.
- MOUND, L.A., CRESPI, B.J., KRANZ, B.D.** (1996): Gall-inducing Thysanoptera (Phlaeothripidae) on *Acacia phyllodes* in Australia: host-plant relations and keys to genera and species. *Invert. Taxon.* **10**: 1171-1198.
- MÜLLER, K.** (1927): Beiträge zur Biologie, Anatomie, Histologie und inneren Metamorphose der Thripslarven. *Z. wiss. Zool.* **130**: 251-303.
- MÜLLER, U.G., REHNER, S.A., SCHULTZ, T.R.** (1998): The evolution of agriculture in ants. *Science* **281**: 2035-2038.
- MÜLLER, U.G., SCHULTZ, T.R., CURRIE, C.R., ADAMS, R.M.M., MALLOCH, D.** (2001): The origin of the attine ants-fungus mutualism. *Quart. Rev. Biol.* **76**: 169-197.
- NAGATA, T., INOUE-NAGATA, A.K., SMID, H.M., GOLDBACH, R., PETERS, D.** (1999): Tissue tropism related to vector competence of *Frankliniella occidentalis* for *Tomato Spotted Wilt Virus*. *J. General Virol.* **80**: 507-515.
- NAGATA, T., INOUE-NAGATA, A.K., VAN LENT, J., GOLDBACH, R., PETERS, D.** (2002): Factors determining vector competence on specificity for transmission of *Tomato Spotted Wilt Virus*. *J. General Virol.* **83**: 663-671.

- NAKAO, S.** (1993): The effect of temperature and photoperiod on wing form determination and reproduction of *Thrips nicropilosus* UZEL (Thysanoptera: Thripidae). *Appl. Entomol. Zool.* **28**: 463-472.
- NAKAO, S.** (1995): Effect of high-density rearing on the incidence of brachypterae in female *Thrips nicropilosus* UZEL (Thysanoptera: Thripidae). *Appl. Entomol. Zool.* **30**: 249-251.
- NAUMANN, I.D. & MASNER, L.** (1980): A revision of the termitophilous Australian genus *Laeiopria* DODD (Hymenoptera: Proctotrupoidea: Diapriidae). *J. Austr. Entomol. Soc.* **19**: 143-145.
- NIETSCHKE, B.S., BORCHERT, D.M., MAGAREY, R.D., CIOMPERLIK, M.A.** (2008): Climatological potential for *Scirtothrips dorsalis* (Thysanoptera: Thripidae) establishment in the United States. *Florida Entomologist* **91**: 79-86.
- NISHIDA, R., TAN, K.H., SERIT, M., LAJIS, N.H., SUKARI, A.M., TAKAHASHI, S., FUKAMI, H.** (1988): Accumulation of phenylpropanoids in the rectal glands of males of the Oriental fruit fly, *Dacus dorsalis*. *Experientia* **44**: 534-536.
- NOIRET, C.** (1995): The gut of the termites (Isoptera). Comparative anatomy, systematics, phylogeny. I. Lower termites. *Ann. Soc. Entomol.* **31**: 197-226.
- NOORMAN, N. & DEN OTTER, C.J.** (2001): The effects of laboratory culturing on (Z)-9-tricosene (muscalure) quantities on female houseflies. *Entomol. Exp. App.* **101**: 69-80.
- NORDLUND, D.A.** (1981): Semiochemicals: A review of the terminology. In: NORDLUND, D.A., JONES, R.L., LEWIS, W.J. (eds.): Semiochemicals: their role in pest control. Wiley & Son Press. New York. 13-28.
- NORRIS, D.M.** (1979): The mutualistic fungi of xyleborini beetles. In: BATRA, L.R. (ed.): Insect-fungus symbiosis. Nutrition, mutualism, and commensalism. Int. Mycological Congress. Tampa, Florida. John Wiley & Son Press. New York. 53-63.
- OKAJIMA, S.** (1983): Studies on some *Psalidothrips* species with key to the two species. *J. Nat. Hist.* **17**: 1-13.
- OLDHAM, N.J., MORGAN, E.D., GONIN, B., BILLEN, J.** (1994): First identification of a trail pheromone of an army ant (*Aenictus* species). *Experientia* **50**: 763-765.
- OSBORN, F. & JAFFE, K.** (1998): Chemical ecology of the defense of two nymphalid butterfly larvae against ants. *J. Chem. Ecol.* **24**: 1173-1186.
- OSCHMAN, J.L. & WALL, B.J.** (1969): The structure of the rectal pads of *Periplaneta americana* L. with regard to fluid transport. *J. Morph.* **127**: 475-510.

- PANADES, R., IBARZ, A., RIBA, M., ESPLUGAS, S. (1998):** Photodecomposition of the sex pheromones of *Cydia pomonella* and *Lobesia botrana* in aqueous solutions. *Chemosphere* **36**: 427-434.
- PAPKE, M.D. (2000):** Isolierung, Identifizierung und Synthese von Signalstoffen aus Spinnen. Dissertation. Universität Hamburg. 176 Seiten.
- PASTEELS, J.M., GRÉGOIRE, J.-C., ROWELL-RAHIER, M. (1983):** The chemical ecology of defense in arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* **28**: 263-289.
- PATRICIO, E.F.L.R.A., CRUZ LÓPEZ, L., MAILE, R., MORGAN, E.D. (2003):** Secretions of stingless bees: the Dufour glands of some *Friseomelitta* species (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* **34**: 359-365.
- PEDERSEN, L.H., SKOUBOE, P., BOYSEN, M., SOULE, J., ROSSEN, L. (1997):** Detection of *Penicillium* species in complex food samples using the polymerase chain reaction. *Int. J. Food. Microbiol.* **35**: 169-177.
- PERKINS, M.V., FLETCHER, M.T., KITCHING, W., DREW, R.A.I., MOORE, C.J. (1990):** Chemical studies of rectal gland secretions of some species of *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies (Diptera: Tephritidae). *J. Chem. Ecol.* **16**: 2475-2487.
- PESCHKE, K. (1987):** Cuticular hydrocarbons regulate mate recognition, male aggression, and female choice of the rove beetle, *Aleochara curtula* (GOEZE) (Coleoptera: Staphylinidae). *Insect Biochem.* **17**: 167-178.
- PHILLIPS, F. & VISWANATHAN, C.V. (1967):** A simple method of preparing alcohol acetates, wax esters, and cholesterol esters. *Lipids* **2**: 437-438.
- PHILLIPS, J.E. & MEREDITH, J. (1969):** Active sodium and chloride transport by anal papillae of a salt water mosquito larvae (*Aedes campestris*). *Nature* **222**: 168-169.
- PHILLIPS, J.E. (1964):** Rectal absorption in the desert locust, *Schistocerca gregaria*, FORSKÅL, I. *Water. J. Exp. Biol.* **41**: 15-38.
- PIANZZOLA, M.J., MOSCATELLI, M., VERO, S. (2004):** Characterization of *Penicillium* isolates associated with blue mold on apple in Uruguay. *Plant Disease* **88**: 23-28.
- PINTUREAU, B., LASSABLIERE, F., KHATCHADOURIAN, C., DAUMAL, J. (1999):** Parasitoides oophages et symbiontes de deux thrips europeens. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **35**: 416-420.
- PITT, J.I. & HOCKING, A.D. (1997):** Fungi and food spoilage. 2. edition. Chapman & Hall. London, New York.
- PITT, J.I. (1988):** A laboratory guide to common *Penicillium* species. *Mycologia* **79**: 491-492.

- PITT, J.I., BASILICO, J.C., ABARCA, M.L., LOPEZ, C. (2000): Mycotoxins and toxigenic fungi. *Med. Mycol.* **38**: 41-46.
- PLAß, E. (1999): Identifizierung und Synthese von Insektenpheromonen. Dissertation Universität Hamburg. 260 Seiten.
- PRIESNER, H. (1928): Die Thysanopteren Europas. Asher & Co. Amsterdam, Wien.
- PRIESNER, H. (1968): Thysanoptera (Physopoda, Blasenfüßer). In: HELMECKE, J.G., STARK, D., WERMUTH, H. (eds.): Handbuch der Zoologie. Beier Verlag. Wien. 1-32.
- PRILLINGER, H., MESSNER, R., KÖNIG, H., BAUER, R., LOPANDIC, K., MONAR, O., DANGEL, P., WEIGANG, F., KIRISITIS, T., NAKASE, T., SIGLER, L. (1996): Yeast associated with termites: a phenotypic and genotypic characterization and use of coevolution for dating evolutionary radiations in asco- and basidiomycetes. *Sys. Appl. Microbiol.* **19**: 265-283.
- PUCHE, H. & FUNDERBURK, J.E. (1995): Mobility of western flower thrips in tomato. In: PARKER, B.L., SKINNER, M., LEWIS, T. (eds.): Thrips biology and management. Plenum Press. New York, London. 563-566.
- PUKOWSKI, E. (1933) Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus F.* *Z. Morphol. Ökol. Tiere* **27**: 518–586.
- RAKITOV, R.A. (2002): Structure and function of the Malpighian tubules, and related behaviours in juvenile cicadas: evidence of homology with spittlebugs (Hemiptera: Cicadoidea & Cercopoidea). *Zool. Anz.* **24**: 117-130.
- RAMSAY, J.A. (1950): Osmotic regulation in mosquito larvae. *J. Exp. Biol.* **27**: 145-157.
- RAMSAY, J.A. (1951): Osmotic regulation in mosquito larvae: the role of the Malpighian tubules. *J. Exp. Biol.* **28**: 62-73.
- RAMSAY, J.A. (1964): The rectal complex of the meal worm *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae). *Phil. Trans. Roy. Soc. B* **248**: 279-314.
- RAMSAY, J.A. (1976): The rectal complex in the larvae of Lepidoptera. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* **274**: 203-266.
- REDBORG, K.E. (1998): Biology of the Mantispidae. *Annu. Rev. Entomol.* **43**: 175-194.
- REEVE, H.K., SHERMANN, P.W. & KELLER, L. (1996): The eusociality continuum revisited. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 472.
- REGNIER, F.E. & WILSON, E.O. (1968): The alarm-defence system of the ant *Acanthomyops claviger*. *J. Insect Physiol.* **14**: 955-970.

- REGNIER, F.E. & WILSON, E.O.** (1969): The alarm-defence system of the ant *Lasius alienus*. *J. Insect Physiol.* **15**: 893-898.
- REGNIER, F.E. & WILSON, E.O.** (1971): Chemical communication and "propaganda" in slave-maker ants. *Science* **172**: 267-269.
- REYNE, A.** (1927): Untersuchungen über die Mundteile der Thysanopteren. *Zool. Jb. Anat.* **49**: 391-500.
- ROBERTS, D.B.** (1998): *Drosophila: a practical approach*. IRL Press, Oxford. England.
- ROBINSON, D.G., EHLERS, U., HERKEN, R., HERRMANN, B., MAYER, F., SCHÜRMAN, F.-W.** (1987): *Methods of preparation for electron microscopy*. Springer. Berlin und Heidelberg.
- ROFF, D.A.** (1989): Exaptation and the evolution of dealation in insects. *J. Evol. Biol.* **2**: 109-123.
- ROGOFF, W.M., BELTZ, A.D., JOHNSON, J.D., PLAPP, F.W.** (1964): A sex pheromone in the housefly *Musca domestica* L. *J. Insect Physiol.* **10**: 239-246.
- ROHRINGER, R., KIM, W.K., SAMBORSKI, D.J., HOWES, N.K.** (1977): Calcofluor: an optical brightener for fluorescence microscopy of fungal plant parasites in leaves. *Phytopathology* **67**: 808-810.
- ROMEIS, B.** (1989) *Mikroskopische Technik*. 17. Auflage (Neubearbeitung von P. Böck) Urban und Schwarzenberg München, Wien, Baltimore.
- ROULAND-LEFÈVRE, C. & BIGNELL, D.E.** (2000): Symbiosis with fungi. In: ABE, T., BIGNELL, D.E., HIGASHI, M. (eds.): *Termites: evolution, sociality, symbiosis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 289-306.
- RYERSE, T.S.** (1978): Developmental changes in Malpighian tubule fluid transport. *J. Insect Physiol.* **24**: 315-319.
- RYERSE, T.S.** (1979): Developmental changes in Malpighian tubule cell structure. *Tiss. Cell* **11**: 533-551.
- SABELIS, M., W. & VAN RIJN, P.C.J.** (1997): Predation by insects and mites. In: LEWIS, T. (ed.): *Thrips as crop pests*. CAB International. Wallingford. Oxon: 259-354.
- SAINI, R.S.** (1964): Histology and physiology of the cryptonephridial system of insects. *Trans. Roy. Entomol. Soc. Lond.* **116**: 347-392.
- SALZEMANN, A., NAGNAN, P., TELLIER, F., JAFFE, K.** (1992): Leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Formicidae: Attini) marks its territory with colony-specific Dufour gland secretion. *J. Chem. Ecol.* **18**: 183-196.

- SASAKI, T. & ISHIKAWA, H. (1995):** Production of essential amino acids from glutamate by mycetocyte symbionts of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *J. Insect Physiol.* **41**: 41-46.
- SCHÄFER, A., KONRAD, R., KUHNIGK, T., KÄMPFER, P., HERTEL, H., KÖNIG, H. (1996):** Hemicellulose-degrading bacteria and yeasts from the termite gut. *J. Appl. Bact.* **80**: 471-478.
- SCHANER, A.M., BARTELT, R.J., JACKSON, L.L. (1987):** (Z)-11-octadecenyl acetate, an aggregation pheromone in *Drosophila simulans*. *J. Chem. Ecol.* **13**: 1777-1786.
- SCHANER, A.M., GRAHAM, K.J., JACKSON, L.L. (1989a):** Aggregation pheromone characterization and comparison in *Drosophila ananassae* and *Drosophila bipectinata*. *J. Chem. Ecol.* **15**: 1045-1055.
- SCHANER, A.M., JACKSON, L.L., GRAHAM, K.J., LEU, R.D. (1989b):** (Z)-11-eicosenyl acetate, and aggregation pheromone in *Drosophila malerkotliana*. *J. Chem. Ecol.* **15**: 265-273.
- SCHMIDT, G.H. (1974):** Polymorphismus, Arbeitsteilung, Kastenbildung. In: SCHMIDT, G.H. (ed.): Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH. Stuttgart. 1-54.
- SCHMITT, U., LÜBKE, G., FRANCKE, W. (1991):** Tarsal secretion marks food sources in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Chemoecology* **2**: 35-40.
- SCHULTZ, G.A. & BOUSH, G.M. (1971):** Suspected sex pheromone glands in three economically important species of *Dacus*. *J. Econ. Entomol.* **64**: 347-349.
- SCHULZ, C.M. (2005):** Chemische Kommunikation bei Insekten: Identifizierung und Synthese flüchtiger Inhaltsstoffe. Dissertation. Universität Hamburg. 236 Seiten.
- SCHULZ, S. & TOFT, S. (1993):** Identification of a sex pheromone from a spider. *Science* **260**: 1635-1637.
- SCHUSTER, J.C. & SCHUSTER, L.B. (1985):** Social behavior in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): Cooperative brood care. *Fla. Entomol.* **68**: 266-272.
- SCHÜTZ, I. (2003):** Polarisation des pflanzlichen Aktinzytoskeletts bei Infektion – Profilin in *Arabidopsis thaliana* und *Petroselinum crispum*. Dissertation. Universität zu Köln. 167 Seiten.
- SEVERINI, C., SILVESTRINI, F., MANCINI, P., LA ROSA, G., MARINUCCI, M. (1996):** Sequence and secondary structure of the rDNA second internal transcribed spacer in the sibling species *Culex pipiens* L. and *Cx. quinquefasciatus* SAY (Diptera: Culicidae). *Ins. Mol. Biol.* **5**: 181-186.

- SHARGA**, U.S. (1933): On the internal anatomy of some Thysanoptera. *Trans. Royal Entomol. Soc.* **81**: 185-240.
- SHEPARD**, M., **WADDILL**, V., **KLOFT**, W. (1973): Biology of the predaceous earwig *Labidura riparia* (Dermaptera: Labiduridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **66**: 837-841.
- SHERMAN**, P.W., **JARVIS**, J.U.M., **ALEXANDER**, R.D. (eds.) (1991): The biology of the naked mole-rat. Princeton University Press. Princeton.
- SHERMAN**, P.W., **LACEY**, E.A., **REEVE**, H.K. & **KELLER**, L. (1995): The eusocial continuum. *Behav. Ecol.* **6**: 102-108.
- SHIGENOBU**, S., **WATANABE**, H., **HATTORI**, M., **SAKAKI**, Y., **ISHIKAWA**, H. (2000): Genome sequence of the endocellular bacterial symbiont of aphids *Buchnera sp.* APS. *Nature* **407**: 81-86.
- SINGER**, T.L. (1998): Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. *Amer. Zool.* **38**: 394-405.
- SIX**, D.L. (2003): Bark beetle-fungus symbioses. In: **BOURTZIS**, K. & **MILLER**, T.A. (eds.): Insect symbiosis. 2. edition. CRC Press. Boca Raton, London, New York, Washington. 97-114.
- SMITH**, A. & **BRUTON**, J. (1979): Farbatlas histologischer Färbemethoden. Schattauer. Stuttgart und New York.
- SMITH**, D.S. & **LITTAU**, V.C. (1960): Cellular specialisation in the excretory epithelia of an insect, *Macrosteles fascifrons* STAEL (Homoptera). *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **8**: 103-133.
- SOHAL**, R.S. (1974): Fine structure of the Malpighian tubules in the housefly, *Musca domestica*. *Tiss. Cell* **6**: 719-728.
- SPIEGLER**, P.E. (1962): The origin and nature of the adhesive substance in larvae of the genus *Chrysopa* (Neuroptera: Chrysopidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* **55**: 69-77.
- STACEY**, P. (1979): Habitat saturation and communal breeding in the acorn woodpecker. *Anim. Behav.* **27**: 1153-1166.
- STEINMETZ**, I., **SCHMOLZ**, E., **RUTHER**, J. (2003): Cuticular lipids as trail pheromone in a social wasp. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**: 385-391.
- STEINMETZ**, I., **SIEBEN**, S., **SCHMOLZ**, E. (2002): Chemical trails used for orientation in nest cavities by two vespine wasps, *Vespa crabro* and *Vespula vulgaris*. *Insectes Sociaux* **49**: 354-356.
- STERN**, D.L. & **FOSTER**, W.A. (1996): The evolution of soldiers in aphids. *Biological Reviews* **71**: 27-79.

