

L  
716  
H

Das Reproduktionssystem von  
*Cyrtodiopsis whitei* Curran (Diopsidae, Diptera)  
unter besonderer Berücksichtigung  
der inneren weiblichen Geschlechtsorgane

von

MARION KOTRBA

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 33  
1993

Herausgeber:  
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM  
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG  
BONN

## BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten sind an die Schriftleitung zu richten; Bestellungen und Tauschangebote bitte an die Bibliothek des Instituts.

---

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication should be addressed to the editor. Purchase orders and requests for exchange please address to the library of the institute.

---

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série doit être adressée à l'éditeur. Commandes et demandes pour échanges adresser à la bibliothèque de l'institut, s. v. p.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 33, 1993

Preis: 32,— DM

Schriftleitung/Editor:

G. Rheinwald

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1, Germany

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1

ISBN 3-925382-35-6

ISSN 0302-671X

Das Reproduktionssystem von  
*Cyrtodiopsis whitei* Curran (Diopsidae, Diptera)  
unter besonderer Berücksichtigung  
der inneren weiblichen Geschlechtsorgane

von

MARION KOTRBA



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 33  
1993

Herausgeber:  
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM  
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG  
BONN

Die Deutsche Bibliothek — CIP-Einheitsaufnahme

**Kotrba, M.:**

Das Reproduktionssystem von *Cyrtodiopsis whitei* Curran (Diopsidae, Diptera) unter besonderer Berücksichtigung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane / by M. Kotrba. Hrsg.: Zoolog. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn. — Bonn: Zoolog. Forschungsinst. und Museum Alexander Koenig, 1993.

(Bonner zoologische Monographien ; Nr. 33)

ISBN 3-925382-35-6

NE: GT

## Inhalt

	Seite
Einleitung .....	5
Danksagung .....	6
Material und Methoden .....	7
Ergebnisse .....	9
Weibliches Reproduktionssystem .....	9
Äußere Merkmale des weiblichen Abdomen .....	9
Situs des weiblichen Abdomen .....	11
Übersicht über die inneren weiblichen Geschlechtsorgane .....	11
Ovarien .....	13
Eier .....	13
Laterale Ovidukte .....	16
Oviductus communis .....	18
Vagina .....	19
Ventrales Receptaculum .....	30
Spermatheken .....	34
Akzessorische Drüsen .....	46
Innervierung .....	47
Männliches Reproduktionssystem .....	51
Äußere männliche Geschlechtsorgane .....	51
Innere männliche Geschlechtsorgane .....	54
Spermatozoen .....	59
Reproduktionsgeschehen .....	64
Kopulation .....	64
Spermatransfer mittels Spermatophore .....	67
Eiablage .....	75
Diskussion .....	82
1. Funktionelle Aspekte des Reproduktionssystems .....	83
2. Vergleichende Aspekte des Reproduktionssystems .....	91
Zusammenfassung .....	105
Literatur .....	106

„The genitalia of insects are as vital to the race as the mouthparts are to the individual. . . . These organs have had to respond to all the changes of form, habits and habitats of the organism, as well as to physiological differences, and it is our duty to interpret them as adaptations to function, even if we describe them in terms of morphology, the same as we have done with the mouthparts. If we do this, I believe we shall add greatly to the strength of the foundations of our taxonomic edifice and add enormously to the superstructure“ (Muir 1930).

## EINLEITUNG

Die Stielaugenfliege *Cyrtodiopsis whitei* Curran, 1936 (Diopsidae, Diptera) (Abb.1) ist im tropischen Regenwald Malaysias beheimatet. Dort ist sie tagsüber an Bachufern zu finden, nachts versammeln sich die Tiere an geschützt herabhängenden, dünnen Pflanzenteilen zu kleinen Schlafgesellschaften. Biologie und Verhalten von *C. whitei* sind in mehreren Arbeiten von Burkhardt & de la Motte (1983a, 1983b, 1985, 1986, 1987, de la Motte & Burkhardt 1983) beschrieben.



Abb.1: *Cyrtodiopsis whitei*. Im Verhältnis zur Körperlänge sind die Augenstiele großer Männchen (links) wesentlich länger als die etwa gleich großer Weibchen (rechts). Balkenlänge 5000  $\mu\text{m}$ .

Bei der Forschung nach Ursprung und Funktion der langen, stark sexualdimorphen Augenstiele von *C. whitei* ist im Laufe der Jahre neben der Sehphysiologie zunehmend auch die Fortpflanzungsbiologie dieser Tiere ins Zentrum wissenschaftlichen Interesses gerückt. Bereits gut untersucht ist in diesem Zusammenhang die Bildung der Schlafgesellschaften, bei der unter anderem Konkurrenz zwischen den Männchen und weibliche Zuchtwahl eine Rolle spielen (Burkhardt & de la Motte 1987, 1988, Kotrba 1985). Die Zahl der weiblichen Schlafgenossinnen eines Männchens, wie auch die Zahl seiner Kopulationen am Schlafplatz, sind positiv mit seiner Körpergröße korreliert. Die erhöhte Kopulationsrate großer Männchen am Schlafplatz scheint allerdings unerheblich, wenn man die hohe Kopulationshäufigkeit und Promiskuität bedenkt, die tagsüber bei *C. whitei*-Weibchen beobachtet wurde (s. „Kopulation“). Notwendige Voraussetzung für eine Interpretation dieser Ergebnisse ist die Kenntnis der Vorgänge bei der Spermaübertragung und -speicherung, sowie bei der Befruchtung der Eier.

Obwohl einigen Diopsidenarten als Reis- bzw. Maisschädlinge wirtschaftliche Bedeutung zukommt (Feijen 1989), ist nur wenig über ihr Reproduktionssystem bekannt. Die spärliche, aus der Literatur verfügbare Information über die Geschlechtsorgane von Diopsiden (Zusammenfassung der Literatur in Feijen 1989) konzentriert sich fast ausschließlich auf äußerlich sichtbare Teile und einige wenige, stark sklerotisierte Teile im Körperinneren. Ebenso gibt es zwar einige Verhaltensbeobachtungen zu Kopulation und Eiablage, jedoch keinerlei Befunde über die inneren Vorgänge bei Spermatransfer und Befruchtung. Um diese Lücken zu schließen, wurde die Morphologie des weiblichen Reproduktionstraktes von *C. whitei* im Detail, sowie die Morphologie der Eier, der männlichen Geschlechtsorgane und der Spermatozoen untersucht. Die Vorgänge bei Kopulation und Eiablage wurden anhand von Verhaltensbeobachtungen und zu bestimmten Zeitpunkten während der untersuchten Verhaltenskontexte fixierten Präparaten rekonstruiert.

Detaillierte Angaben über Morphologie und Funktion der inneren Geschlechtsorgane liegen überhaupt erst bei wenigen acalyptraten Fliegen vor. Eine umfassende Beschreibung des Reproduktionssystems von *C. whitei* kann deshalb nicht nur zur Interpretation des artspezifischen Fortpflanzungsverhaltens, sondern auch zum Verständnis des Reproduktionsgeschehens bei den Acalyptraten im allgemeinen beitragen. Nicht zuletzt mag sie als Ausgangspunkt dienen für zukünftige Untersuchungen im Hinblick auf die Phylogenie der acalyptraten Schizophora, indem sie Merkmale der inneren weiblichen Geschlechtsorgane aufzeigt, welche sich für eine vergleichende Untersuchung anbieten, bisher aber nicht berücksichtigt wurden.

## DANKSAGUNG

Ich danke Herrn Professor Dr. D. Burkhardt, der mir als Doktorvater die Bearbeitung dieses fesselnden Themas ermöglichte, indem er mir Versuchstiere, Arbeitsplatz und -mittel großzügig zur Verfügung stellte. Bei ihm und den restlichen Mitgliedern des Instituts für Zoologie in Regensburg fand meine Arbeit stets freundliche Unterstützung. Wertvolle Anmerkungen zum Manuskript erhielt ich vor allem von Herrn Professor Dr. Darnhofer-Demar und Herrn Dr. Lunau an der Universität Regensburg sowie Herrn Dr. Ulrich am Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Koenig in Bonn. Schließlich möchte ich mich bei M. Hauser (*Megamerina dolium*), R. Miller (*Spaniocelyphus umzundusia*), J. Wilkinson (*Cyrtodiopsis dalmanni*) und der Firma Bayer AG (*Ceratitis capitata*) für die Überlassung von Tiermaterial bedanken.

## MATERIAL UND METHODEN

Die untersuchten Tiere entstammten einer Zucht an der Universität Regensburg. Dabei handelt es sich um Nachkommen von aus Malaysia eingeführten Tieren der Art *Cyrtodopsis whitei*. Die Zucht wird alle 1—2 Jahre durch Freilandfänge aufgefrischt. Den Verhältnissen im natürlichen Habitat entsprechend, erfolgt die Haltung der Tiere bei einer Temperatur von 24—27 °C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von ca. 85%. Ein äquatorialer Tag-Nacht-Wechsel wird durch Hell- und Dunkelperioden von je 12 Stunden Dauer simuliert.

*C. whitei* erreicht ca. 12 Tage nach dem Schlüpfen die Geschlechtsreife (de la Motte & Burkhardt 1983), die Lebensdauer beträgt bis zu einem Jahr (Burkhardt & de la Motte 1987). Für die vorliegenden Untersuchungen wurden 1—6 Monate alte Tiere verwendet, um zu gewährleisten, daß mit geschlechtsreifen, aber nicht überalterten Tieren gearbeitet wurde.

Sollten in den Versuchen zur Spermaübertragung jungfräuliche Weibchen eingesetzt werden, so wurden diese 1—2 Tage nach dem Schlüpfen aussortiert und bis zum Versuch in einem gesonderten Käfig gehalten. Die männlichen Versuchstiere hingegen wurden in einem Käfig mit gemischtgeschlechtlicher Population gehalten und erst wenige Tage vor dem Versuch in einem separaten Käfig isoliert, um eine Erschöpfung ihres Spermavorrats auszuschließen. Die Versuchstiere für alle anderen Untersuchungen stammten ebenfalls aus Käfigen mit gemischtgeschlechtlichen Populationen, die Weibchen waren deshalb in der Regel mehrfach begattet.

Die Versuche zur Kopulation bzw. Spermaübertragung wurden in den ersten Tagesstunden durchgeführt, da die Kopulationshäufigkeit in dieser Zeit am größten ist (Abb.34). Sollten Paare während der Kopulation fixiert werden, so wurden die Tiere in Plastikröhrchen zusammengesetzt und 15, 30 oder 40 s nach Beginn der Kopulation aus dem Röhrchen in flüssigen Stickstoff geworfen. Außerdem wurden Weibchen in verschiedenen Zeitintervallen nach einer oder mehreren Kopulationen getötet und fixiert. Die Daten zur Kopulationsaktivität im Tagesverlauf (Abb.34) stammen aus Laborversuchen, in denen Populationen aus jeweils 7 Weibchen und 5 verschieden großen Männchen an insgesamt 3 Tagen während der gesamten Helligkeitsphase beobachtet wurden (Kotrba 1985).

Zur Fixierung während der Eiablage wurden Weibchen 5—8 s nach Einnehmen der Eiablagehaltung in flüssigen Stickstoff geworfen. Die Daten zur Eiablageaktivität im Tagesverlauf (Abb.41) wurden freundlicherweise von Prof. Dr. D. Burkhardt und Dr. I. de la Motte zur Verfügung gestellt. Sie stammen aus Laborversuchen, in denen Populationen aus 6—7 Weibchen und unterschiedlich vielen Männchen an insgesamt 25 Tagen während der gesamten Helligkeitsphase beobachtet wurden.

Frisch getötete Tiere wurden in Insektenringer präpariert, fixierte Abdomina in 70%igem Ethanol. Zur Untersuchung der inneren Geschlechtsorgane wurde der gesamte Reproduktionstrakt mitsamt den anhängenden äußeren Geschlechtsorganen entnommen. Der männliche Kopulationsapparat läßt sich präparativ herausklappen,

indem man das Abdomen von ventral her eröffnet und das Phallapodem mit einer feinen Pinzette caudad bewegt. Die Darstellung der Innervierung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane erfolgte durch Füllung mit  $\text{CoCl}_2$  vom Abdominalnerv her und anschließende Silberverstärkung nach Bacon & Altman (1977). Die äußere Morphologie der Spermatozoen wurde an Zupfpräparaten von Hoden und Spermatheken untersucht, die der Eier an natürlich abgelegten und an aus Ovarien herauspräparierten Eiern. Von den Weibchen ausgeschiedene Spermatophorenhüllen konnten von den Schlaffäden abgesammelt werden.

Es wurden Totalpräparate, Dickschnitte, Semidünnschnitte und Ultradünnschnitte untersucht. Für die Lichtmikroskopie wurde je nach Anforderungen mit 70%igem Ethanol oder mit Bouin fixiert. Totalpräparate wurden mit Toluidinblau angefärbt und in Canadabalsam eingeschlossen oder zur selektiven Darstellung cuticulärer Strukturen in Polyvinylalcohol mit einem Zusatz von Direkttiefschwarz<sup>1)</sup> (Streng 1976) eingeschlossen. Semidünnschnitte von in Durcupan eingebetteten Präparaten wurden nach Richardson (1960) oder nach van Even (1987) angefärbt. Zur Elektronenmikroskopie erfolgte die Fixierung nach Karnovsky (1965), für Transmissionselektronenmikroskopie außerdem eine Kontrastierung der Ultradünnschnitte nach Reynolds (1963). Eine eingehendere Beschreibung der angewandten Methoden findet sich bei Kotrba (1991).

Die relativen Lagebezeichnungen „proximal“ und „distal“ sind auf die Vulva bzw. das Phallotrema bezogen. Bei der Beschreibung von Zellen bzw. Zellschichten bezeichnet „basal“ die dem Hämolympdraum zugewandte, „apikal“ die dem Lumen zugewandte Region. Größenangaben erfolgen in der Regel gerundet. Dabei ist zu beachten, daß die Größe des gesamten Reproduktionstraktes und somit auch der einzelnen Organe individuell sehr unterschiedlich sein kann. Dort, wo zur Vergleichbarkeit mit Literaturdaten oder zu Volumensberechnungen exakte Angaben vonnöten sind, werden Mittelwert, Standardabweichung und Anzahl der Meßwerte in der Form  $\bar{x} (\pm se; n)$  angegeben.

Bedingt durch die umfangreiche Thematik sind die Ergebnisse relativ heterogen. Teile der Diskussion, die sich auf die Interpretation einzelner Details bzw. auf den Vergleich mit Literaturdaten beziehen, sind deshalb in den Ergebnisteil integriert. Alle derartigen Aussagen sind durch die kleinere Schrift eindeutig von den Ergebnissen abgesetzt.

---

<sup>1)</sup> Direkttiefschwarz EW CHROMA 1B 233

## ERGEBNISSE

### WEIBLICHES REPRODUKTIONSSYSTEM

#### Äußere Merkmale des weiblichen Abdomen

Das Abdomen von *Cyrtodiopsis whitei* ist lang und schlank, in etwa keulenförmig, wobei die ersten zwei Abdominalsegmente einen sehr schlanken Stiel bilden (Abb.2, 3). Ein Ovipositor ist nicht ausgebildet.

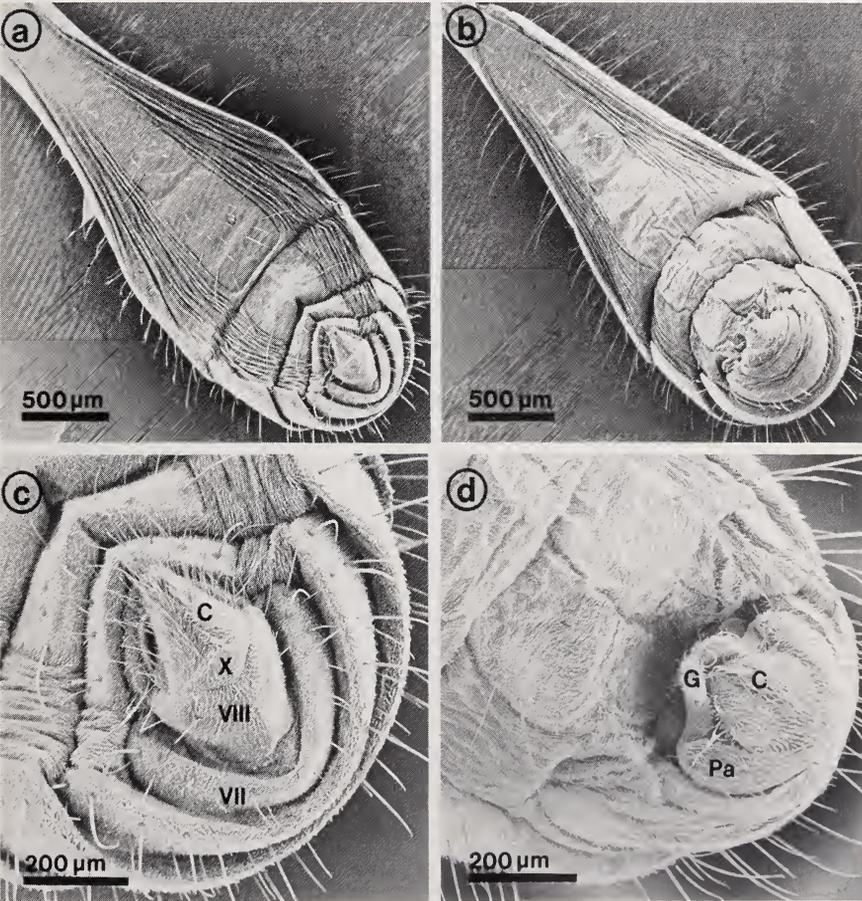


Abb.2: Abdomen von *C. whitei*, Ventralansicht, REM. (a, c) weibliches Abdomen; (b, d): männliches Abdomen.

VII: Tergum 7, VIII: Tergum 8, X: Tergum 10, C: Cercus, Pa: Periandrium, G: Gonostyli.

Die Tergite 1—3 sind zu einem Syntergit verschmolzen, die nachfolgenden Tergite 4—7 normal ausgebildet. Tergit 8 ist in zwei Platten unterteilt, die sich in der Mitte berühren. Die Sternite 1—7 (Abb.3a) sind normal ausgebildet, jedoch liegt zwischen den Sterniten 1 und 2 ein zusätzliches kleines, spangenförmiges Sklerit. Sternit 7 ist seitlich über schmale, sklerotisierte Bänder mit Tergit 7 verbunden. In diesen Bändern münden die siebenten und hintersten Abdominalstigmen, während alle vorangehenden Stigmen in der Pleuralmembran nahe dem mittleren lateralen Rand der Tergite münden. Sternum 8 ist größtenteils membranös, trägt aber an seinem caudalen Rand 2 sklerotisierte, behaarte Bereiche, die den Vorderrand der Vulva begrenzen. Das 9. Segment weist keine äußerlichen Sklerotisierungen auf. Hinter der Vulva liegt die in etwa dreieckige Subanalplatte. Sie faßt, zusammen mit dem Tergum 10 und den ventrolateral am Tergum 10 ansetzenden Cerci, den Anus ein. Die Cerci sind eingliedrig und zeigen im ausgestreckten Zustand (z. B. bei Eiablage und Kopulation) caudad. In der Ruhe wird das Abdomenende ventrad eingekrümmt, so daß die Cerci ventrad bis craniad weisen (Abb.2a).

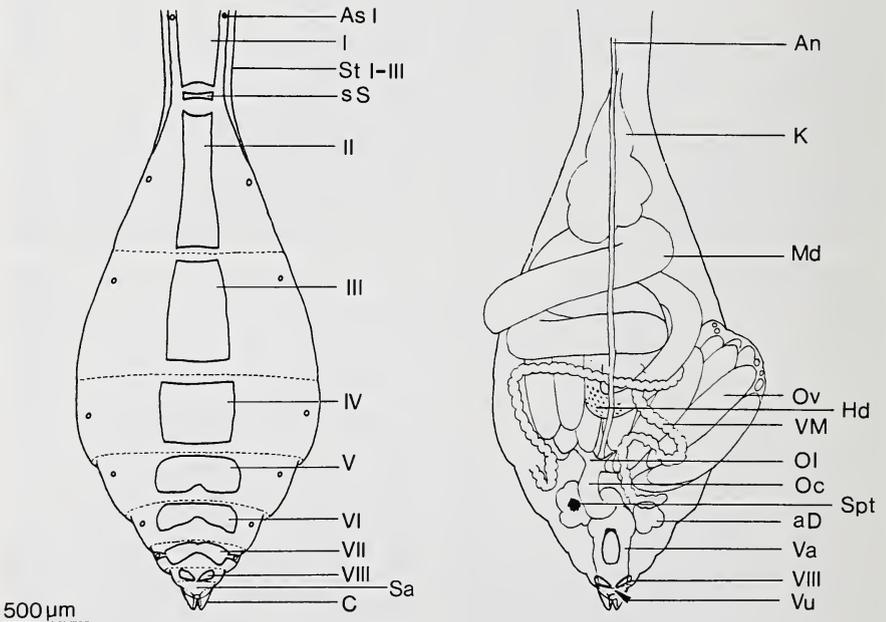


Abb.3: Weibliches Abdomen von *C. whitei*. (a) Ventralansicht; (b) ventrale Körperwand und Fettkörper entfernt.

I-VIII: Sternit 1—8, aD: akzessorische Drüse, An: Abdominalnerv, As I: 1. Abdominalstigma, C: Cercus, Hd: Hinterdarm, K: Kropf, Md: Mitteldarm, Oc: Oviductus communis, Ol: Oviductus lateralis, Ov: Ovar, Sa: Subanalplatte, Spt: Spermathek, sS: spangenförmiges Sklerit, St: Syntergum, Va: Vagina, VM: Vas Malpighii, Vu: Vulva.

In der Zählung bzw. Benennung der verschiedenen Sklerite stimmen die bisherigen Bearbeiter nicht überein. Die hier gewählte Benennung folgt Feijen (1989), der in seiner Monographie über die Diopsidae die äußere Morphologie des Diopsidenabdomens beschrieben und dabei die gesamte bisherige Diopsidenliteratur berücksichtigt hat. Die Subanalplatte entspricht nach Feijen wahrscheinlich dem Sternum 10. Ob die Bezeichnungen Tergum 10, bzw. Sternum 10 im strengen Sinne anwendbar sind, bleibt jedoch zu prüfen. Ansonsten wären die etwas weiter gefaßten Begriffe Epi-proct und Hypoproct (Peterson 1987), bzw. Supraanalplatte und Subanalplatte anzuwenden.

Das Fehlen eines distinkten Tergit 9 ist bei den Cyclorrhapha die Regel (McAlpine 1981), Sternit 9 ist nach Peterson (1987) bei den Diopsidae entweder völlig membranös oder zu einer internen sklerotisierten Struktur umgebildet.

Die Subanalplatte trägt nahe dem terminalen Ende zwei median nahe beieinanderstehende Setae, die fast die Länge der Cerci erreichen (Abb.3, 44). Bei mechanischer Reizung dieser Setae stülpen die Weibchen reflexartig die Vagina etwas heraus, wobei ventral eine sklerotisierte Ringstruktur teilweise sichtbar wird. Dieses Verhalten spielt bei der Kopulation (s. dort) eine Rolle.

### **Situs des weiblichen Abdomen**

Eröffnet man das weibliche Abdomen von ventral her (Abb.3b), so findet man unter einer Fettkörperschicht die Schlingen des Mitteldarmes, auf deren vorderem Teil der dünnwandige Kropf liegt. Der Hinterdarm, erkennbar an der Abzweigung der Malpighischen Gefäße und an den durchscheinenden Cuticulazähnen, verschwindet zwischen den Ovarien und verläuft dorsal von Oviductus communis und Vagina zum Anus. Ventral in der Mittellinie verläuft der Abdominalnerv. Nach Entfernung von Kropf und Mitteldarm werden die Ovarien ganz sichtbar, die durch Tracheen zwischen den Mitteldarmschlingen und dem dorsalen Diaphragma verankert sind. Enthalten die Ovarien Eier, so können sie sich bis ins 3. Abdominalsegment cranial erstrecken. Die beiden lateralen Ovidukte münden in den Oviductus communis und dieser in das craniale Ende der Vagina, die in den Segmenten 6—8 liegt.

### **Übersicht über die inneren weiblichen Geschlechtsorgane**

Von den paarigen Ovarien kommend, vereinigen sich die kurzen lateralen Ovidukte zum s-förmig gekrümmten Oviductus communis, der in das craniale Ende der muskulösen Vagina übergeht (Abb.3b, 8). In diese münden dorsal die zwei Spermathekengänge und etwas caudal davon die Ausführgänge der paarigen akzessorischen Drüsen. Der linke Spermathekegang trägt eine, der rechte zwei Spermatheken. In der ventralen Wand der Vagina liegt ein unpaares ventrales Receptaculum, welches distal in 30—40 Kammern unterteilt ist, und weiter caudal ein sklerotisierter Ring, der ein Polster aus besonders differenzierten Epithelzellen umschließt. Die Vulva mündet hinter dem Sternum 8 nach außen.

Die Literatur enthält nur wenige Befunde über die inneren weiblichen Geschlechtsorgane von Diopsiden, die über eine Beschreibung der Spermatheken hinausgehen.

Van Bruggens (1961) Zeichnungen von *Diopsis thoracica*, *Diopsis* cf. *circularis* und *Diasemopsis* cf. *basalis* wurden offensichtlich anhand mazerierter Präparate erstellt. Außer den Spermatheken ist jeweils eine mehr oder weniger ringförmige Struktur zu erkennen, die dem sklerotisierten Ring von *C. whitei* entsprechen dürfte. Die Form der Vagina und die Position des sklerotisierten Ringes ist nicht nachvollziehbar, ein ventrales Receptaculum und akzessorische Drüsen fehlen.

Eine realistischere Darstellung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane von *Diopsis subnotata* stammt von Tan (1965, Fig. 73). Die Zeichnung zeigt ein unmazeriertes Totalpräparat mit einem sklerotisierten Ring in der ventralen Wand der Vagina und mit drei dorsalen Spermatheken. Akzessorische Drüsen fehlen. An der Stelle des ventralen Receptaculum ist ein schwarzer Fleck eingezeichnet. Leider wurde diese Struktur weder in der Abbildung beschriftet noch im Text erwähnt.

Kumar & Nutsugah (1976) stellen schematisch Ovarien, Vagina, drei Spermatheken und zwei akzessorische Drüsen von *Diopsis thoracica* dar. Der Text enthält kaum zusätzliche Informationen. Eine weitere Arbeit von Kumar (1978b) befaßt sich mit den weiblichen Geschlechtsorganen von *Sphyracephala hearseyana*. Hier werden Ovarien, Ovidukte, Vagina und drei Spermatheken beschrieben. Akzessorische Drüsen werden als fehlend angegeben, ein sklerotisierter Ring oder ein ventrales Receptaculum nicht erwähnt. Die Vagina mündet durch den Gonoporus in ein muskulöses Atrium, welches mit einer dicken, dornigen Intima ausgekleidet ist. Die Vulva liegt zwischen den Sterniten 7 und 8. Diese Befunde lassen sich mit den Verhältnissen bei *C. whitei* nicht vergleichen, was teilweise an der relativ entfernten Verwandtschaft der beiden untersuchten Arten liegen mag.

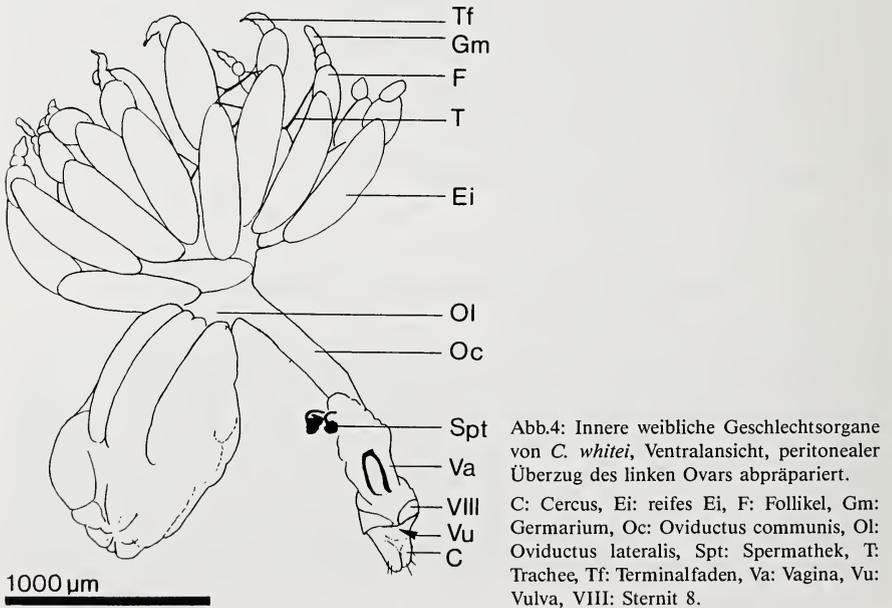


Abb.4: Innere weibliche Geschlechtsorgane von *C. whitei*, Ventralansicht, peritonealer Überzug des linken Ovars abpräpariert.

C: Cercus, Ei: reifes Ei, F: Follikel, Gm: Germarium, Oc: Oviductus communis, Ol: Oviductus lateralis, Spt: Spermathek, T: Trachee, Tf: Terminalfaden, Va: Vagina, Vu: Vulva, VIII: Sternit 8.

## Ovarien

Die eiförmigen Ovarien können, wenn sie reife Eier enthalten, eine Länge von  $1200\ \mu\text{m}$  erreichen (Abb.3b, 4). Sie erstrecken sich dann vom 5. bis ins 3. Abdominalsegment. Jedes Ovar besteht aus 11–16 merostisch polytrophen Ovariolen, wobei sich ihre Anzahl im linken und rechten Ovar meist um 1–2 unterscheidet.

Der craniale Pol der Ovarien ist abgerundet und weist kein terminales Aufhängungsband auf. Die Ovarien sind durch Tracheen zwischen dem dorsalen Diaphragma und dem Mitteldarm aufgehängt, und feine Tracheen verbinden auch die Ovariolen untereinander. Zusätzlich hält ein peritonealer Überzug aus netzartig verzweigten, anastomosierenden Muskelzellen die Ovariolen zusammen. Im Nativpräparat unter Ringer führen die Ovarien langsame Kontraktionen aus.

Jede Ovariolen ist von einer geschlossenen Epithelschicht umgeben (Abb.5). Darüberhinaus enthält die Ovariolenwand Muskelfasern, welche auch die einzelnen Ovariolen im Nativpräparat zu Kontraktionen befähigen. Das craniale Ende der Ovariolen ist in dem die Ovarien umgebenden Muskelnetz über einen aus geldrollenartig übereinanderliegenden, flachen Zellen bestehenden Terminalfaden aufgehängt. Zur Ovariolen hin geht der Terminalfaden in einen größeren Klumpen scheinbar undifferenzierter Zellen über, das Germarium, welches nach proximal einzelne Follikel mit jeweils 16 Zellen abschnürt. Sie sind von einem hochprismatischen Follikelepithel umgeben und bleiben untereinander durch eine dem Terminalfaden ähnliche Zellsäule verbunden.

Das proximal an das Germarium anschließende Vitellarium enthält ca. 5 Follikel verschiedenen Alters. Je älter ein Follikel ist, desto größer ist die am proximalen Pol gelegene Eizelle, welche die 15 Nährzellen an das terminale Ende des Follikels verdrängt. Reife Eier erscheinen durch eine in das Hohlraumssystem des Chorions (s. „Eier“) eingelagerte Gasschicht im Nativpräparat im Auflicht strahlend weiß, im Durchlicht dunkel. Proximal der letzten Eikammer, die oft ein reifes Ei enthält, liegt in der Ovariolen ein Zellhaufen, der im Nativpräparat gelblich gefärbt sein kann. Die Ovariolen vereinigen sich in einem kurzen Calyx zum Oviductus lateralis (Abb.7).

Der Aufbau der Ovarien von *C. whitei* entspricht dem von früheren Autoren für andere höhere Dipteren beschriebenen (*Musca domestica* (Leydig 1867), *Drosophila melanogaster* (Miller 1965)). Nach Snodgrass (1935) repräsentiert das die Ovariolen umgebende Epithel die ursprüngliche mesodermale Wand der Gonaden. Das Follikelepithel geht, ebenso wie der Terminalfaden, aus den Epithelzellen des Germariums hervor, und sezerniert später das Chorion (Lindner 1949, Ulrich 1963). Bei den 16 in einem Follikel enthaltenen Zellen handelt es sich jeweils um die Tochterzellen einer Oogonie, von denen sich eine zur Eizelle entwickelt, während die anderen zu Nährzellen werden (Gilbert 1988). Reste der Follikel- und Nährzellen eines ehemaligen Follikels bilden den von Leydig (1867) als Corpus luteum bezeichneten Zellhaufen im proximalen Ende der Ovariolen.

## Eier

Die Eier haben eine mittlere Länge von  $841\ \mu\text{m}$  ( $\pm 24\ \mu\text{m}$ ;  $n=30$ ) und eine mittlere Breite von  $238\ \mu\text{m}$  ( $\pm 12\ \mu\text{m}$ ;  $n=30$ ). Sie sind in etwa kahnförmig, mit abgerundeten

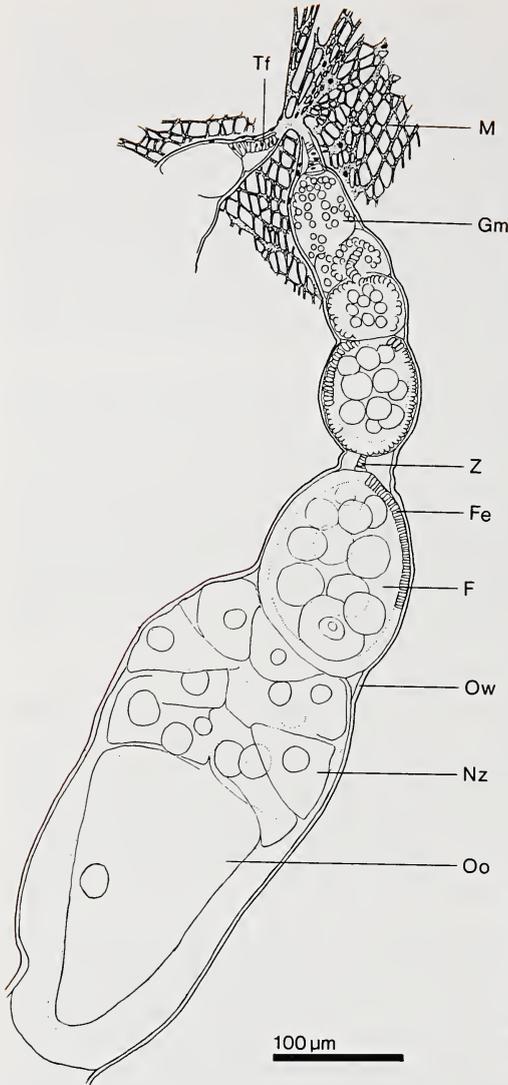


Abb.5: Ovariole von *C. whitei*, Zeichnung nach einem Nativpräparat (der letzte Follikel enthielt ein reifes Ei und wurde seiner Größe wegen nicht abgebildet).

