

Vergleichende Morphologie und Ultrastruktur des Cenchrus-Dornenfeldapparates bei Pflanzenwespen *)

(Insecta: Hymenoptera, Symphyta)

von

Anneliese SCHROTT **)

Comparative morphology and ultrastructure of the cenchrus-spine field apparatus in sawflies s.l.

(Insecta: Hymenoptera, Symphyta)

Synopsis: The cenchri are vesicular structures, located in pairs on the metascutum of all Symphyta, with the exception of the Cephidae. During at-rest position of the wings the cenchri get in contact with a clearly circumscribed area on the anal-field of the fore wing. This so-called "cenchri-spine field-apparatus" was investigated by means of ultrastructural methods. The surface structures – laminae on the cenchrus, spines on the spine field – were described with scanning electron microscopy and subsequently evaluated with morphometric methods. The ultrastructure of the cuticle, the cellular contents of the cenchri and the connection of cenchri and thoracic hemolymph was examined by transmission electron microscopy (TEM). All six super-families of the Symphyta were represented in the study. The cenchri, which have a surface area between 0,05 and 0,4 μm^2 , possess a certain number of laminae (100 - 400). The laminae per 100 μm^2 number between one and three. Similar values were obtained for the areal density of the spines. The surface area of the spine field, however, is a multiple of the cenchri area. The most important parameter determined, namely the ratio of the areal densities of laminae and spines, varies between one and two laminae to one spine. Only *Xyela* does not fit into this schema.

TEM revealed the existence of an open junction from the cenchri to the hemolymph of the thorax. Muscular tissue, nerves, sensory cells and other types of cells were not found in the cenchri. The cuticle of the cenchri shows striking differences to the rest of the thorax cuticle. It is thinner – mainly on the ventral side – and displays clearly separated layers. It is secreted by the epi- or hypodermis, which coats the entire inside surface of the cenchri. The results demonstrate clearly, that the "cenchri-spine fieldapparatus" has to be regarded as a restraint mechanism. The spines hook onto the laminae and thus keep the fore wing in a fixed at-rest position.

Cenchri oder Rückenkörnchen sind dorsale, blasige Erhebungen mit besonderer Strukturierung um Metathorax der Symphyta. Sie treten bei Ruhelage der Flügel in Kontakt mit einem Dornenfeld auf dem Analfeld des Vorderflügels. Mit Ausnahme der Cephidae besitzen alle Familien der Symphyta Cenchri.

Bei anderen Insektenordnungen können ähnliche Bildungen auftreten: Bei den Neuropteroidea z.B. bei *Raphidia* und *Hemerobius* am Metascutum, sowie bei *Sialis* liegt ein dreieckiges membranöses Gebilde in der Mitte auf dem Metascutum (RIEK, 1967). Wie weit diese mit dem Cenchri funktionell und entwicklungsgeschichtlich in Verbindung stehen, ist unbekannt. Nach ARORA

*) Für die Anregung und Betreuung dieses Themas danke ich den Herren Univ.-Doz. Dr. Wolfgang Schedl und Univ.-Prof. Dr. Jörg Klima für fachliche und apparative Unterstützung (beide am Institut für Zoologie der Universität Innsbruck).

**) Anschrift der Verfasserin: Dr. phil. A. Schrott, Universitätsklinik für Hals-Nasen-Ohrenheilkunde, Anichstraße 35, A-6020 Innsbruck, Österreich.

(1956) können aufgrund dieser Befunde Symphyten und Neuroptera näher zusammengedrückt werden. N. MALLACH (1973) erwähnt in seiner Dissertation morphologisch und funktionell ähnliche Gebilde bei Hemiptera. Am ehesten ist der Cenchrus-Dornenfeld-Apparat mit den Haftvorrichtungen der Singzikaden zu vergleichen. Bei den Singzikaden ist der ganze Vorderflügel stark bedornt und skulpturiert, sodaß sich ein vom restlichen Flügel abgesetztes Dornenfeld, so wie es bei den Symphyta der Fall ist, erübrigt.