- STUART, J.J. & HATCHETT, J.H.** (1987): Morphogenesis and cytology of the salivary gland of the Hessian fly, *Mayetiola destructor* (Diptera: Cecidomyiidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **80**: 475-482.
- STUBBS, C.D. & SMITH, A.D.** (1984): The modification of mammalian membrane polyunsaturated fatty acid composition in relation to membrane fluidity and function. *Biochem. Biophys. Acta* **779**: 89-137.
- SUGAWARA, F., KOBAYASHI, A., YAMASHITA, K., MATSUDA, K.** (1978): Identification of octadecyl acetate and (Z)-11-eicosenyl acetate, major components of the defensive secretion of *Gastrophysa atroceana* MOTSCHULSKY. *Agr. Biol. Chem.* **42**: 687-688.
- SUGAWARA, F., MATSUDA, K., KOBAYASHI, A., YAMASHITA, K.** (1979): Defensive secretion of chrysomelid larvae *Linaeidea aenea* LINNÉ and *Plagioderia versicolora distincta* BALY. *J. Chem. Ecol.* **5**: 929-934.
- SUTER, R.B. & HIRSCHHEIMER, A.J.** (1986): Multiple web-borne pheromones in a spider *Frontinella pyramitela* (Aranea: Linyphiidae). *Anim. Behav.* **34**: 748-753.
- SUZUKI, T., HAGA, K., IZUNO, M., KODAMA, S., KUWAHARA, Y.** (1993): Secretion of thrips VII. Identification of 3-butanoyl-4-hydroxy-6-methyl-2H-pyran-2-one from *Holothrips japonicus* and *H. hagai* (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Appl. Entomol. Zool.* **28**: 108-112.
- SUZUKI, T., HAGA, K., KATAOKA, M., TSUTSUMI, T., NAKANO, Y., MATSUYAMA, S., KUWAHARA, Y.** (1995): Secretion of thrips. VIII. Secretions of the two *Ponticulothrips* species (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Appl. Entomol. Zool.* **30**: 509-519.
- SUZUKI, T., HAGA, K., KODAMA, S., NEMOTO, T., KUWAHARA, Y.** (1990): Secretion of thrips. V. Secretion of idolothropine thrips, *Bactrothrips brevitubus* (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Appl. Entomol. Zool.* **25**: 1-7.
- SUZUKI, T., HAGA, K., KODAMA, S., WATANABE, K., KUWAHARA, Y.** (1988): Secretion of thrips. II. Secretion of three gall-inhabiting thrips (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Appl. Ent. Zool.* **23**: 291-297.
- SUZUKI, T., HAGA, K., KUWAHARA, Y.** (1986): Anal secretion of thrips. I. Identification of perillene from *Leeuwenia pasanii* (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Appl. Entomol. Zool.* **21**: 461-466.
- SUZUKI, T., HAGA, K., LEAL, W.S., KODAMA, S., KUWAHARA, Y.** (1989): Secretion of thrips. IV. Identification of  $\beta$ -Acaridial from three gall-forming thrips (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Appl. Ent. Zool.* **24**: 222-228.

- SUZUKI, T., HAGA, K., TSUTSUMI, T., MATSUYAMA, S. (2000):** Chemical analysis and comparison of acid components of anal secretions of idolothripine thrips. *J. Chem. Ecol.* **26**: 2449-2458.
- SUZUKI, T., HAGA, K., TSUTSUMI, T., MATSUYAMA, S. (2004):** Analysis of anal secretions from phlaeothripine thrips. *J. Chem. Ecol.* **30**: 409-423.
- SVENSSON, B.G. & BERGSTRÖM, G. (1977):** Volatile marking secretions from the labial gland of North European *Pyrobombus* D.T. MALES (Hymenoptera, Apidae). *Insectes Sociaux* **24**: 213-224.
- Szöcs, G., TÓTH, M., BESTMANN, H.J., VOSTROWSKY, O. (1984):** A two-component sex attractant for males of the geometrid moth *Alsophila quadripunctata*. *Entomol. Exp. Appl.* **36**: 287-291.
- TAKÁCS, S., GRIES, G., GRIES, R. (2001):** Communication ecology of webbing clothes moth: 4. Identification of male- and female-produced pheromones. *Chemoecology* **11**: 153-159.
- TAKAHASHI, S. & GASSA, A. (1995):** Roles of cuticular hydrocarbons in intra- and interspecific recognition behaviour of two Rhinotermitidae species. *J. Chem. Ecol.* **21**: 1837-1845.
- TAKATSUKA, J. & KUNIMI, Y. (2000):** Intestinal bacteria affect growth of *Bacillus thuringiensis* in larvae of the oriental tea tortrix, *Homona magnanima* DIAKONOFF (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Inv. Pathol.* **76**: 222-226.
- TALLAMY, D.W. & DENNO, R.F. (1981):** Maternal care in *Gargaphina solani* (Hemiptera: Tingidae). *Anim. Behav.* **29**: 771-778.
- TALLAMY, D.W. & WOOD, T.K. (1986):** Convergence patterns in subsocial insects. *Ann. Rev. Entomol.* **31**: 369-390.
- TAMAS, I. & ANDERSSON, S.G.E. (2003):** Comparative genomics of insect endosymbionts. In: BOURTZIS, K. & MILLER, T.A. (eds.): *Insect symbiosis*. 2. edition. CRC Press. Boca Raton, London, New York, Washington. 39-52.
- TAYLOR, H.H. (1971a):** Water and solute transport by the Malpighian tubules of the stick insect *Carausius morosus*. The normal ultrastructure of the type I cells. *Z. Zellforsch.* **118**: 333-368.
- TAYLOR, H.H. (1971b):** The fine structure of type 2 cells in the Malpighian tubules of the stick insect, *Carausius morosus*. *Z. Zellforsch.* **122**: 411-424.

- TEERLING**, C.R., GILLESPIE, D.R., BORDEN, J.H. (1993a): Utilization of western flower thrips pheromone as a prey-finding kairomone by predators. *Can. Entomol.* **125**: 431-437.
- TEERLING**, C.R., PIERCE, H.D., BORDEN, J.H., GILLESPIE, D.R. (1993b): Identification and bioactivity of alarm pheromone in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *J. Chem. Ecol.* **19**: 681-697.
- TELLAM**, R.L. (1996): The peritrophic matrix. In: LEHANE, M.J. & BILLINGSLEY, P.F. (eds.): Biology of the insect midgut. Chapman & Hall. London, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. 86-114.
- TENGÖ**, J. & BERGSTRÖM, G. (1976): Odor correspondence between *Melitta* females and males of the nest parasite *Nomada flavopicta* K. (Hymenoptera, Apoidea). *J. Chem. Ecol.* **2**: 57-65.
- TERRY**, L.I. & GARDENER, D. (1990): Male mating swarms in *Frankliniella occidentalis* (PERGANDE) (Thysanoptera: Thripidae). *J. Insect Behav.* **3**: 133-141.
- TERRY**, L.I. (1997): Host selection, communication and reproductive behaviour. In: LEWIS, T. (ed.): Thrips as crop pests. CAB International. Wallingford. Oxon: 65-118.
- TICHY**, H., GINGL, E., EHN, R., PAPKE, M., SCHULZ, S. (2001): Female sex pheromone of a wandering spider (*Cupiennius salei*): identification and sensory reception. *J. Comp. Physiol. A* **187**: 75-78.
- TILLMAN**, J.A., SEYBOLD, S.J., JURENKA, R.A., BLOMQUIST, G.J. (1999): Insect pheromones – an overview of biosynthesis and endocrine regulation. *Insect Biochem. Mol. Biol.* **29**: 481-514.
- TONKOV**, V. (1925): Über den Bau der Rektalpapillen bei Insekten. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **4**: 417-429.
- TORRES-CONTRERAS**, H., OLIVARES-DONOSO, R., NIEMEYER, H.M. (2007): Solitary foraging in the ancestral South American ant, *Pogognomyrmex vermiculatus*. Is it due to constraints in the production or perception of trail pheromones? *J. Chem. Ecol.* **33**: 435-440.
- TRABALON**, M., GENEVIÈVE, A., BAGNÈRE, C. (1997): Contact sex signals in two sympatric spider species, *Tegeneria domestica* and *Tegeneria pagana*. *J. Chem. Ecol.* **23**: 747-758.
- TRABALON**, M., NIOGRET, J., LEGRAND-FROSSI, C. (2005): Effect of 20-hydroxyecdysone on cannibalism, sexual behavior, and contact sex pheromone in the solitary female spider, *Tegeneria atrica*. *Gen. Comp. Endocrinol.* **144**: 60-66.

- TREGENZA, T. & WEDELL, N. (1997):** Definitive evidence for cuticular pheromones in a cricket. *Anim. Behav.* **54**: 979-984.
- TREHERNE, J.E. (1967):** Gut absorption. *Annu. Rev. Entomol.* **12**: 43-58.
- TRIPLEHORN, C.A. & JOHNSON, N.F. (2005):** Borror and DeLong's introduction to the study of insects. 7. edition. Thompson Brooks/ Cole, Belmont, California.
- TRIVERS, R.L. & HARE, H. (1976):** Haplodiploidy and the evolution of social insects. *Science* **191**: 249-264.
- TSCHUCH, G., LINDEMANN, P., NIESEN, A., CSUK, R., MORITZ, G. (2005):** A novel long-chained acetate in the defensive secretion of thrips. *J. Chem. Ecol.* **31**: 1555-1565.
- TSCHUCH, G., KIEßLING, G., ENGEL, C., LINDEMANN, P., MORITZ, G. (2004):** Chemische Abwehr bei Thysanopteren. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.* **14**: 183-186.
- TSCHUCH, G., LINDEMANN, P., MORITZ, G. (2002a):** Chemical defence in thrips. In: MARULLO, R. & MOUND, L. (eds.), Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera. CSIRO Entomology. Australia. Canberra: 277-278.
- TSCHUCH, G., LINDEMANN, P., MORITZ, G. (2002b):** Chemical defence in the thrips *Suocerathrips linguis* MOUND & MARULLO 1994 (Phlaeothripidae, Thysanoptera, Insecta). *Zoology* **105** (Suppl. 5): 99.
- TSCHUCH, G., LINDEMANN, P., MORITZ, G. (2008):** An unexpected mixture of substances in the defensive secretion of the tubuliferan thrips, *Callococcithrips fuscipennis* (MOULTON). *J. Chem. Ecol.* **34**: 742-747.
- TSUTSUMI, T., MATSUZAKI, M., HAGA, K. (1994):** New aspects of the „mycetome“ of a thrips, *Bactrothrips brevitubus* TAKAHASHI (Insecta: Thysanoptera). *J. Morphol.* **221**: 235-242.
- TUMLINSON, J.H. (1988):** Contemporary frontiers in insect semiochemicals research. *J. Chem. Ecol.* **14**: 2109-2130.
- TUMLINSON, J.H., MOSER, J.C., SILVERSTEIN, R.M., BROWNLEE, R.G., RUTH, J.M. (1971):** Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. *Nature* **234**: 348-349.
- ULLMAN, D.E., CHO, J.J., MAU, R.F.L., HUNTER, W.B., WESTCOT, D.M., CLUSTER, D.M. (1992):** Thrips-Tomato Spotted Wilt Virus interactions: morphological, behavioural and cellular components influencing thrips transmission. *Adv. Disease Vector Res.* **9**: 195-240.

- ULLMAN**, D.E., WESTCOT, D.M., HUNTER, W.B., MAU, R.F.L. (1989): Internal anatomy and morphology of *Frankliniella occidentalis* (PERGANDE) (Thysanoptera: Thripidae) with special reference to interactions between thrips and tomato spotted wilt virus. *Int. J. Morphol. Embryol.* **18**: 289-310.
- UZEL**, H. (1895): Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königgrätz: 472.
- VARGO**, E.L. (1999): Reproductive development and ontogeny of queen pheromone production in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.* **24**: 370-376.
- VENABLE**, J. H. & COGGESHALL, R. (1965): A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.* **25**: 407-408.
- VERHOEF**, H.A., BOSMAN, C., BIERENBROODSPOT, A., BOER, H.H. (1979): Ultrastructure and function of the labial nephridia and the rectum of *Orchesella cincta* (L.) (Collembola). *Cell Tiss. Res.* **198**: 237-246.
- VOLAND**, E. (2000): Grundriss der Soziobiologie. Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg, Berlin.
- VOLLBRECHTSHAUSEN**, R. (1953): Bakterien als Symbionten, Synöken und Parasiten bei *Phyllodromia germanica*. *Z. Parasitenkunde* **15**: 437-456.
- VOLLHARDT**, K.P.C. & SCHORE, N.E. (2007): Organische Chemie. 4. Auflage. Wiley-VCH. Weinheim.
- WALL**, B.J., OSCHMANN, J.L., SCHMIDT, B.A. (1975): Morphology and function of Malpighian tubules and associated structures in the cockroach, *Periplaneta americana*. *J. Morphol.* **146**: 265-306.
- WALL**, B.J. & OSCHMANN, J.L. (1975): Structure and function of the rectum in insects. *Forts. Zool.* **23**: 193-222.
- WALTER**, F., FLETCHER, D.J.C., CHAUTEMS, D., CHERIX, D., KELLER, L., FRANCKE, W., FORTELIUS, W., ROSENGREN, R., VARGO, E.L. (1993): Identification of the sex pheromone of an ant, *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). *Naturwissenschaften* **80**: 30-34.
- WATERHOUSE**, D.F. (1953): Occurrence and endodermal origin of the peritrophic membrane in some insects. *Nature* **172**: 676-677.
- WCISLO**, W.T. (1997): Social terminology: what are the words worth? *Trends Ecol. Evol.* **12**: 161.
- WCISLO**, W.T. (2005): Social labels: we should emphasize biology over terminology and not *vice versa*. *Ann. Zool. Fennici* **42**: 565-568.

- WEBER**, N.A. (1979): Fungus-cultering by ants. In: BATRA, L.R. (ed.): Insect-fungus symbiosis. Nutrition, mutualism, and commensalism. Int. Mycological Congress. Tampa, Florida. John Wiley & Son Press. New York. 77-116.
- WEE**, S.L. & **TAN**, K.H. (2007): Temporal accumulation of phenylpropanoids in male fruit flies, *Bactrocera dorsalis* and *B. carambolae* (Diptera: Tephritidae) following methyl eugenol consumption. *Chemoecology* **17**: 81-85.
- WEHRLI**, A. & **KOVÁTS**, E. (1959): Gas-chromatographische Charakterisierung organischer Verbindungen. Teil 3: Berechnung der Retentionsindices aliphatischer, alicyclischer und aromatischer Verbindungen. *Helv. Chim. Acta* **42**: 2709-2736.
- WELLS**, M.L., **GITAITIS**, R.D., **SANDERS**, F.H. (2002): Association of Tobacco Thrips, *Frankliniella fusca* (Thysanoptera: Thripidae) with two species of bacteria of the genus *Pantoea*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **95**: 719-723.
- WERTHEIM**, B., **VAN BAALEN**, E.-J.A., **DICKE**, M., **VET**, L.E.M. (2005): Pheromone-mediated aggregation on nonsocial arthropods: an evolutionary ecological perspective. *Annu. Rev. Entomol.* **50**: 321-346.
- WERTHEIM**, B., **VET**, L.E.M., **DICKE**, M. (2003): Increased risk of parasitism as ecological cost of using aggregation pheromones: laboratory and field study of *Drosophila* - *Leptopilina* interaction. *Oikos* **100**: 269-282.
- WERTHEIM**, B., **VET**, L.E.M., **DICKE**, M. (2006): Effects of aggregation pheromone on individual behavior and food web interactions: a field study on *Drosophila*. *Ecol. Entomol.* **31**: 216-226.
- WESSING**, A. & **EICHELBERG**, D. (1973): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Rektalpapillen von *Drosophila melanogaster*. *Z. Zellforsch.* **136**: 415-432.
- WESSING**, A. & **EICHELBERG**, W. (1969): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Nierentubuli (Malpighische Gefäße) von *Drosophila melanogaster*. I. Regionale Gliederung der Tubuli. *Z. Zellforsch.* **101**: 285-322.
- WESSING**, A., **ZIEROLD**, K., **HEVERT**, F. (1992): Two types of concretions in *Drosophila* Malpighian tubules as revealed by x-ray microanalysis: A study on urine formation. *J. Insect Physiol.* **38**: 543-554.
- WEST**, J.M. & **ALEXANDER**, R.D. (1963): Sub-social behaviour in a burrowing cricket *Anurogryllus muticus* (DE GEER) Orthoptera: Gryllidae. *Ohio J. Sci.* **63**: 19-24.
- WEYRAUCH**, W.K. (1929): Experimentelle Analyse der Brutpflege des Ohrwurmes *Forficula auricularia* L. *Biol. Zentralbl.* **49**: 543-558.