F: Follikel, Fe: Follikelepithel, Gm: Germarium, M: Netzartiger Überzug aus anastomosierenden Muskelzellen (präparativ abgelöst), Nz: Nährzelle, Oo: Oocyte, Ow: Ovariolenwand, Tf: Terminalfaden, Z: Zellsäule.

Enden (Abb.6a). Das Ende, welches die Mikropyle trägt, erscheint etwas schlanker und stumpfer als das andere. In der Mittellinie der flacheren Oberseite des Eies verläuft ein niedriger Grat. Bei der Eiablage wird die Unterseite des Eies mit Hilfe eines Sekrets an das Substrat geklebt (Abb.6a).

Die Mikropyle liegt, nach den Verhältnissen im Ovar beurteilt, am cranialen Pol des Eies, der bei der Eiablage die Vagina zuletzt verläßt. Die einzige Öffnung der Mikropyle

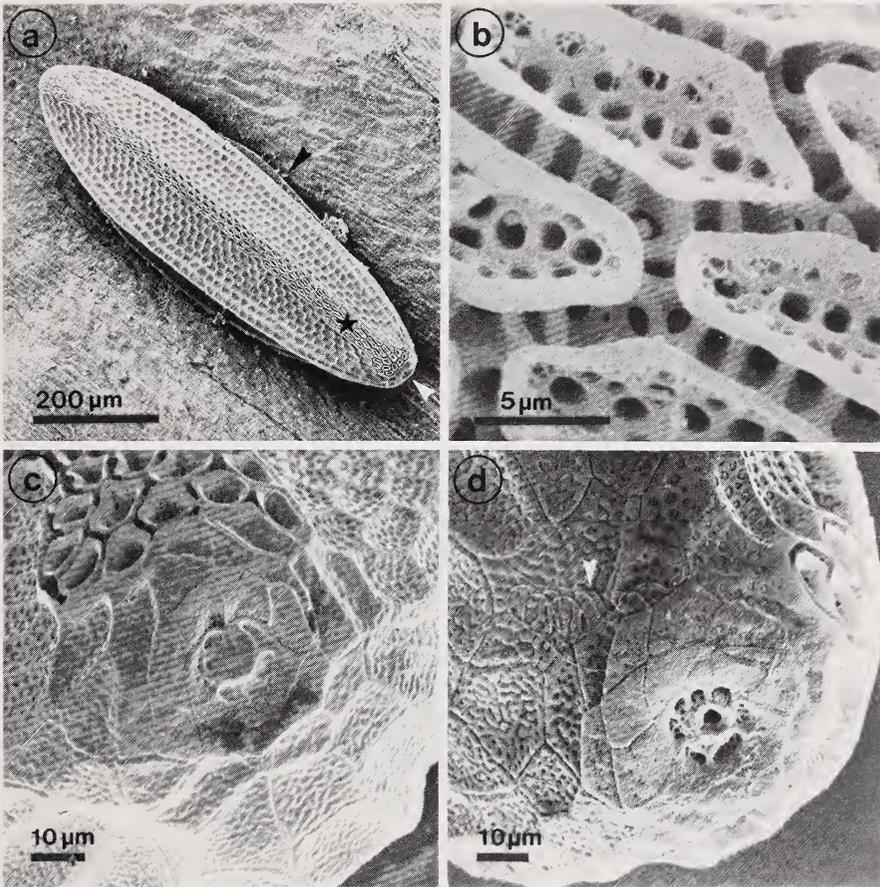


Abb.6: Ei von *C. whitei*, REM. (a) auf einem Maisblatt abgelegtes Ei, weißer Pfeil: Mikropyle, schwarzer Pfeil: Sekret, Stern: Grat; (b) Aufsicht auf die wabenartige Chorionstruktur des Grates; (c) Aufsicht auf die mit einer Sekretkappe versehene Mikropyle eines aus dem Ovar herauspräparierten Eies; (d) Aufsicht auf die offene Mikropyle eines abgelegten Eies mit aufgelagerten Spermatozoen (Pfeil).

hat einen Durchmesser von 3—4 μm (Abb.6c,d). Sie liegt im Zentrum einer radiären Speichenstruktur, die ihrerseits von einer Rosette aus schuppenförmigen Chorionplatten umgeben ist. Die Oberfläche des Grates und des runderen Eipols ist von einer wabenartigen, tief zerklüfteten Chorionstruktur bedeckt (Abb.6a,b). Sie ist stark wasserabweisend. Im REM erkennt man nebeneinanderliegende Wannen mit hohen, scharfkantigen Rändern. Der Grund der Wannen ist, ebenso wie die zwischen den Wannen liegenden tiefen Furchen, von Poren durchsetzt, deren Durchmesser bis zu 2 μm beträgt. Auch der Rest der Chorionoberfläche ist strukturiert: Die Oberseite des Eies ist beiderseits des Grates von flachen, hexagonalen Mulden bedeckt (Abb.6a), während die

Unterseite durch parallele Längsrippen unterteilt ist. Überall sind kleine Poren ausgebildet, deren Durchmesser unter  $0,1 \mu\text{m}$  liegt. Alle Poren stehen mit einem gasgefüllten Hohlraumssystem im basalen Bereich des Chorions in Verbindung (Abb.15).

Im Lebensraum von *C. whitei* an Bachufern des tropischen Regenwaldes können die Eier bei Regen oder Überschwemmungen zeitweise von Wasser bedeckt sein. In Anpassung daran ist ein Plastron (Hinton 1961) ausgebildet. In dem ausgedehnten Hohlraumssystem des Chorions wird eine Gashülle festgehalten, die über zahlreiche Poren mit dem umgebenden Medium und mit der Oocyte in Gasaustausch steht. So ist auch im Falle einer Überschwemmung die Sauerstoffversorgung des Embryos gewährleistet. Die hydrophobe Oberfläche des Grates verhindert, daß Wasser in die großen Poren eindringt. Beim Trockenfallen reißt die Wasseroberfläche hier besonders früh auf, so daß der direkte Kontakt zur Luft wiederhergestellt wird.

Eine Anpassung an zeitweise Überflutung beschreibt Sen (1921) bei den Eiern von *Sphyracephala hearseyana* (Diopsidae). Nach seinen Beobachtungen schlüpfen Larven sogar noch aus Eiern, die drei Wochen lang unter Wasser gehalten worden waren.

Das Ooplasma reifer Eier enthält zahlreiche Lipidtropfen und Dottervakuolen (Abb.15, 44). Auf der Cytoplasmamembran der Oocyte liegt die etwa  $3 \mu\text{m}$  dicke Membrana vitellina. Ihr folgt nach außen hin die weniger als  $0,5 \mu\text{m}$  dünne, innerste Schicht des Chorions („inner endochorionic layer“, Degrugillier & Leopold 1976), die auch die Innenseite der Mikropyle überzieht. Die äußere, eigentliche Eischale (restliches Endo- und Exochorion) ist an der Unterseite des Eies ca.  $4 \mu\text{m}$ , an der Oberseite lateral ca.  $8 \mu\text{m}$ , und im Bereich des medianen Grates bis zu  $12 \mu\text{m}$  dick. Das gasgefüllte Hohlraumssystem beansprucht davon jeweils ungefähr das basale Drittel. Bei Eiern, die aus dem Ovar herauspräpariert wurden, liegt über der Mikropyle eine Sekretkappe, die abgelegten Eiern fehlt (s. „Eiablage“, Abb.6c,d).

Da bereits zahlreiche Arbeiten über die Ultrastruktur von Diptereiereiern vorliegen, wurde hier auf eine eingehendere Untersuchung verzichtet. Eine zusammenfassende Beschreibung findet sich beispielsweise bei Margaritis (1985).

### Laterale Ovidukte

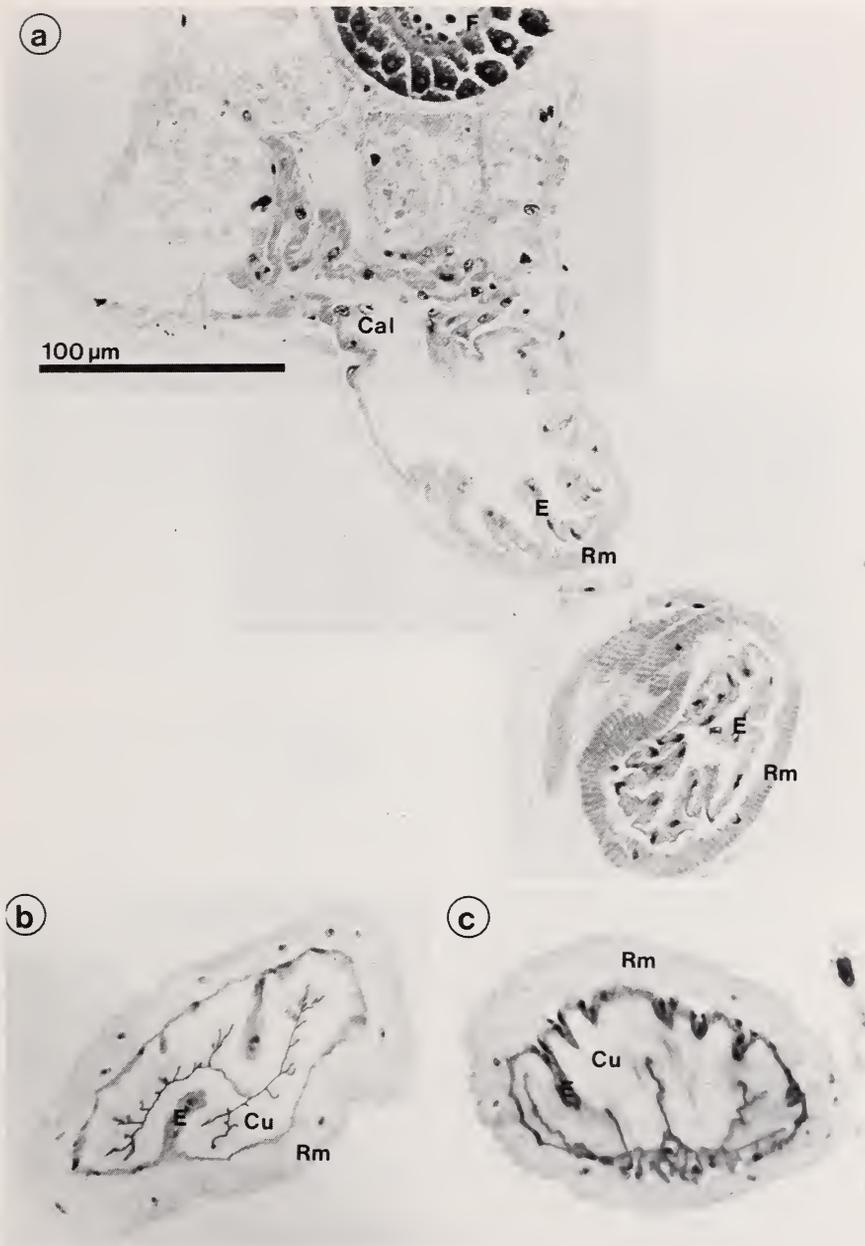
Die lateralen Ovidukte sind mit weniger als  $100 \mu\text{m}$  relativ kurz (Abb.4). Ihr Durchmesser beträgt ebenfalls maximal  $100 \mu\text{m}$ .

Die Wand der lateralen Ovidukte besteht aus einer einfachen Lage von Ringmuskelfasern, die innen von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet wird (Abb.7a). Dieses verdrängt mit seinen zahlreichen Falten das Lumen fast vollständig. Lichtmikroskopisch ließ sich weder eine Cuticulaauskleidung noch eine epitheliale Peritonealhülle nachweisen.

Eine chitinige Intima, wie sie Miller (1965) für die lateralen Ovidukte von *Drosophila melanogaster* beschreibt, scheint also bei *C. whitei* zu fehlen. TEM-Befunde liegen hierzu nicht vor.

---

Abb.7: Ovidukte von *C. whitei*, Semidünnschnitte, Richardson. (a) Oviductus lateralis; im oberen Teil der Abbildung ist das proximale Ende des Ovars zu erkennen, das in den Oviductus lateralis übergeht,



im unteren Teil ein Querschnitt des Oviductus lateralis; (b) Oviductus communis, cranialer Bereich; (c) Oviductus communis, caudaler Bereich.

E: Epithel, F: Follikel, Cal: Calyx, Cu: Cuticula, Rm: Ringmuskulatur.

### Oviductus communis

Der Oviductus communis ist ca. 800  $\mu\text{m}$  lang und bildet in situ ventral vor dem cranialen Ende der Vagina eine kurze dorsoventrale Schlaufe (Abb.3b), bevor er in die Vagina einmündet. In entspanntem Zustand hat er einen ovalen Querschnitt von etwa 100x150  $\mu\text{m}$  Durchmesser (Abb.7b,c).

Ein Knick im Oviductus communis wurde schon von Brüel (1897) bei *Calliphora erythrocephala* beschrieben. Wie bei *Calliphora* mag er auch bei *C. whitei* dazu nötig sein, daß die Vagina beim Ausstrecken des Abdomen zur Eiablage oder bei der Kopulation nach hinten verlagert werden kann, während die Ovarien in ihrer Position verbleiben. In Zusammenhang damit könnte der Knick die Stelle sein, an der ablagereife Eier zurückgehalten werden, bis durch Strecken der letzten Segmente (und somit des Oviduktes) die Eiablage eingeleitet wird (s. „Eiablage“).

Die Wand des Oviductus communis besteht aus einer etwa 16  $\mu\text{m}$  dicken Lage sich überlappender Ringmuskelfasern, die von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet wird (Abb.7b,c). Ein peritonealer Überzug ist auch im TEM nicht nachweisbar. Das Epithel bildet durch Auffaltung zwei bis mehrere, in das Oviduktlumen vorspringende, longitudinale Falten, die bevorzugt nahe der dorsalen und ventralen Mittellinie verlaufen. Im TEM zeigen sich die Zellgrenzen zwischen den Epithelzellen stark gefaltet und fast vollständig durch septierte Desmosomen abgedichtet. Apikal tragen die Epithelzellen Mikrovilli. Die darüberliegende Cuticula verdrängt das verbleibende Lumen des Ovidukts fast vollständig. Ihre Mächtigkeit wird durch die teilweise sehr hohe Endocuticula bestimmt, die im TEM körnig und elektronenhell erscheint. Die elektronendichte Epicuticula ist nur ca. 0,1  $\mu\text{m}$  dick.

Im Verlauf des Oviductus communis ändert sich die Ausprägung der Epithelfalten und die Dicke der Cuticula. Die Anzahl der Längsfalten nimmt caudad zu, ihre Höhe ab (Abb.7b,c). Im cranialen Teil ist die Dicke von Epithel (ca. 3  $\mu\text{m}$ ) und Cuticula (ca. 17  $\mu\text{m}$ ) ringsum gleichmäßig ausgebildet. Im caudal von der Knickstelle gelegenen Teil hingegen ist das Epithel der dorsalen Seite wesentlich dicker (ca. 6  $\mu\text{m}$ ) und enthält auffällig viele Mitochondrien. Darüberhinaus gewinnt die Endocuticula der dorsalen Seite so stark an Mächtigkeit (ca. 40  $\mu\text{m}$ ), daß sie fast den gesamten Ovidukt ausfüllt, während sie an der ventralen Seite kaum erkennbar ist. Schließlich ist dort, wo der Ovidukt das muskulöse Dach der Vagina durchdringt, die Cuticula sowohl ventral als auch dorsal insgesamt nur 0,15—0,20  $\mu\text{m}$  dick (Abb.12A). Die Epithelzellen sind in diesem Bereich besonders stark miteinander verzahnt.

Bei einer Eipassage wird das Oviduktlumen sehr stark erweitert. Die Muskelwand wird gedehnt, die Epithelfalten werden gestreckt. Der Zusammenhalt der Epithelzellen ist durch stark gefaltete Zellkontakte mit septierten Desmosomen gesichert. Wie ein Vergleich des Epicuticulaumfanges (ca. 690  $\mu\text{m}$  in Abb.7b) mit dem ebenfalls an Schnittpräparaten gemessenen Eiumfang (ca. 730  $\mu\text{m}$ ) zeigt, ist neben der Streckung der Cuticulafalten auch eine leichte Deformation des Eies während der Oviduktpassage nötig.

Durch ihre symmetrische Lage im Ovidukt können die Epithelfalten zur Orientierung des hindurchgleitenden Eies beitragen, dessen Unterseite in der Vagina stets ventral zu liegen kommt (s. „Eiablage“). Das Erscheinungsbild des Epithels im dorsalen caudalen Teil des Ovidukts scheint auf eine sekretorische Tätigkeit hinzuweisen, wie sie schon Brüel (1897) für den Ovidukt von *Calliphora erythrocephala* beschrieb.

## Vagina

Die Vagina ist ein ca. 650  $\mu\text{m}$  langer Muskelschlauch (Abb.4, 8). Ihr cranialer Teil hat einen Durchmesser von ca. 250  $\mu\text{m}$ . In ihn münden dorsal der Oviductus communis und die Ausführgänge der Spermatheken und akzessorischen Drüsen, sowie ventral ein unpaares Receptaculum. Weiter caudal ist in die ventrale Vaginawand ein sklerotisierte Ring eingebettet. In diesem Bereich ist die Vagina etwa 200  $\mu\text{m}$  breit, caudal vom sklerotisierten Ring wird sie zur Vulva hin noch schmaler.

Die hier verwendeten Bezeichnungen folgen Snodgrass (1935). Ihm zufolge liegt der primäre weibliche Gonoporus an der Einmündung des — selbst bereits ektodermalen — Oviductus communis in die von der Körperwand her invaginierte Genitalkammer. Die äußere Öffnung der Genitalkammer ist die Vulva. Die Genitalkammer ist nach Snodgrass als Vagina zu bezeichnen, wenn sie als tubuläre Fortsetzung des Oviductus communis ausgeprägt ist. Das in diesem Sinne als Vagina bezeichnete Organ von *C. whitei* kann nicht ohne weiteres mit gleichnamigen Organen in anderen Arbeiten über Dipteren homologisiert werden. Einige Autoren haben Teilbereiche der Genitalkammer mit gesonderten Bezeichnungen wie „Sacculus“, „Uterus“ u. ä. belegt und nur den Rest als Vagina bezeichnet (Diskussion 2.3).

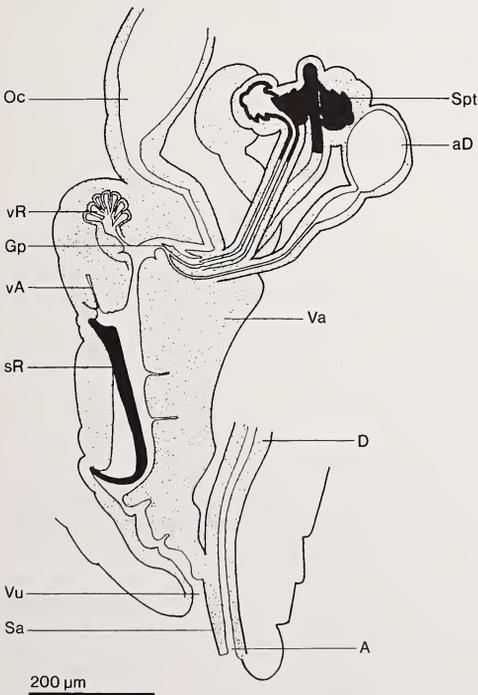


Abb.8: Innere weibliche Geschlechtsorgane von *C. whitei*, Lateralansicht von links, Ovarien und laterale Ovidukte nicht abgebildet.

A: Anus, aD: akzessorische Drüse, D: Darm, Gp: Genitalpapille, Oc: Oviductus communis, Sa: Subanalplatte, Spt: Spermatheke, sR: sklerotisierte Ring, vA: ventrale Aussackung, Va: Vagina, vR: ventrales Receptaculum, Vu: Vulva.

### Innere Organisation der Vagina

Dort, wo der Oviductus communis in den cranialen Teil der Vagina übergeht, ist der geradlinige Weg durch das in die ventrale Muskelwand der Vagina eingebettete ventrale Receptaculum versperrt (Abb.8, 10a). Das Lumen des Oviduktes verläuft innerhalb der dorsocranialen Muskelwand der Vagina nach dorsal und passiert dort als schmaler Spalt das Receptaculum, um sich vor der Genitalpapille wieder nach ventral zu wenden. Die Genitalpapille ist eine ca. 50  $\mu\text{m}$  hohe Auffaltung der dorsalen Vaginawand (Abb.10a, b, 12F–K), in die von dorsal die Ausführgänge der Spermatheken und, etwas caudal davon, die der akzessorischen Drüsen münden.

Die Grenze zwischen Ovidukt und Vagina liegt nach Weidner (1982) an der Einmündung der Spermathekengänge, bei *C. whitei* also an der Genitalpapille. Es ist bei den höheren Dipteren verbreitet, daß die Ausführgänge von Spermatheken und akzessorischen Drüsen dicht hintereinander in einer Papille münden („genital papilla“ bei *Glossina austeni* (Pollock 1974), „insemination pocket“ bei *Dacus oleae* (Solinas & Nuzzaci 1984)). Sklerotisierungen im Mündungsbereich der Spermathekengänge, wie sie bei einigen Dipteren bekannt sind (Furca der orthorrhaphen Brachycera (McAlpine 1981), ringförmiger Sklerit bei *Sepsis punctum* (Kiontke 1989)), wurden bei *C. whitei* nicht gefunden.

Gegenüber der Genitalpapille liegt die von einem Epithelwulst umgebene Mündung des ventralen Receptaculum und etwas caudal davon eine unscheinbare weitere ventrale Aussackung, die keine besonderen Differenzierungen aufweist (Abb.8, 10a).

Da die caudal vom ventralen Receptaculum gelegene Aussackung der ventralen Vaginawand von *C. whitei* bei der Kopulation (s. „Kopulation“) weder die männlichen Geschlechtsorgane noch das

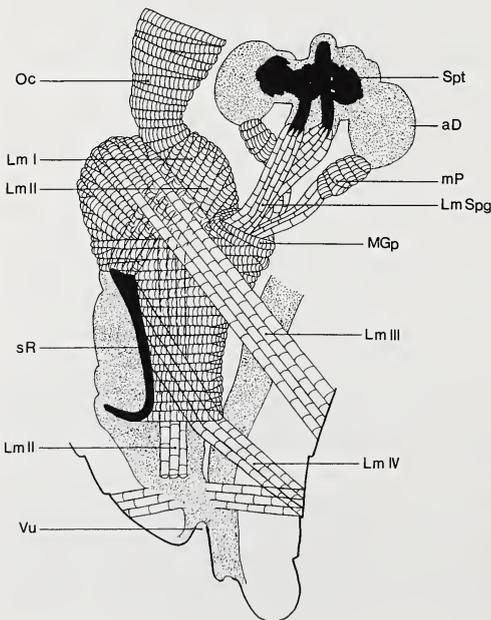


Abb.9: Muskulatur der inneren weiblichen Geschlechtsorgane von *C. whitei*, Lateralansicht von links.

aD: akzessorische Drüse, Lm I–IV: Längsmuskeln I–IV, LmSpp: Längsmuskulatur der Spermathekengänge, MGp: Muskeln an Genitalpapille, mP: muskulöse Pumpe, Oc: Oviductus communis, Spt: Spermathek, sR: sklerotisierter Ring, Vu: Vulva.

Ejakulat aufnimmt, ist sie nicht als Bursa copulatrix oder als Receptaculum einzuordnen. Diese Aussackung ermöglicht vielmehr die bei der Eiablage notwendige Volumenzunahme der Vagina (s. „Eiablage“).

Von der Mündung des ventralen Receptaculum aus verläuft das Lumen der Vagina bis kurz vor der Vulva relativ geradlinig caudad (Abb.8). In der ventralen Wand der Vagina bildet die Cuticula einen stark sklerotisierten, längsovalen Ring aus (Abb.3b, 8, 9, 11b, c, 12L—O), dessen caudales Ende ventrad umgebogen ist. Der Ring ist ca. 10  $\mu\text{m}$  stark und spannt eine ca. 250  $\mu\text{m}$  lange und 100  $\mu\text{m}$  breite, glatte Cuticulafläche aus, unter der ein Polster aus besonders differenzierten Epithelzellen liegt (s. u.).

Derartige Ringstrukturen sind schon für Diopsiden der Gattungen *Diopsis* und *Diasemopsis* (van Bruggen 1961, Tan 1965) abgebildet worden. Auch in einigen anderen Dipterenfamilien wurden ringförmige Sklerite in der ventralen Wand der Genitalkammer beschrieben, beispielsweise bei Phoridae (Brown 1988) und Canacidae (Wirth 1989). Eine Homologie dieser Strukturen wäre denkbar, bleibt jedoch zu überprüfen (Diskussion 2.3).

Obwohl ein Teil des sklerotisierten Ringes von *C. whitei* beim Hervorstülpen der Vagina bei der Kopulation (s. dort) an der Körperoberfläche hinter dem Sternit 8 zu liegen kommt, ist er nicht dem Sternit 9 homolog. Da sich die Vulva vor dem Sternit 9 befindet, kann dieses bei einer Verlagerung nach innen nur in der dorsalen Wand der Vagina zu liegen kommen, wie es bei der auf diesem Wege entstandenen Furca vieler Nematocera und orthorrhapher Brachycera der Fall ist (McAlpine 1981).

Gegenüber vom sklerotisierten Ring wird das Vaginalumen durch vornehmlich longitudinale Epithelfalten bis auf einen schmalen Spalt eingeeengt (Abb.12M—O). Eine besonders voluminöse Epithelfalte beginnt dorsal nahe der Genitalpapille als breites, medianes Polster und zieht, schmaler werdend und durch seitliche Einschnürungen strukturiert, caudad bis zur Vulva. Caudal vom umgebogenen Ende der sklerotisierten Ringstruktur nimmt der Durchmesser der Vagina weiter ab (Abb.8). Dieses letzte Stück der Vagina wird von kleineren longitudinalen und transversalen Falten eingeeengt.

### Muskulatur der Vagina

Eine dicke, mehrschichtige Ringmuskulatur (Rm) umgibt die Vagina von deren cranialen Ende bis zum caudalen Ende des sklerotisierten Ringes (Abb.9, 10c, 12B—N, 43b). Die den dorsocranialen Bereich der Vagina überspannenden transversalen Muskelfasern (Tm) (Abb.12A) gehen seitlich in Längsmuskeln (Lm I+II) über (Abb.12B), die innerhalb der Ringmuskelschicht caudad ziehen. Ein Teil von ihnen (Lm I) inseriert am cranialen Ende des sklerotisierten Ringes, während der Rest (Lm II) bis zum Hinterrand der Vulva reicht. Ein Muskelpaar (Lm III) entspringt seitlich im cranialen Bereich der Vagina und zieht caudolateral zum Tergum 7. Einige seiner Fasern kommen aus dem ventralen Teil der Ringmuskulatur, andere setzen dorsolateral an den Cuticulakammern des ventralen Receptaculum an (Abb.12C—E, 14a). Im Bereich des sklerotisierten Ringes umspannt die Ringmuskulatur nicht die gesamte Vagina, sondern setzt an dem sklerotisierten Ring an und zieht von dort aus um die Vagina herum nach dorsal, wo die Muskelfasern ineinandergreifen (Abb.12L—N). Vom sklerotisierten Ring ziehen außerdem zwei seitliche Muskelbündel (Lm IV) innerhalb der Ringmuskulatur dorsocaudal zur Hinterkante des Tergum 8. Caudal vom sklerotisierten Ring ziehen Muskelfasern

von der ventralen Seite der Vagina zum Sternum 8 und von der dorsalen Seite der Vagina zum Hinterrand des Tergum 8.

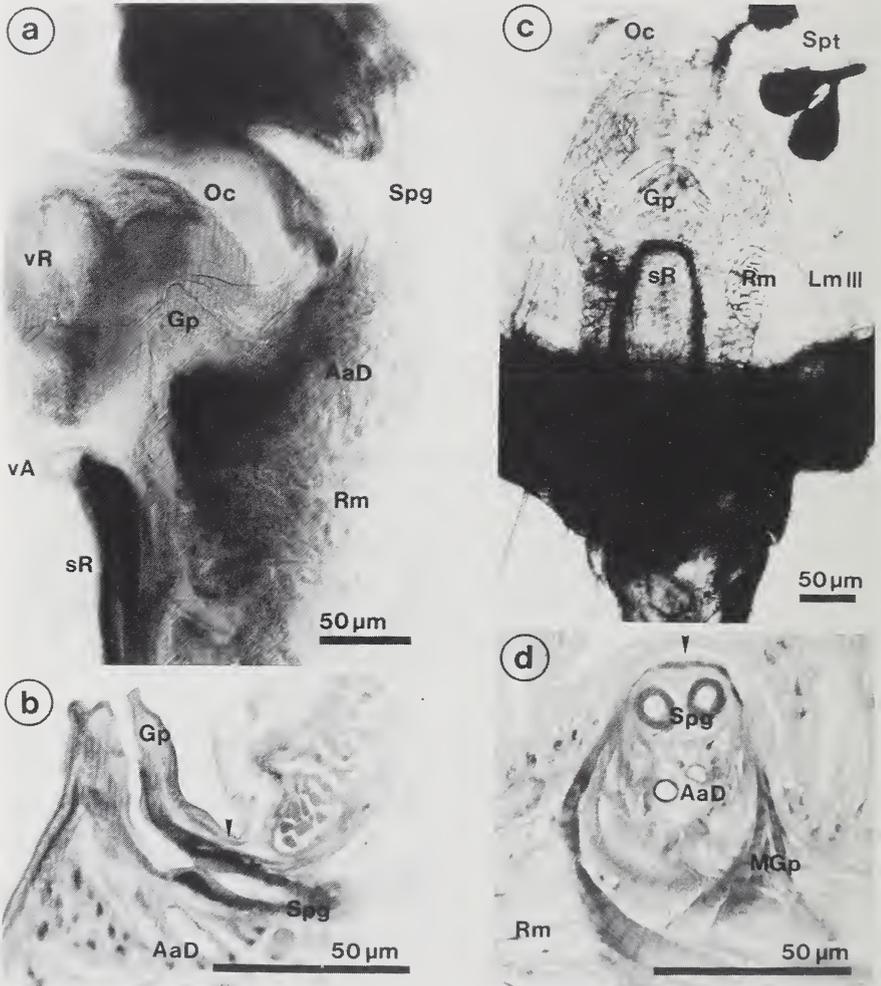


Abb.10: Vagina von *C. whitei*, Genitalpapille. (a) Lateralansicht von links, Totalpräparat, Toluidinblau; (b) medianer Semidünnschnitt (während der Besamung fixiert, vergl. Abb.44), Richardson; (c) Dorsalansicht, Totalpräparat, ungefärbt; (d) frontaler Semidünnschnitt, Richardson.

AaD: Ausführgänge der akessorischen Drüsen, Gp: Genitalpapille, Lm III: Längsmuskel zum Tergum 7, MGp: Muskeln an Genitalpapille, Oc: Oviductus communis, Rm: Ringmuskulatur, Spg: Spermathekengänge, Spt: Spermatheken, sR: sklerotisierter Ring, vA: ventrale Aussackung, vR: ventrales Receptaculum, Pfeil: verdickte Cuticulaplatte, über der Mündung der Spermathekengänge.

Die Muskulatur der Vagina von *C. whitei* ist weitgehend mit der von *Drosophila melanogaster* (Miller 1965) und *Calliphora erythrocephala* (Brüel 1897) vergleichbar. Bei *C. whitei* konnte jedoch keine muskulöse Verbindung zwischen dem dorsocranialen Teil der Vagina und dem Darm gefunden werden, wie sie bei *Calliphora* beschrieben ist. Der ventrale sklerotisierte Ring, dem bei *C. whitei* eine wesentliche Bedeutung als Muskelansatzstelle zukommt, fehlt *Drosophila* und *Calliphora*. Dementsprechend umgreift dort die Ringmuskulatur die gesamte Vagina („Uterus“), während bei

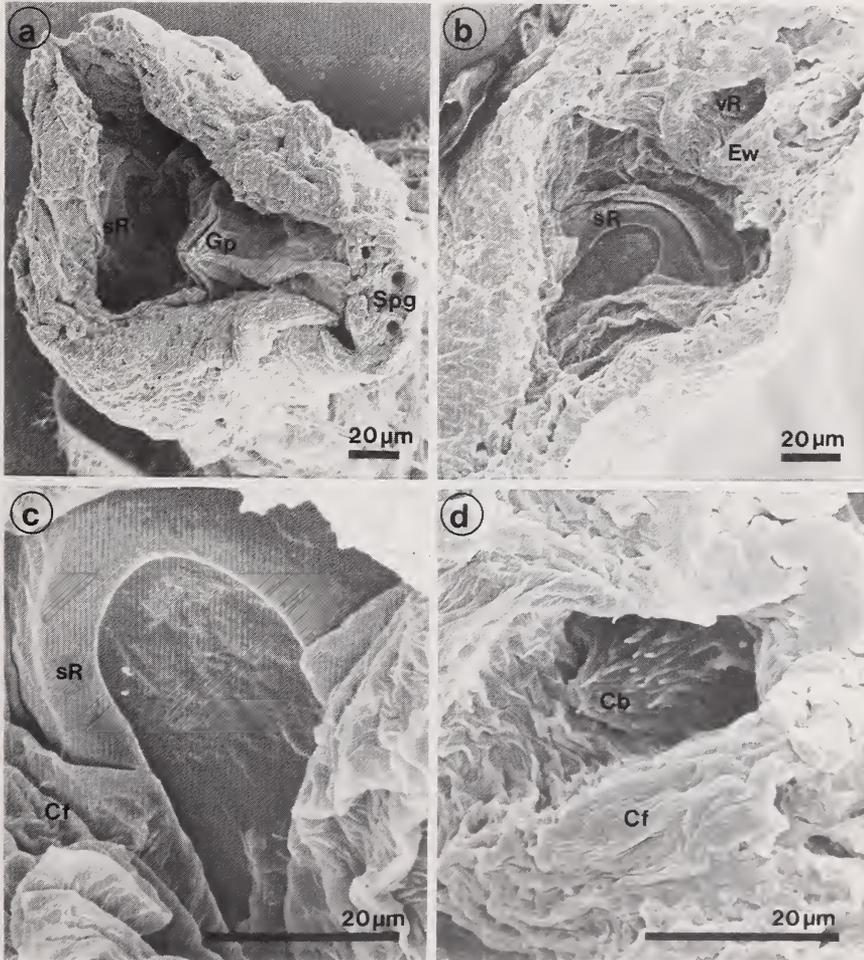


Abb.11: Vagina von *C. whitei*, REM. (a) Blick von cranial in eine aufgeschnittene Vagina; (b) Blick von dorsal in eine aufgeschnittene Vagina; (c) sklerotisierte Ring, stärkere Vergrößerung von (b); (d) Mündung des ventralen Receptaculum, stärkere Vergrößerung von (b).