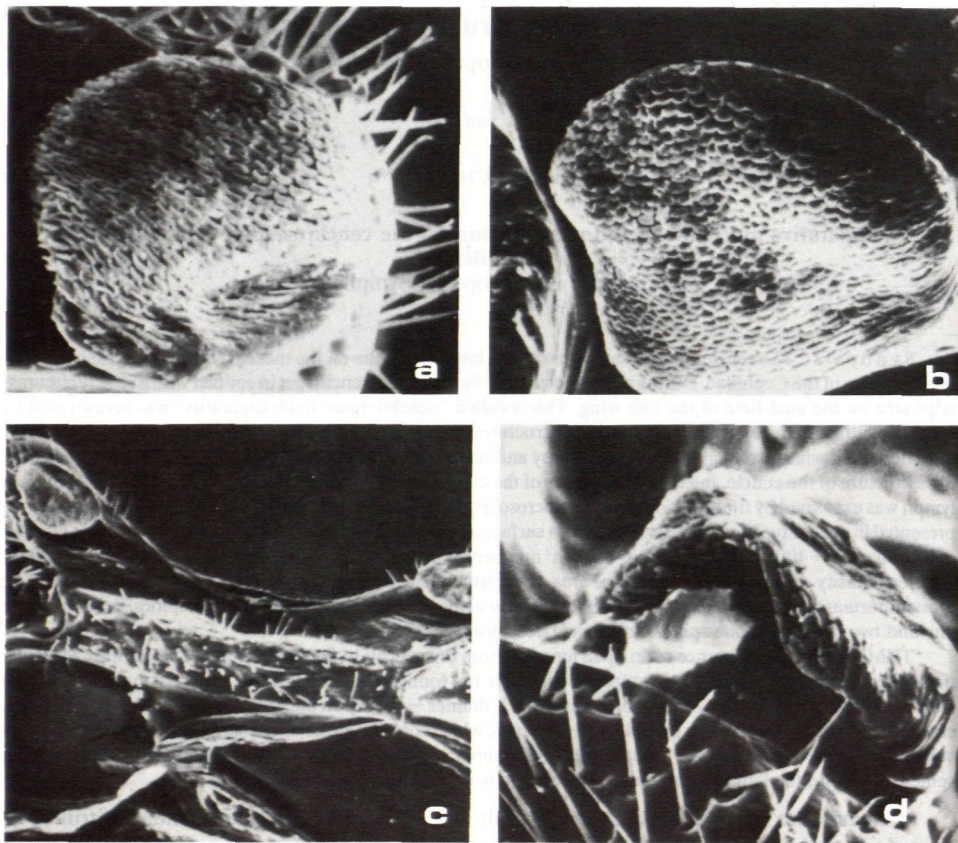


Abb. 1: Cenchrus der *Tenthredo*-Arten unter verschiedenen Blickwinkeln: a) *Tenthredo vespa* (450 x); b) *Tenthredo arcuata* (450 x); c) *Tenthredo vespa* (90 x); d) *Tenthredo vespa* (450 x); e) *Tenthredo vespa* (90 x).

Mit Hilfe licht-, raster- und transmissionselektronenmikroskopischer Techniken wurde die Morphologie und, soweit als möglich, die Funktion der Cenchri untersucht. Vom Transmissionselektronenmikroskop (TEM) wurden Aufschlüsse über die Beschaffenheit der Körperperdecke und über die Zellen im Cenchrus im Vergleich zu denen des Thorax erwartet. Im besonderen ergab sich die Fragestellung, ob und wie die Cenchri mit dem Hämolympdraum des Körpers zusammenhängen. Weiters sollte geklärt werden, ob sich im Cenchrus Sinneszellen befinden, ob also dem Cenchrus neben seiner vermuteten mechanischen Funktion auch noch Aufgaben der Reizrezeption zukommen. Ebenso unbekannt ist bislang, ob die Cenchri vom peripheren Nervensystem innerviert werden.

Im Rasterelektronenmikroskop (REM) wurde die Oberflächenstruktur der Cenchri und ihrer Anheftungsstellen am Analfeld des Vorderflügels an Vertretern einheimischer Symphyten-Familien untersucht und morphometrisch ausgeweitet. Die vergleichende Anwendung dieser Verfahren sowohl auf Cenchri, als auch auf deren Anheftungsstellen ließen weitere Rückschlüsse auf die Funktion der Rückenkörcnchen zu. Die wenigen bisher publizierten Untersuchungen am Cenchri-Dornenfeld-Apparat wurden ausschließlich auf der lichtmikroskopischen Ebene durchgeführt (MALLACH, 1936; MALLACH, 1973). Die vorliegende Arbeit stellt die erste funktionell-morphologische Betrachtung auf ultrastrukturellem Niveau dar.

Material und Methoden:

Die Symphyten wurden in der Umgebung von Innsbruck in den Monaten April bis Oktober 1979 bis 1980 gesammelt.

Die Tiere wurden in phosphatgepuffertem Glutaraldehyd (3 %) immerniert und das die Cenchri tragende Metascutum abpräpariert. Die Vorderflügel mit dem Dornenfeld wurden an der Basis abgeschnitten. Die Fixierdauer betrug eine Stunde bei Raumtemperatur. Nach Waschung mit Phosphatpuffer und Entwässerung in einer aufsteigenden Methanolreihe wurden die Präparate nach der "critical point"-Methode in CO₂ getrocknet (Polaron, England), im Sputterapparat (Technics Ind., USA) mit Gold beschichtet und im Rasterelektronenmikroskop Jeol U 3 untersucht.

Die Präparation und Glutaraldehyd-Fixierung für das TEM war gleich wie für das REM. Die Präparate wurden in 1 % phosphatgepuffertem Osmiumtetroxid nachfixiert, in aufsteigender Azetonreihe entwässert und in Durcupan (Fluka AG, Buchs SG, Schweiz) eingebettet. Ultradünnschnitte wurden auf einem Reichert OMU 3 angefertigt, mit Bleizitrat nach REYNOLDS (1963) kontrastiert und im Siemens-Elmiskop II bei 80 kV untersucht.

Folgende Parameter wurden mit morphometrischen Methoden (Punktgitter) bestimmt: Anzahl der Blättchen pro 100 µm², Anzahl der Dornen pro 100 µm², Verhältnis Blättchen zu Dornen, Gesamtzahl der Blättchen an Cenchrus und Fläche des Cenchrus. Aus statistischen Gründen wurden mehrere Negative pro Cenchrus ausgewertet. Es wurden Bilder in verschiedenen Vergrößerungen ausgewertet, andererseits mußten Bildausfälle mit einbezogen werden. Diese Variablen wurden durch die Bildung von gewichteten Mittelwerten, welche einen erwartungsgetreuen Schätzwert liefern, berücksichtigt. Zur Vermeidung von systematischen Fehlern wurde die Auswahl der Ausschnitte aus dem zu vermessenden System und die Lage des Punktgitters auf dem Negativ nach Zufallskriterien ausgewählt.