- WHITE, T.J., BRUNS, T., LEE, S., TAYLOR, J. (1990):** Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: INNIS, M.A., GELFAND, D.H., SNINSKY, J.J., WHITE, T.J. (eds.): PCR protocols: a guide to methods and applications. Academic Press. New York. 315-322.
- WHITMAN, D.W., BLUM, M.S., ALSOP, D.W. (1990):** Allomones: Chemicals for defense. In: EVANS, D.L. & SCHMIDT, J.O. (eds.): Insect defenses. Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators. New York Press. Albany. 289-352.
- WHITTAKER, R.W., FEENY, P.P. (1970):** Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science* **171**: 757-770.
- WIGGELSWORTH, V.B. & SALPETER, M.M. (1962):** Histology of the Malpighian tubules of *Rhodnius prolixus* STÅL (Hemiptera). *J. Ins. Physiol.* **8**: 299-307.
- WIGGLESWORTH, V.B. (1932):** On the function of the so-called „rectal glands“ of insects. *Quart. J. Microscop. Sci.* **75**: 131-150.
- WILSON, E.O. & BOSSERT, W.H. (1963):** Chemical communication among animals. *Rec. Progr. Horm. Res.* **19**: 673-716.
- WILSON, E.O. (1965):** Chemical Communication in the Social Insects. *Science* **149**: 1064-1071.
- WILSON, E.O. (1971):** The insect societies. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. Massachusetts.
- WITTE, V., ABRELL, L., ATTYGALLE, A.B., WU, X., MEINWALD, J. (2007):** Structure and function of Dufour gland pheromones from the crazy ant *Paratrechina longicornis*. *Chemoecology* **17**: 63-69.
- WITZGALL, P., LINDBLOM, T., BENGTSSON, M., TÓTH, M. (2004):** The Pherolist. [www-pherolist.slu.se](http://www.pherolist.slu.se)
- WOBST, B., FARINE, J.-P., GINIES, C., SÉMON, E., ROBERT, A., BONNARD, O., CONNÉTABLE, S., BORDEREAU, C. (1999):** (Z,Z,E)-3,6,8-Dodecatrien-1-ol, a major component of trail-following pheromone in two sympatric termite species *Reticulitermes lucifugus grassei* and *R. santonensis*. *J. Chem. Ecol.* **25**: 1305-1318.
- WOOD, T.K. (1974):** Aggregating behavior of *Umbonia crassicornis* (Homoptera: Membracidae). *Can. Entomol.* **106**: 169-173.
- WOOD, T.K. (1976):** Biology and presocial behavior of *Platycotis vittata* (Homoptera: Membracidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **69**: 807-811.

- YAO, C., CONWAY, W.S., REN, R., SAMS, C.E. (1998): Cloning and analysis of a gene encoding polygalacturonase in *Penicillium expansum*. Genbank. Direct submission. Accession AF047713.
- YU, C.H. (1999): Ultrastructure of the Malpighian tubule cells in the mosquito larvae, *Culex pipiens pallens*. *Korean J. Entomol.* **29**: 141-147.
- YU, C.H. (2003): Ultrastructure of the Malpighian tubule cells in the mosquito larvae, *Anopheles sinensis*. *Korean J. Entomol.* **33**: 151-159.
- ZHOU, G., WHONG, W.-Z., ONG, T., CHEN, B. (2000): Development of a fungal-specific PCR assay for detecting low-level fungi in an indoor environment. *Mol. Cell. Probes* **14**: 339-348.
- ZHU, J., UNELIUS, R.C., PARK, K.-C., OCHIENG, S.A., OBRYCKI, J.J., BAKER, T.C. (2000): Identification of (Z)-4-Tridecene from defensive secretion of green lacewing, *Chrysoperla carnea*. *J. Chem. Ecol.* **26**: 2421-2434.
- ZIENTZ, E., DANDEKAR, T., STOLL, S., GROSS, R. (2004): Metabolic interdependence of obligate intracellular bacteria and their hosts. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **68**: 745-770.
- ZIMMA, B.O., AYASSE, M., TENGÖ, J., IBARRA, F., SCHULZ, C., FRANCKE, W. (2003): Do social parasitic bumblebees use chemical weapons? (Hymenoptera, Apidae). *J. Comp. Physiol. A* **189**: 769-775.
- ZIMMER, M. & TOPP, W. (1998): Microorganisms and cellulose digestion in the gut of the woodlouse *Porcellio scaber*. *J. Chem. Ecol.* **24**: 1397-1408.

## **7. Anhang**

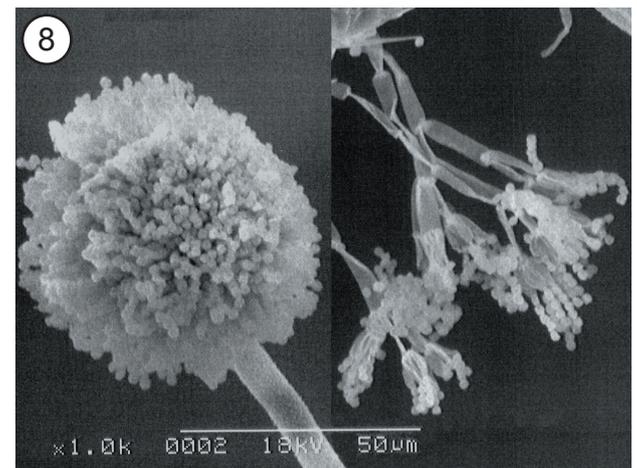
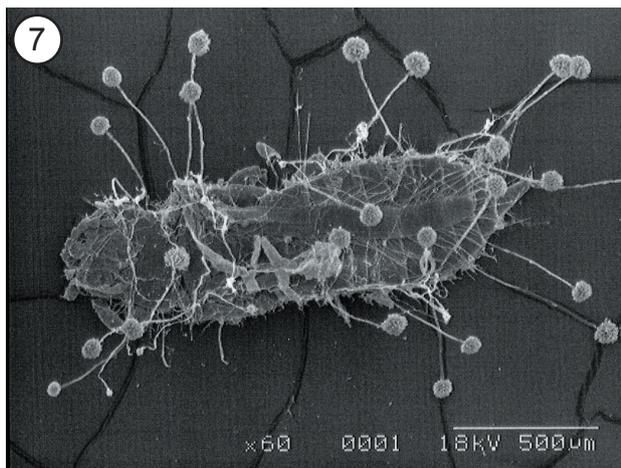
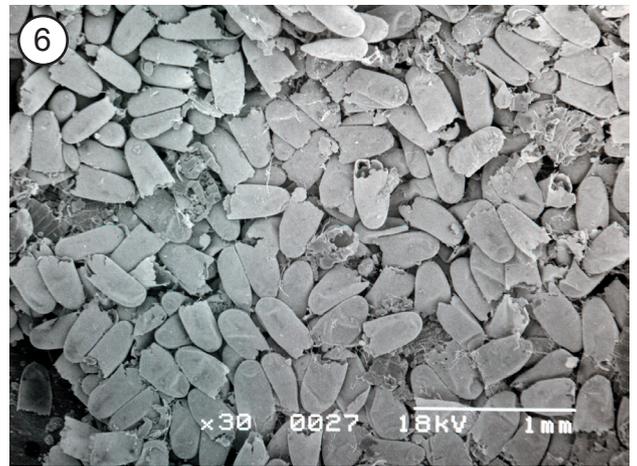
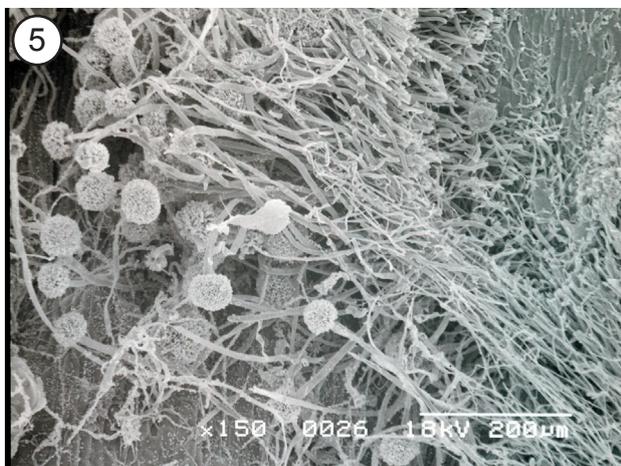
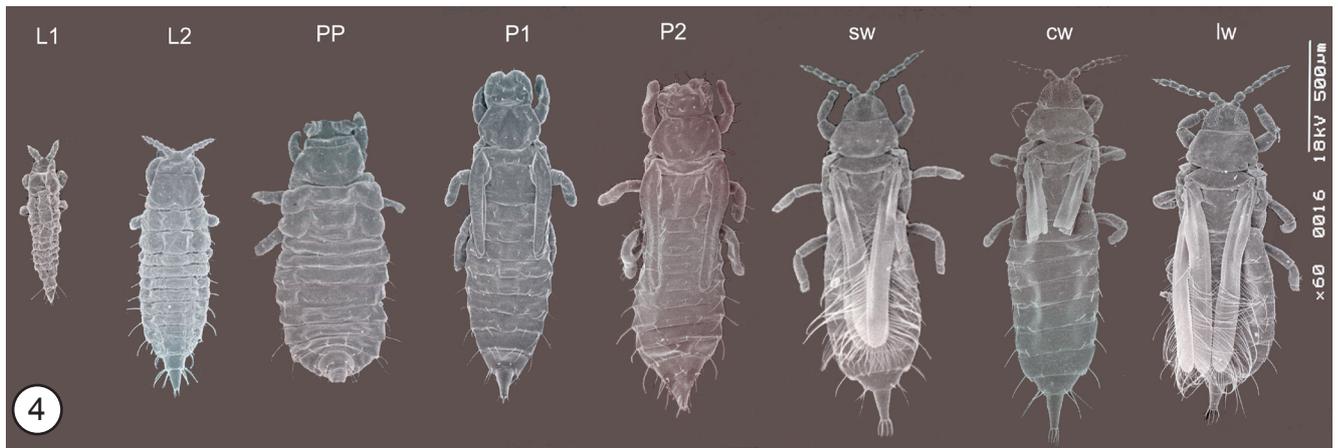
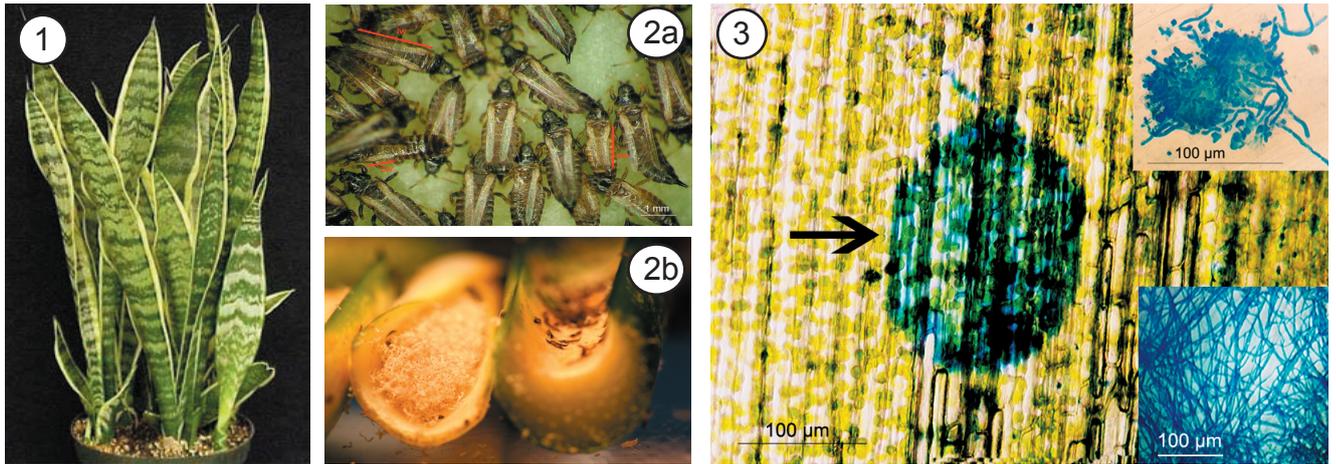
### 7.1. Tafeln

## Tafel I

**Abb. 1:** *Sansevieria trifasciata* (Bogenhanf). **Abb. 2a u. b:** Kolonien von *S. linguis* auf Wirtspflanze. **Abb. 3:** klar abgegrenzte Schadstelle auf Kutikula eines infizierten *Sansevieria*-Blattes (Pfeil), kleine Abb. zeigen auskeimendes bzw. komplettes Pilzgeflecht auf infizierter *Sansevieria*, Coomassiefärbung, Bar = 100 µm. **Abb. 4:** *S. linguis*, alle Ontogenesestadien und Sexmorphen, SEM, Bar = 500 µm. **Abb. 5:** *S. linguis* infizierte *Sansevieria* mit konidientragendem Pilzgeflecht, SEM, Bar = 200 µm. **Abb. 6:** kollektive Eiablagestelle von *S. linguis* mit leeren Eihüllen, SEM, Bar = 1 mm. **Abb. 7:** totes Exemplar von *S. linguis* mit auswachsenden Konidien, SEM, Bar = 500 µm. **Abb. 8:** verschiedenartige Konidien aus toten Exemplaren von *S. linguis* auswachsend, SEM, Bar = 50 µm.

L1 – *S. linguis*, erstes Larvenstadium, L2 – *S. linguis*, zweites Larvenstadium, PP – *S. linguis*, Praepuppe, P1 – *S. linguis*, erstes Puppenstadium, P2 – *S. linguis*, zweites Puppenstadium, sw - *S. linguis*, adult, kurzflügelige Morphe, cw - *S. linguis*, adult, Morphe mit abgeschnittenen Flügeln, lw - *S. linguis*, adult, langflügelige Morphe.

Tafel I

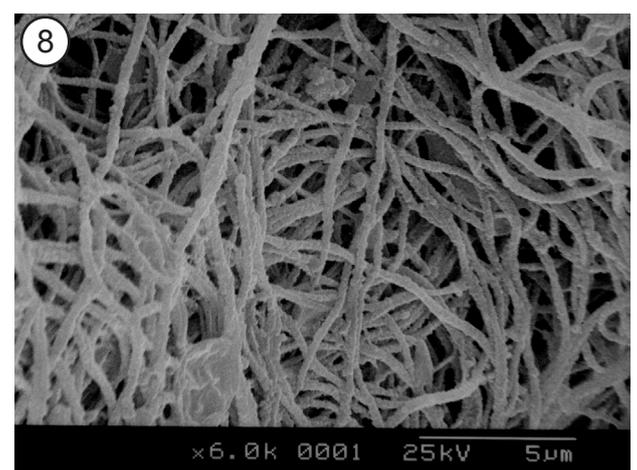
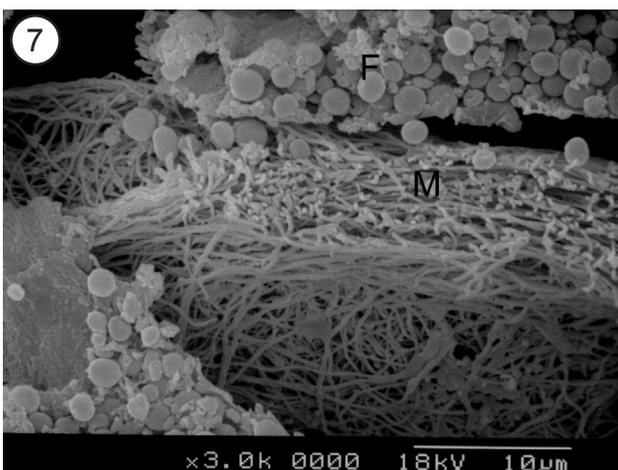
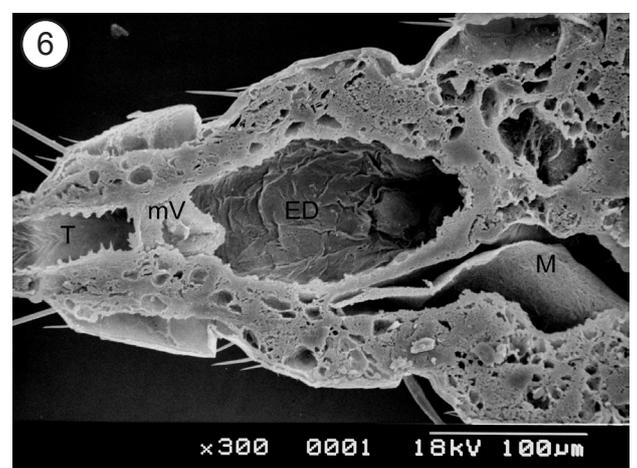
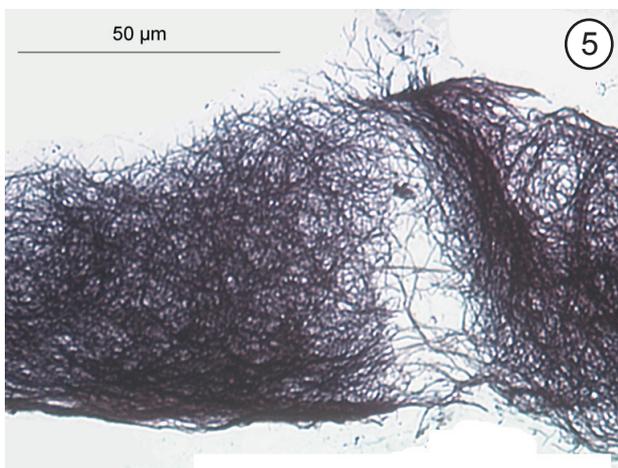
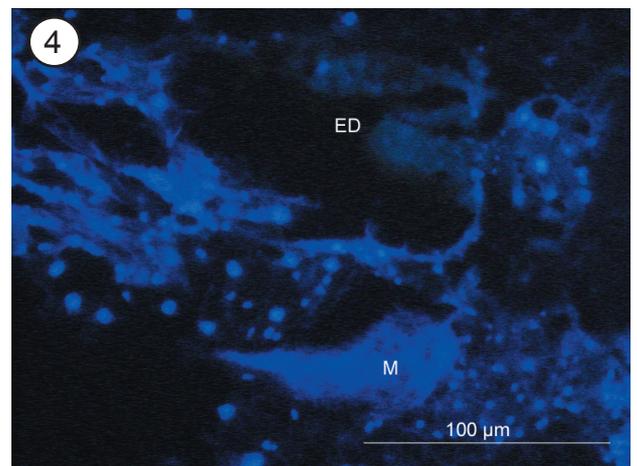
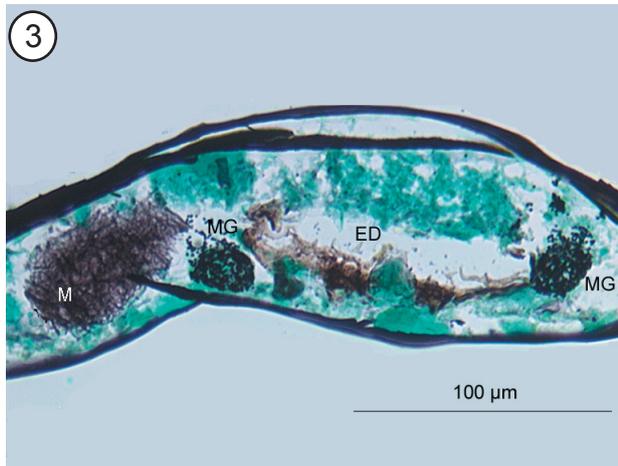
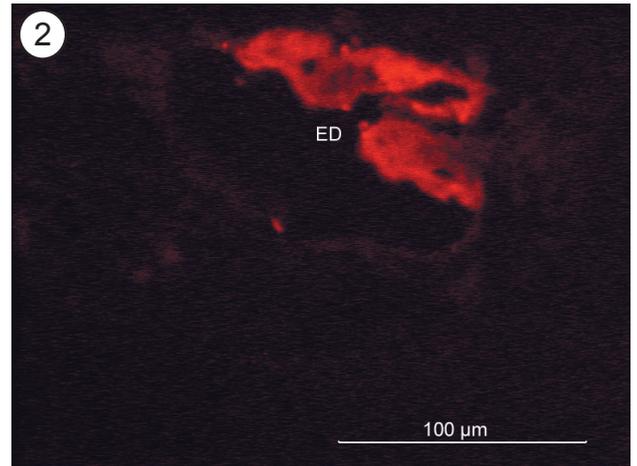
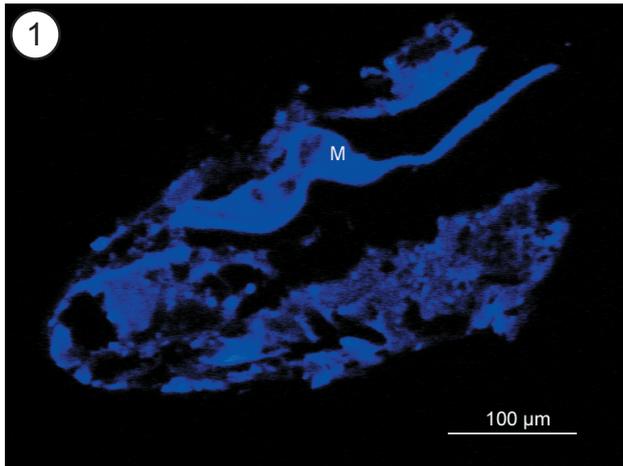