Cb: Cuticulaborsten, Cf: Cuticulaufalten, Ew: Epithelwulst, Gp: Genitalpapille, Spg: Spermatheken-gänge, sR: sklerotisierte Ring, vR: Mündung des ventralen Receptaculum.

*C. whitei* das vom sklerotisierten Ring eingefasste Epithelpolster von der Muskulatur ausgespart bleibt (s.u.).

### Epithel der Vagina

Die Vagina ist von einer (mit Ausnahme des sklerotisierten Ringes) nicht sklerotisierten, stellenweise bis zu  $50\ \mu\text{m}$  dicken Cuticula ausgekleidet, die einem einschichtigen Epithel aufliegt. Epithel und Cuticula bilden zahlreiche große und kleinere Falten (Abb.11, 12). Eine besondere Differenzierung weist das von der sklerotisierten Ringstruktur eingegrenzte Epithel auf, welches ein bis zu  $60\ \mu\text{m}$  dickes, einschichtiges Polster bildet (Abb.12M, 13). Die großen Kerne liegen basal, zwischen einem Labyrinth aus Lymphkunen. Die Basis der Epithelzellen und die Öffnungen der Lymphlakunen sind nur durch eine ca.  $0,1\ \mu\text{m}$  dicke Basallamina vom Hämolympхраum getrennt. Apikale Cytoplasmamembranfalten der Epithelzellen bilden auffällige Membranstapel, die an der cytoplasmatischen Seite mit elektronendichten Partikeln von ca.  $9\ \text{nm}$  Durchmesser besetzt sind (Abb.13b). Zwischen den Membranen liegen zahlreiche Mitochondrien. Die Cuticula über diesen Epithelzellen weist zwei Schichten auf. Die dickere, basale Schicht ist relativ elektronenhell und besitzt eine körnige Struktur. Die apikale Cuticulaschicht ist elektronendichter und nur etwa  $0,8\ \mu\text{m}$  dick. Poren konnten in der Cuticula nicht identifiziert werden.

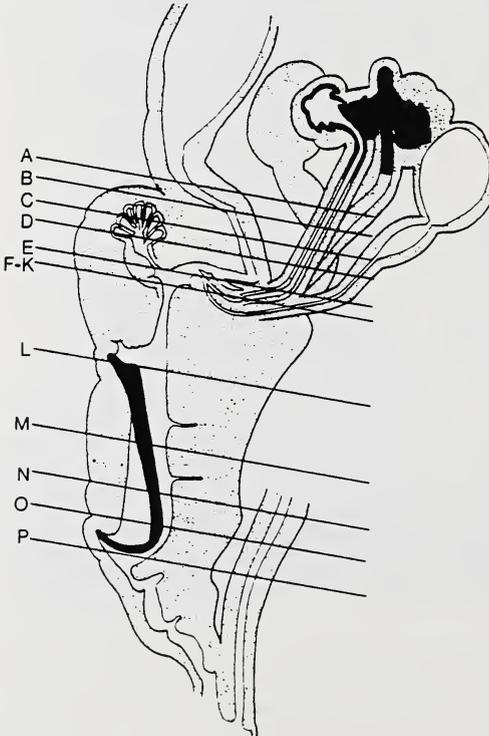


Abb.12: Vagina von *C. whitei*, Semidünnschnittserie, quer, von cranial nach caudal, Richardson. Die Schnittebenen sind nebeneinander stehender Zeichnung zu entnehmen. Vergrößerung stets gleich. Jedes Merkmal ist nur in einer Abbildung beschriftet.

AaD: Ausführungsgang einer akzessorischen Drüse, Cb: Cuticularborsten, Cu: Cuticula, D: Darm, Dp: Epithelpolster, E: Epithel, Ew: Epithelwulst, Gp: Genitalpapille, Lm I—III: Längsmuskeln I—III, MaD: Mündung der akzessorischen Drüsen, MSpg: Mündung der Spermathekengänge, MvR: Mündung des ventralen Receptaculum, Oc: Oviductus communis, Rm: Ringmuskulatur, Spg: Spermathekengänge, sR: sklerotisierte Ring, Tm: transversale Muskelfasern, Va: Vaginalumen, vR: ventrales Receptaculum.

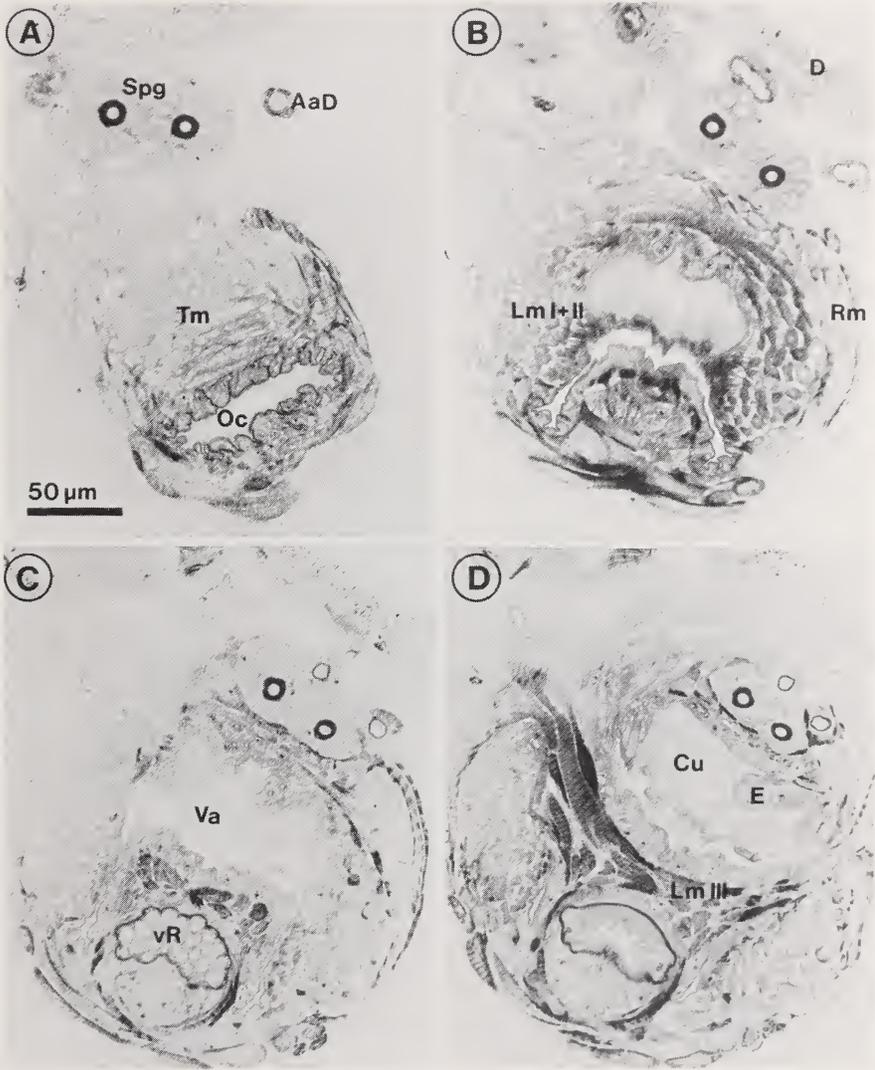


Abb.12A—D: Erläuterungen siehe Abb.12

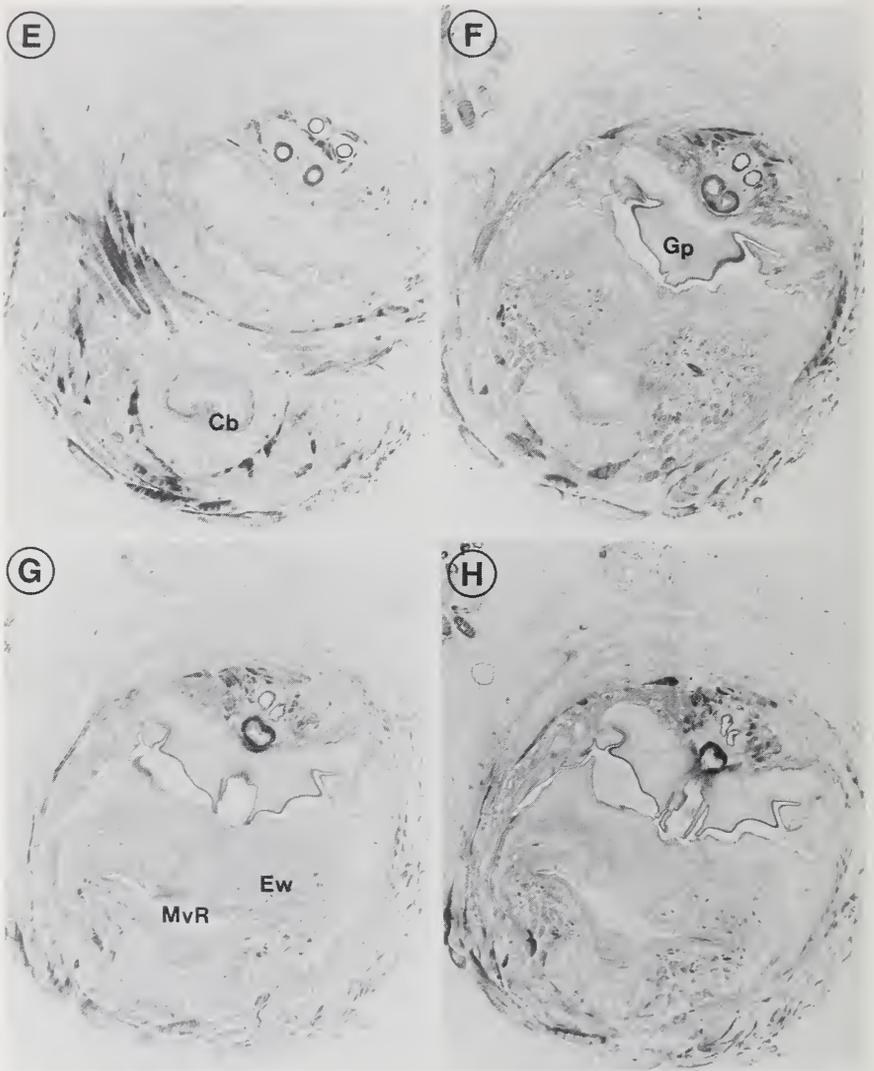


Abb.12E—H: Erläuterungen siehe Abb.12

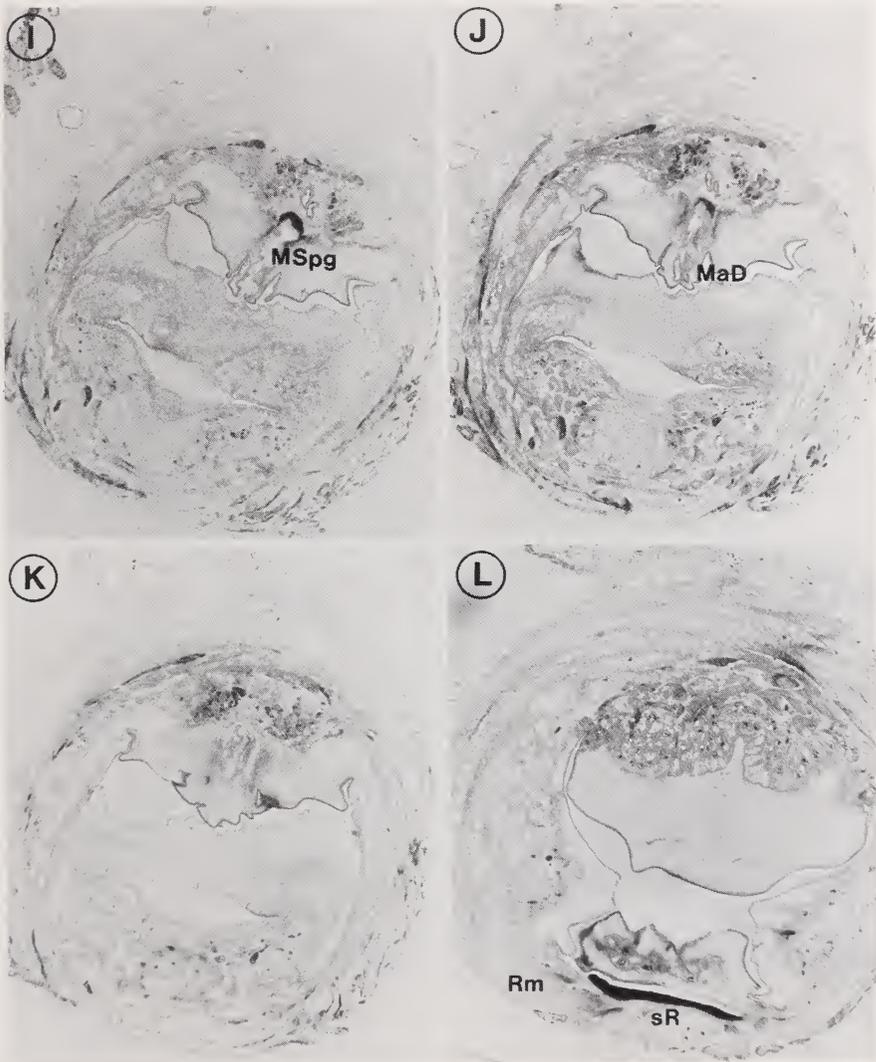


Abb.12I—L: Erläuterungen siehe Abb.12

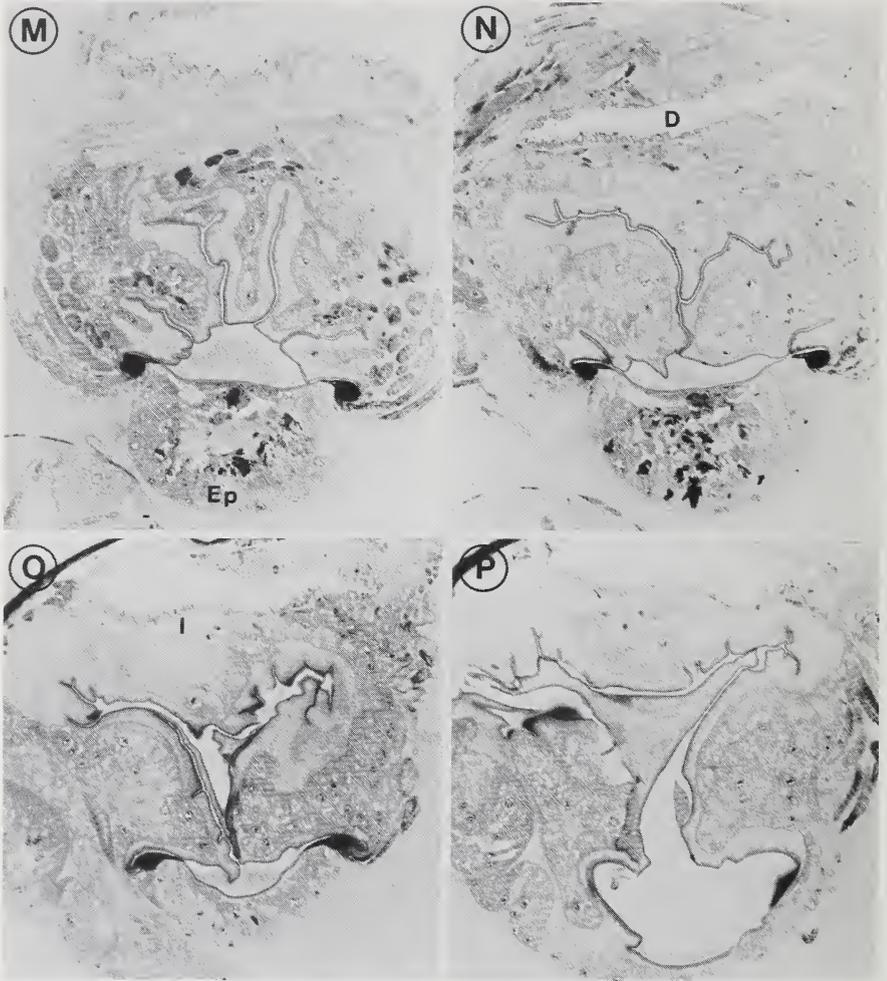
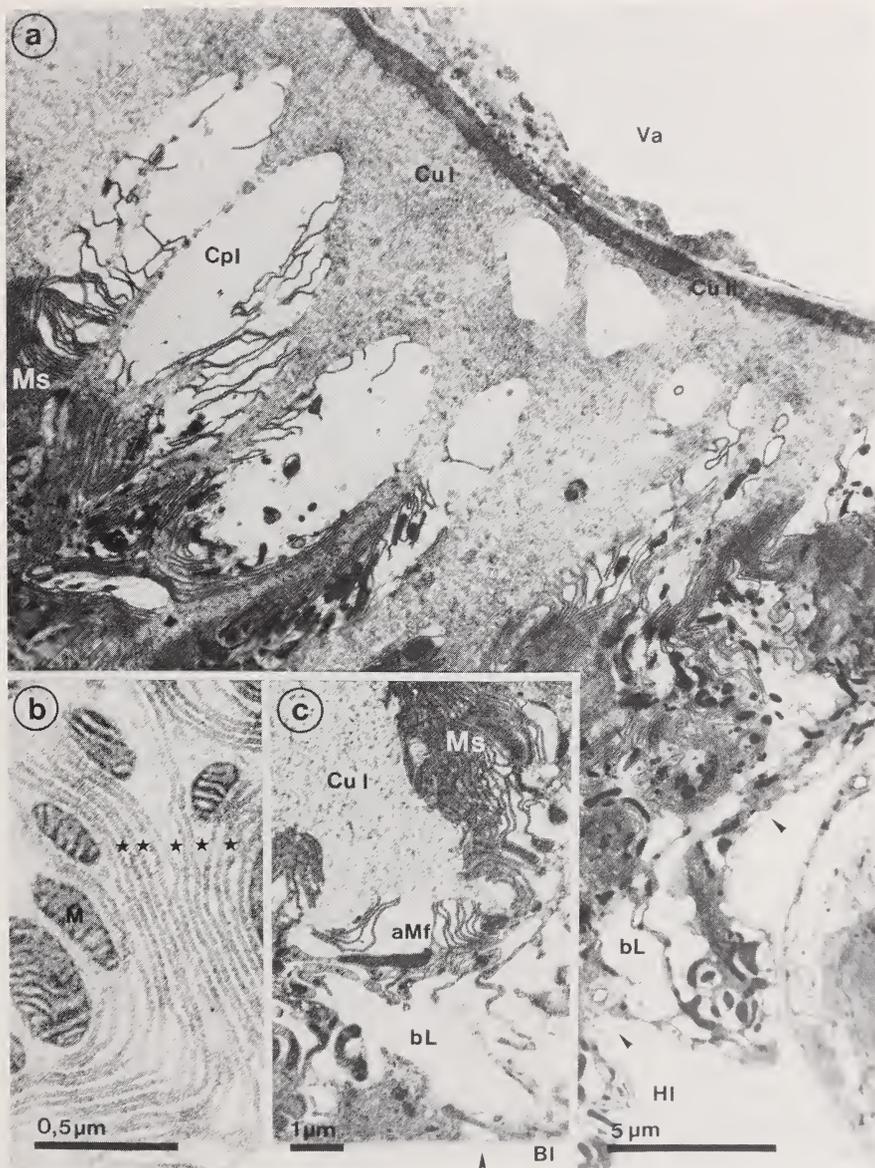


Abb.12M—P: Erläuterungen siehe Abb.12

---

Abb.13: Vom sklerotisierten Ring eingefasstes Epithelpolster in der ventralen Wand der Vagina von *C. whitei* (vergl. Abb.12M—O), TEM. (a) apikaler Teil der Epithelzellen mit darüberliegender Cuticula; (b) Membranstapel, Sterne markieren die mit elektronendichten Partikeln besetzte cytoplasmatische Seite der Membranen; (c) basaler Teil des Epithels.



aMf: apikale Cytoplasmamembranfalten, bL: basales Labyrinth, BI: Basallamina, Cpl: Cytoplasmalacunnen, Cu I: basaler Teil der Cuticula, Cu II: apikaler Teil der Cuticula, HI: Hämolympdraum, M: Mitochondrium, Ms: Membranstapel, Va: Vaginalumen, Pfeile: basale Öffnungen des Lymphlakunensystems.

Das basale Lymphlakunensystem und die apikalen, partikelbesetzten Membranstapel, zwischen denen zahlreiche Mitochondrien liegen, lassen vermuten, daß an diesen Strukturen ein Ionen- und/oder Wassertransport stattfindet (siehe auch „Spermatheken“). Möglicherweise steht die Entwicklung des sklerotisierten Ringes mit der Funktion dieses Epithels in Zusammenhang. Indem die Muskulatur an diesem Ring ansetzt, bleibt das Epithelpolster in seiner Mitte von Muskulatur ausgespart, was den Diffusionsweg zwischen Epithel und Hämolymphe wesentlich verringert. Außerdem sind auf diese Weise die Zellen des Epithelpolsters und die darüberliegende Cuticula von einer Kraftübertragung seitens der Ringmuskulatur der Vagina weitgehend abgekoppelt.

### Ventrales Receptaculum

Am cranialen Ende der Vagina liegt, eingebettet in deren ventrale Muskelwand, das ventrale Receptaculum (Abb.8, 10a, 12C—F). Es besteht aus einem kurzen Gang, in den distal 30—40 kegelförmige Cuticulakammern einmünden (Abb.14). Ihre gefächerte Anordnung erinnert an eine halbierte Himbeere. Die ventrale Wand des Ganges trägt ein Cuticulaborstenfeld. Bei der Eiablage werden die Eier an der Öffnung des ventralen Receptaculum mit in den Cuticulakammern gespeicherten Spermatozoen besamt.

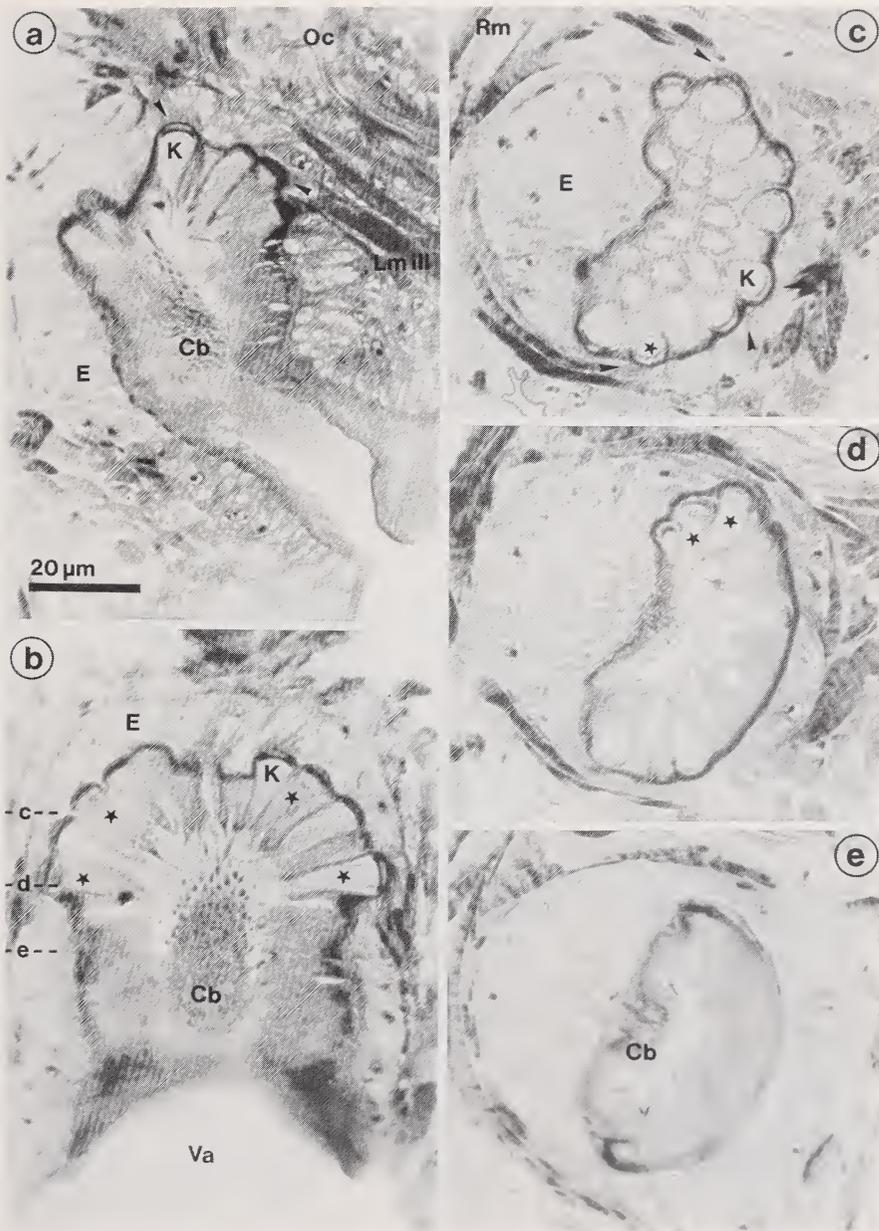
Ein ventrales Receptaculum ist bereits bei vielen acalyptraten Schizophora bekannt (Tab.2), war bei den Diopsiden jedoch bisher noch nicht beschrieben. Die Bezeichnung als „ventrales Receptaculum“ ist bei *C. whitei* aufgrund der Lage des Organs und seiner Funktion als Spermatozoenspeicher gerechtfertigt. Sie soll vorerst mit keiner Aussage über eine Homologie mit den gleichnamigen Organen anderer Dipteren verbunden sein. Dem ventralen Receptaculum von *C. whitei* in Lage, Struktur und Funktion sehr ähnliche Organe sind bereits bei Tephritidae und Otitidae beschrieben und unterschiedlich benannt worden (Diskussion 2.2).

Im Bereich der Cuticulakammern hat das ventrale Receptaculum mit bis zu 60  $\mu\text{m}$  seinen größten Durchmesser (Abb.14b, c). Das komplizierte Gebilde besteht gänzlich aus nicht sklerotisierter Cuticula. Die kegelförmigen Kammern haben distal einen Durchmesser von 6,7—7,5  $\mu\text{m}$  und einen runden Querschnitt. Proximal ist ihr Querschnitt mehr oder weniger sternförmig eingengt. Die Länge der Kammern beträgt ca. 15  $\mu\text{m}$ . Die terminale Wand der Cuticulakammern ist ca. 2,5  $\mu\text{m}$  dick und zeigt im TEM eine auffällige Schichtung (Abb.16). Die basale Schicht I besteht aus relativ homogenem Material. Sie bildet unregelmäßige Fortsätze aus, die in das umgebende Epithel hineinragen. Zum Kammerlumen hin schließt sich eine quer zur Oberfläche parallelfaserig strukturierte Schicht II an. Schließlich folgt eine relativ elektronendichte Schicht III, welche die Kammern terminal wie ein Deckel abschließt und seitlich mit Schicht I in Kontakt steht. Die Trennwände zwischen den Kammern enthalten sowohl homogenere als auch faserig strukturierte Cuticulabereiche. Apikal laufen sie in lange Cuticuladornen aus (Abb.14a,b,d).

Überlegungen zur möglichen Funktion der gekammerten Struktur des ventralen Receptaculum finden sich in der Diskussion (1.2).

---

Abb.14: Ventrales Receptaculum von *C. whitei*, Semidünnschnitte, Richardson. (a) median; (b) frontal; (c—e) Querschnitte in verschiedenen Höhen (siehe (b)). Vergrößerung stets gleich.



Cb: Cuticulaborsten, E: Epithel, K: Cuticulakammern, Lm III: Längsmuskel III, Oc: Oviductus communis, Rm: Ringmuskulatur, Va: Vaginalumen, Pfeile: Muskelansatzstellen an den Cuticulakammern. Sterne markieren Cuticulakammern, die aufgerollte Spermatozoen enthalten.

Der zuführende Gang ist ca. 50  $\mu\text{m}$  lang und ca. 20  $\mu\text{m}$  weit. Rings um das Lumen sind Cuticularborsten ausgebildet, die zur Vagina hin weisen (Abb.11d, 14, 15). An der ventralen Wand stehen diese Borsten besonders dicht und sind teilweise zu einem erhöhten Polster verschmolzen, welches das Lumen des Ganges stark einengt. Die Cuticularborsten sind nicht innerviert (s. „Innervierung“).

Da den Cuticularborsten im zuführenden Gang wegen der fehlenden Innervierung keine sensorische Funktion zukommen kann, muß ihre Funktion eine mechanische sein. Hierfür sind mehrere Möglichkeiten denkbar. Die Borsten könnten den Eingang zum ventralen Receptaculum versperren, und so einen unbeabsichtigten Spermatozoenverlust aus den Cuticulakammern (Solinas & Nuzzaci 1984) oder ein unerwünschtes Eindringen von Spermatozoen aus der Vagina verhindern. Andererseits könnten sie eindringenden Spermatozoen aber auch als Orientierungshilfe dienen oder ihnen ein strukturiertes Substrat bieten, als Voraussetzung für eine gerichtete Vorwärtsbewegung (s. „Spermatozoen“). Das Borstenfeld nimmt möglicherweise das Sekret der akessorischen Drüsen wie ein Pinsel auf, um es bei der Eiablage (s. dort) auf den die Mikropyle bedeckenden Sekretpfropf zu übertragen. Ein ähnlicher Sachverhalt ist bei *Musca domestica* nachgewiesen (Leopold & Degrugillier 1978), wo das Sekret der akessorischen Drüsen zusammen mit der mechanischen Wirkung der Cuticularborsten in der Befruchtungskammer die Auflösung der Sekretkappe bewirkt.

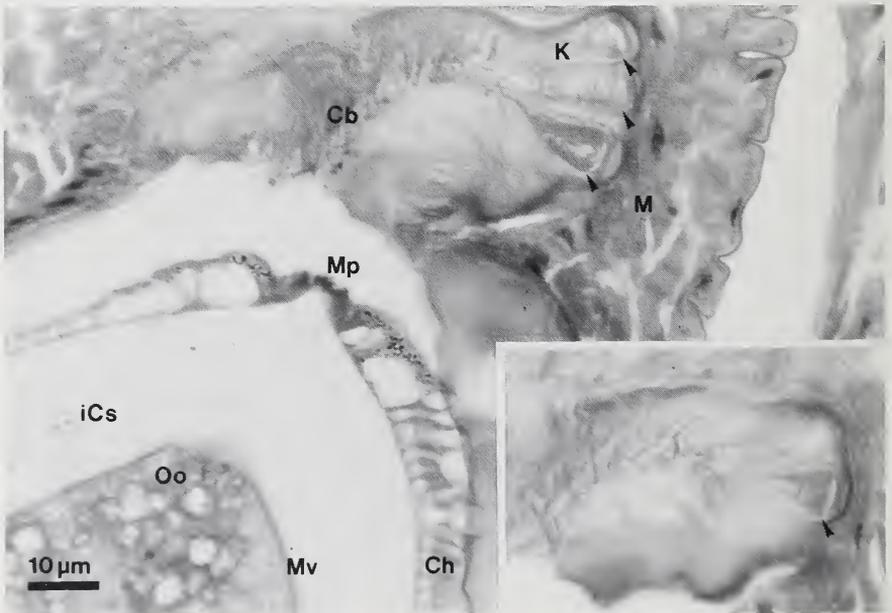


Abb.15: Ventrales Receptaculum von *C. whitei*, während der Besamung fixiert, medianer Semidünnschnitt (vgl. Abb.44), Richardson; Einsatz: weiterer Schnitt derselben Serie.

Cb: Cuticularborsten, Ch: Chorion, iCs: innerste Chorionschicht, K: Cuticulakammern, Mp: Mikropyle, Mv: Membrana vitellina, Oo: Ooplasma, Pfeile: Spermatozoen in den Cuticulakammern. Der Hohlraum zwischen Eischale und Membrana vitellina ist ein Schrumpfungsrückfall.