Ergebnisse:

Die Form der Cenchri ist von Art zu Art verschieden. Sie sind in der Aufsicht rundlich bis unregelmäßig ellipsoid, wie bei den *Tenthredo*-Arten (Abb. 1) oder erwas in die Länge gezogen bei einigen *Arge*- und *Diprion*-Arten (Abb. 2). Innerhalb ein und derselben Spezies war die Form bei allen untersuchten Individuen konstant. Die Cenchri sind vom Metascutum deutlich abgehoben. Nur die Oberseite ist von Blättchen besetzt. Der "Stiel" oder "Sockel", dem sie aufsitzen, wie auch die Unterseite sind frei von Blättchen (Abb. 3). Das Dornenfeld des Vorderflügels unterscheidet sich nur durch seinen Dornenbesatz vom übrigen Analfeld. Man findet keine dazugehörigen Skulpturierungen oder spezielle Eingrenzungen. Die Gegenüberstellung von Cenchri und Dornenfeld in gleichen Vergrößerungen (Abb. 4) zeigt, daß in der Regel ungefähr doppelt so viel Blättchen pro Flächeneinheit stehen als Dornen. Blättchen und Dornen erscheinen also in einem Verhältnis von 2:1 zusammenzupassen. Die Fläche des Dornenfeldes war in allen Fällen bedeutend größer als die Fläche der Cenchri. Bei der Familie der Cephidae fehlen Cenchri und Dornenfeld.

Die absolute Zahl der Blättchen, sowie die Dichte des Blättchenbesatzes auf dem Cenchrus sind aus Tabelle 1 zu entnehmen. Die Verteilung der Blättchendichten über die verschiedenen Arten ist in der Gruppe der Tenthredinoidea ziemlich regellos. Ebenso ist dort auch die Gesamtblättchenanzahl recht unterschiedlich von Art zu Art. Dasselbe gilt auch für die Dichte der Dornen am Dornenfeld. Auch hier ist eine deutliche Streuung zwischen ca. 1/2 bis zu 2 Dornen pro 100 µm² festzustellen. Es ist bemerkenswert, daß fast durchgehend die Dornendichte geringer ist als die Blättchendichte (Fig. 1). Durchschnittlich fallen zwei Blättchen auf eine bis zwei Dornen. Dieser

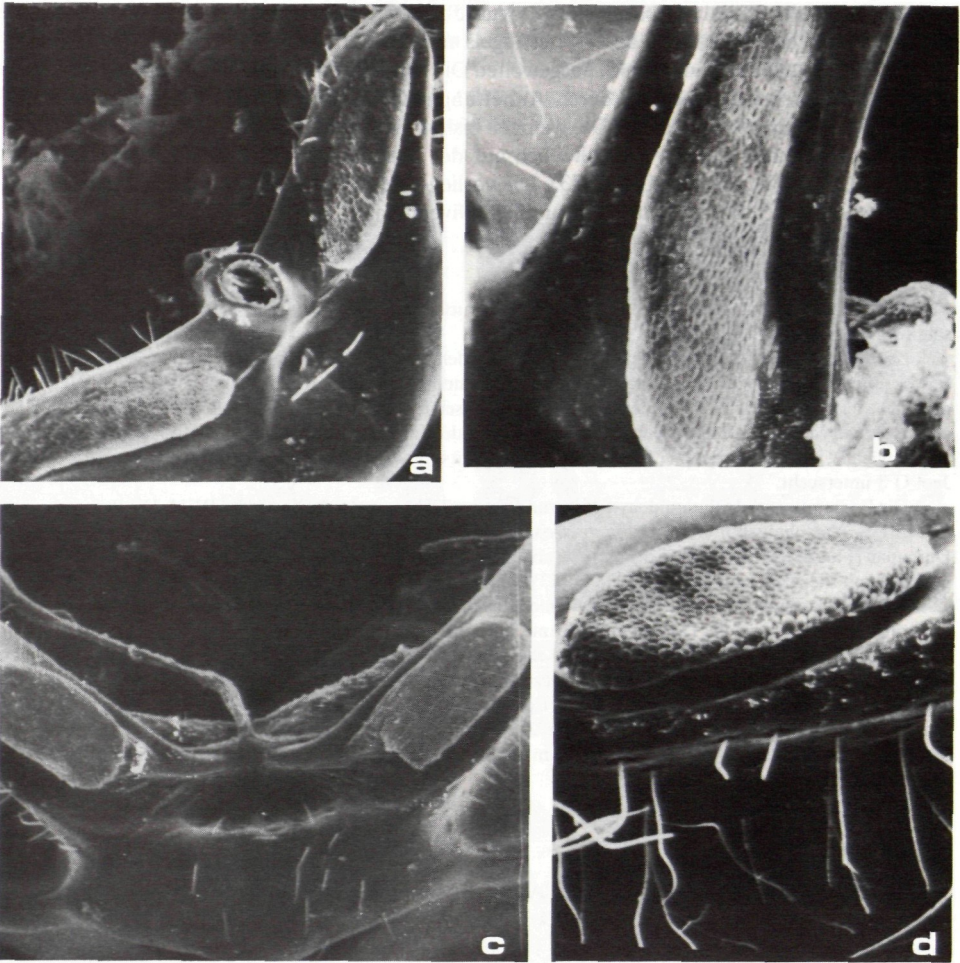


Abb. 2: Form des Cenchrus bei verschiedenen Familien: a) *Arge enodis* (150 x); b) *Arge berberidis* (300 x); c) *Aneugnemus padi* (270 x); d) *Diprion pini* (330 x).