**Tafel II**

**Abb. 1:** *S. linguis*, adult, Weibchen, Abdomen mit Reservoir, Calcofluor M2R Färbung, UV-Fluoreszenz, Bar = 100 µm. **Abb. 2:** *S. linguis*, adult, Weibchen, Abdomen mit nicht sichtbarem Reservoir, Calcofluor M2R Färbung, Grünanregung, Bar = 100 µm. **Abb. 3:** *S. linguis*, adult, Abdomen Weibchen, transversal, Enddarm mit benachbartem, mycelgefülltem Reservoir, Silbernitrat-Echtgrün-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 4:** *S. linguis*, adult, Weibchen, Abdomen mit sichtbarem Reservoir, Calcofluor M2R Färbung, UV-Fluoreszenz, Bar = 100 µm. **Abb. 5:** *S. linguis*, Mycel, Silbernitrat-Echtgrün-Färbung, Bar = 50 µm. **Abb. 6:** *S. linguis*, adult, Weibchen, Abdomen mit mycelgefülltem Reservoir neben Enddarm, sagittal, SEM, Bar = 100 µm. **Abb. 7:** *S. linguis*, Reservoir mit Pilzmycel, SEM, Bar = 10 µm. **Abb. 8:** *S. linguis*, verzweigtes Mycel, SEM, Bar = 5 µm.

ED - Enddarm, F - Fettkörper, M - Mycel, MG – Malpighi Gefäße, mV – muskulöse Verschlussfalte, T – Tubus.

Tafel II

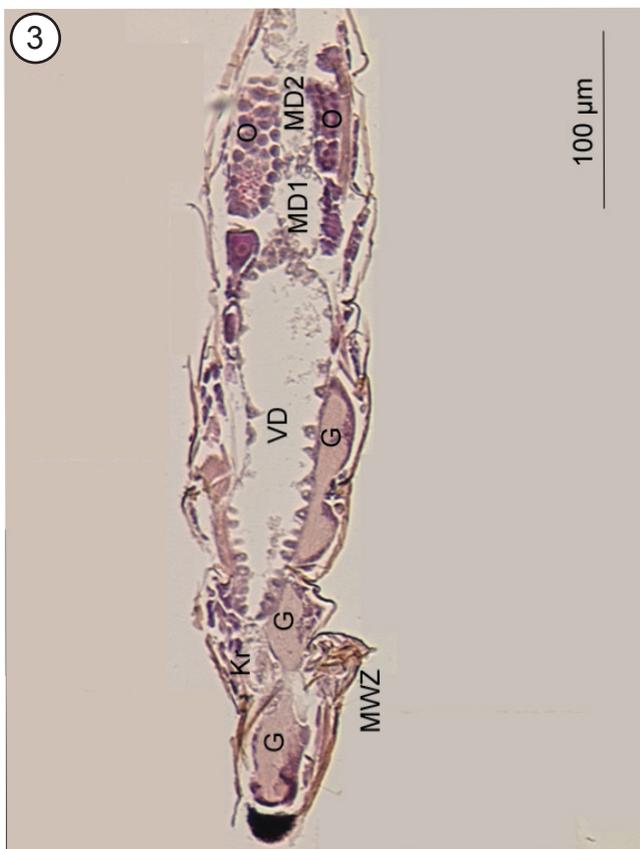
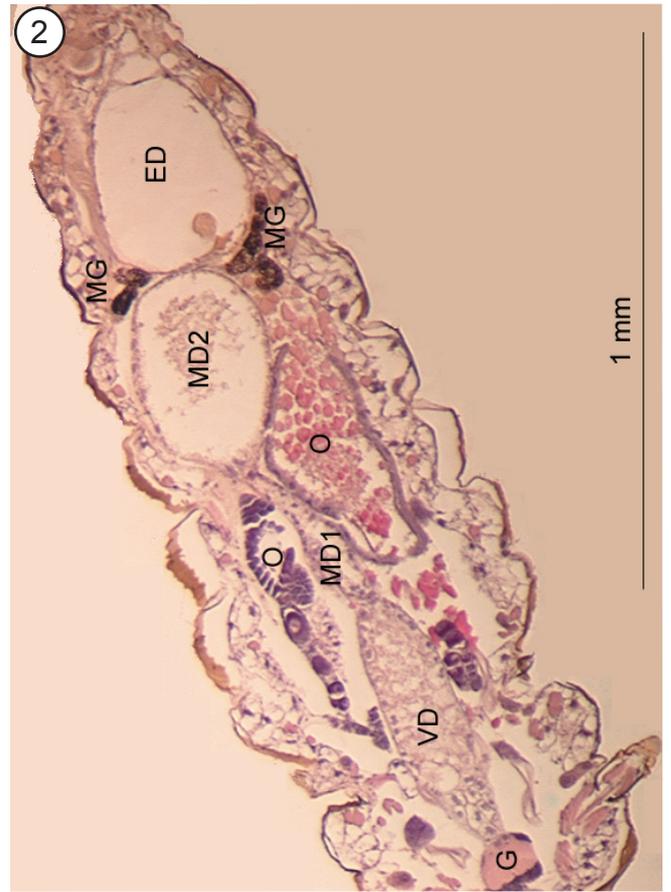
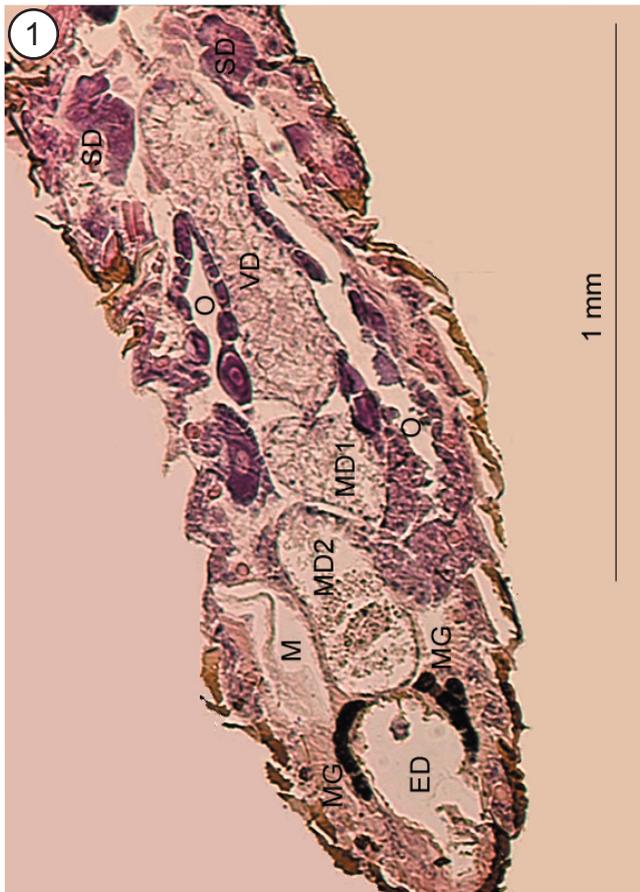


**Tafel III**

**Abb. 1 u. 2:** *S. linguis*, adult, Weibchen, Darmverlauf ohne Schleife, sagittal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 1mm. **Abb. 3:** *H. tritici*, adult, Weibchen, Darmverlauf ohne Schleife, sagittal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 4:** *H. tritici*, adult, Weibchen, Thorax und vorderes Abdomen mit Kropf und Vorderdarm, sagittal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm.

ED - Enddarm, G - Ganglion, Kr – Kropf, M - Mycel, MD (1 u. 2) – Mitteldarm (erster und zweiter Abschnitt), MG – Malpighi Gefäße, MWZ - Mundwerkzeuge, O - Ovariole, SD - Speicheldrüse, VD – Vorderdarm.

Tafel III

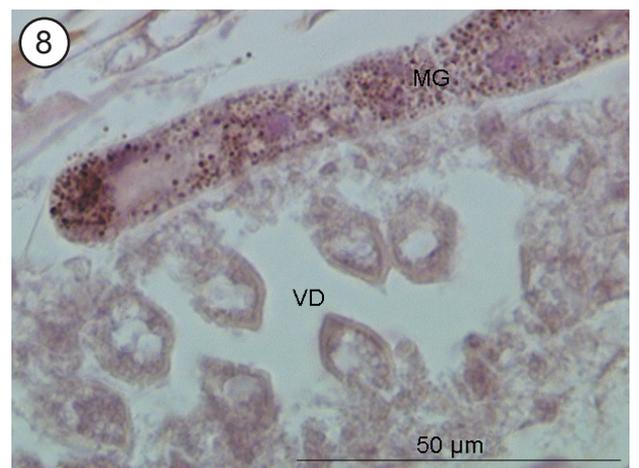
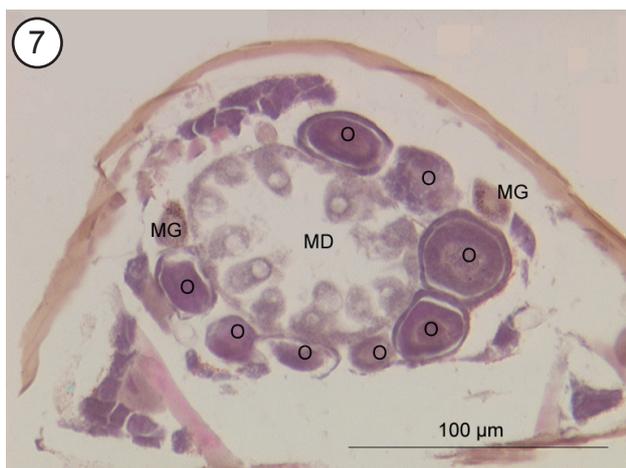
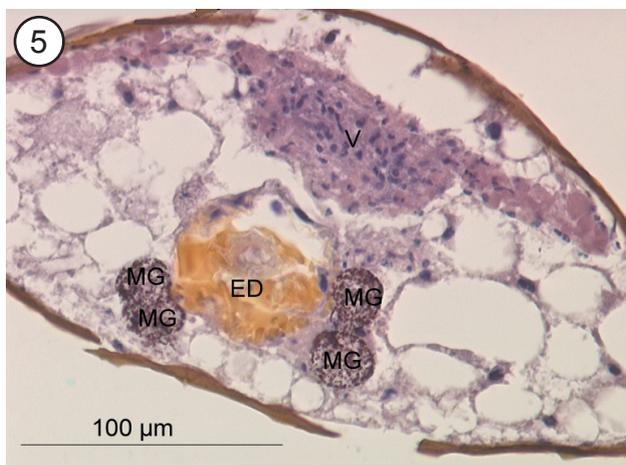
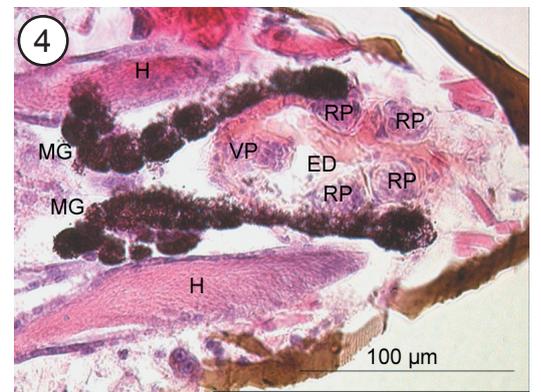
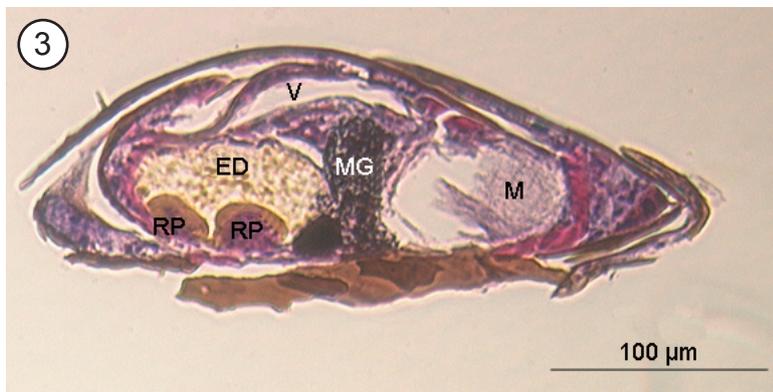
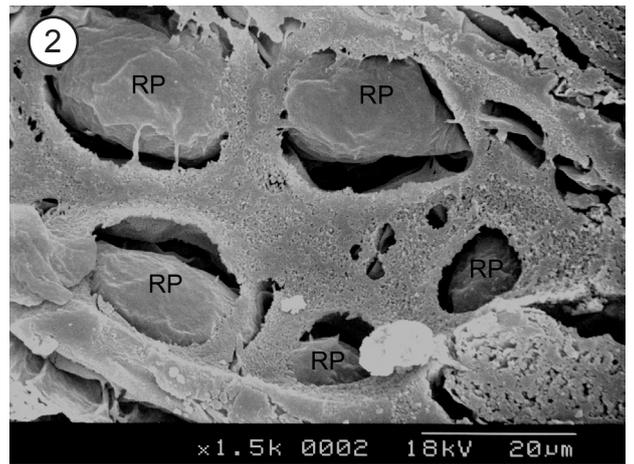
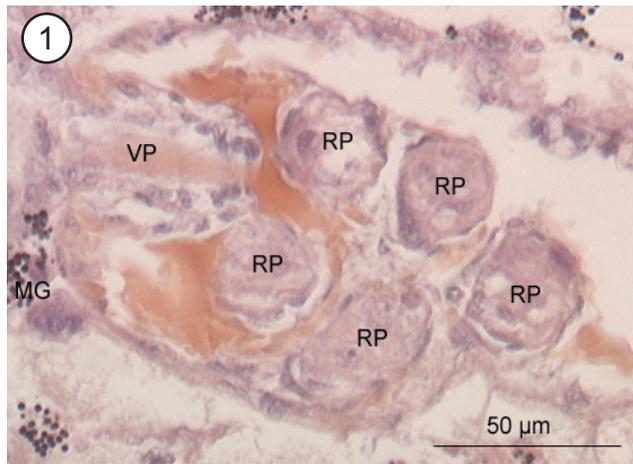


#### Tafel IV

**Abb. 1:** *S. linguis*, adult, Enddarm mit fünf Rektalpapillen, frontal, Hämalan-Eosin-Färbung, Bar = 50 µm. **Abb. 2:** *S. linguis*, adult, Enddarm mit fünf Rektalpapillen, frontal, SEM, Bar = 20 µm. **Abb. 3:** *S. linguis*, adult, Weibchen, sekretgefüllter Enddarm mit Rektalpapillen, transversal, Hämalan-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 4:** *S. linguis*, adult, Männchen, zwei posteriore, caudal gerichtete Malpighische Gefäße in direkter Nähe des Enddarms, aufgrund zahlreicher Einschlüsse dunkel gefärbt, frontal, Hämalan-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 5:** *S. linguis*, adult, Weibchen, vier nach caudal gerichtete Malpighische Gefäße in Nähe des Enddarms, transversal, Hämalan-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 6:** *S. linguis*, adult, Weibchen, vier nach caudal gerichtete Malpighische Gefäße, Totalpräparat, NaOH Bleiche, Bar = 100 µm. **Abb. 7:** *H. tritici*, adult, Weibchen, anteriores, cranial gerichtetes Malpighi Paar begleitet vorderen Mitteldarmabschnitt, transversal, Hämalan-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 8:** *H. tritici*, adult, Malpighisches Gefäß in Nähe des Vorderdarms mit weniger Einschlüssen als bei *S. linguis*, sagittal, Hämalan-Eosin-Färbung, Bar = 50 µm.

ED - Enddarm, H - Hoden, M – Mycel, MG – Malpighische Gefäße, MD - Mitteldarm, O - Ovariole, RP - Rektalpapillen, V - Vagina, VD – Vorderdarm, VP – Valvula pylorica.