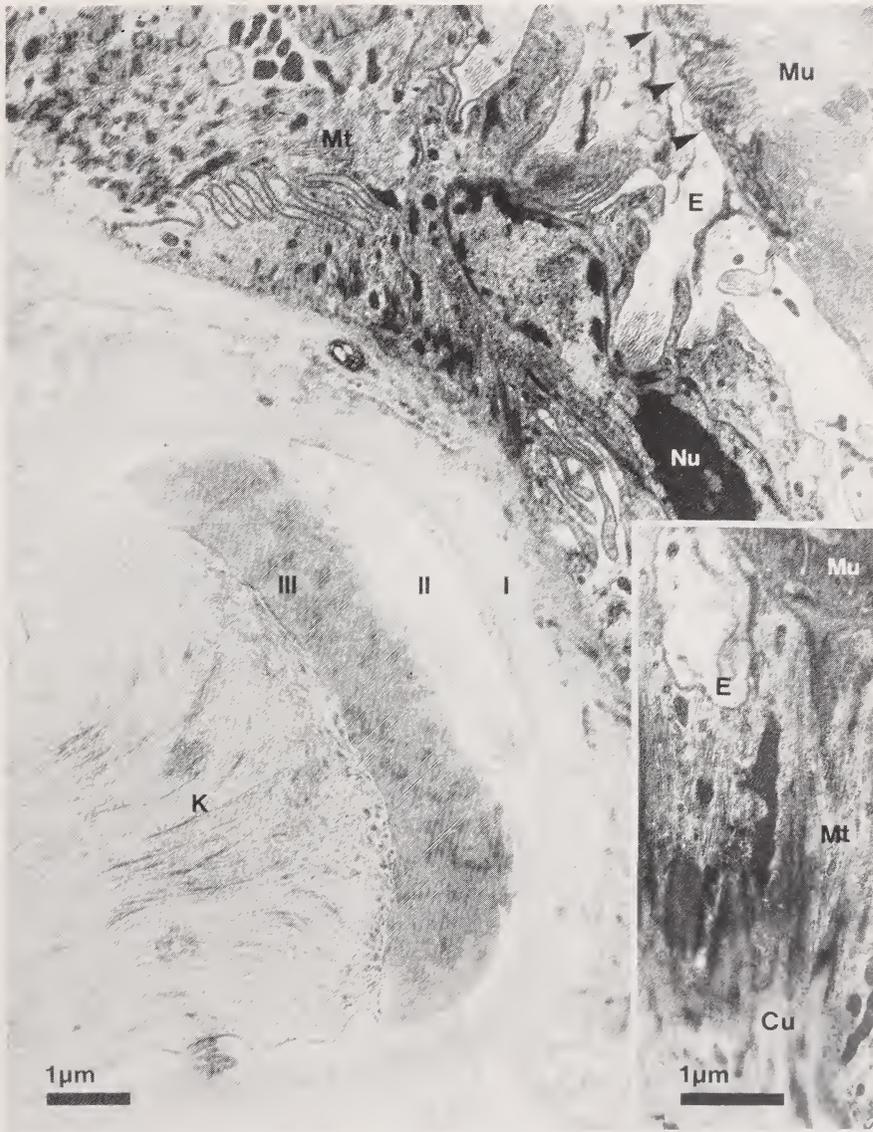


Abb.16: Ventrales Receptaculum von *C. whitei*, distales Ende einer Cuticulakammer, TEM; Einsatz: Mikrotubulibündel durchziehen die Epithelzellen von den Cuticulafortsätzen des Receptaculum bis zu den Muskelansatzstellen.

Cu: Cuticula, E: Epithel, K: Cuticulakammer, Mt: Mikrotubuli, Mu: Muskel, Nu: Nucleus, I—III: Cuticulaschichten I—III, Pfeile: Muskelansatzstellen.

Das ventrale Receptaculum ist von einem kubischen Epithel mit vorwiegend basal angeordneten Zellkernen umgeben (Abb.14). Zahlreiche Mikrotubuli inserieren bündelweise an den Fortsätzen der Cuticulaschicht I (Abb.16) und ziehen von dort zur Basis des Epithels, wo im lateralen und dorsalen Bereich des Receptaculum Muskelfasern inserieren (Abb.12 B—E, 14, 16). Von den lateralen Cuticulakammern ziehen Muskelfasern um das Receptaculum herum nach ventral, wo sie sich überkreuzen, um dann in die Ringmuskulatur (Rm) überzugehen. Außerdem zieht ein Muskelpaar (Lm III) von den dorsalen Kammern des Receptaculum nach dorsolateral zum Tergum 7. Abgesehen von den Muskeln, die am Receptaculum selbst inserieren, ist dieses auch noch von der Muskulatur der ventralen Vaginawand umgeben.

Nach McAlpine (1981) besitzt das ventrale Receptaculum der acalyptraten Schizophora nie eine eigene Muskulatur. Das ventrale Receptaculum von *C. whitei* weicht in diesem Punkt von der Definition ab. Die Assoziation der Cuticulafortsätze über die Mikrotubulibündel in den Epithelzellen mit den basal inserierenden Muskelfasern weist darauf hin, daß hier eine Kraftübertragung stattfindet.

Die dorsolateralen Muskelbänder (Lm III) ziehen das Receptaculum nach dorsal und caudal, und erweitern es dabei wahrscheinlich auch. Sie treten in verschiedenen Phasen der Eiablage in Aktion und spielen möglicherweise auch beim Spermatransfer aus den Spermathekengängen ins ventrale Receptaculum eine Rolle (s. „Eiablage“). Die Muskelfasern, die seitlich von den Cuticulakammern nach ventral ziehen und sich dort überkreuzen, können eine Verformung des Receptaculum bewirken, wobei möglicherweise der Inhalt der Cuticulakammern ausgepreßt wird. Wie sich die aus unterschiedlich strukturierten Schichten aufgebauten Kammerwände unter der Zugkraft der schräg ansetzenden Muskelfasern verhalten, muß noch untersucht werden.

Das ventrale Receptaculum unbegatteter Weibchen enthält eine filamentöse Substanz, die im TEM dem Inhalt der Spermatheken und Spermathekengänge gleicht (Abb.16). In Nativpräparaten von begatteten Weibchen können in den Cuticulakammern des ventralen Receptaculum aufgerollte, bewegliche Spermatozoen (s. dort) beobachtet werden, die zu rotieren scheinen. Die Kammern enthalten in der Regel nur ein bis zwei Spermatozoen (Abb.14a,c,d). Bei Weibchen, die während der Eiablage fixiert wurden, sind hingegen etliche Spermatozoen pro Kammer vorhanden (Abb.15).

### Spermatheken

Die Spermatheken von *C. whitei* sind stark sklerotisiert und schon makroskopisch als dunkelbraune, dornige Körperchen sichtbar. Es sind 3 Spermatheken ausgebildet, von denen die beiden rechten einen gemeinsamen Ausführgang haben, während die linke einen eigenen Ausführgang besitzt (Abb.8, 17). Die beiden Spermathekengänge vereinigen sich kurz vor ihrer Einmündung in die Genitalpapille. Während die Spermatheken selbst mit keinerlei Muskulatur und Innervierung versehen sind, besitzen ihre Ausführgänge eine reich innervierte Längsmuskulatur. Neben der Funktion als Speicherorgan für Spermatozoen muß den Spermatheken nach histologischen Befunden auch eine sekretorische Tätigkeit zugeschrieben werden.

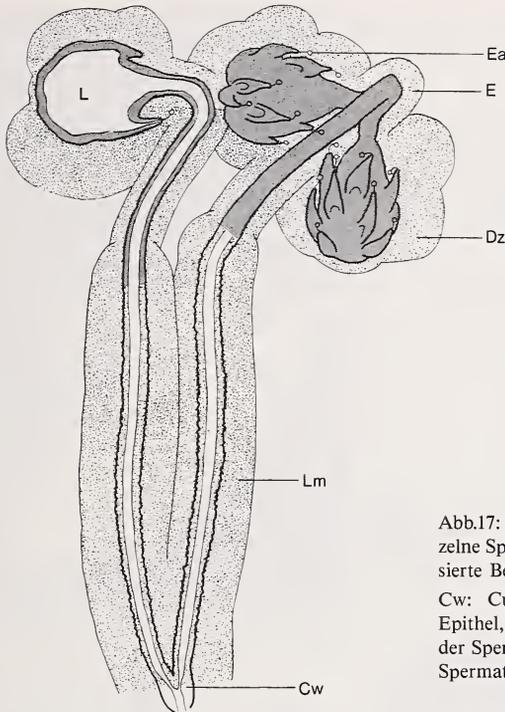


Abb.17: Spermatheken von *C. whitei*, einzelne Spermathek im Längsschnitt, sklerotisierte Bereiche dunkelgrau.

Cw: Cuticulawulst, Dz: Drüsenzelle, E: Epithel, Ea: Drüsenendapparat, L: Lumen der Spermathek, Lm: Längsmuskulatur der Spermathekengänge.

100 µm

### Asymmetrie der Spermatheken

Bei den insgesamt etwa 1000 präparierten Weibchen wurden ohne Ausnahme 3 Spermatheken gefunden. In der Regel ist das distale Ende der Spermathekengänge mitsamt den Spermatheken mehr oder weniger weit nach proximal umgebogen, beide Gänge sind etwas nach rechts geneigt, und der rechte trägt das Spermathekenpaar. Der Darm führt in diesem Fall links an den Spermatheken vorbei. Nur bei drei von 220 auf diese Asymmetrie hin untersuchten Weibchen waren die Spermathekengänge nach links geneigt, während der Darm rechts vorbei lief; einmal trug der linke Gang das Spermathekenpaar.

Drei Spermatheken an zwei Gängen sind bei den acalyptraten Schizophora weit verbreitet (McAlpine 1989) und nach Feijen (1989) bei Diopsiden die Regel, von der allerdings in mehreren Gattungen abgewichen wird (Diskussion 2.1). Eine innerartliche Variabilität der Spermathekenzahl, wie sie bei *Drosophila melanogaster* (2–3 Spermatheken (Miller 1965, Shorrocks 1972)) beschrieben ist, wurde bei *C. whitei* nicht gefunden. Das gleiche gilt für die bei *C. whitei* fast immer gleichsinnige Asymmetrie.

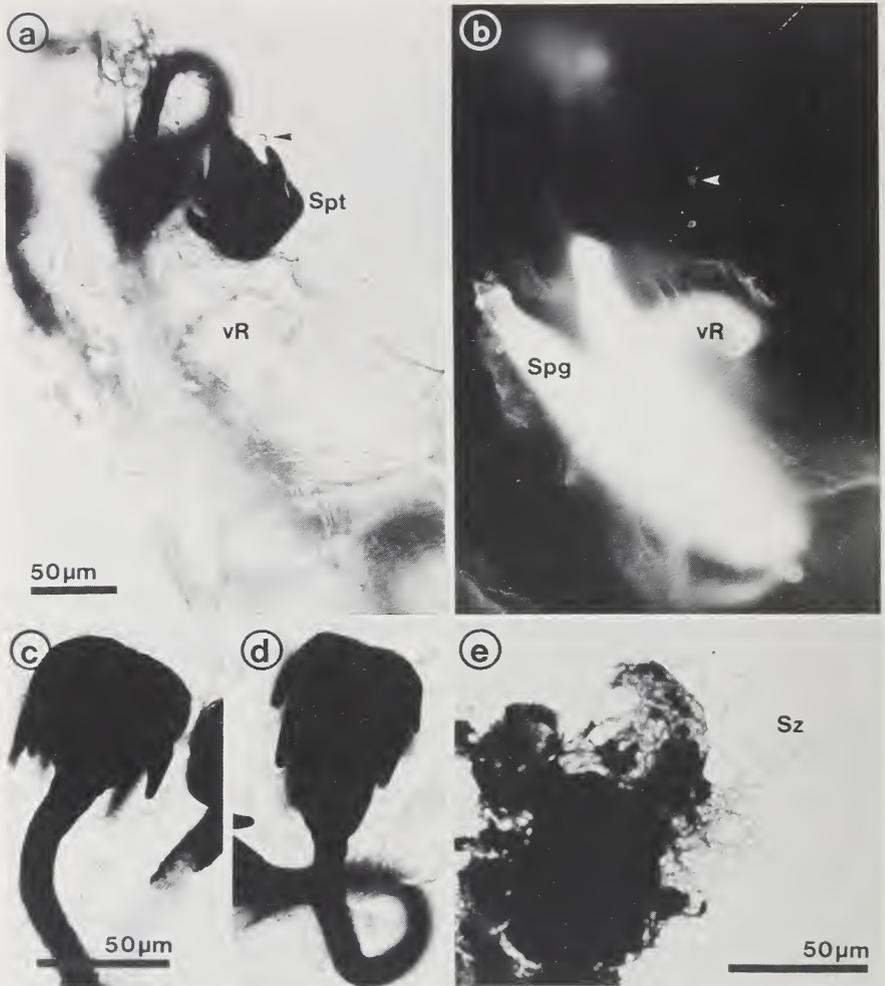


Abb.18: Spermatheken von *C. whitei*. (a) Totalpräparat, etwas mazeriert; (b) dasselbe Präparat unter UV-Anregung; (c—d) Nativpräparate, Spermathekenform rund bis birnenförmig; (e) Quetschpräparat, Hämatoxylin-Fuchsin.

Spg: Spermathekengänge, Spt: Spermathek, Sz: Spermatozoen, vR: ventrales Receptaculum, Pfeil: Drüsenendapparat.

### Morphologie der Spermatheken

Die Spermatheken haben eine runde bis birnenförmige Gestalt, bei einem Durchmesser von ca. 45—50 µm und einer Höhe von ca. 60 µm (Abb.17, 18a,c,d). Proximal verjüngen sie sich fast übergangslos zum Spermathekengang. Jede Spermathek trägt etwa 10—12 nach proximal weisende Dornen, deren Form an Eiszapfen erinnert. Das Lumen der

Spermatheken setzt sich in diese Dornen hinein fort. An der Spitze jedes Dorns hängt ein feiner cuticulärer Gang, der an seinem Ende ein kleines Cuticulabläschen trägt (Abb.18a,b, 19f).

Feijen (1986) hat diese Cuticulabläschen bei verschiedenen Diopsiden dargestellt und als „tiny satellites, linked with fine filaments to the main body“ beschrieben. Es handelt sich um die Endapparate von Kanaldrüsenzellen (s.u.). Leydig beschrieb schon 1867 einzellige Drüsen mit cuticulären Ausführgängen an den Spermatheken von *Tachina fera*. Seitdem sind sie bei etlichen Dipteren beschrieben, an der Spermathekenkapsel oder am -gang, in Gruppen gelagert oder verstreut (Clements & Potter 1967, Jordan 1972, Filosi & Perotti 1975, Solinas & Nuzzaci 1984 und andere). Wahrscheinlich sind die Spermatheken aller Dipteren mit derartigen Drüsenzellen versehen, wenn auch die Endapparate leicht bei der Präparation verloren gehen oder übersehen werden können.

Bedornete Spermatheken wurden in verschiedenen Dipterenfamilien beschrieben (Anthomyiidae (Wesché 1906), Nettiophilidae (Hennig 1958), Tephritidae (Hardy 1980), Anthomyzidae (Hardy 1980)). Bei *C. whitei* und einigen anderen Diopsiden und auch bei einigen Tephritiden und Micropeziden stehen die cuticulären Ausführkanäle der Drüsenendapparate mit den Spitzen der hohlen Spermathekendornen in Verbindung (eigene Untersuchungen), was auf einen funktionellen Zusammenhang hinweisen könnte. Allerdings sind auch glatte Spermatheken mit Drüsenzellen bestückt.

Walker (1980) nimmt an, daß die Form der Spermatheken mit der Paarungsstrategie bzw. dem Ausmaß der Spermaverdrängung oder -verdünnung bei aufeinanderfolgenden Kopulationen zusammenhängt. Ihm zufolge sollten rundliche Spermatheken wie die von *C. whitei* eher mit Monogamie oder einem höheren Fortpflanzungserfolg des jeweils ersten Kopulationspartners verbunden sein, tubuläre Spermatheken hingegen eher mit Polygamie und einem höheren Fortpflanzungserfolg des letzten Männchens.

Die Wand der Spermatheken besteht aus einer etwa 2 µm hohen geschichteten Cuticula. Infolge starker Sklerotisierung erscheint sie braun bis schwarz und zeigt, im Gegensatz zur nicht sklerotisierten Cuticula des restlichen Reproduktionstraktes, unter UV-Anregung keine Fluoreszenz (Abb.18b).

Eine starke Sklerotisierung der Spermatheken ist bei Dipteren weit verbreitet. Hier können prinzipiell zwei Erklärungen vorgeschlagen werden. Eine starke Lichtabsorption im sichtbaren und ultravioletten Bereich könnte die gespeicherten Spermatozoen vor mutagener Strahlung schützen. Dieser Schutz ist jedoch bereits durch die sklerotisierte Körperwand gewährleistet. Wahrscheinlicher ist, daß die Sklerotisierung zur Versteifung der Spermathekenkapseln dient. Einen Schutz vor mechanischer Verletzung benötigen die im Körperinneren gelegenen Spermatheken nicht, auch setzen keine Muskeln daran an. Die Versteifung der Kapselwand könnte jedoch der Fixierung des Spermathekenvolumens dienen, so daß Druckschwankungen innerhalb der Spermatheken einen Flüssigkeitstransport durch die Spermathekengänge bewirken. Diese Möglichkeit ist bei Überlegungen zur Funktionsweise der Spermatheken zu berücksichtigen.

Die Cuticula wird von einem flachen, unauffälligen Epithel gebildet. Unter dieses Epithel eingesenkt liegen große Kanaldrüsenzellen, von denen je eine mit einem Spermathekendorn assoziiert ist. Sie besitzen einen sehr großen Kern mit grobscholligem Chromatin und deutlichem Nucleolus. Ihr Cytoplasma ist reich an rauhem endoplasmatischem Retikulum und an freien Ribosomen, und erscheint dadurch besonders dicht. Jede Drüsenzelle umschließt mit einem apikalen Mikrovillisaum ein extrazelluläres Reservoir, in dem ein Drüsenendapparat liegt (Abb.19—21). Der Drüsenendapparat

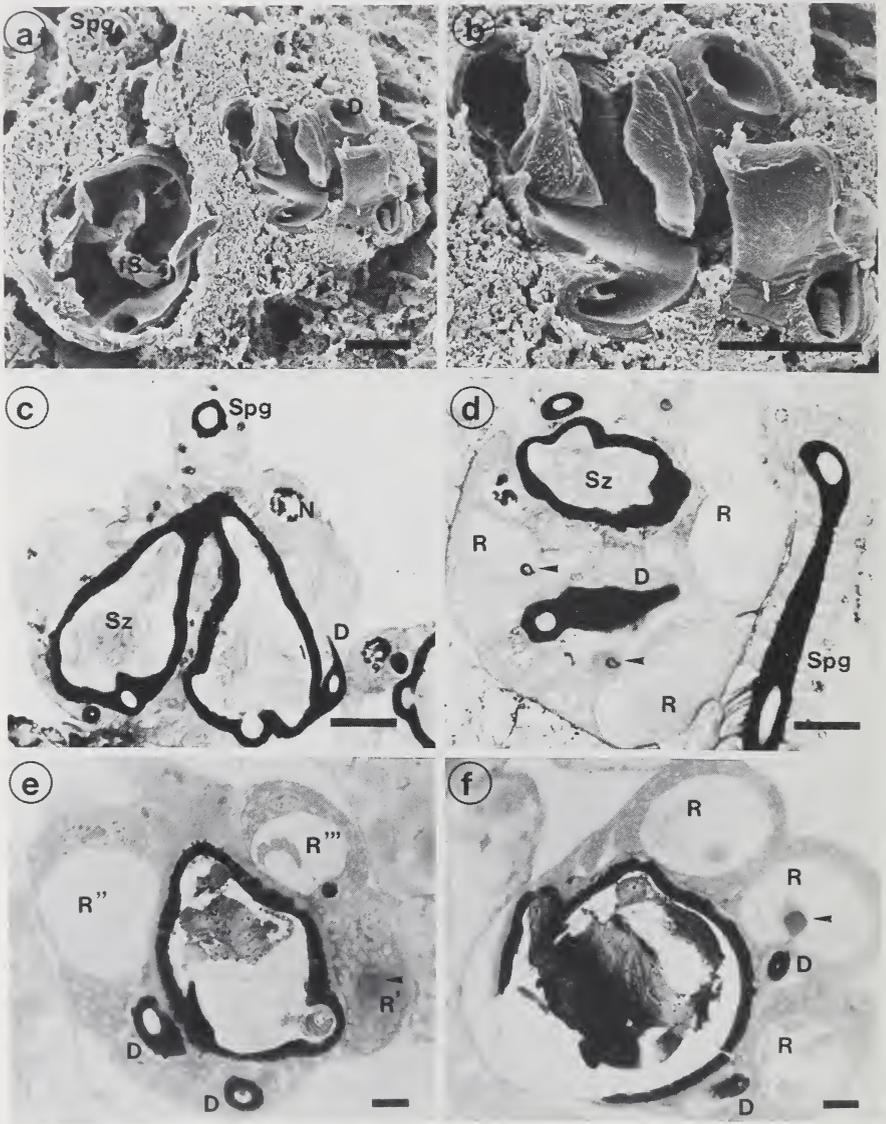


Abb.19: Spermatheken von *C. whitei*. (a) Blick auf zwei aufgebrochene Spermatheken, REM; (b) stärkere Vergrößerung von (a) zeigt den geschichteten Aufbau der Cuticula; (c–f) Semidünnschnitte, Richardson.

D: Dornenförmiger Fortsatz der Spermathek, fS: filamentöse Substanz, N: Nucleus, R, R'-R''': Drüsenreservoirs mit verschiedenem Inhalt, Spg: Spermathekengang, Sz: Spermatozoen, Pfeile: Drüsenendapparate, Balkenlänge jeweils 20  $\mu\text{m}$ .

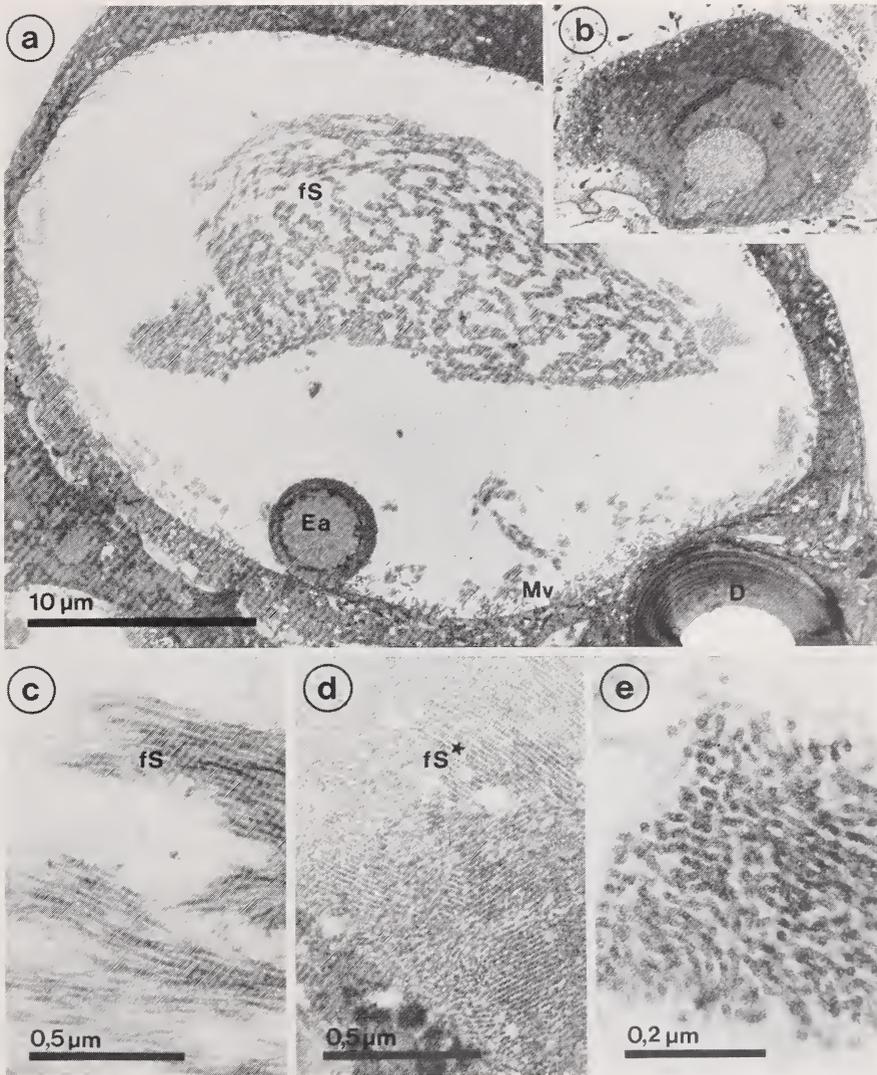


Abb.20: Drüsenreservoirs an den Spermatheken von *C. whitei*, TEM. (a) großes Drüsenreservoir ( $R''$ ); (b) kleines Drüsenreservoir ( $R'$ , gleiches Objekt wie in Abb.21a) in gleicher Vergrößerung wie (a); (c) Ausschnittsvergrößerung der filamentösen Substanz aus (a); (d) Ausschnittsvergrößerung der pseudokristallin angeordneten Substanz in (b); (e) eine noch stärkere Vergrößerung des Inhalts eines großen Reservoirs zeigt die tubuläre Ultrastruktur der filamentösen Substanz.

D: dornenförmiger Fortsatz der Spermathek, Ea: Drüsenendapparat, fs: filamentöse Substanz, fs\*: filamentöse Substanz in pseudokristalliner Anordnung, Mv: Mikrovillisaum.

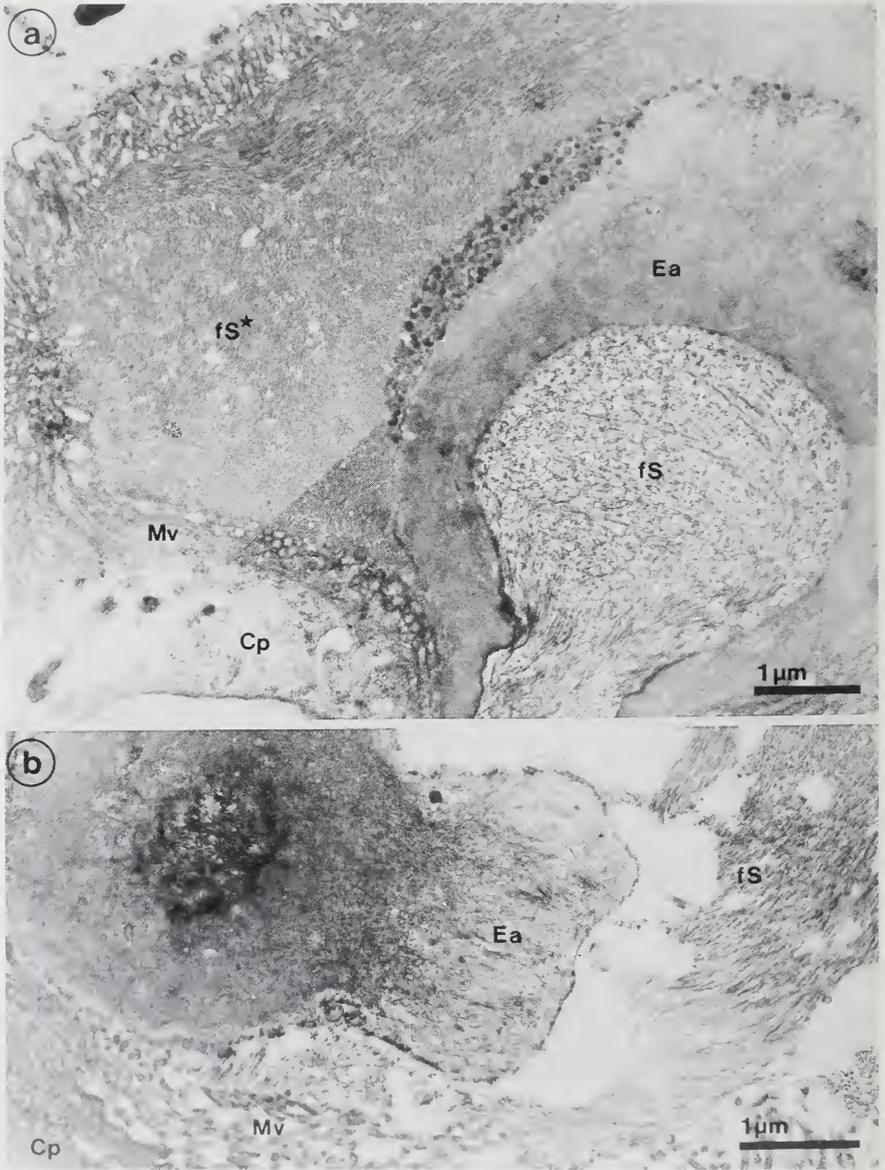


Abb.21: Drüsenendapparate an den Spermatheken von *C. whitei*, TEM. (a) Endapparat in einem kleinen Drüsenreservoir mit pseudokristallinem Inhalt (gleiches Objekt wie in Abb.20b); (b) Endapparat in einem großen Drüsenreservoir.

Cp: Cytoplasma, Ea: Drüsenendapparat, fS: filamentöse Substanz, fS\*: filamentöse Substanz in pseudokristalliner Anordnung, Mv: Mikrovillisaum.

besteht aus einem runden Cuticulabläschen (Durchmesser 0,4–0,5  $\mu\text{m}$ ), das auf einer Seite von einer filzartigen Struktur bedeckt ist, während die andere Seite über einen feinen Cuticulagang mit dem Spermathekenlumen in Verbindung steht. Umfang und Inhalt der Drüsenreservoirs können sehr unterschiedlich sein. Lichtmikroskopisch erscheint der Inhalt basophil, homogen oder schollig, oder aber optisch leer. Im TEM enthalten alle Reservoirs röhrenförmige Filamente von ca. 10 nm Durchmesser, die in unterschiedlichem Maße aggregiert sind (Abb.20, 21). In kleinen Reservoirs ( $R'$ , ca. 8  $\mu\text{m}$  Durchmesser) liegen die Filamente so dicht gepackt, daß eine fast kristalline Struktur ( $fS^*$ ) entsteht. In großen Reservoirs hingegen, die im Nativpräparat die Spermathek an Durchmesser übertreffen können (über 50  $\mu\text{m}$  Durchmesser), sind die Filamente gleichmäßig in einer Flüssigkeit verteilt ( $R''$ ) oder zu Schollen zusammengelagert ( $R'''$ ). Kleine und große Reservoirs können gleichzeitig nebeneinander an einer Spermathek vorkommen (Abb.19e). Filamentöse Strukturen, die denen in den Drüsenreservoirs gleichen, liegen auch innerhalb der Drüsenendapparate (Abb.21a).

Zum Hämolympdraum hin liegen die Drüsenzellen einer weniger als 0,05  $\mu\text{m}$  dicken Basallamina auf, stellenweise sind sie von Fettgewebe umgeben. Im Bereich der Spermathekenkapseln ist keinerlei Muskulatur vorhanden. Auch eine Innervierung konnte im Bereich der Spermathekenkapseln nicht nachgewiesen werden.

Es liegen bereits von mehreren Dipterenarten vergleichbare elektronenmikroskopische Befunde der Drüsenzellen an den Spermatheken vor (*Aedes aegypti* (Clements & Potter 1967), *Drosophila melanogaster* (Filosi & Perotti 1975), *Glossina morsitans* (Kokwaro et al. 1981), *Dacus oleae* (Solinas & Nuzzaci 1984)). Es handelt sich dabei um Kanaldrüsenzellen (Noirot & Quennedey 1974 („class 3 gland cells“), Weidner 1982, Davey 1985)). Unterschiede fallen besonders hinsichtlich des Inhalts und Umfanges der Reservoirs („secretory cavity“) auf. Bei *Aedes*, *Drosophila*, *Dacus* und *Glossina* reicht der dicht gepackte Mikrovillisaum der Drüsenzellen bis an das Filzwerk („felt-work“) heran, welches das erweiterte Endstück des cuticulären Ausführungsganges umgibt. Bei *C. whitei* hingegen liegt zwischen dem Mikrovillisaum und dem, das Cuticulabläschen abschließenden Filzwerk eine große Menge der filamentösen Substanz (Durchmesser der tubulären Filamente ca. 10 nm), entweder in einem größeren Flüssigkeitsvolumen verteilt, oder in dichter, fast kristalliner Anordnung. Die Verbindung zwischen der filamentösen Substanz im Reservoir, dem Filzwerk des Endapparates und dem filamentösen Inhalt der Ausführkanäle und der Spermatheken (s. u.) ist noch zu klären. Weidner (1982) erwähnt röhrenförmige Fibrillen von 10–20 nm Durchmesser als Wandbestandteil des von der Drüsenzelle gebildeten Endapparates. Bei *Aedes* enthalten die Ausführkanäle zuweilen ein geordnetes, kristallin erscheinendes Material, welches aus dem Filzwerk hervorzugehen scheint (Clements & Potter 1967). Bei *Drosophila* hingegen ist das Sekret in den Drüsenreservoirs und den Spermatheken in parallelen Laminae von ca. 8 nm Durchmesser organisiert (Filosi & Perotti 1975).

Große Mengen an rauhem endoplasmatischem Retikulum deuten darauf hin, daß das Sekret der Drüsenzellen Eiweißkomponenten enthält (Pal & Ghosh 1982). Auch im Drüsensekret der Spermatheken von *Glossina morsitans* wurden, neben Mucopolysacchariden, Proteine nachgewiesen (Kokwaro et al. 1981). Zur Funktion des Sekrets gibt es verschiedene Annahmen: Es könnte Spermatozoen anlocken, ernähren, ruhigstellen, aktivieren oder zur Besamung der Eier aus den Spermatheken hinausschwimmen (Brüel 1897, Davey 1965, Lensky & Schindler 1967, Parker 1970, Tobe & Langley 1978, Weidner 1982). Möglicherweise ist das Sekret der Spermatheken auch zur Lebenderhaltung der Spermien im ventralen Receptaculum notwendig, wie es bei *Drosophila*

*melanogaster* nachgewiesen wurde (Anderson 1945). Filosi & Perotti (1975) halten bei *Drosophila melanogaster* eine zyklische Aktivität der Drüsenzellen für möglich. Dadurch ließe sich erklären, daß bei *C. whitei* Reservoirs so unterschiedlichen Ausmaßes und Inhalts nebeneinander vorliegen.

### Inhalt der Spermatheken

Die Spermatheken unbegatteter Weibchen enthalten eine basophile, filamentöse Substanz, die dem Inhalt des ventralen Receptaculum gleicht. Bei begatteten Weibchen enthalten alle drei Spermatheken Spermatozoen, die meist parallel zueinander in Knäueln oder Wirbeln liegen (Abb.19c,d). In Zupfpräparaten in Insektenringer oder Wasser sind die Spermatozoen sofort beweglich (s. „Spermatozoen“).