Parameter kann also als relativ konstant von Art zu Art angesehen werden. Eine kombinierte Darstellung des Verhältnisses Blättchen zu Dornen und der Gesamtblättchenzahl pro Cenchrus bringt Figur 1.

Elektronenoptisch zeigt die Cenchruskutikula eine charakteristische Abfolge von Schichten (Abb. 6a), welche sich vom typischen Aufbau der Kutikula, wie sie sich am Thorax findet (Abb. 6b, Fig. 2), unterscheidet. Die Prokutikula läßt sich je nach untersuchter Spezies in drei bis vier Schichten, genannt A, B, C, D (Abb. 6a, Fig. 2) gliedern. Auffallend sind die proximal liegenden, nur von lockerer Chitinstruktur erfüllten Schichten A/B. Die Schichten C und D sind kontaktstrukturiert und mehr (C) oder weniger (D) regelmäßig lamelliert. Die Cenchrusblättchen sind aus Epikutikula und Schicht D aufgebaut. Außer der Hypodermis und Ausläufern des Fettkörpers wurden keine anderen zellulären Elemente im Cenchrus gefunden. Die Zellen der Hypodermis wiesen keine besonderen Merkmale auf, welche auf eine Spezialisierung hindeuten.

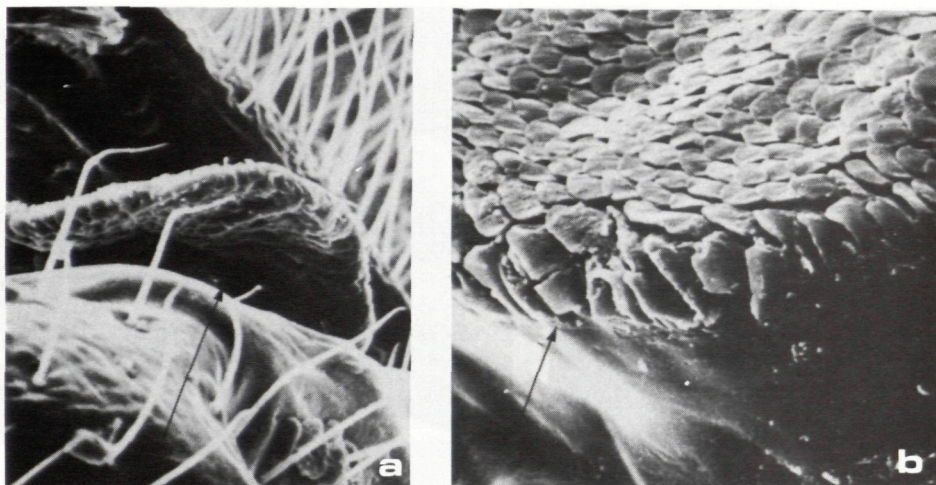


Abb. 3: Cenchrus-Unterseite (Pfeil): a) *Tenthredo arcuata* (450 x); b) *Cimbex* sp. (1500 x).

Tab. 1: Gesammelte Zahlenwerte der morphometrisch bestimmten Parameter. Die den Artnamen vorangestellten Ordnungszahlen beziehen sich auf Fig. 10 und 13. Blättchen pro $100 \mu\text{m}^2$ (B_{100}), Dornen pro $100 \mu\text{m}^2$ (D_{100}), Verhältnis von Blättchen zu Dornen (B/D), Summe der Blättchen auf dem Cenchrus (ΣB), Fläche des Cenchrus in μm^2 (A_c); Werte nicht bestimmt (n. b.).

Artname	B_{100}	D_{100}	$\frac{B}{D}$	ΣB	A_c
1. <i>Tenthredo arcuata</i>	1,65	1,10	1,50	569,3	34500
2. <i>Tenthredo vespa</i>	1,58	1,25	1,26	532,0	33670
3. <i>Tenthredo flavicornis</i>	2,65	1,40	1,90	520,4	19637
4. <i>Tenthredo temula</i>	2,84	1,53	1,85	813,4	28640
5. <i>Tenthredopsis</i> sp.	2,37	1,11	2,13	856,9	36142
<i>Tenthredo albicornis</i>	1,25	n. b.	n. b.	460,3	36824
6. <i>Arge berberidis</i>	1,58	1,18	1,34	530,0	33544
<i>Arge enodis</i>	1,45	n. b.	n. b.	462,7	31911
7. <i>Macrophya punctum-album</i>	2,10	1,73	1,21	481,1	22911
8. <i>Macrophya diversipes</i>	2,55	1,79	1,43	366,3	14364
9. <i>Diprion pini</i>	1,55	0,73	2,13	431,0	27806
10. <i>Zarea fasciata</i>	2,15	1,14	1,98	432,1	20093
11. <i>Oryssus abietinus</i>	2,18	1,88	1,16	624,0	28623
12. <i>Pamphilius silvaticus</i>	1,36	1,08	1,26	400,6	29411
13. <i>Megalodontes klugii</i>	1,97	1,82	1,09	324,0	16446
14. <i>Sirex juvencus</i>	1,35	1,03	1,21	392,0	29037
15. <i>Xiphydra camelus</i>	1,19	0,63	1,90	314,2	26403
16. <i>Xyela alpigena</i>	2,84	3,82	0,74	178,2	6273

Diskussion:

Das hervorstechendste Merkmal des Cenchrus-Dornenfeldapparates sind seine offensichtlich aufeinander abgestimmten Oberflächenskulpturierungen (Abb. 5). Dies führte schon MALLACH

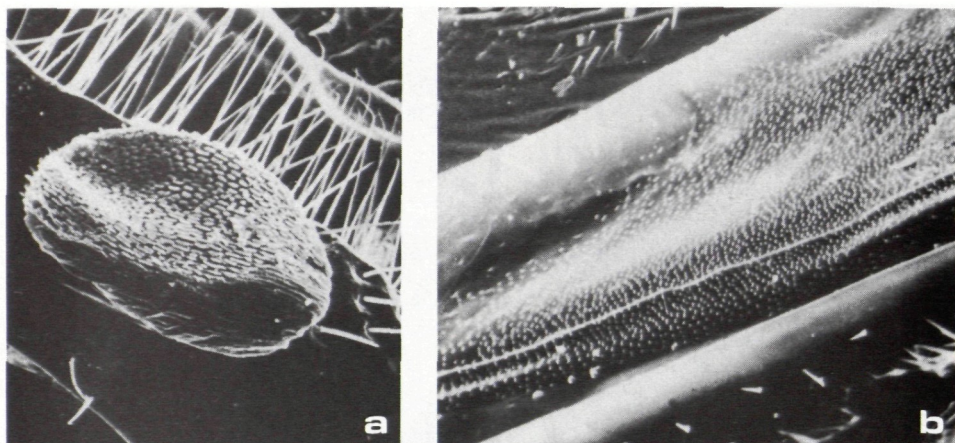


Abb. 4: Cenchrus (a) und Dornenfeld (b) in derselben Vergrößerung von *Tenthredo albicornis*, 300 x (a).

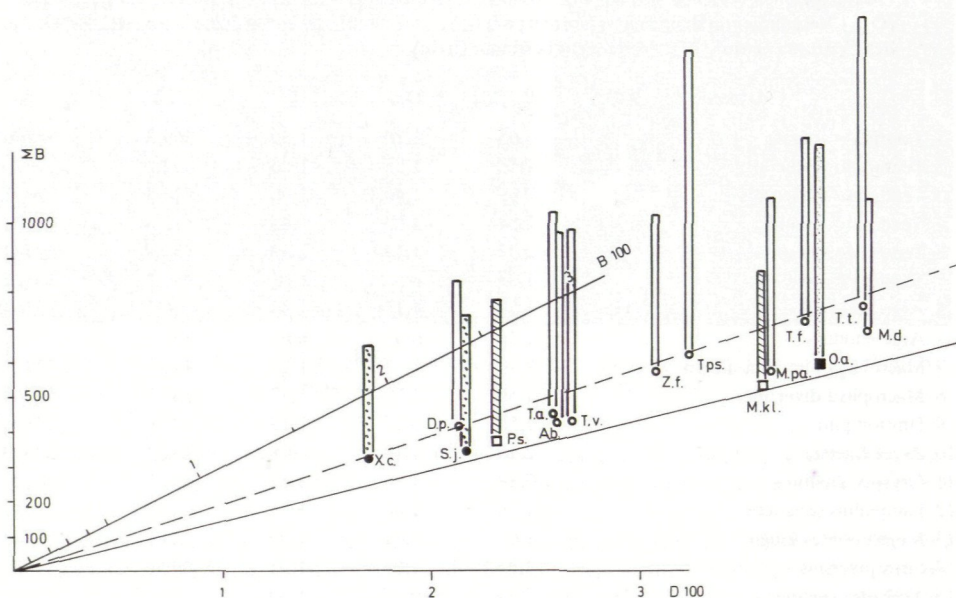


Fig. 1: Verhältnis Blättchen (B) zu Dornen (D) und Summe der Blättchen auf dem Cenchrus. Blättchen pro 100 μm^2 (B_{100}), Dornen pro 100 μm^2 (D_{100}), Verhältnis B : D = 1 (ausgezogene Gerade), B : D = 2 (gestrichelte Gerade), Tenthredinoidea ($\circ$), Orussoidea ($\blacksquare$), Megalodontoidea ($\square$), Siricoidea ($\bullet$). *Tenthredo arcuata* (T. a.), *T. vespa* (T. v.), *T. flavicornis* (T. f.), *T. temula* (T. t.), *Tenthredopsis* (T. sp.), *Arge berberidis* (A. b.), *Macrophya punctum-album* (M. pa.), *Macrophya diversipes* (M. d.), *Diprion pini* (D. p.), *Zaraea fasciata* (Z. f.), *Oryssus abietinus* (O. a.), *Pamphilussilvaticus* (P. s.), *Megalodontesklugii* (M. kl.), *Sirexjuvencus* (S. j.), *Xiphydriacamelus* (X. c.).