Tafel IV

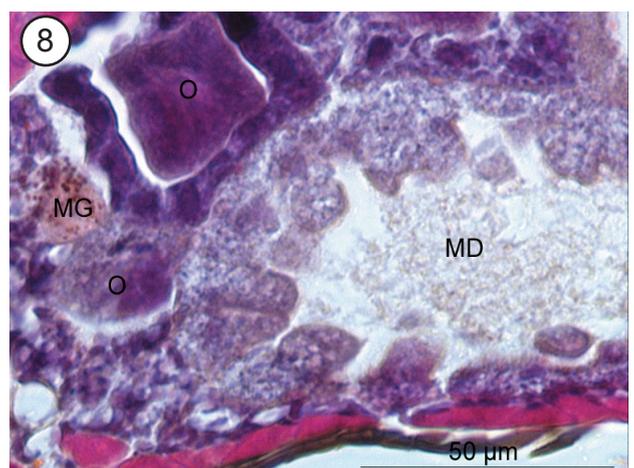
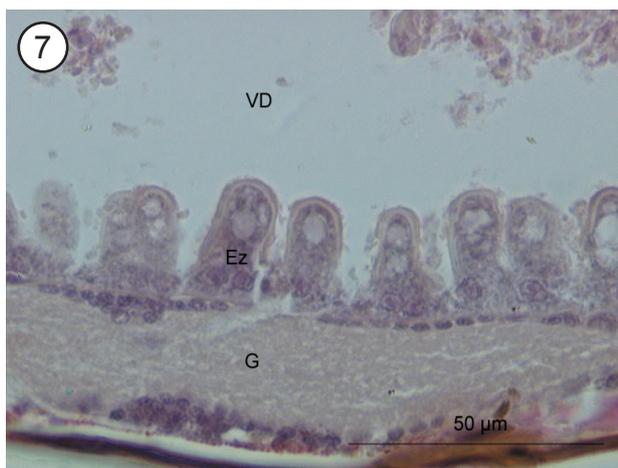
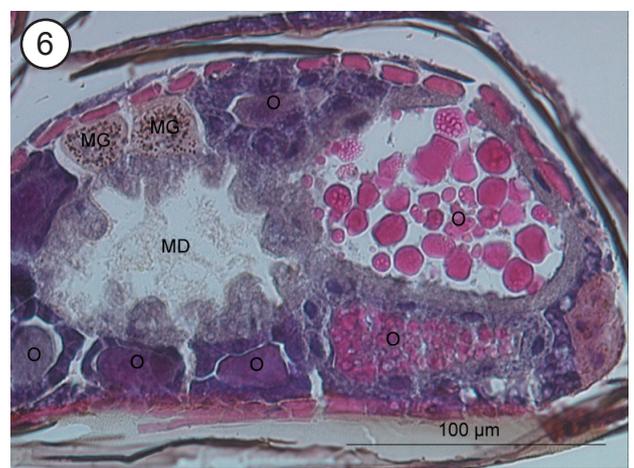
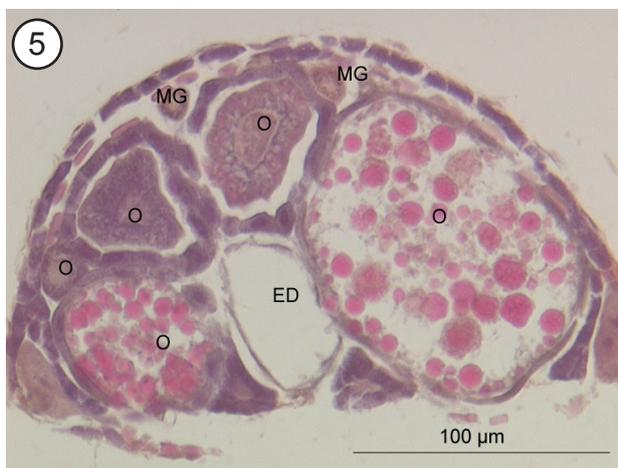
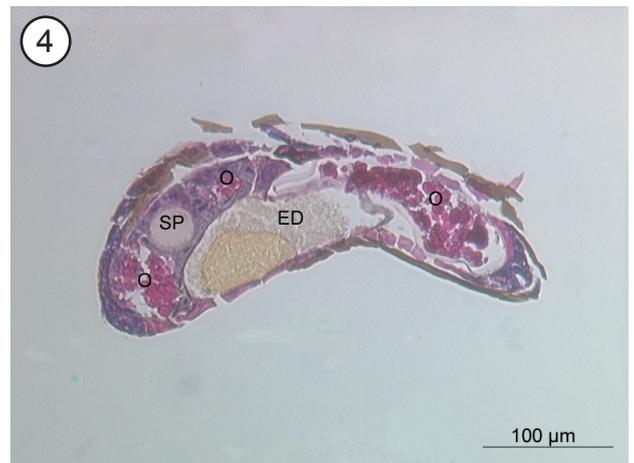
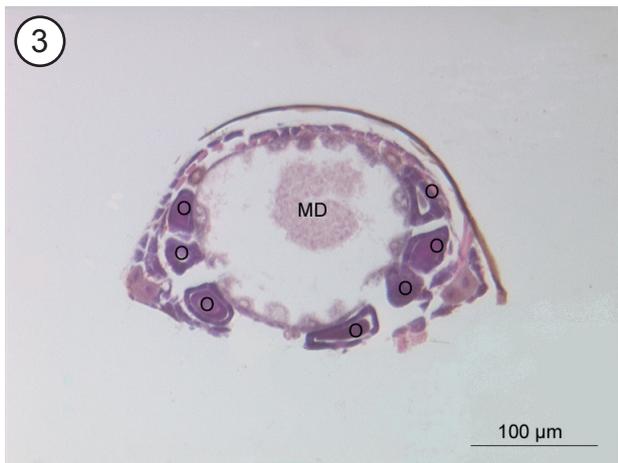
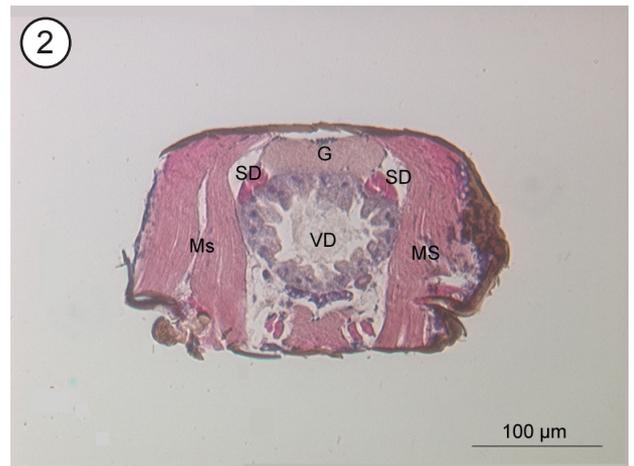


**Tafel V**

**Abb. 1:** *H. tritici*, adult, Kopfkapsel mit Stechborste, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 2:** *H. tritici*, adult, vorderer Thoraxbereich mit Vorderdarm und anliegenden Speicheldrüsen, kräftig ausgebildete Flugmuskulatur, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 3:** *H. tritici*, adult, Weibchen, Abdomen mit voluminösem, gefüllten Mitteldarm, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 4:** *H. tritici*, adult, Weibchen, sekretgefüllter Enddarm mit benachbarter Spermatheca, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 5 u. 6:** *H. tritici*, adult, Weibchen, Abdomen mit Ovariolen und reifen Oocyten, posteriores Malpighi Paar mit caudaler Ausrichtung, anteriores Malpighi Paar in Nähe des Mitteldarms, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 7:** *H. tritici*, adult, deutlich ausgeprägtes Vorderdarmepithel mit weit ins Darmlumen ragenden, voluminösen Zellen, sagittal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 50 µm. **Abb. 8:** *H. tritici*, adult, Mitteldarm mit großen, voluminösen, kubischen Epithelzellen, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 50 µm.

ED - Enddarm, Ez - Epithelzellen, G - Ganglion, L - Lacinia, MD - Mitteldarm, MG – Malpighische Gefäße, Ms - Muskel, O - Ovariole, Oe - Oesophagus, SD - Speicheldrüse, SP - Spermatheca, VD – Vorderdarm.

Tafel V

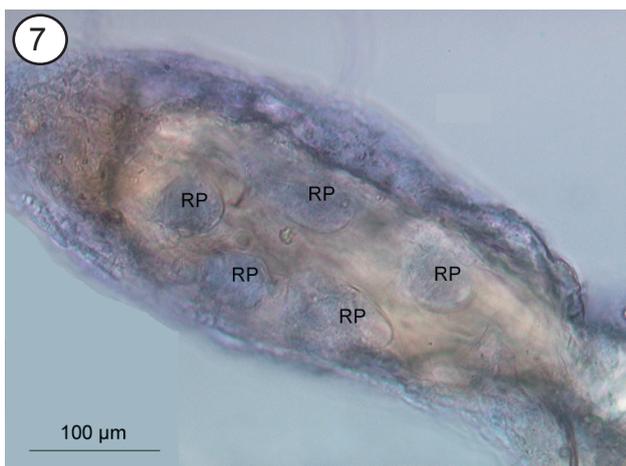
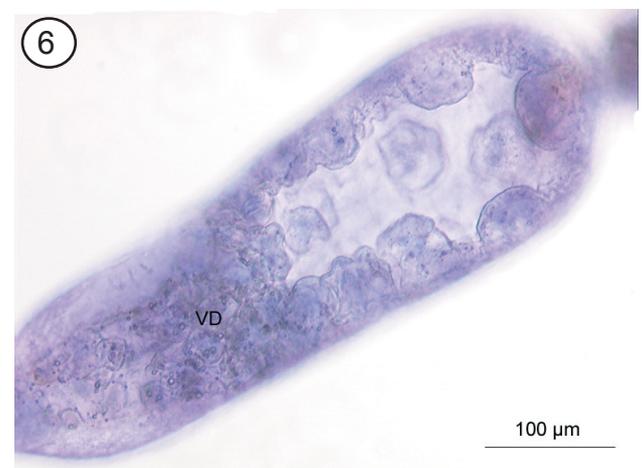
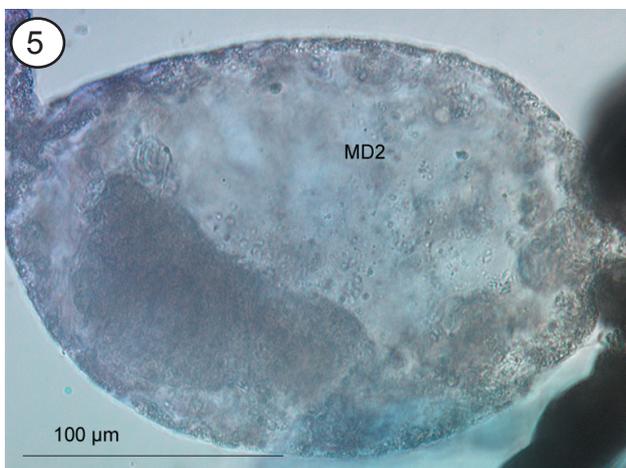
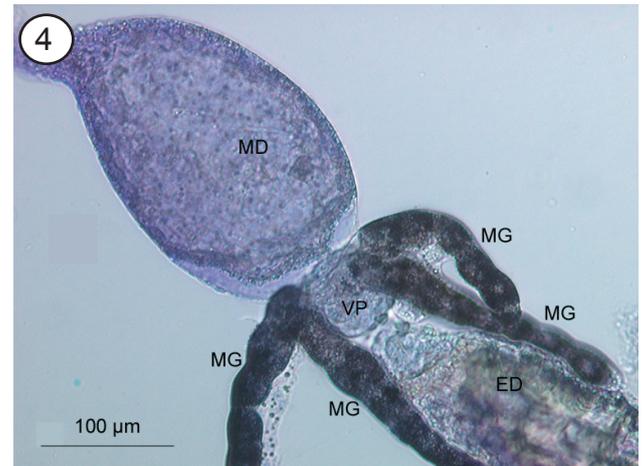
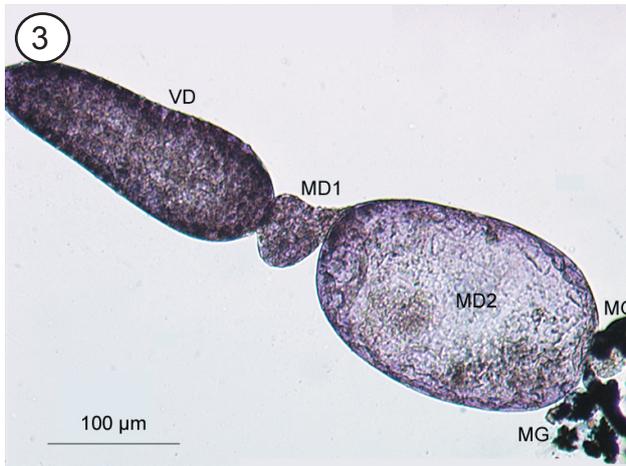
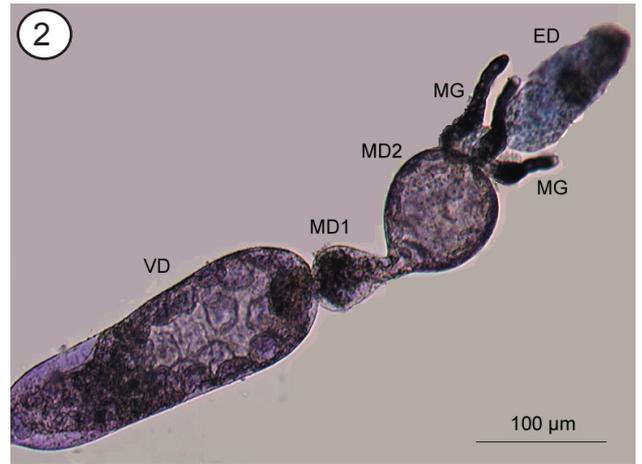
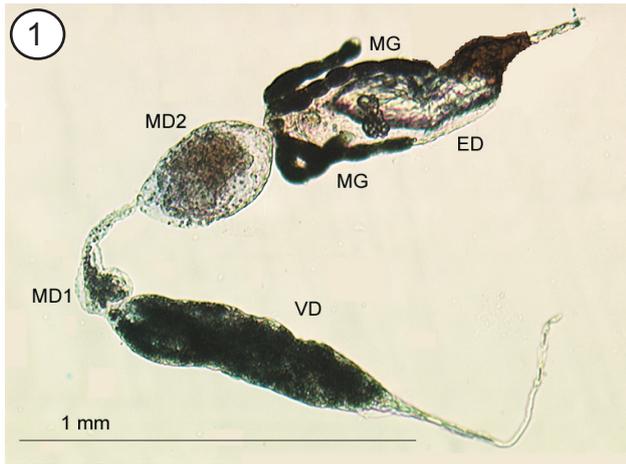


**Tafel VI**

**Abb. 1:** *S. linguis*, adult, kompletter, gefüllter Darmtrakt mit anhängenden Malpighischen Gefäßen, Frischpräparation, Bar = 1mm. **Abb. 2:** *S. linguis*, Zweitlarve, kompletter, gefüllter Darmtrakt mit anhängenden Malpighischen Gefäßen, Frischpräparation, Bar = 100 µm. **Abb. 3:** *S. linguis*, Vorder- und zweiteiliger Mitteldarm, Frischpräparation, Bar = 100 µm. **Abb. 4:** *S. linguis*, adult, Einmündung der Malpighischen Gefäße im Bereich der Valvula pylorica, Frischpräparation, Bar = 100 µm. **Abb. 5:** *S. linguis*, adult, Mitteldarm zweiter Abschnitt, Frischpräparation, Bar = 100 µm. **Abb. 6:** *S. linguis*, Zweitlarve, Vorderdarm mit Epithelzellen, Frischpräparation, Bar = 100 µm. **Abb. 7:** *S. linguis*, adult, Enddarm mit fünf Rektalpapillen, Frischpräparation, Bar = 100 µm.

ED - Enddarm, MD (1 u. 2) – Mitteldarm (erster und zweiter Abschnitt), MG – Malpighische Gefäße, RP – Rektalpapillen, VD – Vorderdarm.