In den Spermatheken von *C. whitei* können die Spermatozoen mindestens 7 Wochen lang befruchtungsfähig bleiben (eigene Untersuchungen). Bei *Glossina morsitans* ist eine Speicherung über 200 Tage (Saunders & Dodd 1972), bei der Honigbiene sogar über mehrere Jahre (Lensky & Schindler 1967) möglich.

Die Befunde aus den Nativpräparaten von *C. whitei*-Spermatheken scheinen zunächst gegen eine Inaktivierung der Spermatozoen während der Speicherzeit zu sprechen. Doch kann eine Wiederherstellung der Beweglichkeit in kürzester Zeit durch den mit der Präparation verbundenen Milieuwechsel nicht ausgeschlossen werden. Laut Lensky & Schindler (1967) liegen die Spermatozoen in der Spermathek der Honigbiene in bewegungslosen Bündeln vor und werden erst durch das Sekret der Spermathekdrüsen aktiviert, wobei es sich schlichtweg um eine Folge der Verdünnung handeln soll. Ein vergleichbarer Effekt wäre auch in den Nativpräparaten von *C. whitei* denkbar.

### Spermathekengänge

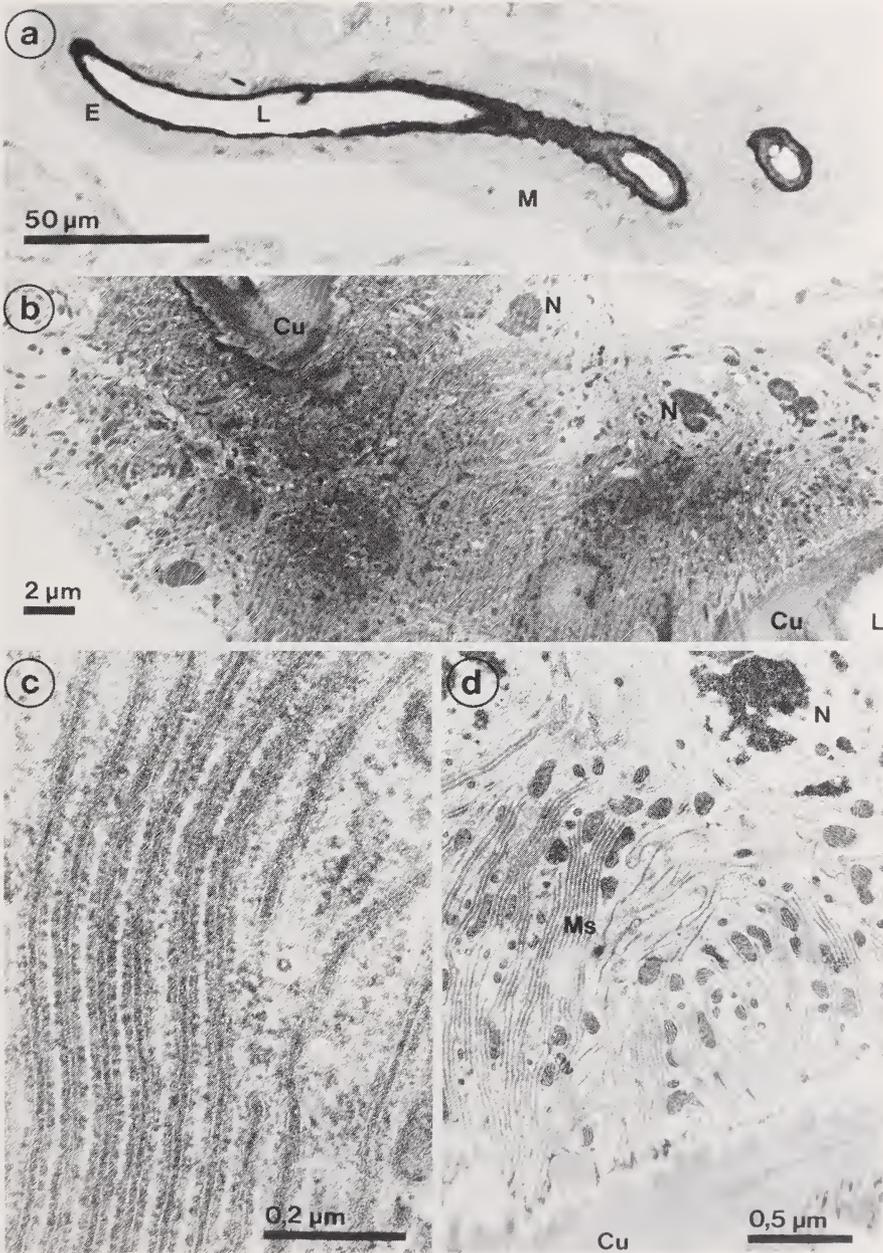
Die Ausführgänge der Spermatheken sind ca. 350  $\mu\text{m}$  lang, ihr Lumen hat einen Durchmesser von 5,3–6,7  $\mu\text{m}$ . Im distalen Drittel ist die Cuticula bei einer Höhe von ca. 1,7  $\mu\text{m}$  stark sklerotisiert und schwarz wie die der Spermatheken selbst (Abb.18, 22a). Sie liegt einem kubischen Epithel auf, das basal nur durch eine ca. 0,05  $\mu\text{m}$  dicke Basalmembran vom Hämolympdraum abgegrenzt ist. Die apikale Cytoplasmamembran bildet durch zahlreiche Einfaltungen auffällige Membranstapel. Die quer zur Richtung des Ganges parallel angeordneten Membranen verlaufen senkrecht von der Zelloberfläche ins Cytoplasma hinein (Abb.22b–d). Sie sind an der cytoplasmatischen Seite dicht mit elektronendichten Partikeln von ca. 9 nm Durchmesser besetzt (Abb.22c). Zwischen den Membranstapeln liegen zahlreiche Mitochondrien.

In zwei Arbeiten von Kokwaro et al. (1981, 1988) über *Glossina morsitans* findet man ähnliche Stapel aus asymmetrischen Membranen abgebildet. Sie befinden sich zum einen in Epithelzellen, die zwischen den Kanaldrüsenzellen des Spermathekenepithels liegen, zum anderen in dem Epithel, welches den Ductus ejaculatorius der Männchen umgibt. Auch hier sind die aus apikalen Membraneinfaltungen hervorgegangenen Membranstapel von zahlreichen Mitochondrien gesäumt.

Laut Davey (1985) lassen mit Mitochondrien assoziierte, apikale Cytoplasmamembraneinfaltungen, wie sie im Spermathekenepithel verschiedener Insekten zu finden sind, auf eine hohe Ionen-transportaktivität schließen. Bei partikelbesetzten Membranstapeln aus apikalen Cytoplasma-

---

Abb.22: Spermathekengänge von *C. whitei*. (a) Semidünnschnitt, Richardson, distaler Abschnitt des Spermathekenganges links, proximaler Abschnitt rechts; (b) Ultradünnschnitt aus dem distalen Bereich, TEM; (c–d) Ausschnittsvergrößerungen der aus apikalen Cytoplasmamembraneinfaltungen gebildeten Membranstapel in (b).



Cu: Cuticula, E: Epithel, L: Lumen des Spermathekenganges, M: Längsmuskulatur, Ms: Membranstapel, N: basal gelegene Nuclei des Epithels.

membraneinfaltungen im Mitteldarm von *Manduca sexta* und in den Hüllzellen von Insekten-sinillen konnte in den Partikeln eine Protonen-Kalium-Antiport-ATPase nachgewiesen werden (Klein & Zimmermann 1991). Wenn auch an den Membranstapeln der Spermathekengänge bei *C. whitei* ein Transport von Protonen und/oder Kaliumionen stattfände, so wäre an eine Regulation der Spermatozoenbeweglichkeit zu denken, welche bekanntlich stark von der Konzentration dieser Ionen abhängt (Baccetti & Afzelius 1976). Eine weitere Untersuchung der Funktion dieser Epithelzellen könnte möglicherweise wesentlich zur Klärung der Transportmechanismen im Bereich der Spermatheken beitragen.

Im restlichen, proximalen Teil der Spermathekengänge ist die Cuticula nicht sklerotisiert und ca. 2,5  $\mu\text{m}$  dick. Die dem Epithel zugewandte Seite trägt unregelmäßige, quer verlaufende Rippen, während die apikale Oberfläche der Cuticula überall in den Spermathekengängen glatt ist. Das Epithel ist basal von einer dicht innervierten, einschichtigen Längsmuskulatur umgeben (Abb.9, 12A, 22a, 26e), Ringmuskulatur fehlt. Dementsprechend führen die Spermathekengänge im Nativpräparat nickende Bewegungen aus, während eine peristaltische Verengung der ohnehin dickwandigen Spermathekengänge nie beobachtet wurde.

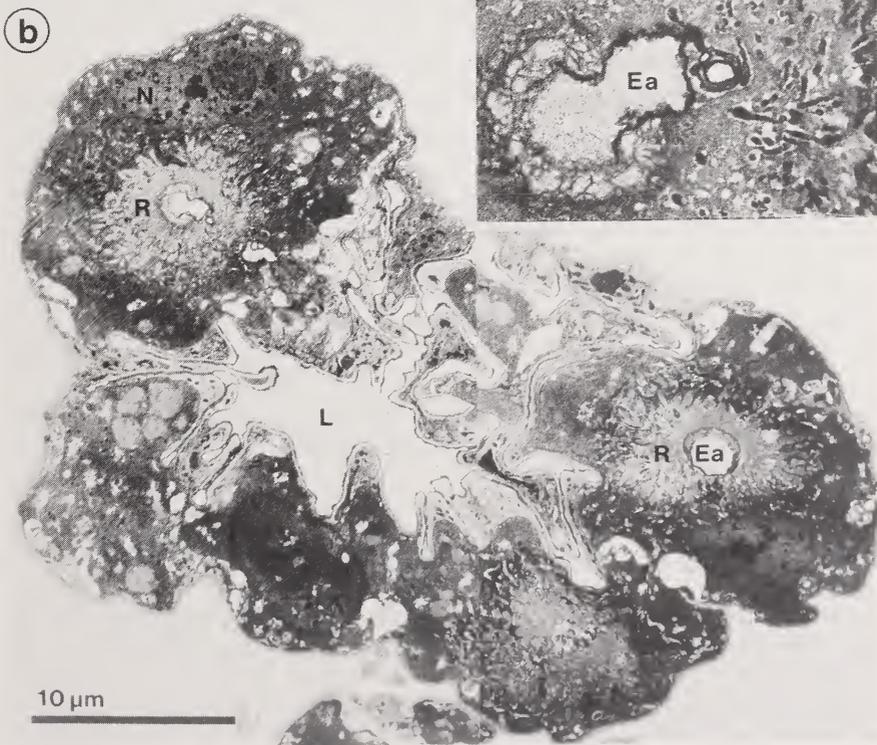
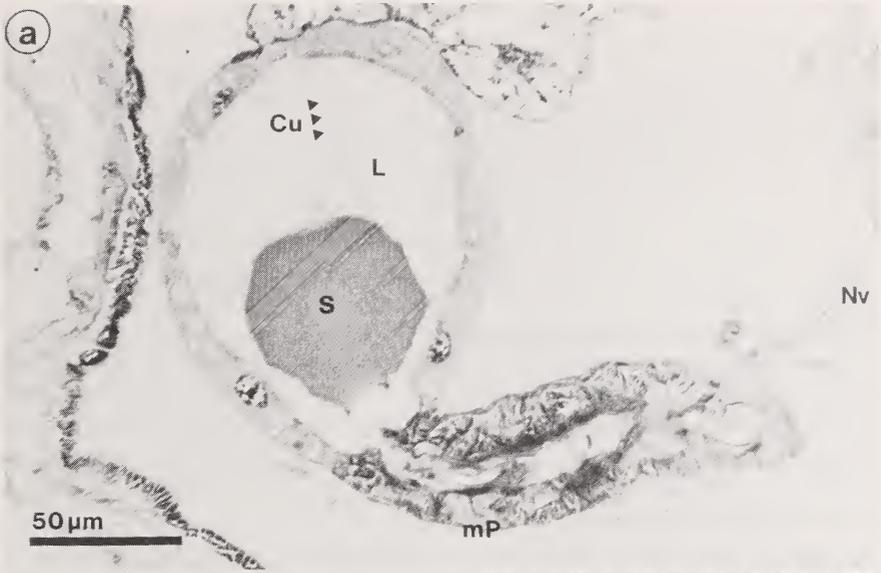
Einige Autoren halten es für möglich, daß die Muskulatur der Spermathekengänge für einen aktiven Spermatozoentransport in die Spermatheken verantwortlich sei (Wigglesworth 1974, Jones & Fischman 1970, Solinas & Nuzzaci 1984). Die Spermathekengänge von *C. whitei* sind nicht zu peristaltischen Bewegungen fähig. Es ist schwer vorstellbar, daß die durch Längsmuskulatur hervorgerufenen, nickenden Bewegungen sich nennenswert auf das Lumen der dickwandigen Gänge auswirken und so beim Spermatransfer eine mehr als unterstützende Rolle spielen könnten. Es ist aber auch keine andere naheliegende Hypothese für die Funktion dieser relativ stark entwickelten Längsmuskelschicht bekannt.

Die Spermathekengänge vereinigen sich wenige  $\mu\text{m}$  vor ihrer Mündung am Grund der ca. 50  $\mu\text{m}$  hohen Genitalpapille (Abb.12E—I). An der Vereinigungsstelle der Gänge ist die Cuticula besonders dicht und bildet zudem einen in das Ganglumen vorspringenden Wulst. Je nachdem, ob die Genitalpapille im Zuge von Verschiebungen des Vaginaepithels cranial oder caudad gerichtet ist, verschließt dieser Wulst die Mündung der Spermathekengänge vollständig (Abb.10b) oder nur teilweise (Abb.38b). Zudem ist an der cranialen Seite der Genitalpapille in der Nähe der Spermathekegangmündung eine verfestigte Cuticulaplatte ausgebildet (Abb.10b, d), die bei der Kontraktion seitlich ansetzender Muskelfasern (MGp) auf den Cuticulawulst drücken und so die Mündung verschließen kann.

Verschiebungen des Vaginaepithels, wie sie während der Kopulation und der Eiablage (s. dort) in beträchtlichem Maße stattfinden, können rein mechanisch die Öffnung der Spermathekengänge regulieren. Ein aktives Verschließen der Spermathekengänge ermöglicht darüberhinaus eine sofortige Unterbrechung der Spermaabgabe aus den Spermatheken und damit eine Minimierung von Spermaverlusten. Es könnte dem Weibchen aber auch ermöglichen, den Spermatransfer aus einer Spermatophore (s. dort) zu verhindern und so noch nach vollzogener Kopulation weibliche Zuchtwahl auszuüben („cryptic female choice“ (Thornhill & Alcock 1983)).

Abb.23: Akzessorische Drüse von *C. whitei*. (a) Semidünnschnitt, Richardson; (b) TEM; Einsatz: Ausschnittsvergrößerung aus (b).

Cu: Cuticula, Ea: Drüsenendapparat, L: Drüsenlumen, mP: muskulöse Pumpe, N: Nucleus, Nv: Nerv, R: Drüsenreservoir, S: Sekret.



### Akzessorische Drüsen

Die akzessorischen Drüsen von *C. whitei* sind im Nativpräparat als ein Paar farbloser, eiförmiger Bläschen zu erkennen. Ihre dünnwandigen Ausführgänge münden caudal von denen der Spermatheken in die Genitalpapille (Abb.8). Während die akzessorischen Drüsen selbst mit keinerlei Muskulatur und Innervierung versehen sind, ist im distalen Bereich ihrer Ausführgänge eine reichlich innervierte muskulöse Pumpe ausgebildet.

Das Drüsenlumen ist ca.  $100 \times 150 \mu\text{m}$  groß und von einer zarten, nur ca.  $0,2 \mu\text{m}$  hohen Cuticula ausgekleidet (Abb.23), die einem flachen Epithel aufliegt. Unter das Epithel eingesenkt liegen pro Drüse etwa 15 Kanaldrüsenzellen, die sich durch große Kerne, zahlreiche Mitochondrien und elektronendichtes Cytoplasma auszeichnen. Jede Drüsenzelle umschließt mit einem apikalen Mikrovillisaum ein extrazelluläres Reservoir, in dem ein cuticulärer Drüsenendapparat von ca.  $2\text{--}3 \mu\text{m}$  Durchmesser liegt. Das Drüsensekret ist lichtmikroskopisch homogen basophil und im TEM auch bei 20 000facher Vergrößerung amorph. Es erscheint in den Reservoirs wesentlich elektronendichter als in den Endapparaten und im Drüsenlumen. Spermatozoen wurden im Bereich der akzessorischen Drüsen nie gefunden.

Ein Vergleich der Kanaldrüsenzellen an Spermatheken und akzessorischen Drüsen (vergl. Abb.21 und 23 b) zeigt, daß die Drüsenendapparate an den akzessorischen Drüsen kleiner und wesentlich dünnwandiger sind, das sie bedeckende Filzwerk viel lockerer. Diese ultrastrukturellen Unterschiede hängen wahrscheinlich mit der unterschiedlichen Natur der Sekrete zusammen.

Die Ausführgänge der akzessorischen Drüsen sind ca.  $350 \mu\text{m}$  lang. Ihr Lumen nimmt von proximal ca.  $5 \mu\text{m}$  Durchmesser nach distal allmählich auf das doppelte zu und bildet dann im letzten Viertel eine Erweiterung von bis zu  $20 \mu\text{m}$  Durchmesser, um schließlich über eine Engstelle mit dem terminalen Drüsenlumen in Verbindung zu stehen. Die quergefältelte Intima ist im proximalen Bereich ca.  $0,5 \mu\text{m}$  dick und kann hier leicht sklerotisiert sein, im distalen Bereich der Gänge ist sie mit nur  $0,2 \mu\text{m}$  Höhe so zart wie in den Drüsen selbst. Eine dünne Muskelschicht umgibt die Gänge auf ihrer gesamten Länge (Abb.12A) und befähigt sie im Nativpräparat zu schlängelnden Bewegungen. Um den distalen, erweiterten Bereich herum ist die Muskulatur besonders stark ausgebildet und innerviert (Abb.23a).

Die Ausführgänge der akzessorischen Drüsen münden getrennt, durch schmale Spalten in die caudale Wand der Genitalpapille (Abb.12I—K). Es ist keine Ventilstruktur ausgebildet.

Der erweiterte distale Bereich der Ausführgänge stellt mit seiner reich innervierten Ringmuskulatur offensichtlich eine Pumpe dar, wie sie auch bei Tephritiden beschrieben ist (Solinas & Nuzzaci 1984).

Da die Ausführgänge der akzessorischen Drüsen direkt gegenüber vom Eingang des ventralen Receptaculum münden, könnte ihr Sekret beim Befruchtungsvorgang eine Rolle spielen (s. „ventrales Receptaculum“ und „Eiablage“), wie es für *Musca domestica* nachgewiesen wurde (Leopold & Degrugillier 1973, Leopold 1980). Es ist hingegen unwahrscheinlich, daß das Sekret der akzessorischen Drüsen zum Festkleben der Eier bei der Eiablage dient, wie es von verschiedenen Autoren für andere Dipteren vorgeschlagen wurde (Brüel 1897, Wesché 1906, Mote 1929, Jahn 1930, Gra-

ham-Smith 1938, Pandey & Agrawal 1962, Fowler 1973, McAlpine 1981). Die tatsächlich am Substrat festgeklebte Unterseite des Eies kommt während der Eiablage in der Vagina ventral, also von der Mündung der akzessorischen Drüsen abgewandt, zu liegen. Ebenfalls unwahrscheinlich ist, daß das Sekret zur Ernährung der Spermien (Gilbert 1986) oder als Medium für den Spermatozoentransport in den Spermathekengängen (Solinas & Nuzzaci 1984) dient. Es ist kein Mechanismus bekannt, durch den das Sekret der akzessorischen Drüsen gezielt in die Spermathekengänge befördert werden könnte.

### Innervierung

Das hinterste Ganglion von *C. whitei*, das Abdominalganglion, liegt in dem sehr schlanken cranialen Abschnitt des Abdomen. Von dort führt ein unpaarer ventraler Abdominalnerv median caudad (Abb.3b). Er gibt in seinem Verlauf mehrere Seitennerven ab und tritt schließlich zwischen den beiden lateralen Ovidukten hindurch auf die Dorsalseite des Oviductus communis. Dort spaltet sich der Abdominalnerv in zwei Nervenstämme, die beiderseits dorsolateral an der Vagina entlang bis in die Cerci hinein ziehen. Die Ovarien und Ovidukte sind vom unpaaren Teil des Abdominalnervs her innerviert, der restliche Teil der inneren weiblichen Geschlechtsorgane und der Endabschnitt des Darmes von den beiden dorsolateralen Nervenstämmen. Die genaue Topographie

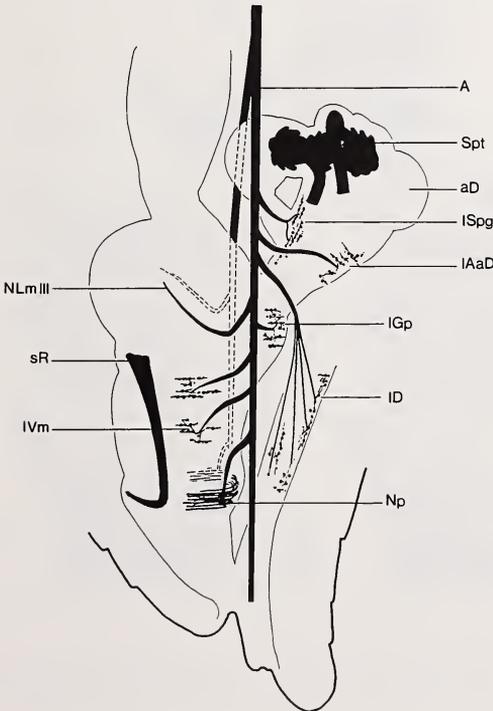


Abb.24: Innervierung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane von *C. whitei*, Lateralansicht von links, stark vereinfacht. Der Übersichtlichkeit wegen ist nur der linke Nervenstamm mit seinen wichtigsten Abzweigungen durchgehend abgebildet.

A: Aufzweigung des Abdominalnervs in zwei dorsolaterale Stämme, aD: Akzessorische Drüse, IAaD: Innervierung der Ausführgänge der akzessorischen Drüsen, ID: Innervierung des Darmes, IGp: Innervierung der Genitalpapille, ISpg: Innervierung der Spermathekengänge, IVm: Innervierung der Vaginamuskulatur, NLmIII: Nervenast entlang des Muskels Lm III, Np: Nervenplexus, Spt: Spermathek, sR: sklerotisierte Ringe.

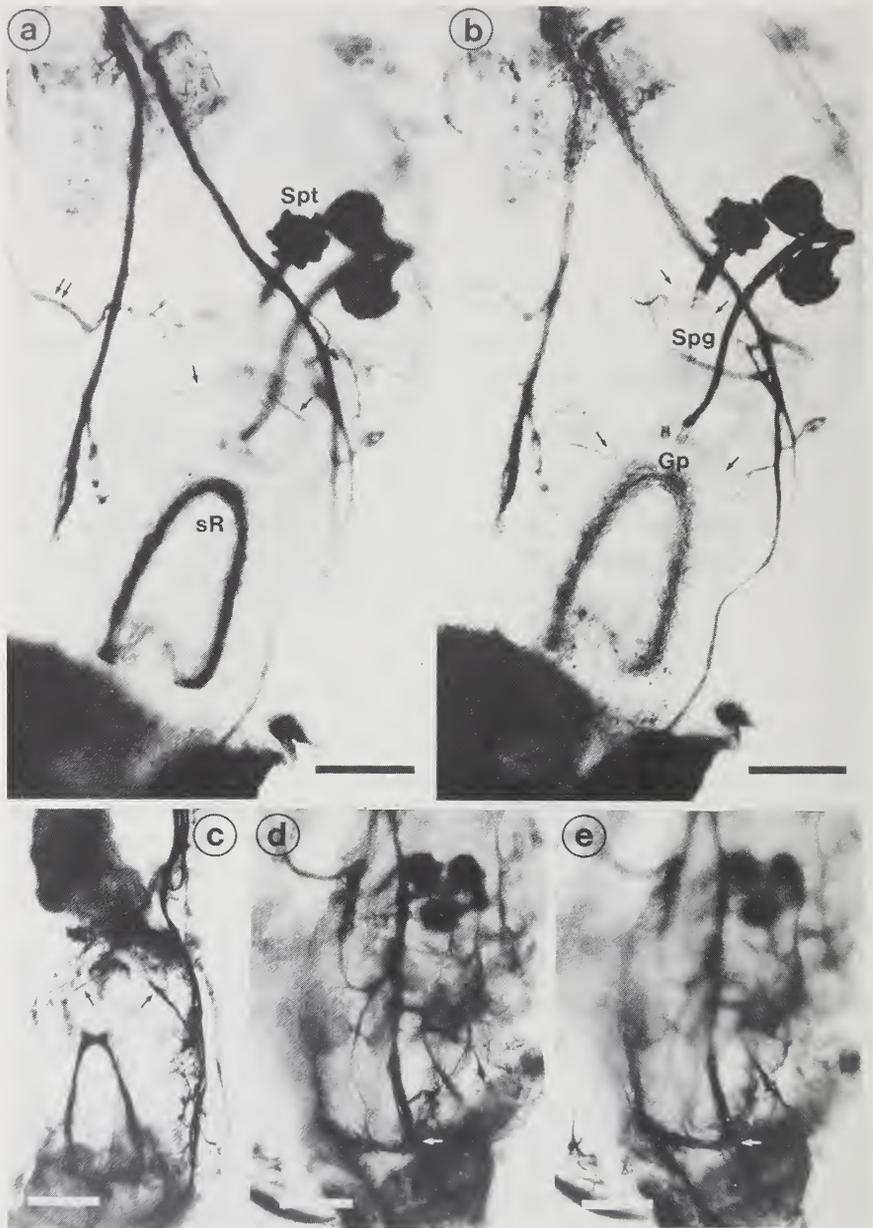


Abb.25: Innervierung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane von *C. whitei*. (a) Dorsalansicht eines Totalpräparats mit  $\text{CoCl}_2$ -Füllung, auf ventrale Seite der Vagina fokussiert, Pfeile: Nervenäste entlang der Muskeln Lm III und Innervierung des Darmes; (b) dasselbe Präparat, auf dorsale Seite der Vagina

der Nervenverzweigungen im Bereich der inneren weiblichen Geschlechtsorgane von *C. whitei* ist individuell unterschiedlich, das hier beschriebene Grundschema der Innervierung (Abb.24) bleibt jedoch erhalten.

Zahlreiche Nervenendknöpfchen („boutons“) an den Muskelfasern der Ovidukte und der Vagina, besonders aber im Bereich der Genitalpapille und der Ausführgänge von Spermatheken und akzessorischen Drüsen, weisen auf eine reichliche motorische Innervierung hin (Abb.26). Hingegen konnte im Bereich der Spermathekenkapseln, der akzessorischen Drüsen selbst und des vom sklerotisierten Ring eingefassten Epithelpolsters keine Innervierung nachgewiesen werden.

Zwei Nervenäste treten dorsolateral in die Vagina ein und begleiten die Muskeln Lm III auf ihrem Weg bis in die Nähe des ventralen Receptaculum (Abb.25a,c), erreichen jedoch nicht dessen Cuticulakammern oder -borsten. Desweiteren umspannt den dorsalen Teil der Vagina auf Höhe des caudalen Endes des sklerotisierten Ringes ein in die Ringmuskulatur eingebetteter Nervenplexus, der auf beiden Seiten mit den dorsolateralen Nervenstämmen in Verbindung steht und mit einigen Perikaryen assoziiert ist (Abb.25d,e, 26a,c,d). Endknöpfchen werden von diesen Nerven nicht ausgebildet.

Die Innervierung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane von Dipteren ist bisher nur oberflächlich untersucht worden (Polovodova 1953, Degrugillier & Leopold 1972, Bennettová & Mazzini 1989). So fand ein Nervenplexus im caudalen Bereich der Vagina, wie er bei *C. whitei* durch die Füllung mit  $\text{CoCl}_2$  dargestellt werden konnte, anscheinend bisher keine Erwähnung. Wahrscheinlich handelt es sich um einen von multiterminalen sensorischen Neuronen gebildeten Dehnungsrezeptor (Finlayson 1968), der den Dehnungsgrad der Vaginamuskulatur bei der Kopulation bzw. Eiablage registriert. Eine ähnliche Deutung könnte auch für die Nervenäste entlang der Muskeln Lm III zutreffen.

Eine fehlende Innervierung der Spermathekendrüsen steht in Einklang mit Befunden anderer Autoren (Degrugillier & Leopold 1972, Jones & Fischman 1970, Noiroit & Quennedy 1974). Ein fehlender Nachweis einer Innervierung, beispielsweise im Bereich des ventralen Receptaculum, kann jedoch noch nicht als Beweis für das Fehlen jeglicher Innervierung ausreichen. Man kann nicht mit Sicherheit davon ausgehen, daß mit der angewandten Methode auch in der Tiefe des Gewebes alle Nervenendigungen dargestellt wurden.

fokussiert, Pfeile: Innervierung der Spermathekengänge und der Genitalpapille; (c) Ventralansicht eines Totalpräparats mit silberverstärkter  $\text{CoCl}_2$ -Füllung, Pfeile: Nervenäste entlang der Muskeln Lm III; (d—e) Dorsalansicht eines Totalpräparats mit silberverstärkter  $\text{CoCl}_2$ -Füllung, unterschiedlich fokussiert, Pfeile: Nervenplexus in der dorsalen Wand der Vagina.

Gp: Genitalpapille, Spg: Spermathekengänge, Spt: Spermatheken, sR: sklerotisierter Ring, Balkenlänge jeweils 100  $\mu\text{m}$ .

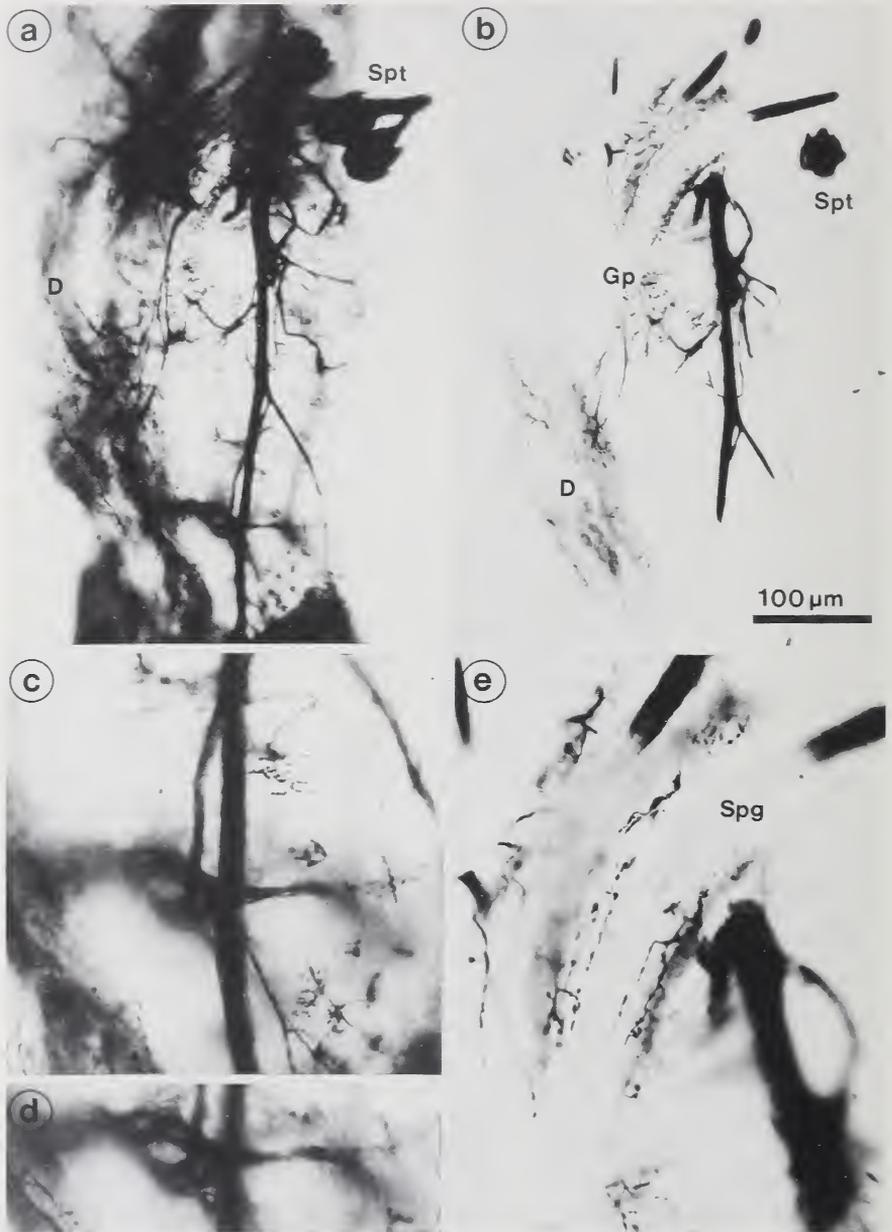


Abb.26: Innervierung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane von *C. whitei*. (a) Lateralansicht eines Totalpräparats mit silberverstärkter  $\text{CoCl}_2$ -Füllung von rechts; (b) dasselbe Präparat im Dickschnitt (5

## MÄNNLICHES REPRODUKTIONSSYSTEM

### Äußere männliche Geschlechtsorgane

Abb.2b,d zeigt das Abdomen eines *C. whitei*-Männchens von ventral in der Ruhelage. Am Ende des Abdomen sind die Cerci erkennbar, cranial davon das Periandrium, an dem ventrolateral die Gonostyli artikuliert sind. Der „innere Kopulationsapparat“, der bei der Kopulation in die Vagina des Weibchens eingeführt wird, liegt in der Ruhelage in einer Tasche des Hypandrium an der Abdomenunterseite verborgen und wird zur Kopulation herausgeklappt (Abb.28d). Er besteht aus Aedeagus, Epiphallus und Phallophor (Abb.27). Über die Basis des Phallophor ist der innere Kopulationsapparat am caudalen Ende des Phallapodem artikuliert, welches von der Körperoberfläche in das männliche Abdomen hineinragt und so eine Verankerung bildet. Zwischen der Basis des Phallophor und dem Hypandrium bildet die Körperwand seitlich ein Paar membranöse Anhänge, die Postgonite.