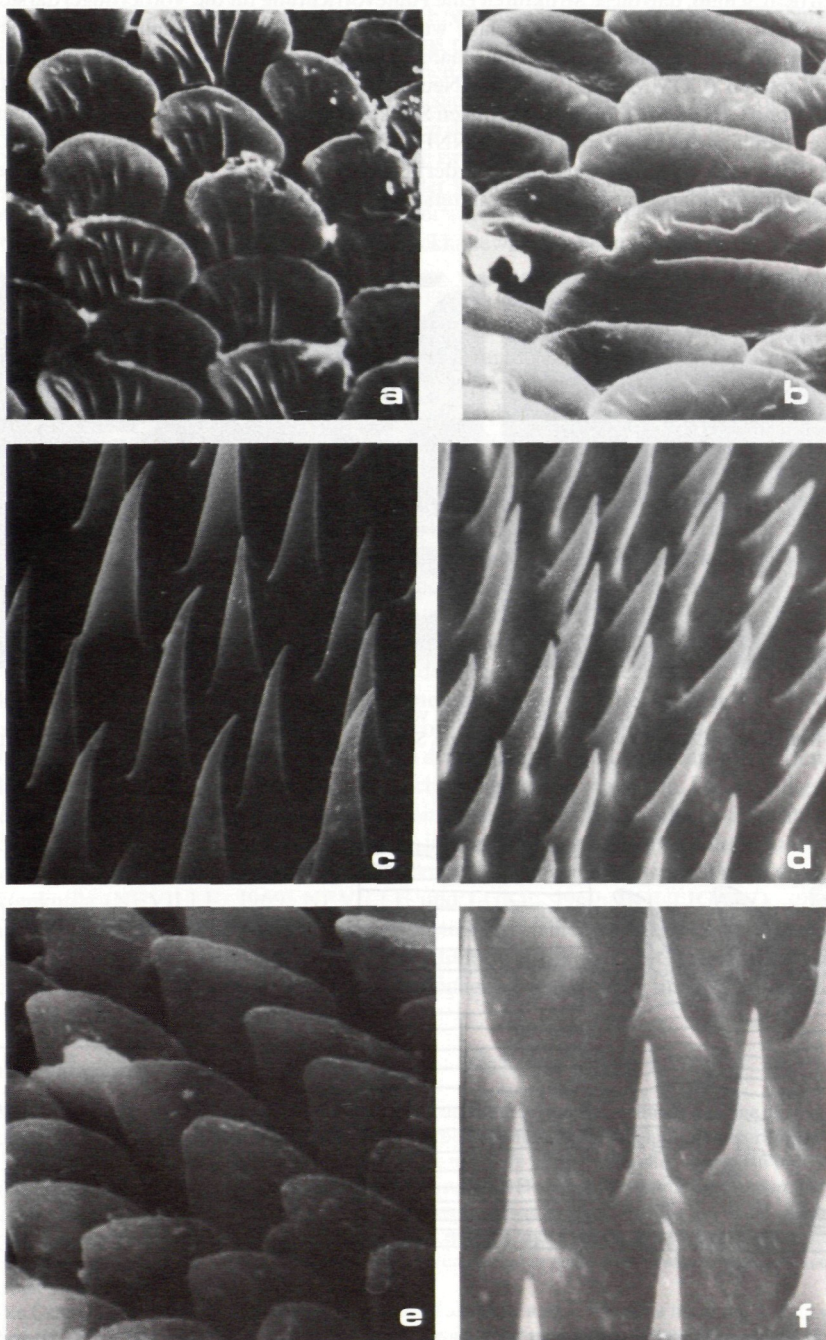


Abb. 5: Form der Blättchen und Dornen bei verschiedenen Familien: *Diprion pini* (a), *Macrophya punctum album* (b), *Oryssus abietinus* (c), *Megalodontes klugii* (d), *Pamphilus silvaticus* (e, f) 4500 x.

(1936) zu dem Schluß, daß diese Strukturen eine Haltevorrichtung für die Vorderflügel darstellen. Das Verankern von Flügeln in der Ruhelage wurde bei Insekten schon mehrfach beschrieben. Strukturen nach dem Bauplan der unechten Haare (Trichome) erfüllen diese Aufgabe z.B. bei einigen Lepidopteren (COMMON, 1969), bei Neuropteren (RIEK, 1967) oder bei Psocopteren (LAWSON und CHU, 1974). Bei allen verhaken Strukturen am Flügel und am Körper ineinander. Bei einigen Familien der Erzwespen fand HENNESSEY (1981) einen Mechanismus, bei dem echte Haare (Setae) der gegenüberliegenden Vorderflügel sich verhaken. Ultrastrukturell wurde der Cenchrus-Dornenfeldapparat bisher nicht untersucht (KING and AKAI, 1982).

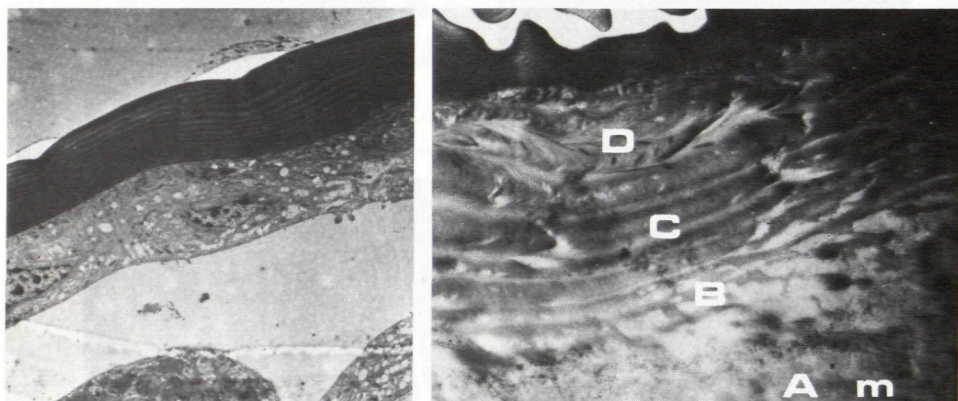


Abb. 6a: Kutikula des Thorax von *Tenthredo arcuata*, 2100 x.