Tafel VI

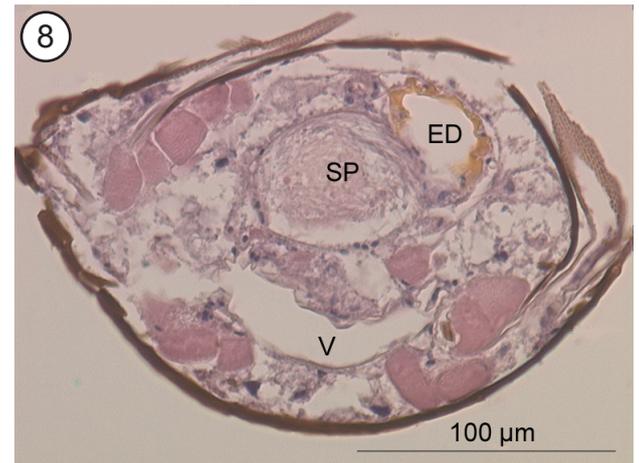
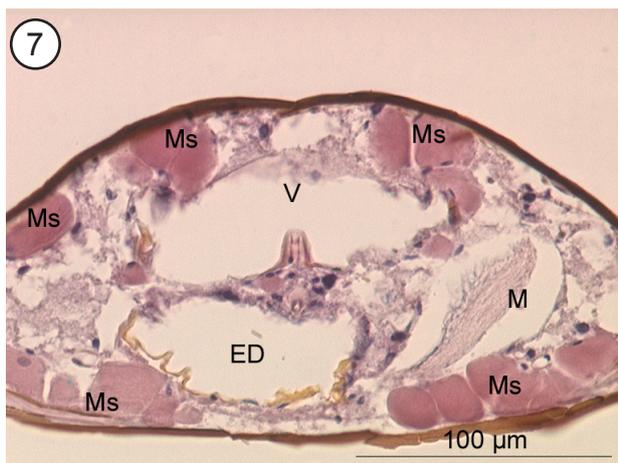
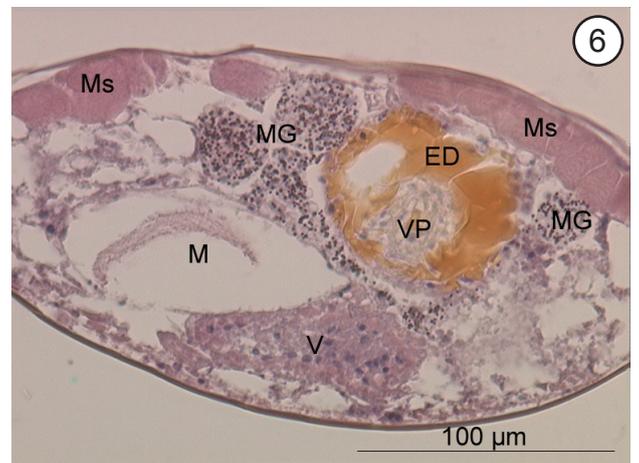
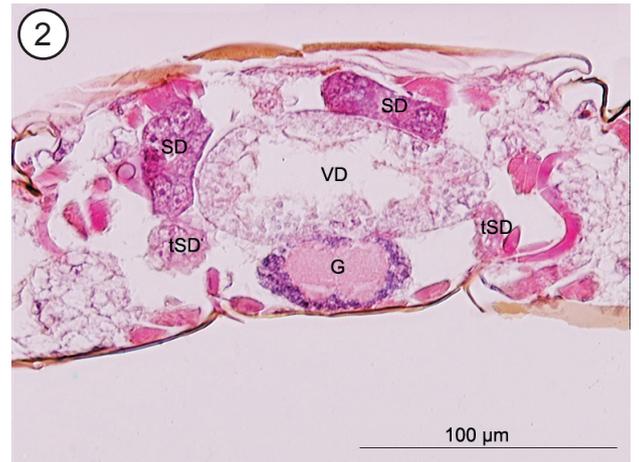
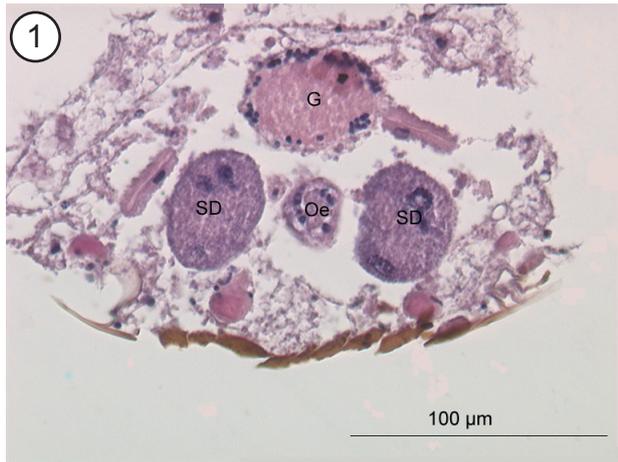


**Tafel VII**

**Abb. 1 u. 2:** *S. linguis*, adult, Weibchen, vorderer Thorax mit Oesophagus und beginnendem Vorderdarm sowie benachbarte Speicheldrüsen, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 3:** *S. linguis*, adult, Weibchen, Thorax mit vollständig gefülltem Vorderdarm, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 4 u. 5:** *S. linguis*, adult, Weibchen, Abdomen mit erstem und zweitem Mitteldarmabschnitt mit anliegenden 8 Ovariolen und Oocyten, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 6:** *S. linguis*, adult, Weibchen, hinteres Abdomen mit in den Enddarm einmündenden Malpighischen Gefäßen und mycelgefülltem Reservoir, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 7:** *S. linguis*, adult, Weibchen, hinteres Abdomen mit Enddarm, Vagina und Reservoir, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 8:** *S. linguis*, adult, Weibchen, Spermatheca, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm.

ED - Enddarm, G - Ganglion, M - Mycel, MD - Mitteldarm, MG – Malpighische Gefäße, Ms - Muskel, O - Ovariole, Oe- Oesophagus, SD - Speicheldrüse, SP - Spermatheca, V - Vagina, VD - Vorderdarm, VP – Valvula pylorica.

Tafel VII

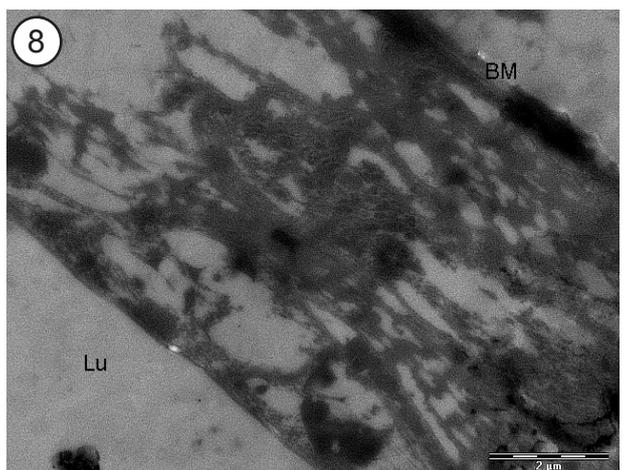
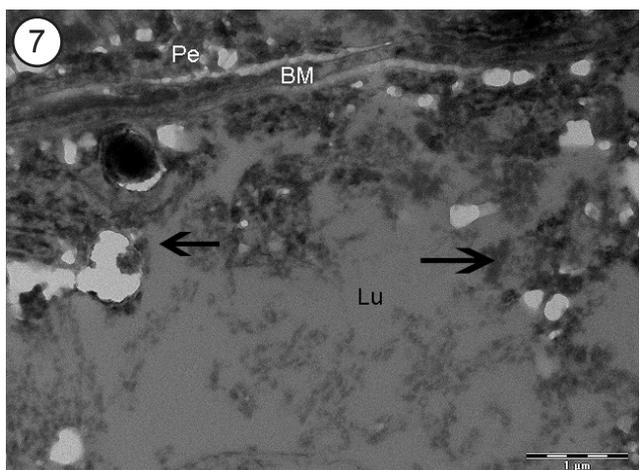
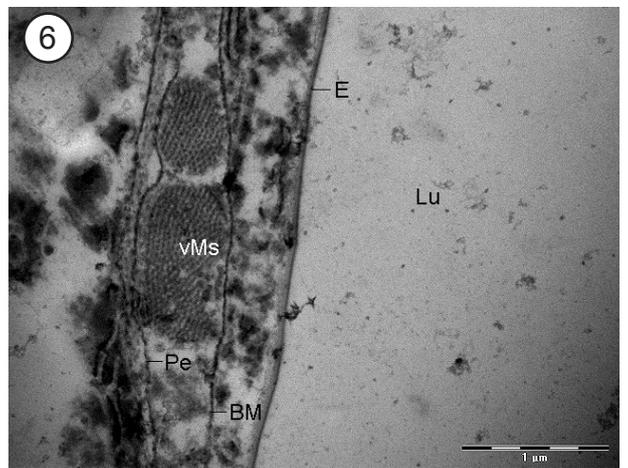
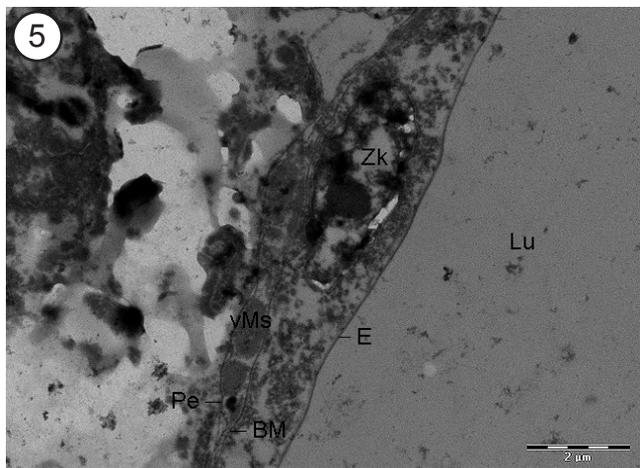
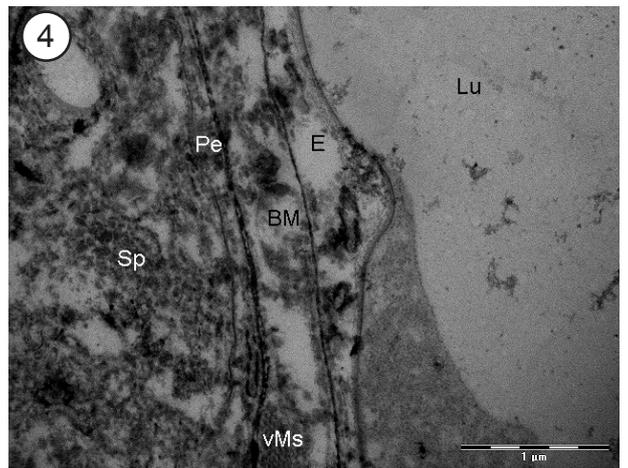
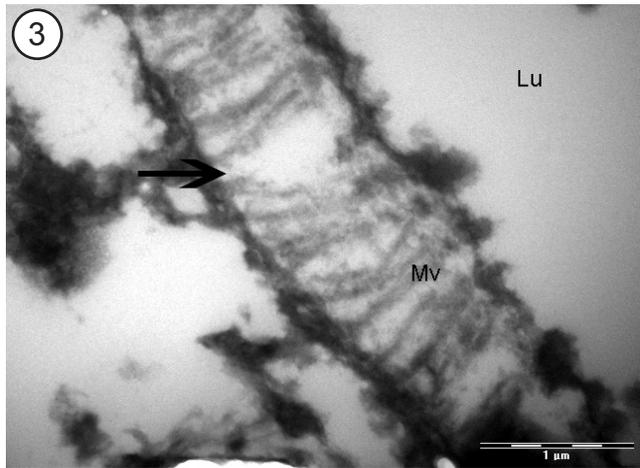
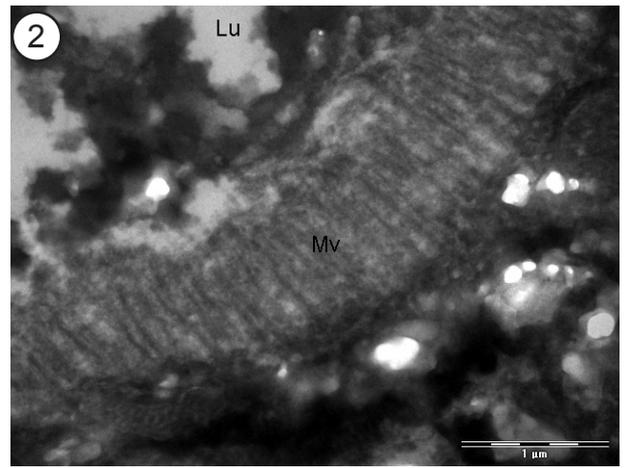
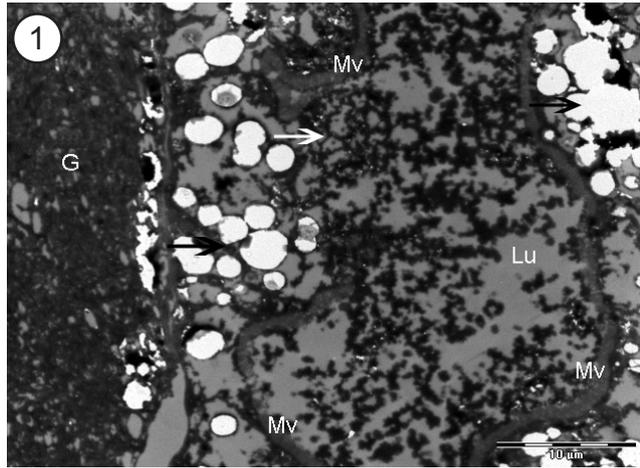


**Tafel VIII**

**Abb. 1:** *S. linguis*, adult, gefüllter Vorderdarm mit beginnender Auflösung des Darmepithels und Mikrovillisaums (Pfeile), zahlreiche Vesikel, transversal, TEM, Bar = 10 µm. **Abb. 2:** *S. linguis*, adult, vorderer Vorderdarmabschnitt, vollständiger Mikrovillisaum, transversal, TEM, Bar = 1 µm. **Abb. 3:** *S. linguis*, adult, hinterer Vorderdarmabschnitt, Reduzierung des Mikrovillisaums (Pfeil), transversal, TEM, Bar = 1 µm. **Abb. 4:** *S. linguis*, adult, Enddarm mit abgeflachtem Epithel ohne Mikrovilli, angrenzende Spermatheca, transversal, TEM, Bar = 1 µm. **Abb. 5:** *S. linguis*, adult, Enddarm mit Epithel und Zellkern, transversal, TEM, Bar = 2 µm. **Abb. 6:** *S. linguis*, adult, Enddarmepithel mit visceraler Darmmuskulatur, transversal, TEM, Bar = 1 µm. **Abb. 7:** *S. linguis*, adult, vorderer Mitteldarm mit deutlicher Auflösung des Epithels (Pfeile), transversal, TEM, Bar = 1 µm. **Abb. 8:** *S. linguis*, adult, hinterer Mitteldarm mit reduziertem Epithel, transversal, TEM, Bar = 2 µm.

BM – Basalmembran, E – Epithel, G – Ganglion, Lu – Lumen, Mv – Mikrovilli, Pe – Peritoneum, Sp – Spermatheca, vMs – viscerele Muskulatur, Zk - Zellkern.

Tafel VIII

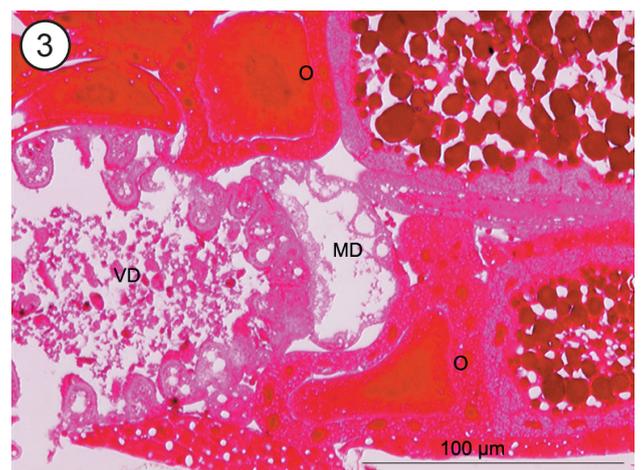
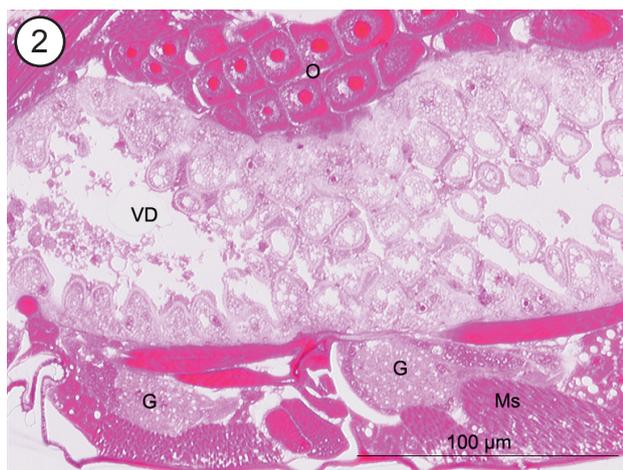
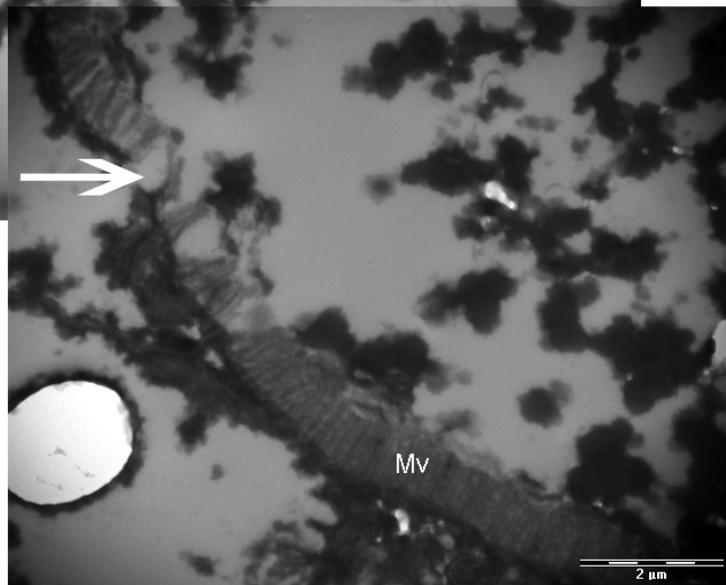
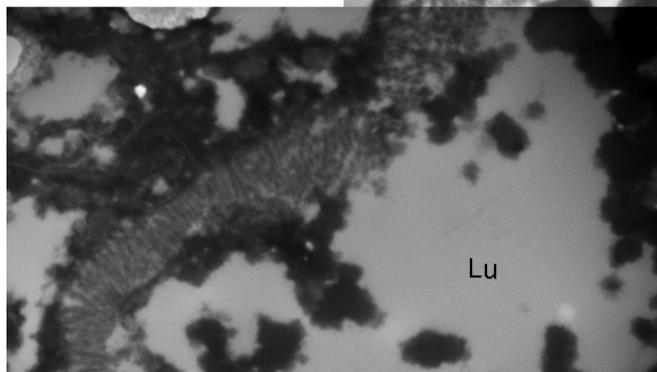
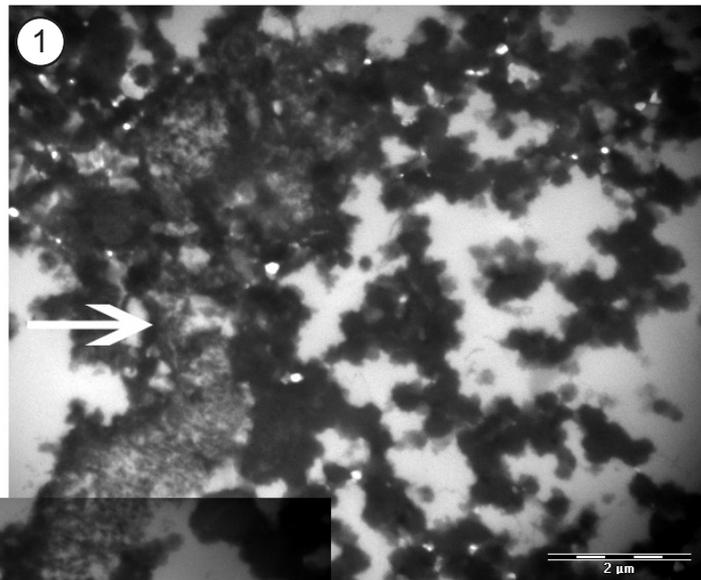


**Tafel IX**

**Abb. 1:** *S. linguis*, adult, Vorderdarm mit beginnender Auflösung des Mikrovillisaums (Pfeile), transversal, Montage, TEM, Bar = 2 µm. **Abb. 2:** *H. tritici*, adult, Vorderdarm mit deutlich ausgebildetem Epithel mit kubischen Zellen, sagittal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm. **Abb. 3:** *H. tritici*, adult, Vorder- und Mitteldarm mit deutlich ausgebildetem Epithel, sagittal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm.