In der Benennung der verschiedenen Teile der männlichen Geschlechtsorgane stimmen die bisherigen Bearbeiter nicht überein. Die hier gewählte Benennung folgt Feijen (1989), der in seiner Monographie über die Diopsidae deren äußere männliche Geschlechtsorgane beschrieben und dabei die gesamte bisherige Diopsidenliteratur berücksichtigt hat (Abb.27a bietet eine vergleichbare Ansicht für *C. whitei* wie Abb.66 aus Feijen (1989) für *Sphyracephala subbifasciata*). Überdies steht diese Benennung mit Griffiths' Werk über die Cyclorrhapha (1972) im Einklang. Der Begriff „Phallapodem“ ist etwas irreführend, da nur der craniale Teil dieser Struktur als Apodem im engeren Sinne bezeichnet werden kann. Der caudale und der ventrale Arm liegen in der Körperoberfläche zwischen Hypandrium und Phallophor und sind somit als Sklerite zu verstehen, von denen aus sich das Apodem eingefaltet hat (Hennig 1958). Der Begriff „innerer Kopulationsapparat“ folgt Hennig (1958).

Die Silhouette des Phallapodem erinnert von lateral gesehen an ein Gewehr, dessen kurzer Lauf nach caudal weist (Abb.27). Der craniale Teil bildet eine große Muskelansatzfläche, während der ventrale Fortsatz eine Verbindung zum Hypandrium herstellt. Der caudale Teil ist gegabelt und endet in zwei Gelenkhöckern, an denen der Phallophor artikuliert ist. Der Phallophor hat in etwa die Form eines offenen Ringes aus zwei Skleriten, zwischen denen hindurch der Ductus ejaculatorius verläuft. Der Aedeagus ist an seiner Basis relativ schlank, weiter außen trägt er eine bizarr geformte, membranöse Erweiterung (Abb.27, 28a,e, 29b,c,d). Er wird der Länge nach von einem Paar asymmetrischer Sklerite gestützt (Abb.29a), die am caudalen Teil des Phallophor inserieren. Terminal trägt der Aedeagus in Verlängerung des rechten Sklerits einen langen, gekrümmten Fortsatz mit einer hakenförmigen Spitze (Abb.27, 28e,f, 29a). Die Lage des Phallostrema, dorsal an der Basis des stabförmigen Fortsatzes, ließ sich sowohl im REM als auch anhand von Schnittserien nachweisen (Abb.28e, 29d). Ein Totalpräparat der männlichen Geschlechtsorgane nach einer unterbrochenen Kopulation weist eine an der

←  
 µm); (c—d) Nervenplexus in der dorsalen Wand der Vagina, stärkere Vergrößerung von (a); (e) Innervierung der Spermathekengänge, stärkere Vergrößerung von (b).

D: Darm, Gp: Genitalpapille, Spg: Spermathekengänge, Spt: Spermatheken.

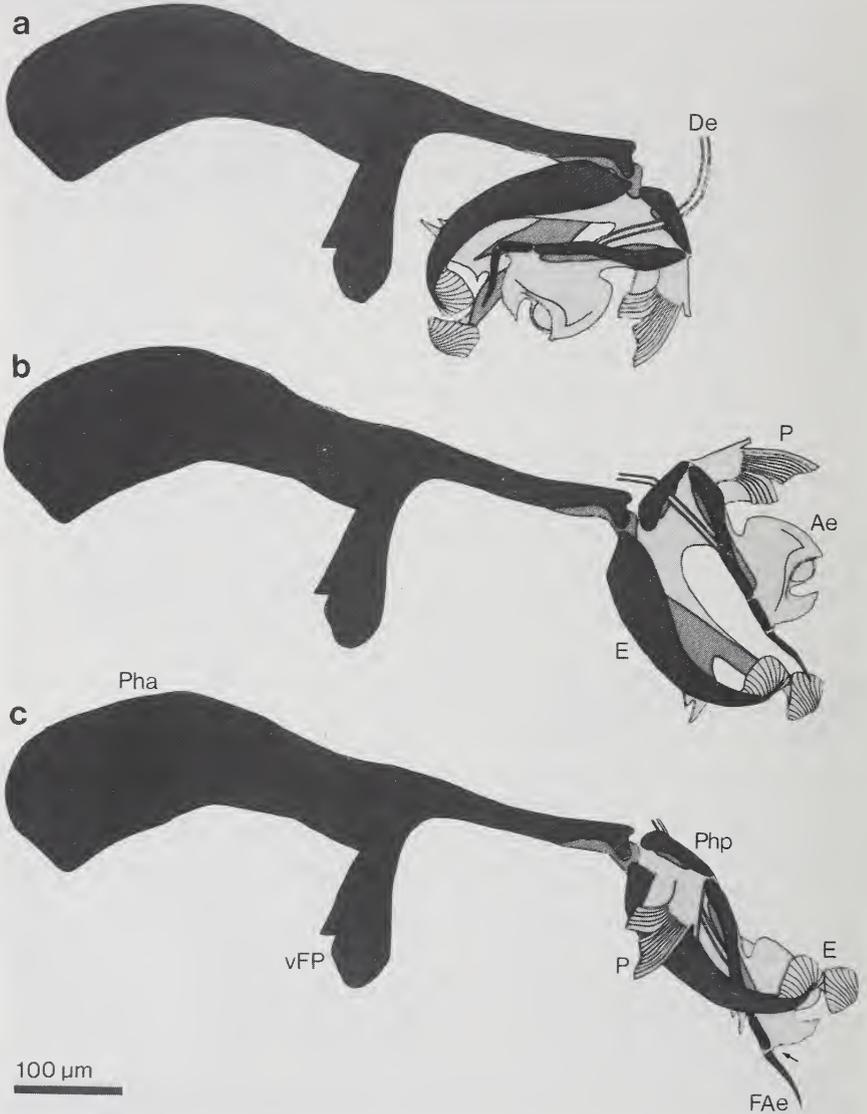


Abb.27: Phallapodem und innerer Kopulationsapparat von *C. whitei*-Männchen, Lateralansicht von links. Dunkle und bei paarigen Strukturen halbdunkle Schattierung kennzeichnet stark sklerotisierte Bereiche, helle Schattierung membranöse Bereiche. (a) eingeklappter Ruhezustand; (b) präparativ ausgeklappt; (c) maximal eregierter Zustand während der Kopulation.

Ae: Aedeagus, De: Ductus ejaculatorius, E: Epiphallus, FAe: Fortsatz des Aedeagus, P: Postgonit, Pha: Phallapodem, Php: Phallosphor, vFP: ventraler Fortsatz des Phallapodem, Pfeil: Phallostrema.

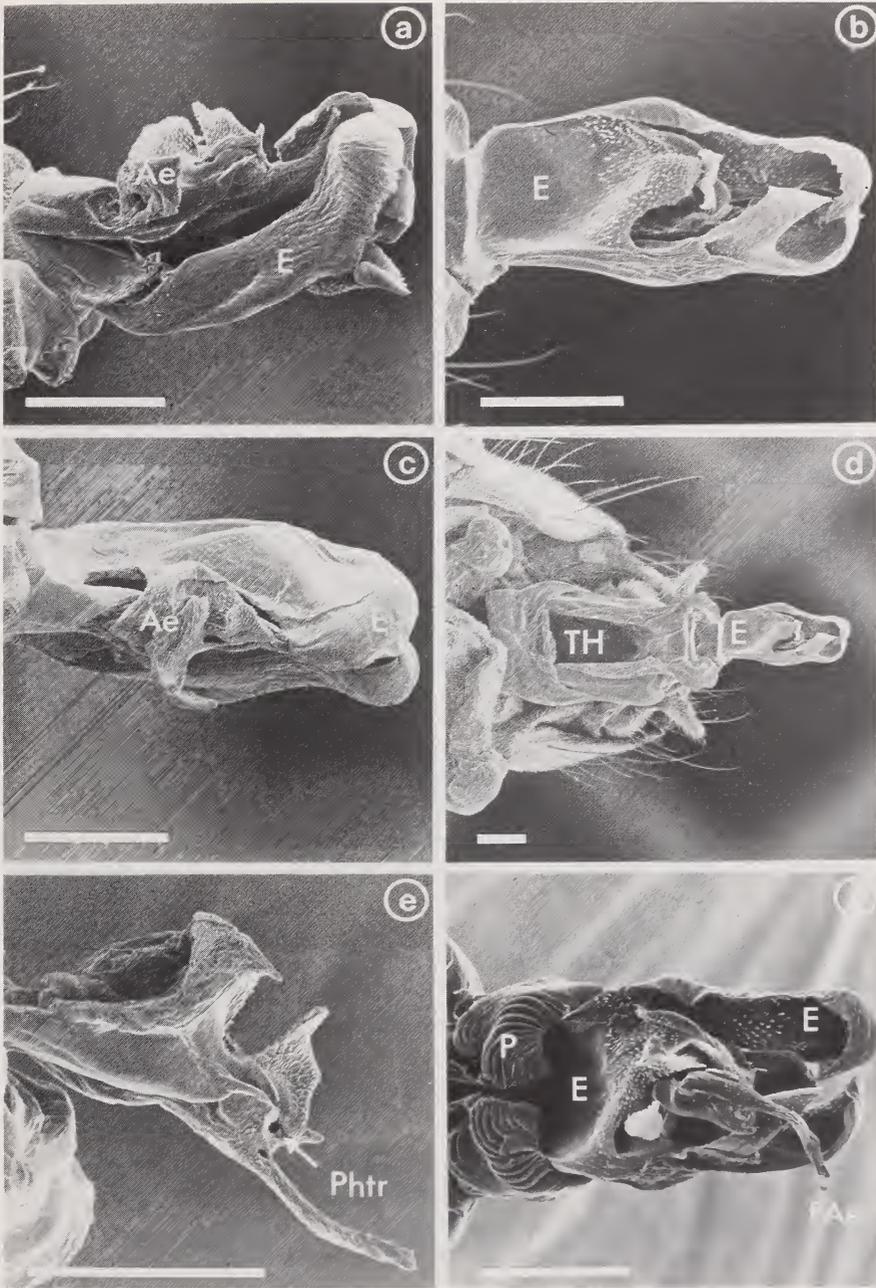


Abb.28: Innerer Kopulationsapparat von *C. whitei*, REM. (a) Präparativ ausgeklappt, Stellung wie in Abb.27b, Lateralansicht von links; (b) Ventralansicht desselben Präparats; (c) Dorsalansicht desselben Präparats; (d) Ventralansicht desselben Präparats; (e) freipräparierter Aedeagus, Lateralansicht von links; (f) maximal eregiertes Kopulationsapparat, Stellung wie in Abb.27c, Ventralansicht. Ae: Aedeagus, E: Epiphallus, FAe: stabförmiger Fortsatz des Aedeagus, P: Postgonit, Phtr: Phallotrema, TH: Tasche im Hypandrium, Balkenlänge jeweils 100  $\mu$ m.

Basis des Aedeagusfortsatzes tropfenförmig hervorquellende Masse auf (Abb.29b), deren Austrittsstelle die Lage des Phallostrema kennzeichnet.

Der Epiphallus bildet ein Paar zweilappiger Schaufeln (Abb.27, 28, 29a), deren membranöse Enden nach median eingekrümmt sind. Er wird der Länge nach von einem Paar Sklerite versteift, die am cranialen Teil des Phallopophor inserieren. Die Cuticula von Aedeagus und Epiphallus bildet zahlreiche Wärzchen, röhrenförmige Vorsprünge und Riefen (Abb.28).

Die Postgonite enthalten keinerlei Sklerotisierungen, ihre membranöse Oberfläche ist durch parallele Rillen strukturiert.

Die äußeren Geschlechtsorgane erscheinen auf den ersten Blick nahezu symmetrisch. Bei genauer Betrachtung entdeckt man jedoch in allen Teilen geringe Asymmetrien. Besonders leicht zu erkennen ist die Asymmetrie der Sklerite im Aedeagus (Abb.29a). Bei 35 daraufhin untersuchten Männchen wurde immer eine gleichsinnige Asymmetrie festgestellt.

Die Asymmetrie der äußeren männlichen Geschlechtsorgane von *C. whitei* ist eine Folge der allen Cyclorrhaphen gemeinsamen Circumversion (Hennig 1973, McAlpine 1981, Bickel 1990): Das männliche Abdomenende wird noch innerhalb des Puparium irreversibel 360° im Uhrzeigersinn um die Körperlängsachse gedreht. Im Körperinneren ist diese Rotation durch die Windung des Ductus ejaculatorius um den Hinterdarm belegt.

Zur Kopulation wird der innere Kopulationsapparat um ca. 160° caudad ausgeklappt (vgl. Abb.2b,d, 28d), so daß Phallopophor und Aedeagus fast in einer Linie mit dem Phallopodem zu liegen kommen. Die Postgonite umfassen die Basis des Aedeagus und bilden so eine kragenartige Struktur (Abb.27c, 28f). Der stabförmige Fortsatz des Aedeagus ragt zwischen den Schaufeln des Epiphallus hindurch nach ventral. Da das Postabdomen des Männchens bei der Kopulation ventrad eingekrümmt wird, kommt der Fortsatz in der Vagina des Weibchens schließlich dorsal zu liegen, die Schaufeln des Epiphallus ventral (Abb.36).

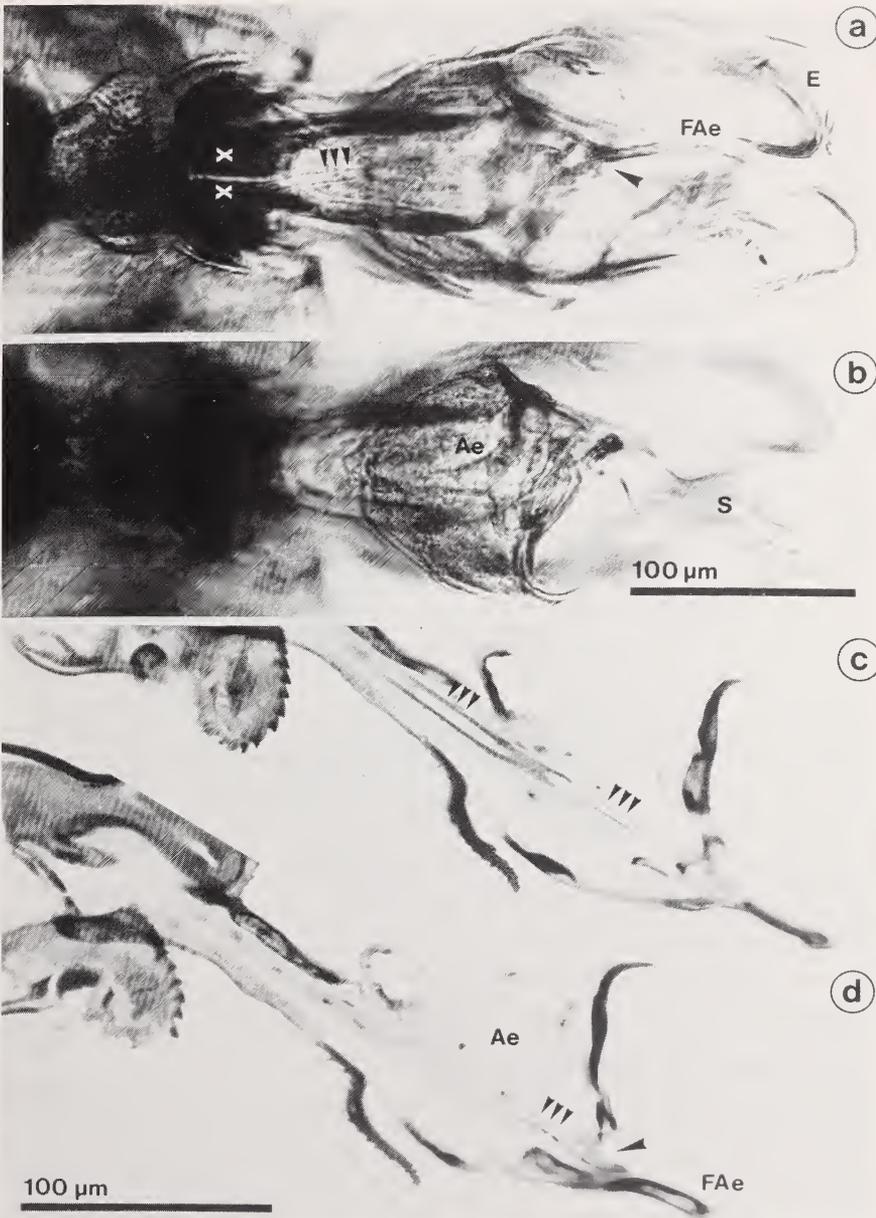
Das Einklappen des inneren Kopulationsapparates im Ruhezustand wurde von Griffiths (1972) für die Diopsiden beschrieben („Aedeagus . . . able to be swung through wide arc against aedeagal apodeme to anteriorly directed rest position“). Dies konnte für *C. whitei* bestätigt werden, obwohl Feijen (1989) den „weiten Bogen“ bei den Diopsidae s.str. für unzutreffend hält.

### Innere männliche Geschlechtsorgane

Von den paarigen Hoden kommend, münden die Vasa deferentia gemeinsam mit einem Paar akzessorischer Drüsen in das distale Ende des Ductus ejaculatorius I, welches von einem Drüsenpolster umgeben ist (Abb.30). Der Ductus ejaculatorius I führt zur Spermapumpe, und diese mündet in den Ductus ejaculatorius II, der zum Phallostrema führt.

---

Abb.29: Innerer Kopulationsapparat von *C. whitei*. (a—b) Dorsalansicht eines nach unterbrochener Kopulation fixierten Totalpräparates, unterschiedlich fokussiert; (c—d) Aedeagus, mediane Semidünnschnitte, Richardson.



Ae: Aedeagus, E: Epiphallus, FAe: Fortsatz des Aedeagus, S: austretendes Spermatophorenmaterial, großer Pfeil: Phallotrema, kleine Pfeile: Ductus ejaculatorius II, weiße Kreuze: asymmetrische Sklerite im Aedeagus.

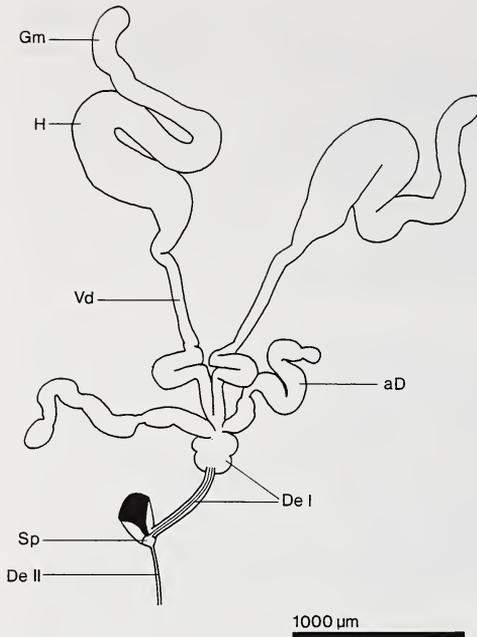


Abb.30: Innere männliche Geschlechtsorgane von *C. whitei*.

aD: akzessorische Drüse, De I+II: Ductus ejaculatorius I und II, Gm: Germarium, H: Hoden, Sp: Spermpumpe, Vd: Vas deferens.

Die Organisation der inneren männlichen Geschlechtsorgane von *C. whitei* entspricht weitgehend den von Kumar (1978 a) beschriebenen Verhältnissen bei *Sphyracephala hearseiana* (Diopsidae). Die tubulären Hoden von *C. whitei* sind zwei- bis dreimal abgewinkelt. Ihre Wand besteht aus zwei Epithellagen, einem sehr flachen inneren Epithel, dem zum Hämolympdraum hin ein dickeres, braun pigmentiertes Epithel aufgelagert ist. Außerdem enthält die Hodenwand Muskelfasern, die sie im Nativpräparat zu peristaltischen Bewegungen befähigen. Während das distale Ende der Hoden, das Germarium, gleichmäßig dicht mit rundlichen Spermatogonien angefüllt ist, liegen die Zellen weiter proximal in deutlich voneinander abgesetzten Gruppen. Noch weiter proximal enthalten die Hoden unterschiedliche Stadien der Spermiohistogenese, von Spermatocytengruppen bis hin zu individuell beweglichen, fadenförmigen Spermatozoen, die nicht mehr in Bündeln zusammengefaßt sind (Abb.31a).

Nach Snodgrass (1935) bestehen die Hoden der meisten Dipteren nur aus einem einzigen Tubulus. Daß die deutlich voneinander abgesetzten Zellgruppen in den Hoden von *C. whitei* nicht aus getrennten Hodentubuli hervorgehen, folgt auch daraus, daß im Germarium keine solche Unterteilung festzustellen ist. Snodgrass bezeichnet diese Zellgruppen als „spermatogonial groups“, da es sich um die Tochterzellen einer Spermatogonie handelt. Bei der dem Hämolympdraum zugewandten, pigmentierten Epithelschicht der Hodenwand handelt es sich nach Snodgrass um ein Peritoneum.

Proximal gehen die Hoden in die Vasa deferentia über, die innen ein relativ hohes, sekretorisches Epithel besitzen und außen von dem gleichen Pigmentepithel wie die

Tab.1: Größe der inneren männlichen Geschlechtsorgane von *C. whitei* und die jeweilige Ausprägung von Epithel und Cuticula.

Organ		Länge	Durchmesser des Lumen	Höhe und Qualität von Epithel und Cuticula
Hoden		2—3 mm	300 $\mu\text{m}$	1 $\mu\text{m}$ Epithel + 6 $\mu\text{m}$ Pigmentepithel
Vasa deferentia		1,5 mm	35 $\mu\text{m}$	20 $\mu\text{m}$ sekretor. Epithel + 6 $\mu\text{m}$ Pigmentepithel
akzessor. Drüsen		1,5 mm	120 $\mu\text{m}$	3 $\mu\text{m}$ Drüsenepithel + 1 $\mu\text{m}$ Plattenepithel
Ductus ejacul. I	Anfangsteil	75 $\mu\text{m}$	30 $\mu\text{m}$	100—150 $\mu\text{m}$ Drüsenepithel + Cuticula <1 $\mu\text{m}$
	Rest	600 $\mu\text{m}$	7 $\mu\text{m}$	10 $\mu\text{m}$ kubisches Epithel + 2,5 $\mu\text{m}$ Cuticula
Spermapumpe		30 $\mu\text{m}$	30 $\mu\text{m}$	1 $\mu\text{m}$ Epithel + 3—15 $\mu\text{m}$ Cuticula
Ductus ejacul. II		400 $\mu\text{m}$	7 $\mu\text{m}$	1 $\mu\text{m}$ Epithel + 2 $\mu\text{m}$ Cuticula

Hoden überzogen sind (Abb.31a). Die Endabschnitte der Vasa deferentia verlaufen dicht nebeneinander und sind in diesem Bereich gemeinsam von dem Pigmentepithel umhüllt. Sie vereinen sich, kurz bevor sie durch einen Sphinkter in den erweiterten Anfangsteil des Ductus ejaculatorius I einmünden (Abb.31b). Die Vasa deferentia enthalten Spermatozoen und ca. 0,5—2,0  $\mu\text{m}$  große, mit Toluidinblau stark anfärbbare Sekrettröpfchen, die den Inhalt granulär erscheinen lassen. Die Spermatozoen zeigen im Nativpräparat individuelle wellenförmige Bewegungen.

Die akzessorischen Drüsen sind tubulär. Ihre epitheliale Wandung ist relativ dünn, ihr Inhalt homogen und mit Toluidinblau schwach anfärbbar (Abb.31). Im Gegensatz zu den akzessorischen Drüsen der Weibchen konnte bei denen der Männchen lichtmikroskopisch keine Cuticulaauskleidung gefunden werden. Auch die Vasa deferentia und die akzessorischen Drüsen zeigen im Nativpräparat peristaltische Bewegungen.

Der erweiterte Anfangsteil des Ductus ejaculatorius I ist von einem Polster aus hohen Drüsenzellen mit cuticulären Ausführkanälchen umgeben (Abb.31b). Sein Lumen ist von einer sehr dünnen Cuticula ausgekleidet. Der restliche Gang besitzt hingegen eine Wand aus dicker, netzartig versteifter Cuticula, die einem kubischen Epithel aufliegt. Der Gang ist von einem reich verzweigten Tracheennetz umgeben, Muskulatur ist nicht vorhanden. Infolge der Circumversion ist der Ductus ejaculatorius I einmal um den Hinterdarm gewunden, bevor er in die Spermapumpe mündet.

Die Spermapumpe besteht aus einem runden Hohlkörper aus teilweise sklerotisierter Cuticula („Vesica“) und dem cranial daran ansetzenden Ejakulationsapodem (Abb.32a). In die Vesica mündet dorsocranial der Ductus ejaculatorius I über eine Ventilstruktur. Ihr caudaler Ausgang zum Ductus ejaculatorius II ist hingegen glatt und trichterförmig. Zahlreiche Muskelfasern ziehen von der fächerförmigen Muskelansatzfläche des

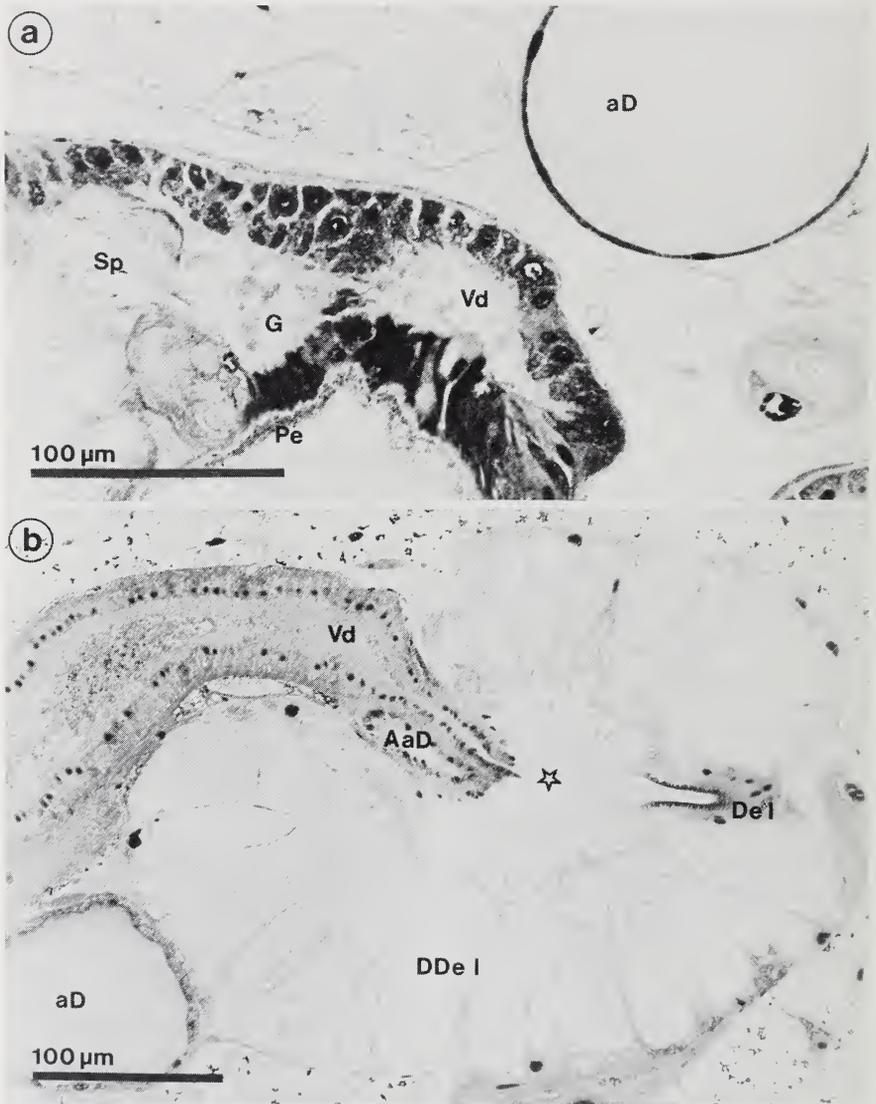


Abb.31: Innere männliche Geschlechtsorgane von *C. whitei*, Semidünnschnitte, Richardson. (a) Übergang vom Hoden zum Vas deferens, akzessorische Drüse; (b) Einmündung von Vasa deferentia und akzessorischen Drüsen in den erweiterten Teil des Ductus ejaculatorius I, der von einem Drüsenpolster umgeben ist.

aD: akzessorische Drüse, AaD: gemeinsame Mündung der beiden akzessorischen Drüsen, DDe I: Drüse am Anfangsteil des Ductus ejaculatorius I, DeI: Ductus ejaculatorius I, G: granuläres Sekret, Pe: Pigmentepithel, Sp: fadenförmige Spermatozoen, Vd: Vas deferens, Stern: erweiterter Anfangsteil des Ductus ejaculatorius I.

Ejakulationsapodem zur caudalen Wandung der Vesica. Bei Kontraktion dieser Muskeln wird der Hohlkörper komprimiert (Abb.32b). Die Ansatzstelle des Ejakulationsapodem an der Vesica ist von Kanälchen durchsetzt, durch die sich Drüsenzellen ins Lumen der Vesica entleeren (Abb.32c—e).

Der Ductus ejaculatorius II besitzt eine glatte Cuticulawand, die einem flachen Epithel aufliegt. Er führt durch den ringförmigen Phallopfor und, schmaler werdend, durch den Aedeagus bis zum Phallotrema, das an der Basis des stabförmigen Fortsatzes des Aedeagus liegt (Abb.29c,d).

Der primäre männliche Gonoporus liegt an der Einmündung des Ductus ejaculatorius I in die Spermapumpe (Hennig 1973, Ulrich 1974), die im Zuge der Evolution der Cyclorrhapha nach innen verlagert wurde. Der Ductus ejaculatorius II ist dementsprechend eigentlich als innere Verlängerung des Endophallus („Phallusröhr“, Hennig 1973) zu verstehen. Die unterschiedliche Herkunft der beiden Gänge spiegelt sich auch in ihrem histologisch unterschiedlichen Bau wider.

Ektodermale Drüsen im Bereich des Ductus ejaculatorius I sind auch bei anderen Dipteren bekannt. Das Drüsenpolster am Anfangsteil des Ductus ejaculatorius I scheint mit der von Kumar & Nutsugah (1976) abgebildeten Struktur AG2 bei *Diopsis thoracica* („enlarged divergent structure“) homolog zu sein. Diese ist jedoch tubulär ausgebildet und relativ zu den restlichen Organen viel größer. Auch bei *Melanagromyza obtusa* (Ipe 1967), *Drosophila melanogaster* (Davey 1985) und *Musca domestica* (Leopold 1971) ist der craniale Teil des Ductus ejaculatorius I sekretorisch differenziert. Die Drüsenzellen an der Basis des Ejakulationsapodem von *C. whitei* sind mit einiger Sicherheit homolog mit der „pressure chamber gland“ von *Melanagromyza obtusa* (Ipe 1967), die sich durch einen einzigen, stark chitinisierten Gang an der Basis des Ejakulationsapodem in die Spermapumpe entleert. Bei *Drosophila melanogaster* wird im Epithel der Spermapumpe eine Substanz sezerniert, die bei der Kopulation im Weibchen einen „mating plug“ bildet (Bairati & Perotti 1970).

Bei der Bildung der Spermatophore (s. „Spermatransfer“) während der Kopulation werden die Inhalte der Vasa deferentia und der akzessorischen Drüsen getrennt abgegeben. Dies ist so vorstellbar, daß sich, während die Spermapumpe in Aktion ist, diese Organe nacheinander kontrahieren und, gesteuert durch Sphinktermuskeln, ihren Inhalt in den Ductus ejaculatorius I abgeben. Das granuläre Sekret der Vasa deferentia mit den beigemischten Spermatozoen scheint den Inhalt der Spermatophore zu bilden, während das homogene Sekret der akzessorischen Drüsen am Aufbau der Spermatophorenwand beteiligt ist. Die Sekrete der ektodermalen Drüsenzellen am Anfang des Ductus ejaculatorius I und an der Basis des Ejakulationsapodem könnten ebenfalls am Aufbau der Spermatophorenwand beteiligt sein (beispielsweise als festigende Komponente), zur Ernährung oder Aktivierung der Spermatozoen beitragen, als Nährstoffe für das Weibchen bestimmt sein oder das Kopulations- bzw. Eiablageverhalten der Weibchen beeinflussen (Leopold 1976, Gilloitt & Friedel 1977, Gromko 1984, Davey 1985). Aufschluß über die Funktion dieser Sekrete werden erst histochemische und autoradiographische Methoden erbringen.

### Spermatozoen

Die Spermatozoen von *C. whitei* sind fadenförmig und ca. 178  $\mu\text{m}$  lang ( $\pm 9 \mu\text{m}$ ; n=30) (Abb.33a). Dem zugespitzten Vorderende folgt ein 0,35—0,50  $\mu\text{m}$  dicker Hauptteil, der etwa 2/3 der Gesamtlänge einnimmt ( $122 \pm 9 \mu\text{m}$ ; n=21), und ein nur 0,13—0,20  $\mu\text{m}$  dicker Endteil (Länge  $52 \pm 7 \mu\text{m}$ ; n=13).