Abb. 6b: Kutikula des Cenchrus von *Tenthredo arcuata*. Schicht B, C, D (B, C, D), Mikrovillisaum (m). 12000 x.

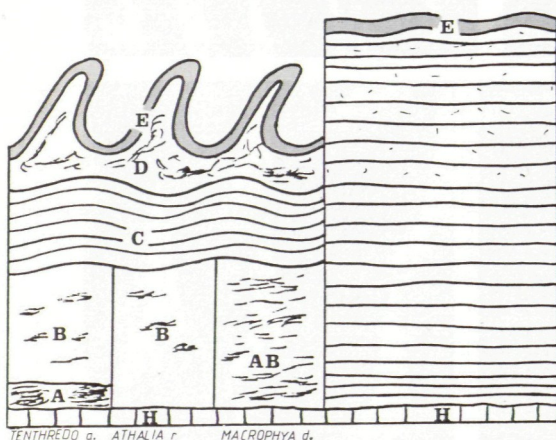


Fig. 2

Fig. 2: Schematische Gegenüberstellung der Kutikula am Cenchrus (links) und am Thorax (rechts). Hypodermis (H), Epikutikula (E), Schichten (A/B, C, D).

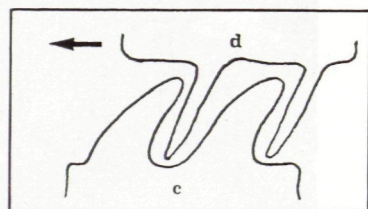


Fig. 3

Fig. 3: Schema des Einhakmechanismus. Cenchrus (c), Dornenfeld (d), blockierte Bewegungsrichtung des Flügels nach außen (Pfeil).

Auch bei den Symphyten sprechen unsere Ergebnisse für die Funktion der Cenchi als Einhakmechanismus (1). Dornenfeld und Cenchrus passen räumlich genau zusammen, wie schon MALLACH (1936) festgestellt hatte (2). Blättchen und Dornen weisen eine relativ konstante zahlenmäßige Beziehung zueinander auf (3). Die Tatsache, daß das Dornenfeld immer deutlich größer ist als der Cenchrus, sichert das Zusammentreffen der beiden Strukturen (4). Den gleichen Zweck verfolgt die mehr oder weniger stark ausgeprägte Erhöhung der Cenchi, bzw. ihre ansatzweise gestielte Form (5). Der Blättchenbesatz nur auf der Cenchrusoberseite kann als Spezialisierung in Richtung auf einen Einhakmechanismus gewertet werden (6), der in TEM-Präparaten erkennbare Querschnitt der Blättchen macht eine starke Rückhaltewirkung beim Einführen der Dornen leicht vorstellbar (Fig. 3).

Funktionelle Versuche von MALLACH (1936) an lebenden Symphyten zeigten, daß das operative Entfernen oder Zerstören eines Cenchrus immer zum Abrutschen und Hängenlassen des entsprechenden Flügels führte. Zusätzlich zur mechanischen Haftvorrichtung vermutet MALLACH (1973) die Mitwirkung einer Adhäsionsflüssigkeit bei der Haftung. Untersuchungen am Pulvillus von *Calliphora erythrocephala* zeigten das Vorhandensein eines, von den Körperoberflächenlipiden unterschiedlichen Adhäsionssekrets (BAUCHHENS, 1979). Die Hypodermiszellen des Symphytencenchrus wiesen jedoch nicht die Charakteristica lipidsezernierender Zellen auf, wie stark entwickeltes, glattes endoplasmatisches Retikulum und große Lipideinschlüsse. Drüsenausführgänge fehlten in der Cenchruskutikula. Das spricht gegen eine Interpretation der Hypodermis des Cenchrus als Drüsenepithel. Es ist also anzunehmen, daß die Rückhaltkraft für die Flügel nur durch die mechanische Verzahnung von Blättchen und Dornen erreicht wird.

Die Frage nach der Verbindung des Cenchrus mit dem Hämolympхраum des Thorax konnte eindeutig beantwortet werden. Es besteht eine mehr oder weniger breite Verbindung des Cenchrus zum Thorax. Die Cenchi sind Ausstülpungen des gesamten Integumentes und keine bloßen Kutikulabildungen. Ausstülpungen des Integumentes wurden auch bei anderen Arthropoden beschrieben, so beispielsweise an den Pulvillen von *Calliphora erythrocephala* (BAUCHHENS, 1979 A/B). Muskel- und Nervengewebe fehlen den Cenchi. Damit kann eine aktive Bewegungsmöglichkeit, sowie eine Sinnesfunktion der Cenchi ausgeschlossen werden. Das auffälligste Merkmal der Cenchruskutikula war das Auftreten einer faserarmen bis faserlosen Schicht. Ähnliche Schichten beschreibt BAUCHHENS (1979 A) in der Pulvillenkutikula von *Calliphora erythrocephala* als "homogene und gelatinöse" Endkutikula. Dieser Aufbau entspricht nicht der typischen Insektenkutikula (NEVILLE, 1969; NEVILLE und LUKE, 1969; BOULIGAND, 1965). Man könnte diese lockere Schicht spekulativ als ein Elastizität verleihendes Element betrachten, welches zusammen mit der, im Vergleich zum Thorax dünnen Kutikula der Cenchrusunterseite, dem Cenchrus eine gewisse passive Beweglichkeit ermöglicht. Dies erscheint im Hinblick auf die Rückhaltfunktion für die Vorderflügel notwendig.