G – Ganglion, Lu – Lumen, MD – Mitteldarm, Ms – Muskel, Mv – Mikrovilli, O – Ovariole, VD – Vorderdarm.

Tafel IX

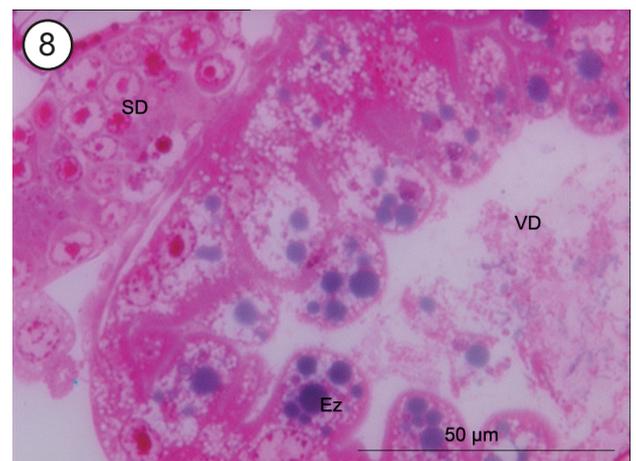
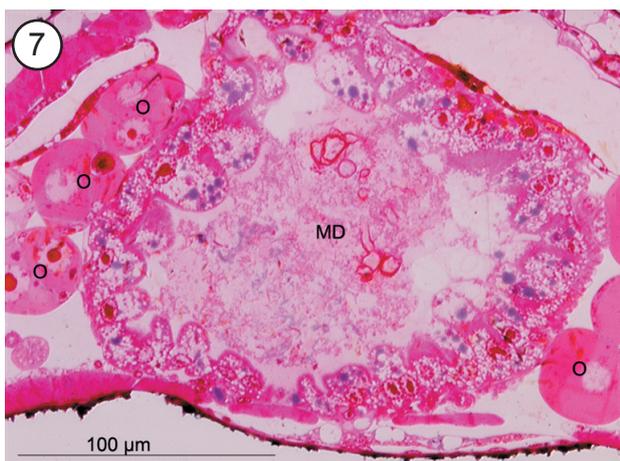
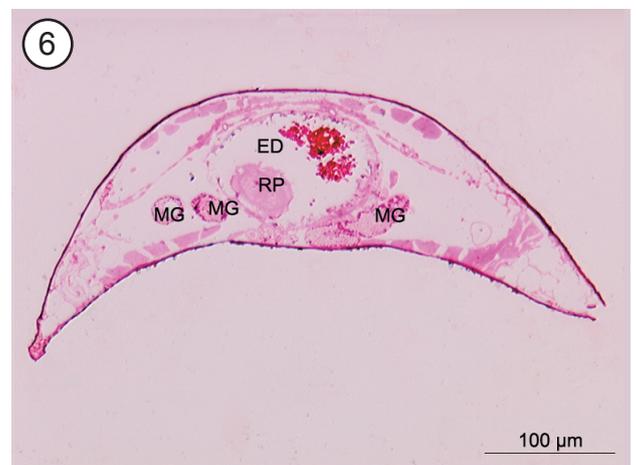
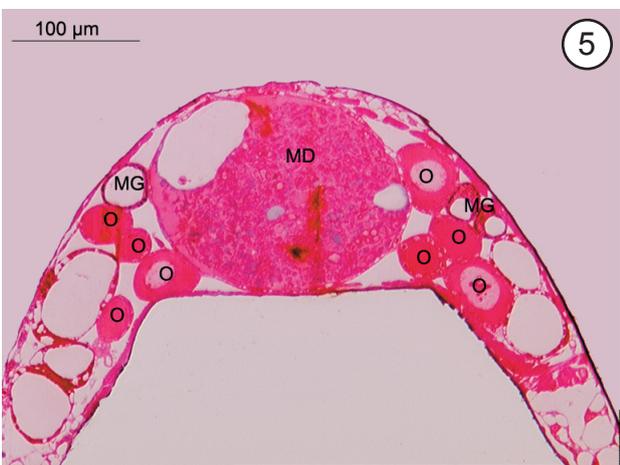
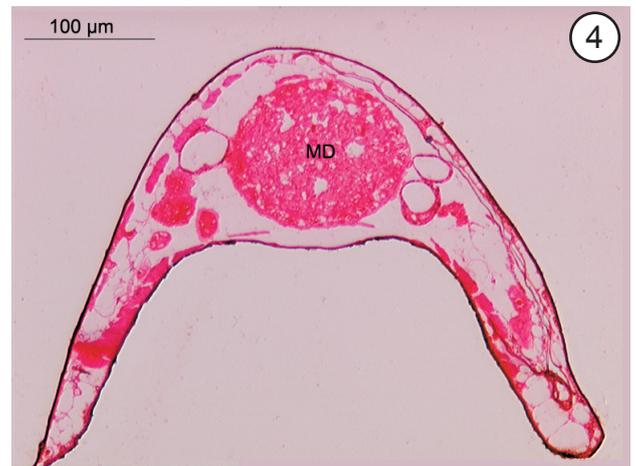
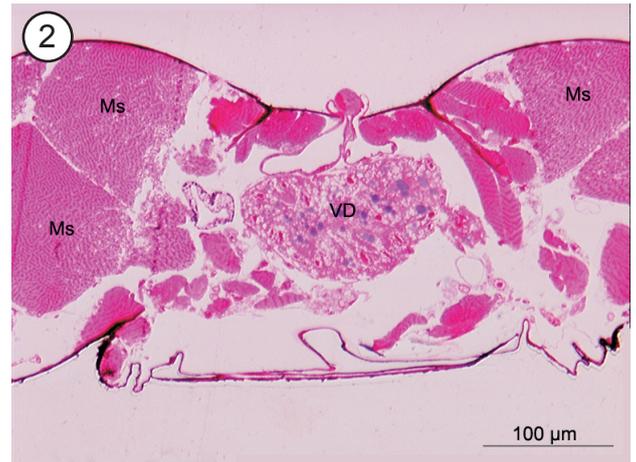
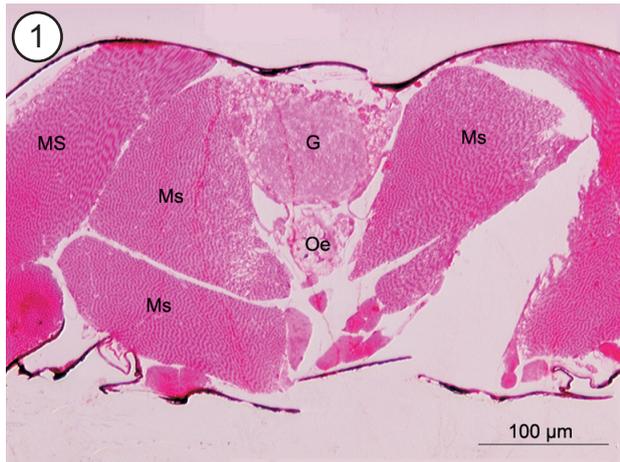


**Tafel X**

**Abb. 1:** *I. spectrum*, adult, Weibchen, vorderer Thoraxbereich mit Oesophagus, Ganglion und Flugmuskulatur, transversal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm. **Abb. 2:** *I. spectrum*, adult, Weibchen, Thorax mit beginnendem Vorderdarm, transversal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm. **Abb. 3:** *I. spectrum*, adult, Weibchen, vorderer Abdomenbereich mit Vorderdarm und anliegender Speicheldrüse, transversal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm. **Abb. 4:** *I. spectrum*, adult, Weibchen, Abdomen mit gefülltem Mitteldarm, transversal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm. **Abb. 5:** *I. spectrum*, adult, Weibchen, Abdomen mit Mitteldarm und benachbarten Malpighischen Gefäßen sowie 8 Ovariolen, transversal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm. **Abb. 6:** *I. spectrum*, adult, Weibchen, hinterer Abdomenbereich mit Enddarm und Rektalpapille und anliegenden Malpighischen Gefäßen, transversal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm. **Abb. 7:** *I. spectrum*, adult, Mitteldarm mit deutlich ausgebildeten Epithelzellen, transversal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm. **Abb. 8:** *I. spectrum*, adult, gefüllter Vorderdarm mit angrenzender Speicheldrüse, kubische Epithelzellen mit Sekrettröpfchen, transversal, Safraninfärbung, Bar = 50 µm.

ED - Enddarm, Ez – Epithelzelle, G - Ganglion, MD - Mitteldarm, MG – Malpighische Gefäße, Ms - Muskel, O - Ovariole, Oe - Oesophagus, RP – Rektalpapille, SD - Speicheldrüse, VD – Vorderdarm.

Tafel X

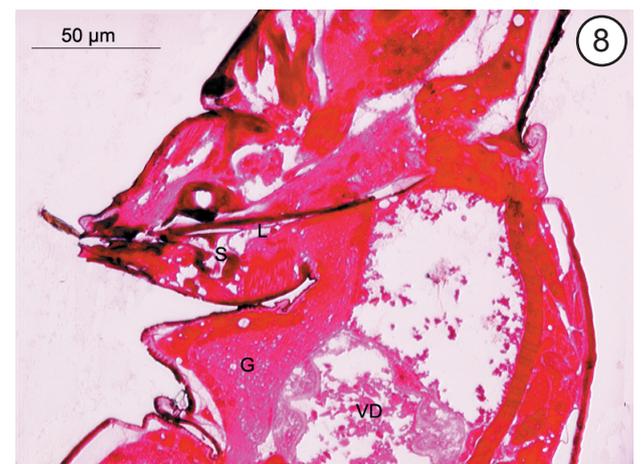
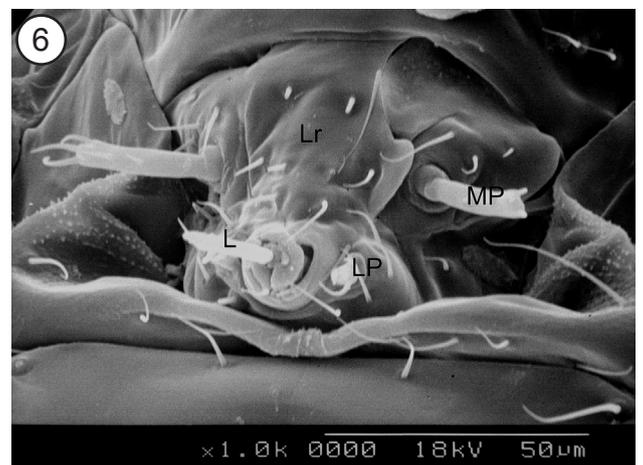
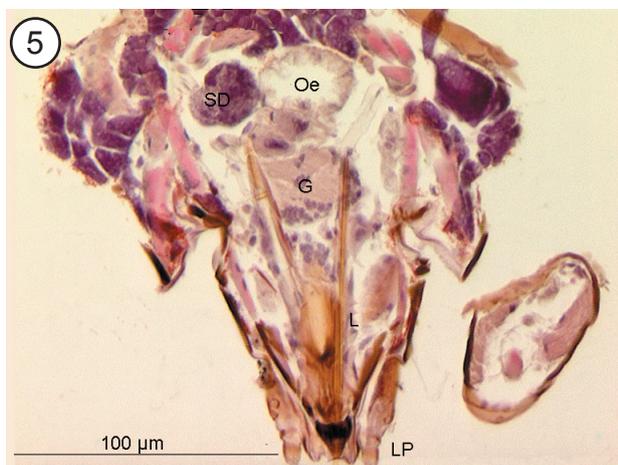
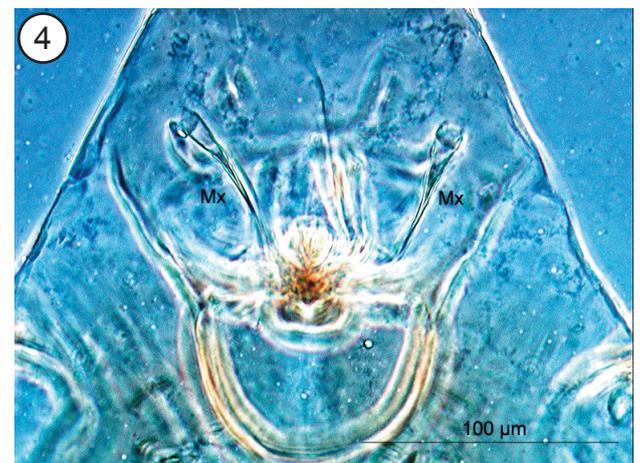
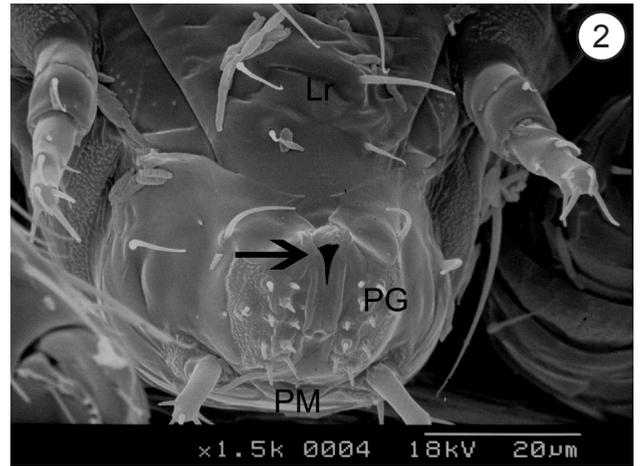
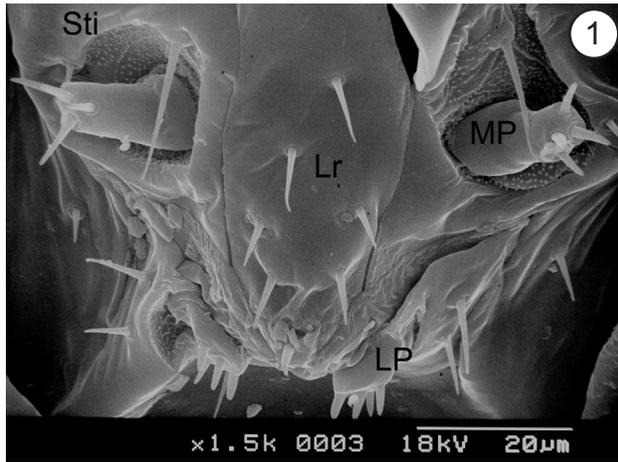


**Tafel XI**

**Abb. 1:** *S. linguis*, adult, äußere Mundwerkzeuge, kurze Maxillarpalpen, Labialpalpen büstenartig geformt, SEM, Bar = 20 µm. **Abb. 2:** *S. linguis*, adult, äußere Mundwerkzeuge, Paraglossae mit geöffneter Stiletöffnung (Pfeil), SEM, Bar = 20 µm. **Abb. 3:** *S. linguis*, adult, innere Mundwerkzeuge, Laciniae mit Salivarium, frontal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 4:** *S. linguis*, Zweitlarve, kurze, weit in den Kopf zurückgezogene, an den Enden aufgerollte Maxillarstilette, Totalpräparat, Phasenkontrast, Bar = 100 µm. **Abb. 5:** *H. tritici*, adult, innere Mundwerkzeuge, lange Laciniae, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 6:** *H. tritici*, adult, äußere Mundwerkzeuge mit ausgefahrener Stechborste, SEM, Bar = 50 µm. **Abb. 7:** *H. tritici*, adult, innere Mundwerkzeuge, lange, schmale Lacinia, Maxillarstillett ohne aufgedrehte Enden, sagittal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 50 µm. **Abb. 8:** *H. tritici*, adult, innere Mundwerkzeuge, weit in den Kopf reichende schmale Lacinia, sagittal, Safraninfärbung, Bar = 50 µm.

C - Cibarium, G – Ganglion, L - Laciniae, LP - Labialpalpen, Lr - Labrum, MP - Maxillarpalpen, Mx - Maxillarstilette, Oe - Oesophagus, PG - Paraglossae, PM - Praementum, S - Salivarium, SD - Speicheldrüse, Sti - Stipes, VD – Vorderdarm.