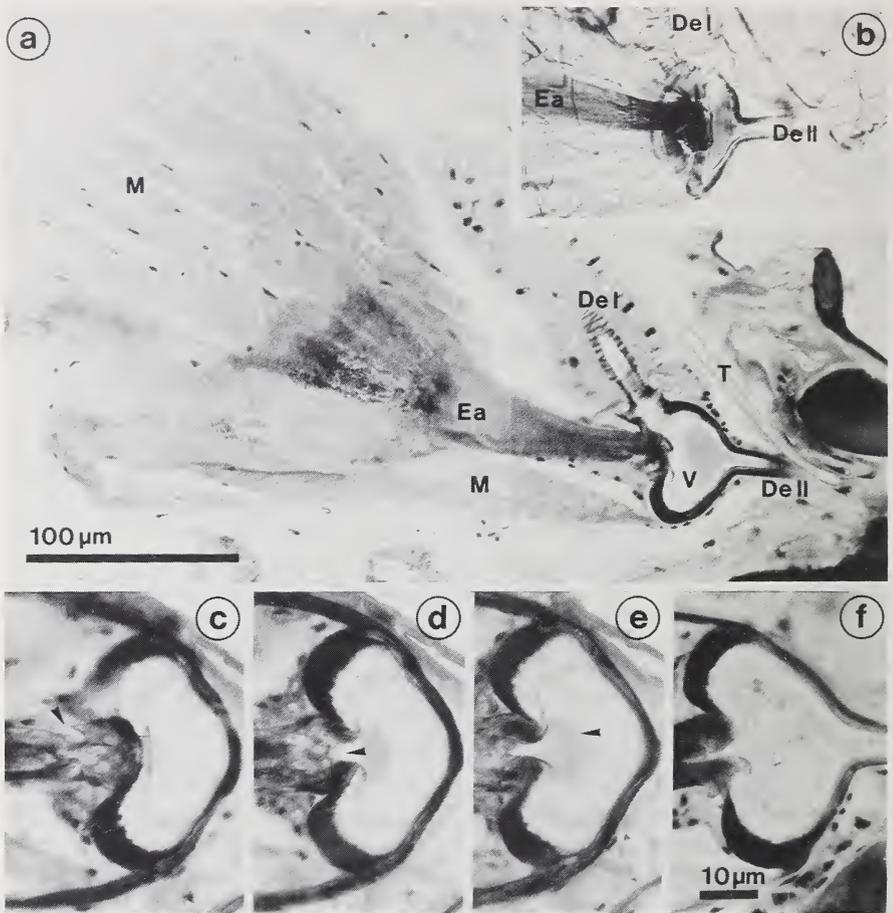


Abb.32: Spermapumpe von *C. whitei*. (a) medianer Semidünnschnitt, Richardson, nach 40 s Kopulation fixiert (Vesica, Ductus ejaculatorius I und II enthalten Sekret der akessorischen Drüsen); (b) Lateralansicht eines Totalpräparates von links in gleicher Vergrößerung, Vesica komprimiert; (c–e) frontale Semidünnschnitte, Richardson, nach 15 s Kopulation fixiert (aus Drüsen an der Basis des Ejakulationsapodem tritt Sekret aus); (f) frontaler Semidünnschnitt, Richardson, nach 40 s Kopulation fixiert (Vesica enthält Gemisch aus akessorischen Sekreten und Spermatozoen); Die Vergrößerung in (c–f) ist gleich. De I + II: Ductus ejaculatorius I und II, Ea: Ejakulationsapodem, M: Muskulatur vom Ejakulationsapodem zur Basis der Vesica, T: Trachee, V: Vesica, Pfeil: Drüsen an der Basis des Ejakulationsapodems und austretendes Sekret.

Der Hauptteil (Abb.33d,e, 39b) enthält ein radiär strukturiertes Axonem von ca.  $0,2 \mu\text{m}$  Durchmesser und zwei im Querschnitt ovale Mitochondrienderivate, die eine parakristalline Struktur aufweisen. Zwischen den Mitochondrienderivaten liegt ein bandförmiger Anschnitt, bei dem es sich um den Kern handeln dürfte. In einigen Querschnitten wurden darüberhinaus zwei laterale akzessorische Körper gefunden. Der Endteil besitzt einen runden Querschnitt und erscheint im TEM homogen elektronenhell (Abb.33d, e).

Der Hauptteil gleicht im Querschnitt weitgehend der hinteren Kernregion von Simuliidenspermatozoen (Baccetti et al. 1974). Die parakristalline Struktur der Mitochondrienderivate ist bei höheren Dipteren die Regel (Jamieson 1987). Da der Hauptteil der Spermatozoen von *C. whitei* äußerlich keine Gliederung erkennen läßt (Abb.33a), kann die Länge der Kernregion nicht angegeben werden.

Die Standardabweichung der Spermatozoengesamtlänge bei *C. whitei* beträgt ca. 5% des Mittelwertes. Eine Polymegalie, also das Auftreten verschiedener Größenklassen, wie sie für einige Drosophilaarten beschrieben ist (Beatty & Burgoyne 1971), wurde nicht festgestellt.

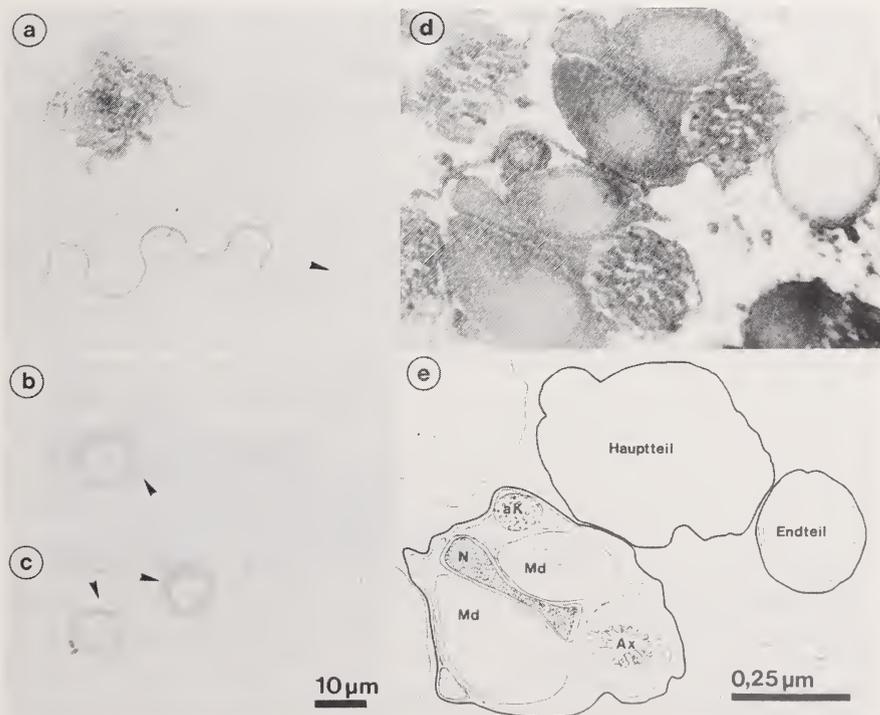


Abb.33: Spermatozoen von *C. whitei*. (a—c) Ausstrichpräparat, Hämatoxilin-Fuchsin, der Pfeil markiert den Übergang zwischen Hauptteil und Endteil; (d) Ultradünnschnitt, TEM, es sind Anschnitte aus dem Hauptteil- und Endteilbereich sichtbar; (e) Schemazeichnung nach (d).

aK: akzessorischer Körper, Ax: Axonem, Md: Mitochondrienderivat, N: Nucleus.

Sich bewegende Spermatozoen können bei geschlechtsreifen Männchen im proximalen Teil der Hoden und in den Vasa deferentia, bei begatteten Weibchen in den Spermatheken und in geringerer Anzahl in den Kammern des ventralen Receptaculum gefunden werden. In Zupfpräparaten in Insektenringer zeigen die Spermatozoen eine dreidimensional wellenförmige Bewegung, aus der jedoch keine erkennbare Vorwärtsbewegung resultiert. Werden diese Präparate durch Lufttrocknen fixiert, so findet man die Hauptteile der Spermatozoen in großen Wellen mit variabler Amplitude von  $4,5\text{--}13\ \mu\text{m}$  und einer Wellenlänge von ca.  $30\ \mu\text{m}$  fixiert, während die Endteile entweder relativ gerade oder in viel kürzeren und flacheren Wellen liegen (Abb.33a).

Ein abweichendes Verhalten wurde in Zupfpräparaten in aqua dest. beobachtet. Viele Spermatozoen liegen hier zunächst in zirkulierenden Rollen von  $6,6\text{--}9,2\ \mu\text{m}$  Durchmesser vor ( $8,0\pm 0,8\ \mu\text{m}$ ;  $n=18$ ), ähnlich aufgerollten Schiffstauen, wobei die Endstücke teilweise aus den Rollen heraushängen (Abb.33b,c). Nach einigen Minuten schnellen die Spermatozoen wie durch einen Sprungfedermechanismus in die oben beschriebene Wellenform. Diese schlagartige Streckung erweckt beim Beobachter den Eindruck, als ob dabei potentielle Energie freigesetzt würde.

In Nativpräparaten frisch begatteter Weibchen unter Insektenringer wurden beide Bewegungsformen beobachtet. Spermatozoen in den Spermatheken gängen zeigten eine wellenförmige Bewegung, deren Amplitude allerdings durch den geringen Durchmesser des Ganglumens (ca.  $5,5\ \mu\text{m}$ ) eingeschränkt war. Innerhalb der Spermatophoren konnten Spermatozoenrollen beobachtet werden, hier mit einem Durchmesser von  $10,5\text{--}14,5\ \mu\text{m}$  ( $11,3\pm 1,8\ \mu\text{m}$ ;  $n=8$ ).

Sowohl Wellen- als auch Rollenform der Spermatozoen von *C. whitei* konnten im Nativpräparat innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane beobachtet werden. Es handelt sich also um zwei natürlich vorkommende Bewegungsformen, die wahrscheinlich durch verschiedene Außenmedien induziert werden. Nach Baccetti & Afzelius (1976) werden Geschwindigkeit und Form der Bewegung von Insektenspermatozoen unter anderem durch Osmolarität, pH und Ionengehalt des umgebenden Milieus beeinflusst. Da der Übergang zwischen den beiden Bewegungsformen in Sekundenbruchteilen erfolgt, muß bei allen fixierten Präparaten eine auf die Präparation bzw. Fixierung zurückgehende, veränderte Lage der Spermatozoen in Erwägung gezogen werden.

Die dreidimensionale Wellenbewegung der Spermatozoen von *C. whitei* entspricht in ihrer Größenordnung etwa der „secondary wave“ bei *Megaselia scalaris* (Curtis & Benner 1991), bzw. der „helicale Welle“ bei *Aedes aegypti* (Linley & Simmons 1981c) und bei *Tenebrio molitor* (Baccetti & Afzelius 1976). Eine überlagerte, kürzere Welle, wie sie bei den genannten Arten beschrieben wurde, konnte bei *C. whitei* mit den bisher angewandten Methoden nicht eindeutig nachgewiesen werden.

Die Rollenform stellt möglicherweise eine Speicherform dar. In den Cuticulakammern des ventralen Receptaculum (Durchmesser  $6,7\text{--}7,5\ \mu\text{m}$ , Länge ca.  $12\ \mu\text{m}$ ) können überhaupt nur eng aufgerollte Spermatozoen (Durchmesser  $\geq 6,6\ \mu\text{m}$ ) Platz finden. Auch bei *Megaselia scalaris* können die Spermatozoen einen ringförmigen Zustand annehmen, der, möglicherweise infolge eines reduzierten Energieverbrauchs, wesentlich länger beweglich bleibt als die gestreckte Form (Curtis & Benner 1991). Lensky & Schindler (1967) beschreiben in einer Arbeit über Bienenspermatozoen ebenfalls eine zirkulierende Rollenform, die in eine „schlangenartige“ Form übergeht.

An frei in Insektenringer schwimmenden Spermatozoen von *C. whitei* wurde eine aktive Fortbewegung nicht beobachtet. Es ist aber nicht auszuschließen, daß die schraubig-schlängelnde Bewe-

gungsweise der Spermatozoen gerade in den engen Lumina der Spermathekengänge oder zwischen den Cuticulaborsten im Eingang des ventralen Receptaculum doch einen Vortrieb erzeugt. Wenn auch einige Autoren die Fähigkeit von Insektenspermatozoen zur aktiven Fortbewegung für relativ unbedeutend halten (DeVries 1964, Hinton 1964, Davey 1965, Khan & Musgrave 1969, Linley & Simmons 1981c), so gibt es doch mehrere Beispiele, bei denen eine aktive, möglicherweise chemotaktische Fortbewegung beobachtet wurde (Nonidez 1920, Ruttner & Koeniger 1971, Gessner & Ruttner 1977, Davey 1985, Curtis & Benner 1991). Curtis & Benner (1991) haben darüberhinaus nachgewiesen, daß die Fortbewegung von Phoriden-Spermatozoen wesentlich beschleunigt werden kann, wenn die Viskosität des Mediums durch Zugabe von Methylcellulose erhöht wird. Es wäre denkbar, daß die filamentöse Substanz, die in den Kammern des ventralen Receptaculum und in den Spermatheken von *C. whitei* gefunden wurde, eine derartige Funktion erfüllt.

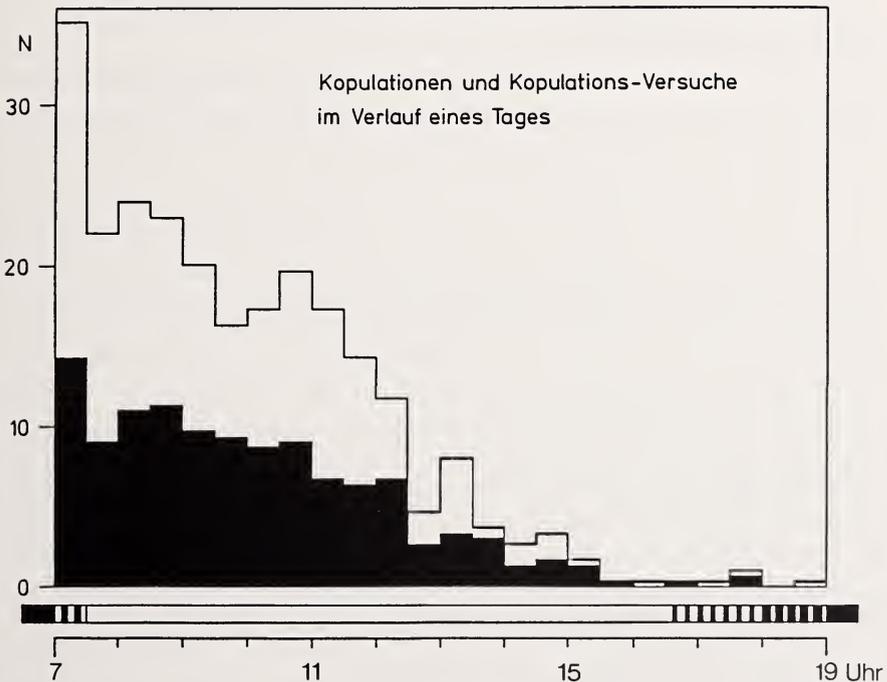


Abb.34: Verlauf der Kopulationsaktivität von *C. whitei* in einer Population aus 7 Weibchen und 5 Männchen während eines Tages.

Abszisse: Zeit in 30-Minuten-Intervallen von Tagesanfang bis Tagesende; der Balken unter dem Diagramm zeigt die Beleuchtungsverhältnisse (Nacht/Dämmerung/heller Tag); Ordinate: Mittlere Zahl der Kopulationen (schwarz) und Kopulationsversuche unter 30 s (weiß) pro Zeitintervall und Tag. Die schwarzen und weißen Balken sind aufeinandergesetzt und überschneiden sich nicht.

## REPRODUKTIONSGESCHEHEN

### Kopulation

Unter Laborbedingungen wird *C. whitei* ca. 12 Tage nach dem Schlüpfen geschlechtsreif. Danach kopulieren sowohl Männchen als auch Weibchen in der Regel mehrmals täglich, besonders häufig in den Morgenstunden (Abb.34). Beide Geschlechter sind promiskuitiv.

In Laborversuchen mit gemischten Populationen kopulierten Weibchen im Mittel 17 mal ( $\pm 10$ ;  $n=21$ ), maximal 34 mal pro Tag. Bei den Männchen betrug die tägliche Kopulationsrate im Mittel 23 ( $\pm 11$ ;  $n=15$ ), maximal 37. Sowohl Männchen als auch Weibchen kopulierten oft in schneller Folge hintereinander mit verschiedenen Partnern (Abb.35). Die individuellen Schwankungen in der Kopulationsaktivität von Tag zu Tag ließen innerhalb eines Beobachtungszeitraumes von 14 Tagen keine Periodizität erkennen. Im natürlichen Habitat (Malaysia) wurde ein Weibchen beobachtet, das innerhalb von 3 Stunden 26 mal kopulierte.

### Verhalten bei der Kopulation

Die ersten Kopulationen am Tag finden oft schon morgens am Schlaffaden statt. Später verteidigen besonders größere Männchen häufig temporäre Territorien an zur Nah-

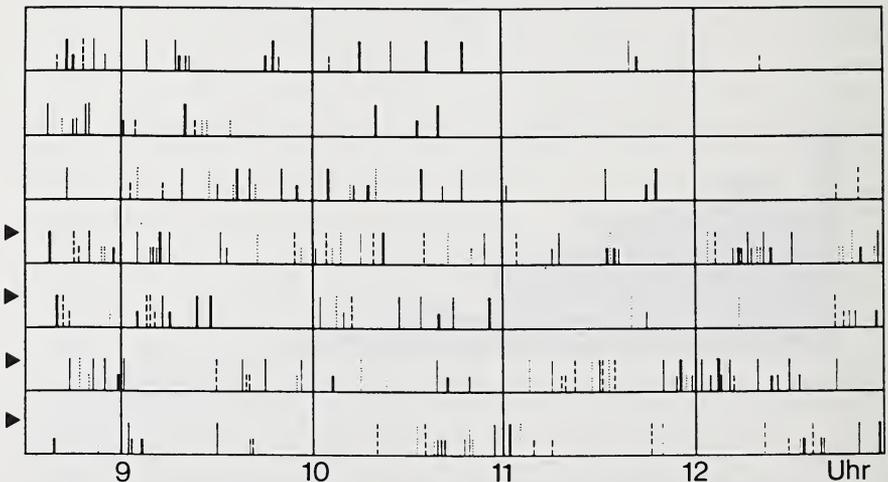


Abb.35: Originaldaten aus der Beobachtung einer Population aus 7 Weibchen (verschiedene Zeilen) und 5 Männchen (verschiedene Strichmuster).

Abszisse: Uhrzeit; lange Striche: Kopulationen; kurze Striche: Kopulationsversuche unter 30 s; die mit einem Pfeil gekennzeichneten Weibchen kopulierten im Beobachtungszeitraum mit allen vorhandenen Männchen.

rungsaufnahme oder Eiablage geeigneten Stellen und kopulieren mit ankommenden Weibchen. Aber auch bei „Zufallsbegegnungen“ wird gelegentlich kopuliert.

Der Kopulation geht kein erkennbares Balzverhalten voraus. In der Regel versuchen die Männchen, nachdem sie ein Weibchen mehr oder weniger lange fixiert haben, unvermittelt auf dessen Rücken aufzuspringen. Da dieser Sprung aus verschiedensten Richtungen erfolgen kann, hat das Männchen oft zunächst Mühe, auf dem Weibchen Halt zu finden und seinen Körper parallel zu dem des Weibchens zu orientieren. Anschließend krümmt das Männchen sein Abdomen hinter dem Weibchen nach unten und streift in einer darauffolgenden Aufwärtsbewegung mit seinen ausgestreckten Genitalien an denen des Weibchens entlang. Häufig streckt das Weibchen sein Abdomenende lang aus und spreizt die Cerci nach hinten ab. Gelingt die Kopulation nicht schon beim ersten Kontakt der Genitalien, so wiederholt das Männchen seine Abdomenbewegungen, wobei das Streifen der weiblichen Genitalien in ein intensiveres Befühlen übergehen kann. Bei Nichtgelingen können die Kopulationsversuche über mehrere Minuten fortgesetzt werden.

Die letzte Entscheidung darüber, inwieweit die Kopulation vollzogen wird, fällt wahrscheinlich erst während des Genitalkontaktes. Chemorezeptoren könnten in dieser Phase Informationen über Reifegrad der Gameten, Ernährungs- oder Gesundheitszustand des Partners erhalten, aber auch an Kontaktpheromone ist in diesem Zusammenhang zu denken.

Das Weibchen kann durch Abspreizen seiner Cerci den Genitalkontakt erleichtern. Gleichzeitig exponiert es dadurch die Setae auf seiner Subanalplatte, deren Reizung ein reflexartiges Hervorstülpen der Vagina bewirkt (s. „äußere Merkmale des weiblichen Abdomens“). Dieses Hervorstülpen der Vagina könnte seinerseits eine notwendige Voraussetzung für das Eindringen des männlichen Kopulationsapparates darstellen.

Ein aktives Hervorstülpen der Vagina bei der Kopulation ist auch für *Calliphora erythrocephala* (Graham-Smith 1938) und *Musca domestica* (Degrugillier & Leopold 1973) beschrieben worden (Diskussion 2.3). Aber auch *Aedes aegypti* stülpt bei der Kopulation einen Teil der inneren weiblichen Geschlechtsorgane hervor (Spielmann 1964).

Nachdem der männliche Kopulationsapparat in die Vagina des Weibchens eingeführt ist, verharrt das Paar relativ ruhig. Pumpbewegungen des Männchens konnten nicht beobachtet werden. Im Labor betrug die Kopulationsdauer tagsüber, bei einer Temperatur von ca. 27 °C, im Mittel 45 s ( $\pm 6$  s; n=169), in der mit ca. 24 °C etwas kühleren Morgendämmerung im Mittel 53 s ( $\pm 9$  s; n=190). Die längste beobachtete Kopulation dauerte 80 s.

Der Unterschied zwischen den Kopulationsdauern morgens und tagsüber läßt sich mit dem t-Test zur 0,1%-Grenze sichern. Er hängt möglicherweise mit den genannten Temperaturunterschieden zusammen ( $Q_{10}=1,76$ ).

Nach der Kopulation trennen sich die Partner abrupt, bleiben aber meist noch relativ nahe beieinander, wobei sie sich putzen oder Nahrung aufnehmen. Häufig erfolgt nach einiger Zeit eine erneute Kopulation. Es kommt auch vor, daß eine Kopulation nach weniger als 30 s beendet wird. Aus solchen Kopulationen gehen aber in der Regel keine Nachkommen hervor (de la Motte, mündliche Mitteilung), was dafür spricht, daß in solchen Fällen kein Spermium übertragen wird.

### Lage der Genitalien während der Kopulation

Um die Lage der männlichen Geschlechtsorgane im Genitaltrakt der Weibchen zu ermitteln, wurden Paare während der Kopulation in flüssigem Stickstoff fixiert. In solchen Präparaten ist die Vagina des Weibchens beträchtlich caudad verlagert, ihr Ende ist etwas aus der Vulva herausgestülpt. Die aktuelle Hinterkante der Vagina wird durch das nach ventral umgebogene Ende des sklerotisierten Ringes gestützt (Abb.36). Die Genitalpapille wird im Zuge dieser Verschiebung so verformt, daß die Öffnung der Spermathekengänge nach caudal weist.

Der männliche Kopulationsapparat wird so weit in die Vagina eingeführt, daß der von den Postgoniten gebildete Kragen mit der Vulva abschließt. Die Schaufeln des Epiphallus kommen an der ventralen Wand der Vagina in der Nähe des sklerotisierten Ringes zu liegen, während der Fortsatz des Aedeagus mit seinem Endhaken in die Öffnung der Spermathekengänge eindringt (Abb.36).

Eine oberflächliche Betrachtung dieser Lagebeziehungen könnte leicht zu der Annahme führen, daß das Sperma durch den Fortsatz des Aedeagus direkt in die Spermathekengänge injiziert wird. Tatsächlich liegt das Phallotrema jedoch an der Basis dieses Fortsatzes und der Spermatransfer erfolgt mit Hilfe einer Spermatophore. Das Einhängen des Aedeagus in die Mündung der Sperma-

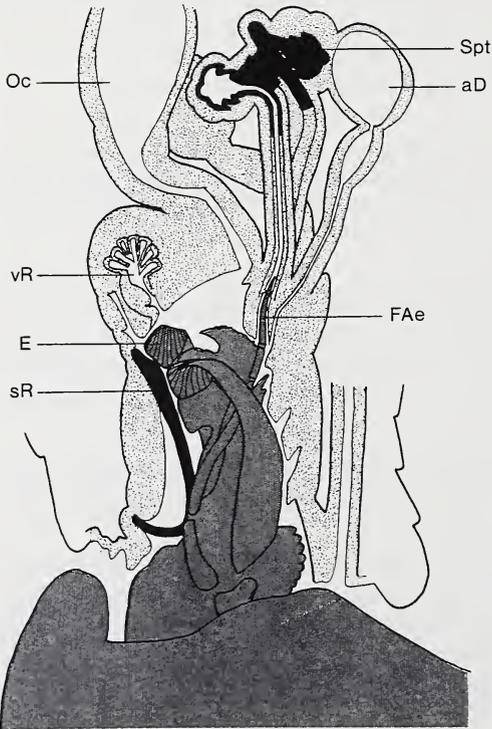


Abb.36: Innere weibliche und äußere männliche Geschlechtsorgane von *C. whitei* in Kopulationsstellung, Lateralansicht von links. Weibchen oben, innere Geschlechtsorgane gepunktet; Männchen unten, schattiert.

aD: akzessorische Drüse, E: Epiphallus, FAe: Fortsatz des Aedeagus, Oc: Oviductus communis, Spt: Spermathek, sR: sklerotisiertes Ring, vR: ventrales Receptaculum.

thekengänge dient wahrscheinlich der exakten Positionierung der männlichen Geschlechtsorgane in der Vagina. Möglicherweise wird der Endhaken auch eingesetzt, um die Mündung der Spermathekengänge aufzuhebeln, so daß der Spermatophorenhals eindringen kann. Auch bei *Glossina austeni* (Pollock 1974) und bei *Culicoides melleus* (Linley 1981a), die beide ebenfalls Spermatophoren verwenden, wird die Spitze des Aedeagus in die Mündung der Spermathekengänge eingeführt, möglicherweise um diese aufzuspreizen.

Die hakenförmig gebogenen Schaufeln des Epiphallus scheinen an der cranialen Rundung des sklerotisierten Ringes Halt zu finden, und so ebenfalls zur Positionierung bzw. Fixierung der männlichen Geschlechtsorgane beizutragen. Möglicherweise sind sie auch an der Formung der Spermatophore beteiligt (s. „Spermattransfer mittels Spermatophore“). Nach seiner Form und Lage wäre der Epiphallus prinzipiell geeignet, eine bereits vorhandene Spermatophore zu displazieren oder aus der Vagina zu entfernen. Ein derartiger Mechanismus wurde bei Odonaten beschrieben (Waage 1979). Abgesehen von dem Befund, daß nie zwei Spermatophoren in einem Weibchen gefunden wurden, gibt es jedoch bei *C. whitei* für eine derartige Funktion bisher keine Evidenzen.

### Spermattransfer mittels Spermatophore

Während der nur ca. 45 s dauernden Kopulation produziert das Männchen innerhalb der Vagina des Weibchens eine Spermatophore. Diese besitzt eine einzige Spermakammer, aus der Spermatozoen und akzessorische Sekrete über ein Halsstück in die Mündung der Spermathekengänge entleert werden. Einige Zeit nach der Kopulation wird die Hülle der Spermatophore vom Weibchen ausgeschieden.

Die Spermatophore von *C. whitei* ist die erste, die bei acalypraten Fliegen nachgewiesen wurde (Kotrba 1990). In der Ordnung Diptera waren Spermatophoren bisher nur in einigen Familien der Nematocera (Ceratopogonidae (Pomeranzew 1932), Chironomidae (Nielsen 1959), Simuliidae (Rubzow 1959), Bibionidae (Leppla et al. 1975)) und in einer einzigen Gattung der calypraten Brachycera (*Glossina*, Pollock 1970) bekannt. Eine vergleichende Zusammenstellung der Spermatophorenmerkmale der verschiedenen Dipterenfamilien ist in Tabelle 4 und Abb.46 zu finden.

In der vorliegenden Arbeit wird der Begriff „Spermatophore“ gemäß der Definition von Weber (1933) verwendet: „Die Spermatophoren sind Spermien- oder Spermiozeugmenmassen, die durch Hüllen zusammengehalten werden. Die Hüllen werden an der Mündung der männlichen Geschlechtswege aus dem Sekret der Anhangsdrüsen derselben gebildet und erlangen ihre endgültige Form entweder schon vor der Übertragung oder erst nach der Übertragung. Im letzteren Fall passen sich die Spermatophoren aufs engste an die Form des Teils der weiblichen Geschlechtswege an, der sie aufnimmt.“ Es muß betont werden, daß der Begriff „Spermatophore“ an sich mit keiner Aussage über die Homologie dieser Strukturen verknüpft ist.

### Morphologie der Spermatophore

Die Spermakammer ist keulenförmig und leicht spiralförmig gewunden (Abb.38a—d). Sie ist im Mittel 93  $\mu\text{m}$  lang ( $\pm 11 \mu\text{m}$ ; n=21) und hat an ihrem dicken Ende einen mittleren Durchmesser von 48  $\mu\text{m}$  ( $\pm 5 \mu\text{m}$ ; n=22). Zum anderen Ende hin verjüngt sie sich und mündet durch eine Engstelle in den Spermatophorenhals. Der Hals ist ca. 9  $\mu\text{m}$  dick ( $\pm 2 \mu\text{m}$ ; n=9) und ca. 41  $\mu\text{m}$  lang ( $\pm 4 \mu\text{m}$ ; n=8).

Die Wand der Spermatophore besteht aus mehreren Schichten unterschiedlicher Dichte (Abb.39b) und Anfärbbarkeit. An der Innenseite liegt eine ca.  $0,2 \mu\text{m}$  dicke Lage aus elektronendichtem Material (L I). Nach außen hin schließt sich weniger elektronendichtes Material an, das eine Schichtung parallel zur Oberfläche aufweist (L II). Zusammen sind diese beiden Schichten in den verschiedenen Bereichen der Spermatophorenwand  $0,5\text{--}3,0 \mu\text{m}$  dick. Nur stellenweise an die Oberfläche von Spermakammer und Spermatophorenhals angeheftet, umgibt eine weitere Schicht aus schwammigem Material (L III) die Spermatophore wie ein Trichter oder wie das Einschlagpapier einen Blumenstrauß (Abb.38c, 39a).

Das Material der Spermatophorenwand läßt sich mit basischem Fuchsin und Toluidinblau anfärben, und zwar umso stärker, je elektronendichter es ist. In Direkttiefschwarz färbt sich die Wand der Spermakammer dunkelgrau, während der Hals und das schwammige Material nur schwach angefärbt werden (Abb.38d). Die Spermakammer ist außerdem relativ KOH-resistent.

Die Wand der Spermatophore von *Glossina morsitans* besteht aus einem Gemisch aus Proteinen und Kohlenhydraten (Odhiambo et al. 1983, Kokwaro et al. 1987). Auf eine ähnliche Beschaffenheit scheinen die chemischen Eigenschaften der Spermatophorenwand von *C. whitei* hinzuweisen. Direkttiefschwarz färbt Polysaccharide wie Baumwolle (Zellulose) und Chitin besonders stark. Die intensive Anfärbung der Spermakammer in Direkttiefschwarz, sowie ihre relativ hohe KOH-Resistenz könnte auf die Anwesenheit ähnlicher Polysaccharide hinweisen. Hier ist jedoch ohne histochemische Nachweisverfahren keine gesicherte Aussage möglich.

### **Inhalt der Spermatophore**

Der Inhalt der Spermatophore besteht aus einer Suspension aus fadenförmigen Spermatozoen und runden Tröpfchen, die locker in einer Flüssigkeit verteilt liegen. Er erinnert an den Inhalt der männlichen Vasa deferentia (s. „Innere männliche Geschlechtsorgane“).

Die Spermatozoen liegen in der Spermakammer locker verteilt. Im Nativpräparat erkennt man aufgerollte Spermatozoen in der Spermakammer, in Schnittpräparaten hingegen ist keine gerichtete Anordnung erkennbar (Abb.38e, 39a).

In den Spermatophoren der Dipteren *Glyptotendipes paripes* (Nielsen 1959), *Culicoides melleus* (Linley 1981a), *Simulium salopiense* (Davies 1965) und *Dilophus febrilis* (Abb.46) sind die Spermatozoen in parallelen Bündeln gelagert (Tab.4). Im Vergleich dazu stellt die lockere Anordnung der z.T. rollenförmigen Spermatozoen in der Spermatophore von *C. whitei* eher eine Ausnahme dar. Im Stadium der Entleerung wurden jedoch auch in der Spermatophore von *Culicoides melleus* aufgerollte Spermatozoen beobachtet (Linley & Adams 1971). Ob Leppla et al. (1975) in der Spermatophore von *Plecia nearctica* aufgerollte Spermatozoen beobachteten, ist ungewiß. Sie schreiben: „Granular spermatozoa from the gelatinous spermatophore network become motile and traverse the system.“

Die zahlreichen Tröpfchen von  $0,5\text{--}2,0 \mu\text{m}$  Durchmesser geben dem Spermatophorenhalt im Nativpräparat ein granuläres Aussehen (Abb.38a,e, 39a). Sie bestehen aus einem homogenen, sehr elektronendichten Material, das mit Toluidinblau und basischem Fuchsin stark anfärbbar ist.

Granuläre Bestandteile sind auch dem Sperma anderer Dipteren beigemischt (*Culicoides melleus* (Linley 1981a), *Glyptotendipes paripes* (Leppla et al. 1975), *Simulium salopiense* (Davies 1965), *Drosophila melanogaster* (Nonidez 1920), *Aedes aegypti* (Spielman 1964)). Ihre Funktion ist noch nicht geklärt. Möglicherweise enthalten die elektronendichten Tröpfchen in der Spermatophore von *C. whitei* eine Art „Proviand“ für die wochenlange Speicherung der Spermatozoen im Weibchen, oder sie tragen zur Ernährung des Weibchens bei (Thornhill 1976b).