Zusammenfassung:

Die Cenchi sind paarige, blasige Gebilde am Metascutum aller Symphyten, mit Ausnahme der Cephidae. In der Ruhelage der Flügel kommt auf die Cenchi das Dornenfeld auf dem Analfeld des Vorderflügels zu liegen. Dieser sogenannte Cenchrus-Dornenfeld-Apparat wurde mit Hilfe ultrastruktureller Methoden untersucht. Die Oberflächenstrukturen – Blättchen am Cenchrus, Dornen auf dem Dornenfeld – wurden im Rasterelektronenmikroskop beschrieben und mit morphometrischen Methoden ausgewertet. Die Ultrastruktur von Kutikula und zellulärem Inhalt der Cenchi, sowie die Verbindung des Cenchrus zum Hämolympхраum des Thorax wurde im Transmissionselektronenmikroskop (TEM) untersucht. Vertreter aller sechs Symphyten Überfamilien wurden in die Arbeit miteinbezogen.

Die Cenchi, die Oberflächen zwischen $0,05$ und $0,4 \mu\text{m}^2$ haben, sind von einer bestimmten Zahl von Blättchen besetzt (100 - 500). Die Zahl der Blättchen auf $100 \mu\text{m}^2$ beträgt zwischen eins und drei. Ähnliche Werte ergaben die Flächendichten der Dornen, allerdings bei einer Dornenfeldoberfläche, die ein Vielfaches der Cenchrusoberfläche ist. Das Zahlenverhältnis von Blättchen zu Dornen, der wichtigste morphologisch erhobene Parameter, liegt bei allen untersuchten Arten, ausgenommen *Xyela* zwischen einem und zwei Blättchen pro Dorne.

Im TEM wurde festgestellt, daß die Cenchri mit dem Hämolympdraum des Thorax verbunden sind. Muskelgewebe, Nerbengewebe, Sinneszellen und andere zelluläre Elemente wurden in den Cenchri nicht gefunden. Die Cenchruskutikula unterscheidet sich markant von der des übrigen Thorax. Sie ist dünner – vor allem unterseits – und zeigt einen deutlich geschichteten Aufbau. Sie wird von der den Cenchrus auskleidenden Hypodermis gebildet. Die Befunde wurden im Sinne einer Funktion des Cenchrus-Dornenfeld-Apparates als Rückhaltemechanismus interpretiert. Die Dornen haken in die Cenchrusblättchen ein und fixieren so die Vorderflügel in der Ruhelage.

Literatur:

- ARORA, G.L. (1956): The relationship of the Symphyta (Hymenoptera) to other orders of insects on the basis of adult external Morphology. – Res. Bull. East Punjab Univ., Zool., **90**: 85 - 119.
- BAUCHHENSS, E. (1979a): Die Pulvillen von *Calliphora erythrocephala* (Diptera, Brachycera) als Adhäsionsorgane. – Zoomorphologie, **93**: 99 - 123.
- (1979): Die Pulvillen von *Calliphora erythrocephala* als Adhäsionsorgane. – Diss. Univ. München, 86 pp.
- BOULIGAND, Y. (1965): Sur une architecture torsadée repandue dans de nombreuses cuticules d'arthropodes. – C.R. Acad. Sci. Paris, **261**: 3665 - 3668.
- COMMON, I.F.B. (1967): A wing-locking or stridulatory device in Lepidoptera. – J. austr. entomol. Soc., **8**: 121 - 125.
- HENNESSEY, R.D. (1981): At-rest setal wing coupling and restraining mechanism in the Encyrtidae. – Ann. entomol. Soc. Am., **74**: 172 - 176.
- KING, R.C. and AKAI, H. (1982): Insect Ultrastructure. – New York, London, 477 pp.
- LAWSON, F.A. and CHU, J. (1974): Wing coupling in a bark louse: A light and SEM study. – J. can. entomol. Soc., **47**: 136 - 140.
- MALLACH, N. (1936): Über Bau und Funktion der Cenchri am Tenthredinoidenthorax. – Dissertation München, Zool. Institut der Universität München, 51 pp.
- MALLACH, N. jr. (1973): Zur Kenntnis der Kleinen Kiefern-Buschhornblattwespe, *Diprion pallipes* (Hym., Diprionidae). – Dissertation, Institut für angew. Zoologie, Universität München.
- NEVILLE, A.C. and LUKE, B.N. (1969): A two-system model for chitin-protein complexes in insect cuticles. – Tissue & Cell, **1**: 689 - 707.
- (1975): Biology of the Arthropod Cuticle. – Berlin - Heidelberg - New York, 448 pp.
- REYNOLDS, E.S. (1963): The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. – J. Cell Biol., **17**: 208.
- RIEK, E.F. (1967): Structures of unknown, possibly stridulatory function on the wings and body of Neuroptera; with an appendix on other endopterygote orders. – Austr. J. Zool., **15**: 337 - 348.
- SCHEDL, W. (1981): Imenotteri Sinfiti. – In: Grande enciclopedia illustrata degli animali, Verona - Milano, p. 55 - 58.
- SCHROTT, A. (1982): Vergleichende Morphologie und Feinstruktur der Cenchri bei symphyten Hymenopteren. – Dissertation, Inst. f. Zoologie, Universität Innsbruck, 105 pp.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [73](#)

Autor(en)/Author(s): Schrott Anneliese

Artikel/Article: [Vergleichende Morphologie und Ultrastruktur des Cenchrus-Dornenfeldapparates bei Pflanzenwespen \(Insecta: Hymenoptera, Symphyta\). 159-168](#)