Tafel XI

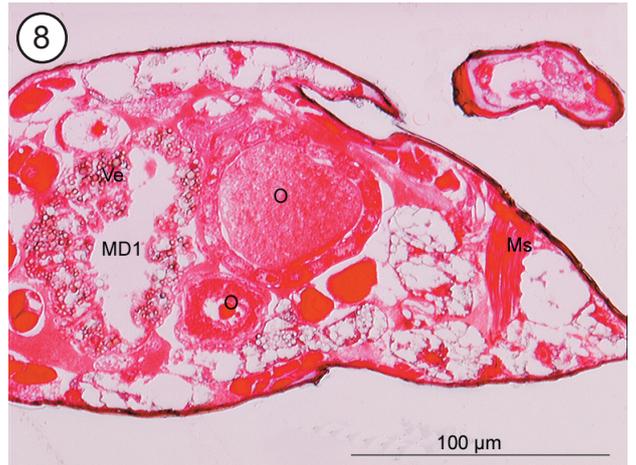
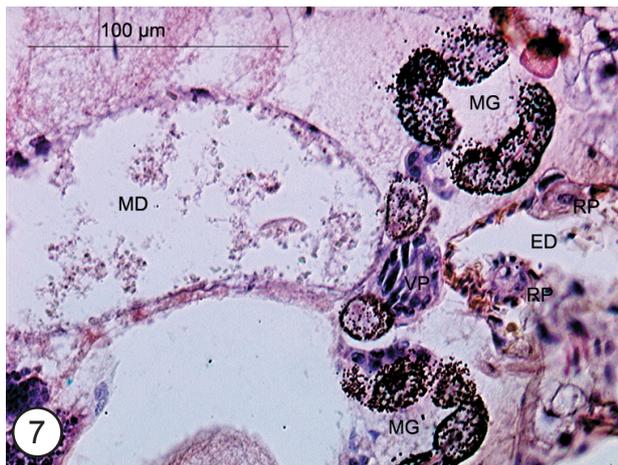
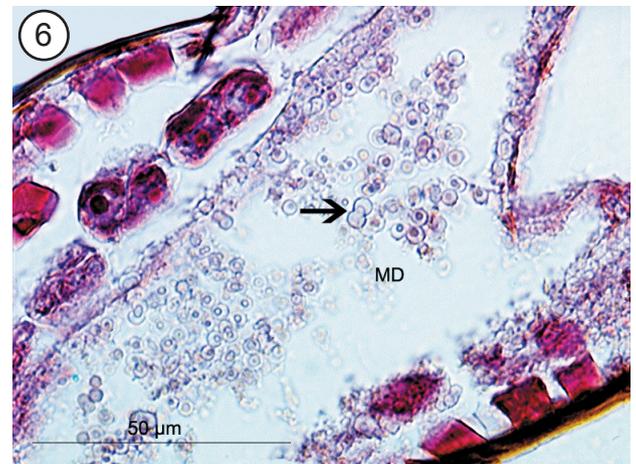
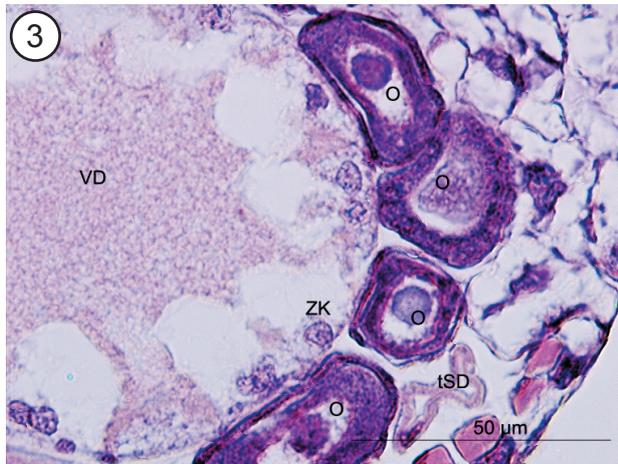
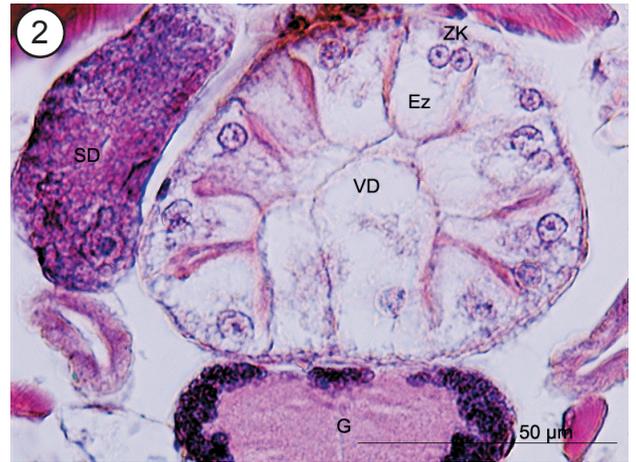
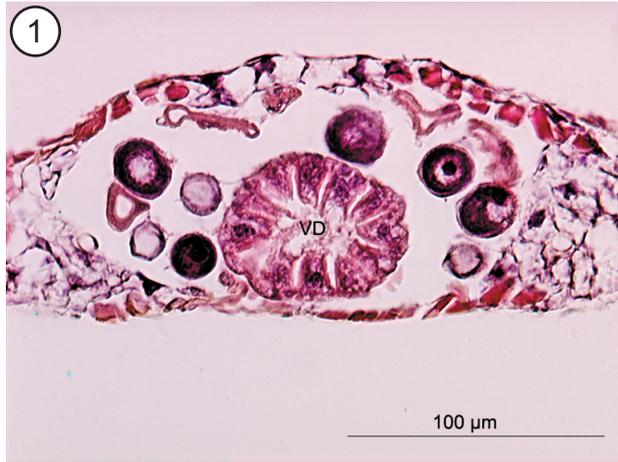


**Tafel XII**

**Abb. 1:** *S. linguis*, beginnender Vorderdarm, vorderer Thoraxbereich, vollständiges Epithel, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 2:** *S. linguis*, beginnender Vorderdarm, vorderer Thoraxbereich, vollständiges Epithel mit weit ins Lumen reichenden, doppelkernigen Epithelzellen, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 50 µm. **Abb. 3:** *S. linguis*, Vorderdarm, hinterer Thoraxbereich, beginnende Reduzierung des Epithels, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 50 µm. **Abb. 4:** *S. linguis*, Vorderdarm mit beginnender Reduzierung der Darmepithelien in caudaler Richtung, sagittal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 5:** *S. linguis*, gefüllter Vorderdarm mit deutlich reduziertem Epithel, hinterer Thoraxbereich, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 6:** *S. linguis*, gefüllter Mitteldarm, transversal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 7:** *S. linguis*, zweiter Mitteldarmabschnitt mit reduziertem Epithel, sagittal, Hämalaun-Eosin-Färbung, Bar = 100 µm. **Abb. 8:** *S. linguis*, erster Mitteldarmabschnitt, Epithel mit zahlreichen Vesikeln, transversal, Safraninfärbung, Bar = 100 µm.

ED – Enddarm, Ez - Epithelzelle, MD - Mitteldarm, MG – Malpighische Gefäße, RP - Rektalpapille, SD - Speicheldrüse, tSD – tubuläre Speicheldrüse, VD - Vorderdarm, VP – Valvula pylorica.

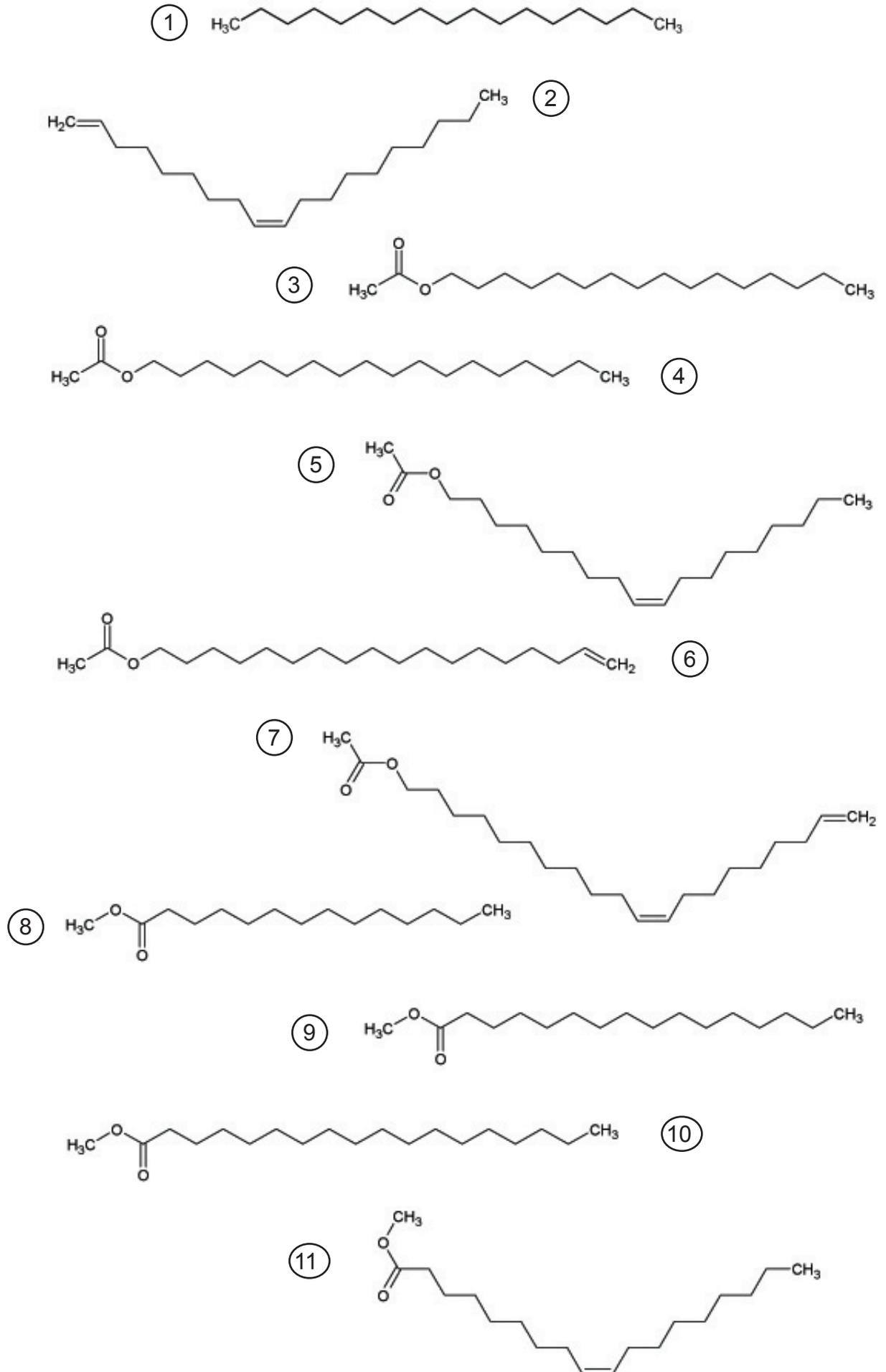
Tafel XII



**Tafel XIII**

**Abb. 1:** Heptadecan ( $C_{17}H_{36}$ ). **Abb. 2:** 1,9-Nonadecadien ( $C_{19}H_{36}$ ). **Abb. 3:** Hexadecylacetat ( $C_{18}H_{36}O_2$ ). **Abb. 4:** Octadecylacetat ( $C_{20}H_{40}O_2$ ). **Abb. 5:** (9Z)-Octadecenylacetat ( $C_{20}H_{38}O_2$ ). **Abb. 6:** 17-Octadecenylacetat ( $C_{20}H_{38}O_2$ ). **Abb. 7:** (11Z,19)-Eicosadienylacetat ( $C_{22}H_{40}O_2$ ). **Abb. 8:** Tetradecansäuremethylester ( $C_{15}H_{30}O_2$ ). **Abb. 9:** Hexadecansäuremethylester ( $C_{17}H_{34}O_2$ ). **Abb. 10:** Octadecansäuremethylester ( $C_{19}H_{38}O_2$ ). **Abb. 11:** (9Z)-Octadecensäure-methylester ( $C_{19}H_{36}O_2$ ).

## Tafel XIII



---

## 7.2. Abkürzungsverzeichnis

### Abkürzungen im Text (außer SI-Einheiten)

Abb.	Abbildung
AGA	Streckflüssigkeit (Ethanol : Glycerol : Essigsäure)
amu	Atomare Masseneinheit (atomic mass unit)
BDMA	N-Benzyl dimethylamin
bp	Basenpaar
CoA	Coenzym A
ddH <sub>2</sub> O	bidestilliertes Wasser
DDSA	Dodecyl-Bernsteinsäure-Anhydrid
dH <sub>2</sub> O	destilliertes Wasser
DNA	Desoxyribonukleinsäure
Δ	Differenz
EDTA	Ethylendiamintetraessigsäure
eV	Elektronenvolt
HMDS	Hexamethyldisilazan
KI	Kovátsindex
LD	Licht/Dunkelregime
MEZ	Mitteleuropäische Zeit
m/z	Masse/Ladung-Verhältnis
n	Anzahl
NaCl	Natriumchlorid
NaOH	Natriumhydroxid
PCR	„polymerase chain reaction“
PO	Propylenoxid
RAPD	„random amplification polymorphic DNA“
RFLP	„restriction fragment length polymorphism“
rRNA	ribosomale Ribonukleinsäure
RT	Raumtemperatur
SDS	Natriumdodecylsulfat
Tab.	Tabelle
TRIS	Tris(hydroxymethyl)aminomethan

---

U	Umdrehung
UV-Licht	ultraviolettes Licht
Vol	Volumenprozent
w/v	Konzentration (weight per volume)

Abkürzungen zu den Abbildungen

A	Adult
B	Begattungsapparat
BM	Basalmembran
C	Cibarium
cw	„cut wings“ (adulte Morphe mit abgeschnittenen Flügeln)
E	Epithel
ED	Enddarm
Ez	Epithelzelle
F	Fettkörper
G	Ganglion
H	Hoden
Kr	Kropf
L	Laciniae
L1	erstes Larvenstadium
L2	zweites Larvenstadium
LM	Lichtmikroskop
LP	Labialpalpen
Lr	Labrum
Lu	Lumen
lw	„long wings“ (adulte Morphe mit langen Flügeln)
M	Mycel
MD1	erster Mitteldarmabschnitt
MD2	zweiter Mitteldarmabschnitt
MG	Malpighische Gefäße
MP	Maxillarpalpen
Ms	Muskel
MWZ	Mundwerkzeuge
Mx	Maxillarstilette

---

Mv	Mikrovilli
O	Ovariole
Oe	Oesophagus
P1	erstes Puppenstadium
P2	zweites Puppenstadium
Pe	Peritoneum
PG	Paraglossae
PM	Praementum
PP	Präpuppe
RP	Rektalpapille
S	Salivarium
SD	Speicheldrüse
SEM	Rasterelektronenmikroskop
SP	Spermatheca
St	Stomata
Sti	Stipes
sw	„short wings“ (adulte Morphe mit kurzen Flügeln)
T	Tubus
TEM	Transmissionselektronenmikroskop
tSD	tubuläre Speicheldrüse
V	Vagina
VD	Vorderdarm
VP	Valvula pylorica
vMs	viscerale Muskulatur
ZK	Zellkern

### 7.3. Danksagung

Mein Dank gilt an erster Stelle Prof. Dr. Gerald Moritz, der mir im Rahmen einer Anstellung die Möglichkeit gab, dieses interessante und vielschichtige Thema zu bearbeiten und der auch während länger andauernder Durststrecken meine Promotionsarbeit stets förderte und mir mit fachlicher Kritik und konzeptionellen Anregungen vor allem in der Endphase der Arbeit hilfreich zu Seite stand. Ebenso möchte ich mich für die mir gewährten Freiräume und die selbstverständliche Nutzung aller Laborgeräte und Räumlichkeiten bedanken.

Ein umfangreicher Teil der Arbeit entstand in enger Zusammenarbeit mit PD Dr. Gunther Tschuch. Ihm gilt mein besonderer Dank für seine Gesprächsbereitschaft und Geduld, die stetige Unterstützung bei der Umsetzung der chemischen Versuche sowie der Auswertung der gaschromatographischen Daten und die umfassende Hilfe bei der Entstehung der dazugehörigen Publikation. An dieser Stelle möchte ich mich auch sehr herzlich bei Dr. Peter Lindemann (Institut für Pharmazie) für die schnelle und freundliche Durchführung der gaschromatographischen Analysen bedanken.

Bei Dr. Alexander Anders (Institut für Biologie, Bereich Genetik) bedanke ich mich für die theoretische und praktische Hilfe bei den molekularbiologischen Arbeiten.

Für ihre Hilfe bei Laborarbeiten und technische Unterstützung danke ich ebenfalls PD Dr. Gunther Tschuch, Renate Kranz und Angelika Steller.

Ein weiterer Dank geht an alle ehemaligen und aktuellen Mitglieder der Arbeitsgruppe „Entwicklungsbiologie“, die durch ihr reges Interesse am Fortgang meiner Arbeit, durch ihre Ideen und Hilfsbereitschaft und nicht zuletzt die angenehme Arbeitsatmosphäre dazu beitrugen, dass diese Arbeit ein erfolgreiches Ende fand.

Hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript erhielt ich außerhalb der Arbeitsgruppe von Mechthild D. Röhl und Rahel Szalai. Vielen Dank an dieser Stelle!

---

Mein größter und überschwänglicher Dank gilt jedoch mit Sicherheit den Menschen in meinem privaten Umfeld, die stets an mich glaubten und mich während der letzten Jahre uneingeschränkt mit all ihrer Liebe und Geduld moralisch, emotional und finanziell bestätigt und unterstützt haben und mir so diesen Weg ermöglichten.

## 7.4. Lebenslauf

### Persönliche Daten

Name: Uta Gehlsen  
Geburtsdaten: 06. Februar 1978 in Halle (Saale)  
Adresse: Adolfstraße 12, 06114 Halle  
Staatsangehörigkeit: deutsch  
Familienstand: ledig

### Schulische Ausbildung/Studium

1991 – 1996 Elisabeth–Gymnasium Halle (Saale)  
Abschluss: Abitur  
1996 – 2003 Studium im Fachbereich Biologie  
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg  
Hauptfach: Zoologie  
Nebenfächer: Botanik, Limnologie, Psychologie  
Abschluss: Diplom  
Thema der Diplomarbeit: „Partnerwahlverhalten bei der Mongolischen Wüstenrennmaus (*Meriones unguiculatus* MILNE EDWARDS, 1867)“  
2003 – 2004 Aufbaustudiengang angewandte Geowissenschaften  
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

### Beruflicher Werdegang

2004 – 2007 Wissenschaftliche Mitarbeiterin/Doktorandin  
und Naturwissenschaftliche Fakultät I,  
2008 – jetzt Institut für Biologie, Bereich Zoologie, Lehr- und Forschungsbereich Entwicklungsbiologie  
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

### 7.5. Eidesstattliche Erklärung

Hiermit versichere ich eidesstattlich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und ohne fremde Hilfe verfasst und keine anderen als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommen Stellen wurden als solche kenntlich gemacht.

Uta Gehlsen