### Bildung der Spermatophore

Um die Vorgänge bei der Bildung der Spermatophore zu erfassen, wurden Paare während der Kopulation in flüssigem Stickstoff fixiert und anschließend zu Schnittserien verarbeitet. Ein nach 15 s fixiertes Präparat zeigt den Austritt eines homogenen Sekrets aus den Drüsenkanälchen in der Basis des Ejakulationsapodem in das Lumen der Vesica (Abb.32c—e). In einem nach 40 s fixierten Präparat findet sich im Ductus ejaculatorius I und II und in der Spermapumpe des Männchens ein schwach anfärbbares, homogenes Sekret (Abb.32a), dessen Übertritt durch das Phallostrema in das Weibchen sich anhand der Schnittserie verfolgen läßt. Im Weibchen kleidet das Sekret den cranialen Teil der Vagina aus, so daß die Mündungen von Oviductus communis, ventralem Receptaculum und Genitalpapille verdeckt sind. In einer weiteren, ebenfalls nach 40 s fixierten Schnittserie enthalten die Ausführgänge des Männchens ein Gemisch aus

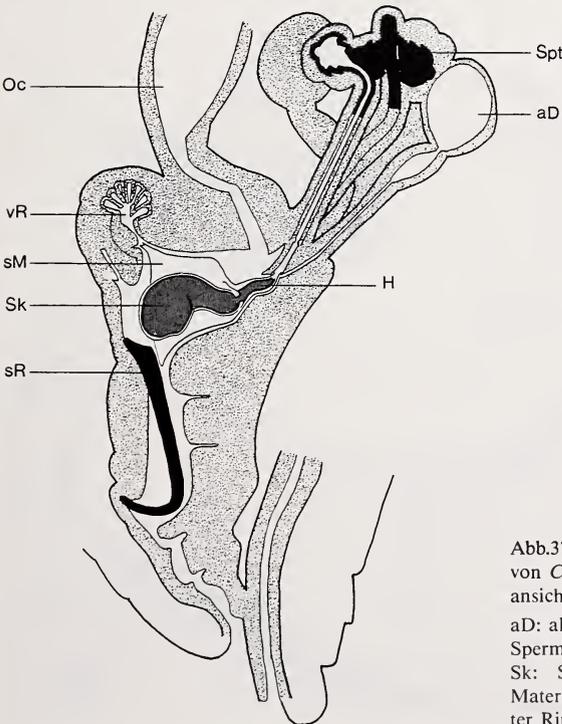
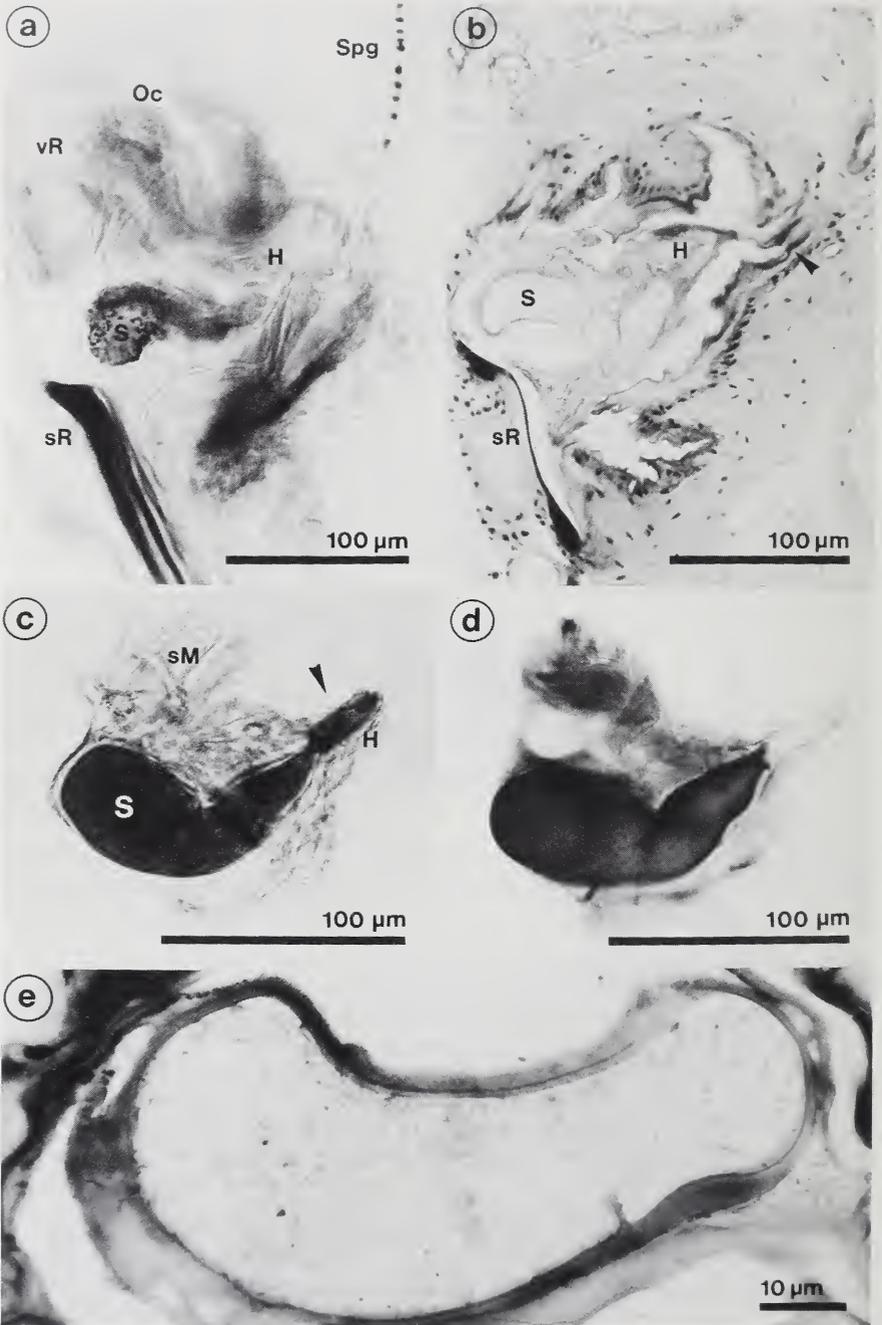


Abb.37: Innere weibliche Geschlechtsorgane von *C. whitei* mit Spermatophore, Lateralansicht von links.

aD: akzessorische Drüse, H: Halsstück der Spermatophore, Oc: Oviductus communis, Sk: Spermakammer, sM: schwammiges Material, Spt: Spermathek, sR: sklerotisierter Ring, vR: ventrales Receptaculum.



Spermatozoen und Granula (Abb.32f), das auch in der innerhalb der weiblichen Vagina bereits weitgehend ausgeformten Spermatophore zu finden ist, die Spermathekengänge des Weibchens sind aber noch leer.

Bei Weibchen, die direkt nach Beendigung der Kopulation fixiert wurden, findet man die fertige Spermatophore im cranialen Teil der Vagina, wo sie eine charakteristische dorsoventrale Lage einnimmt (Abb.37, 38a). Während das breite Ende der Spermakammer nahe dem cranialen Ende des sklerotisierten Ringes liegt, steckt der Spermatophorenhals in der Mündung der Spermathekengänge. Die äußerste, schwammige Schicht der Spermatophore kleidet den cranialen Bereich der Vagina aus und überdeckt die Mündungen von Ovidukt und ventralem Receptaculum. Den Spermatophorenhals umgibt sie trichterförmig und folgt ihm in die Genitalpapille hinein, wo sie an der Öffnung der Spermathekengänge endet. Das Lumen des Spermatophorenhalses kommuniziert mit dem der Spermathekengänge.

In einigen Fällen wurden ansonsten normal geformte Spermatophoren gefunden, deren Hals vor der Mündung der Spermathekengänge umgebogen war, so daß ein großer Teil der Spermatozoen und des granulären Materials in die Vagina geströmt war (Abb.38b).

Die Spermatophorenbildung bei *C. whitei* entspricht etwa der „first female-determined method“ von Gerber (1970). Danach werden männliche Drüsensekrete in einer bestimmten Reihenfolge vor (oder nach) dem Spermatransfer in die Vagina ejakuliert, wo sie die Spermatozoen einkapseln. Die Spermatophore hat eine feste Form, die von der Form der weiblichen Geschlechtswege bestimmt wird (letzteres trifft bei *C. whitei* zumindest für die äußere Spermatophorenhülle aus schwammigem Material zu).

Aus den bisherigen Befunden läßt sich folgender Ablauf der Spermatophorenbildung als plausibel annehmen: Zunächst wird der craniale Teil der Vagina mit dem schwammigen Material ausgekleidet, der späteren äußersten Schicht der Spermatophore. Dabei werden die Öffnungen von Ovidukt, ventralem Receptaculum und Genitalpapille überdeckt. Möglicherweise dringt der Fortsatz des Aedeagus erst danach in die Mündung der Spermathekengänge ein und durchstößt dabei die erste Schicht, die dadurch ihre Trichterform erhält. Aus dem Phallotrema an der Basis des Fortsatzes tritt jetzt tropfenförmig das dichte Material für die Spermakammerwand aus. Als nächstes wird eine Spermatozoen und granuläres Material enthaltende Suspension in das dichte Material eingespritzt, wodurch dieses wie ein Ballon zur Spermakammer ausgedehnt wird. Dort, wo die Spermakammer mit dem schwammigen Material in Kontakt kommt, verkleben die Schichten. Die spiralige Form der Spermakammer könnte durch Unregelmäßigkeiten beim Ausströmen des Materials entstehen, möglicherweise sind auch die Epiphallusschaukeln an ihrer Formung beteiligt.



Abb.38: Spermatophore von *C. whitei*. (a) Vagina mit Spermatophore, Totalpräparat in Lateralansicht von links, Toluidinblau; (b) Vagina mit Spermatophore mit umgebogenem Spermatophorenhals, medianer Semidünnschnitt, Hämatoxilin-Fuchsin, Pfeil: Ventil an der Mündung der Spermathekengänge; (c) frisch vom Weibchen ausgeschiedene Spermatophore, Toluidinblau, Pfeil: herausquellende Spermatozoen; (d) vom Schläffaden abpräparierte Spermatophorenhülle, Direkttiefschwarz; (e) Semidünnschnitt, Hämatoxilin-Fuchsin; die Spermakammer enthält fadenförmige Spermatozoen und tröpfchenförmige akzessorische Sekrete.

H: Halsstück, Oc: Oviductus communis, S: Spermakammer, sM: schwammiges Material, Spg: Spermathekengang, sR: sklerotisierter Ring, vR: ventrales Receptaculum.

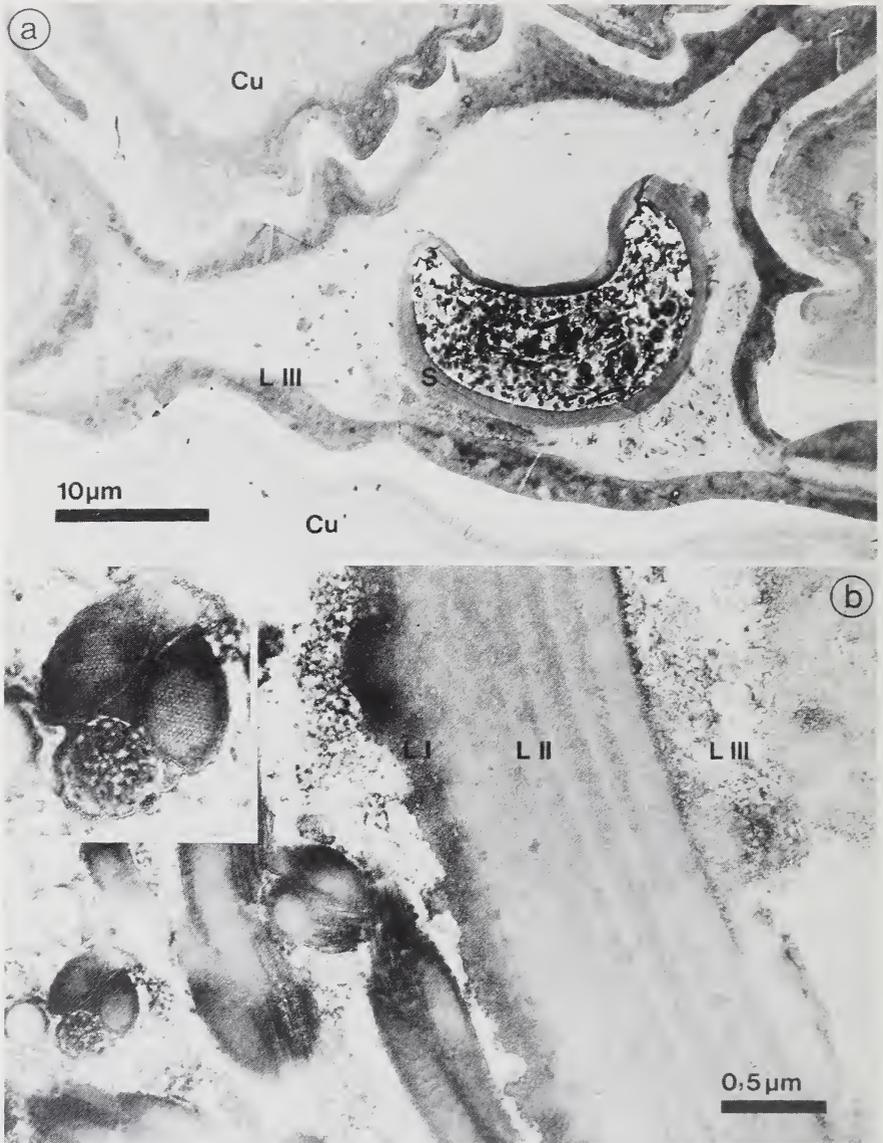


Abb.39: Spermatophore von *C. whitei*, Ultradünnschnitt durch den verjüngten Teil der Spermakammer, TEM. (a) Übersichtsaufnahme; (b) stärkere Vergrößerung, im linken Bildteil ist die Spermakammer mit mehreren Spermatozoen angeschnitten; Einsatz: Querschnitt durch den Hauptteil eines Spermatozoons (s. „Spermatozoen“).

Cu: Cuticula der Vagina, L I—III: verschiedene Schichten der Spermatophorenwand, S: Spermakammer.

Der Spermatophorenhals kann nicht direkt in der richtigen Position gebildet werden. Der Fortsatz des Aedeagus kann wegen seines zu großen Durchmessers und seines Endhakens nicht so tief in die Spermathekungänge eingeführt werden, daß das Phallotrema direkt an deren Mündung zu liegen käme. Bei *Culicoides melleus* (Linley 1981a) wächst, aufgrund eines Druckanstiegs in der Spermatophore, der Hals nachträglich an einer vorgegebenen Stelle der Spermatophorenwand aus. Indem er in die Mündung der Spermathekungänge eindringt, wird durch deren Lumen seine äußere Form bestimmt. Es wäre denkbar, daß bei *C. whitei* ein ähnlicher Mechanismus existiert. Dies würde erfordern, daß das Material für den Spermatophorenhals zuletzt aus dem Phallotrema austritt. Beim anschließenden Auswachsen des Halses könnte dieser dem vom Fortsatz des Aedeagus geformten Kanal zur Mündung der Spermathekungänge folgen. Sollte das Weibchen durch aktives Verschließen seiner Spermathekungänge das Eindringen des Spermatophorenhalses verhindern, könnte es zu den oben geschilderten Mißbildungen mit umgebogenen Hälsen kommen.

### Schicksal der Spermatophore

Nachdem der Spermatophorenhals mit den Spermathekungängen Kontakt aufgenommen hat, beginnen Spermatozoen und granuläres Material aus der Spermatophore in die Gänge zu strömen. In Nativpräparaten läßt sich beobachten, wie sich Material im verjüngten Teil der Spermakammer auflockert und in Richtung Halsstück bewegt. Im Spermatophorenhals und in beiden Spermathekungängen sieht man Spermatozoen in wellenförmiger Bewegung. Es konnte jedoch in keinem Fall eine aktive Fortbewegung der Spermatozoen erkannt werden. Auch ein Teil des granulären, stark anfärbbaren Materials gelangt aus der Spermatophore in beide Spermathekungänge (Abb.38a).

Nach der Kopulation werden in allen drei Spermatheken Spermatozoen gefunden. Das weitere Schicksal des granulären Sekrets konnte nicht verfolgt werden.

Innerhalb einer Stunde nach der Kopulation wird die mehr oder weniger entleerte Spermatophorenhülle vom Weibchen ausgeschieden (Abb.40). Während unmittelbar nach einer Kopulation in 93% der Fälle eine Spermatophore in der Vagina gefunden wurde, sank dieser Anteil schon nach 10 min auf 50%, nach 50 min auf 0%. Noch schneller nahm die Zahl derjenigen Spermatophoren ab, die in der ursprünglichen, dorsoventralen Lage im cranialen Teil der Vagina gefunden wurden. Innerhalb der ersten 2 Minuten nach der Kopulation nahmen über 90% der Spermatophoren diese Lage ein. Doch schon nach 2 Minuten waren 50% der gefundenen Spermatophoren deplaziert. Sie waren mit dem dicken Ende voran in Richtung Vulva gewandert. Die Spermakammern der deplazierten Spermatophoren erschienen oft eingedellt. Nach 30 min befand sich keine Spermatophore mehr in der ursprünglichen Position.

Wenn begattete Weibchen direkt nach der Kopulation unter einem Plastikdeckelchen auf einem Objektträger eingesperrt werden, können die ausgeschiedenen Spermatophoren später (mit etwas Glück) auf dem Objektträger gefunden werden (Abb.38c). Ausgeschiedene Spermatophoren weisen die ursprüngliche Form und Größe auf. Sie können noch etliche Spermatozoen enthalten, die dann aus der Öffnung des Spermatophorenhalses hervorquellen. Auch die Schläffäden in den Käfigen sind mit ausgeschiedenen Spermatophorenhüllen übersät, die, in etwas Wasser abpräpariert, gut die ursprüngliche Form erkennen lassen (Abb.38d).

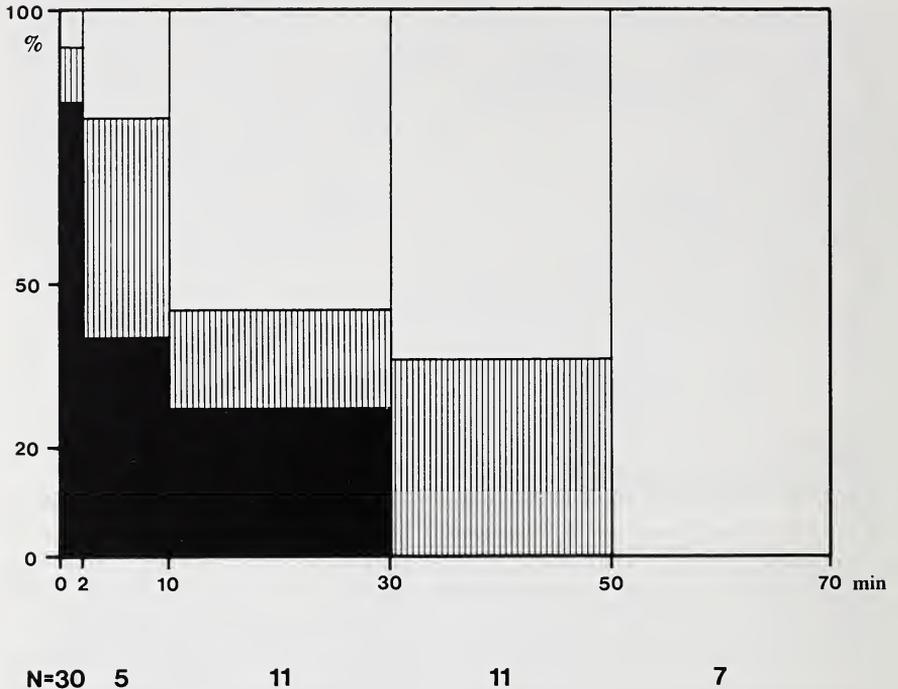


Abb.40: Spermatophoren in *C. whitei*-Weibchen in verschiedenen Zeitabständen nach der Kopulation. Abszisse: Zeit zwischen Kopulation und Fixierung in Minuten, unter den Zeitintervallen ist die Anzahl n der jeweils untersuchten Fälle angegeben; Ordinate: Ergebnis in % der untersuchten Fälle n. Schwarze Balken: Spermatophore in ursprünglicher Position; gestreifte Balken: Spermatophore deplaziert; weiße Balken: keine Spermatophore.

Anders als bei *Simulium decorum*, wo ein selektiver Transfer der Spermatozoen aus der Spermatophore in die einzelne Spermatheke beobachtet wurde (Linley & Simmons 1983), werden bei *C. whitei* die Spermatozoen in alle drei Spermatheken transferiert. Der Befund, daß aus Spermatophoren mit umgebogenen Hälsen Spermatozoen und Granula in die Vagina geströmt waren, spricht dafür, daß ein Druckanstieg in der Spermakammer an dem Spermtransfer in die Spermatheken beteiligt ist. Der Mechanismus bedarf aber noch der Klärung (Diskussion 1.3).

Die Hüllen der Spermatophoren werden einige Zeit nach der Kopulation ausgeschieden, wie es auch bei den bisher bekannten spermatophorenbildenden Dipteren der Fall ist. Daß sie später nicht gefressen werden, beweisen die massenhaft an den Schläffäden gefundenen Spermatophorenhüllen. Das Material der Spermatophorenwand kann also nicht als Beitrag zur Ernährung der Weibchen angesehen werden, wie beispielsweise bei den Orthoptera, bei denen das Weibchen den Rest der Spermatophore in der Regel auffrißt (Davey 1965, Mann 1984).

Die Entfernung der Spermatophore aus der Vagina ist möglicherweise eine notwendige Voraussetzung für den zur Befruchtung des nächsten Eies notwendigen Spermatozotransfer aus den Spermathekengängen in das ventrale Receptaculum. Zum anderen könnte auf diese Weise die Rezeptivität des Weibchens wiederhergestellt werden. Nicht zuletzt bestimmt der Zeitpunkt des Ausschei-

dens der Spermatophore wahrscheinlich den Grad der Spermathekenfüllung durch den betreffenden Partner: sobald der Spermatophorenhals den Kontakt zur Genitalpapille verliert, ist der Spermatransfer in die Spermatheken beendet. Es ist nicht auszuschließen, daß danach weiterhin aus dem Spermatophorenhals ausströmende Spermatozoen in das ventrale Receptaculum gelangen und mit dort vorhandenen Spermatozoen in Konkurrenz treten (Diskussion 1.4.). Letzteres wäre jedoch nur durch eine aktive und gerichtete Fortbewegung der Spermatozoen möglich.

Sowohl Männchen als auch Weibchen kopulieren oft mehrfach hintereinander mit wechselnden Partnern (s. „Kopulation“). Die Männchen können dabei direkt hintereinander innerhalb von 45 min mindestens 5 Spermatophoren bilden ( $n=2$ ), eine größere Anzahl von aufeinanderfolgenden Kopulationen konnte in diesem Rahmen nicht untersucht werden. In mehrfach begatteten Weibchen ( $n=10$ ) wurde bisher immer nur eine einzige Spermatophore gefunden, selbst bei 2 Weibchen, die innerhalb von 100 Minuten 7 mal in unterschiedlichen Zeitabständen mit verschiedenen Männchen kopuliert hatten.

Wahrscheinlich kopuliert ein Weibchen nur dann erneut, wenn seine Vagina leer ist, wenn also entweder in der vorangegangenen Kopulation keine Spermatophore übertragen wurde ( $\leq 7\%$  der untersuchten Fälle), oder diese bereits wieder ausgeschieden ist. Die Halbwertszeit für das Ausscheiden der Spermatophore liegt zwischen 10 und 30 min. Für das Ausräumen einer noch in der Vagina vorhandenen Spermatophore durch den nachfolgenden Kopulationspartner wurden keine Hinweise gefunden.

### Eiablage

In seinem bis zu einem Jahr dauernden Leben kann ein *C. whitei*-Weibchen über 2000 Eier legen (Burkhardt & de la Motte 1987). In Laborversuchen betrug die tägliche Eiablage rate im Mittel  $10 (\pm 6; n=147)$  und maximal 26. Die individuellen Schwankungen von Tag zu Tag waren groß, ließen aber innerhalb eines Beobachtungszeitraumes von 14 Tagen keine Periodizität erkennen. Gesundheits- und Ernährungszustand der Weibchen haben erheblichen Einfluß auf die Eiablage rate. Hingegen bildet das Vorhandensein eines Spermavorrates keine notwendige Voraussetzung für die Eiablage, da auch jungfräuliche Weibchen Eier legen.

Die Eiablage erfolgt während des ganzen Tages, in den Morgen- und Abendstunden jedoch seltener (Abb.41). Es ist keine zeitliche Koppelung mit der Kopulationsaktivität feststellbar. Die Eier werden in der Regel einzeln mit der konvexeren Seite nach unten an das Substrat geklebt, so daß der Grat mit dem Plastron nach oben weist (Abb.6a). Es kommt auch vor, daß mehrere Eier dicht nebeneinander abgelegt werden, besonders dann, wenn Substratmangel herrscht. Die größte im Labor registrierte Eiablageleistung betrug 12 Eier innerhalb von 60 min, die kürzeste beobachtete Zeitspanne zwischen zwei aufeinanderfolgenden Eiablagen 45 s.

### Eiablagesubstrat

Die Larvalentwicklung von *C. whitei* findet in verrottendem Pflanzenmaterial statt. Dementsprechend werden die Eier bevorzugt auf abgefallenen Pflanzenteilen abgelegt

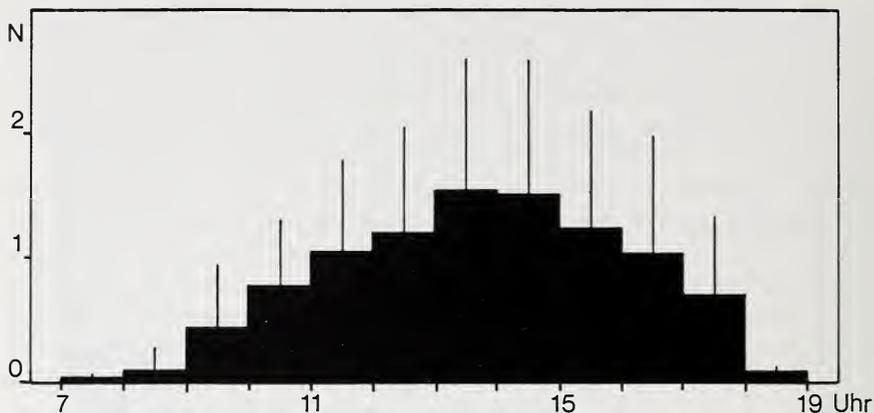


Abb.41: Eiablagehäufigkeit bei *C. whitei* im Tagesgang.

Abszisse: Zeit in 1-Stunden-Intervallen von Tagesanfang bis Tagesende; Ordinate: Die Balkenlänge zeigt die Zahl der abgelegten Eier pro Weibchen und Stunde, die senkrechten Striche geben die Standardabweichung an.

(Feijen 1989). Im natürlichen Habitat von *C. whitei* (Malaysia) wurden Diopsideneier an der Unterseite von zwei behaarten Hülsenfrüchten gefunden. Diese Eier stammten vermutlich von *C. whitei*-Weibchen, die sich unmittelbar vorher an diesen Früchten aufgehalt hatten. In der Zucht legen die Tiere ihre Eier auf verrottenden Maisblättern ab. In den Käfig gelegte Erbsenhülsen (*Pisum sativum*) werden ebenfalls gerne als Eiablagesubstrat angenommen.

### Verhalten bei der Eiablage

Vor der Eiablage zeigen die Weibchen ein charakteristisches Verhalten. Langsam vorwärtslaufend berühren sie das Substrat häufig mit dem Rüssel. Gleichzeitig führen sie ihre ausgestreckten Cerci schleifend oder schnell tippend über den Untergrund. An manchen Stellen bleiben die Weibchen stehen und prüfen den Untergrund genauer, indem sie die Cerci vor- und zurückbewegen, oder sie in eine Ritze hineinstecken.

Ist eine geeignete Stelle gefunden, nimmt das Tier eine starre Haltung ein, wobei das Abdomenende maximal gestreckt ist. Manchmal wird ein weißes Spitzchen in der Vulva sichtbar. Die starre Haltung wird 8—15 s lang beibehalten ( $11 \pm 2$  s;  $n=24$ ). Dann wird ein Ei nach hinten aus der Vulva geschoben, während das Abdomen nach vorne über das Substrat weggezogen wird. Oft werden dabei tupfende Bewegungen ausgeführt, die zum Festkleben des Eies dienen könnten. Diese eigentliche Eiablage beansprucht nur ungefähr 1 s.

Wird das Weibchen wenige Sekunden nachdem es die starre Haltung eingenommen hat gestört, so wird der Eiablagevorgang abgebrochen und der Hinterleib erhält seine ursprüngliche Form zurück. Sind jedoch seit dem Einnehmen der starren Haltung mehr als 5 s verstrichen, so reagiert das Weibchen nur noch auf heftige Störungen, indem es

zur Seite weicht oder auffliegt. In jedem Fall wird der Eiablagevorgang dann jedoch vollendet, unabhängig davon, wo das Ei zu liegen kommt.

Während das Weibchen die starre Körperhaltung einnimmt, leitet es offensichtlich die Eiablage ein. Möglicherweise wird erst jetzt eine Ovulation ausgelöst, also ein Ei aus einer Ovariolen in den Ovidukt entlassen, wie es bei *Musca domestica* (Degrugillier & Leopold 1973) und bei *Hippelates collusor* (Schwartz 1965) beschrieben ist.

Durch die maximale Streckung des Abdomenendes, und somit der Knickstelle im Oviductus communis, wird dem ablagereifen Ei der Weg in den caudalen Teil des Ovidukts freigegeben. Sobald das Ei, vorangetrieben durch die Peristaltik der Ovariolen und der Ovidukts, die Knickstelle passiert hat, kann die caudad verlagerte Vagina nicht mehr in ihre Ruheposition zurückkehren, die Eiablage muß beendet werden. Dieser Zeitpunkt dürfte nach ca. 5 s erreicht sein, da die Eiablage nach dieser Zeitspanne nicht mehr abgebrochen werden kann.

Bei *Musca domestica* beträgt die Verweildauer des Eies in der Vagina im Mittel 5,4 s (3,1—10,1) (Degrugillier & Leopold 1973). Dieser Wert ist gut mit der bei *C. whitei* gemessenen Eiablagedauer von 10,9 s (8—15) vergleichbar, wenn man die für die Ovidukt-passage veranschlagten 5 s abzieht.

#### Vorgänge innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane während der Eiablage:

Werden Weibchen 5—8 s nach Einnehmen der starren Eiablagehaltung in flüssigem Stickstoff fixiert, so befindet sich fast immer ein Ei im Bereich der Vagina. Da diese

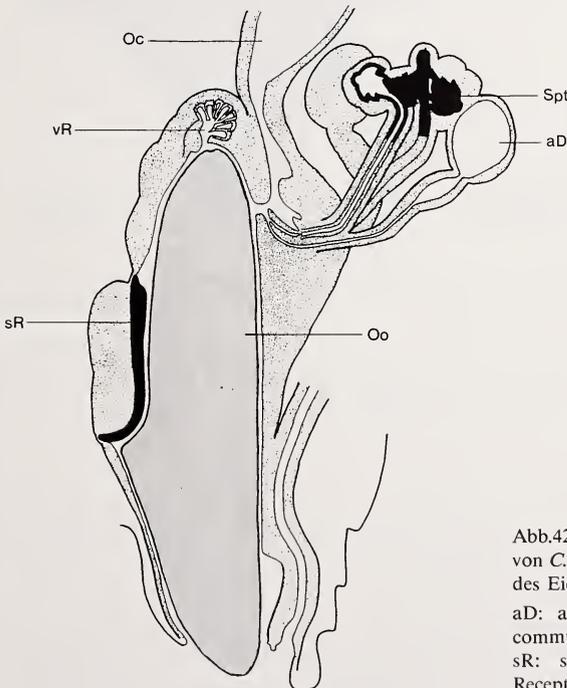


Abb.42: Innere weibliche Geschlechtsorgane von *C. whitei* zum Zeitpunkt der Besamung des Eies, Lateralansicht von links.

aD: akzessorische Drüse, Oc: Oviductus communis, Oo: Oocyte, Spt: Spermathek, sR: sklerotisierter Ring, vR: ventrales Receptaculum.

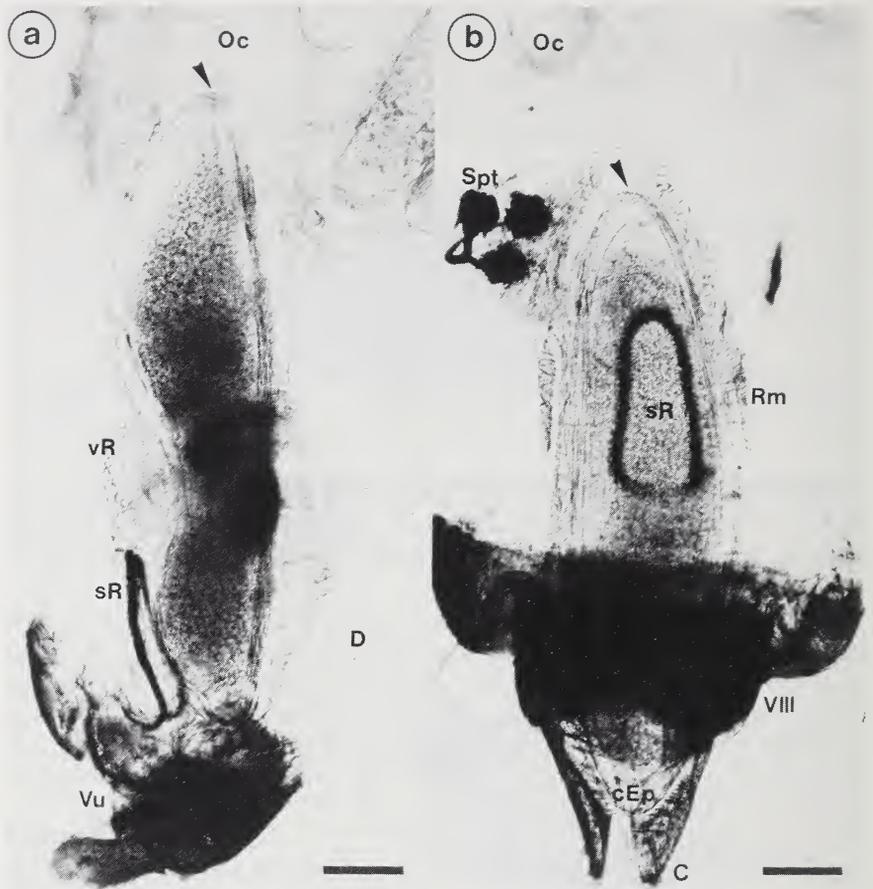


Abb.43: Weibliche Geschlechtsorgane von *C. whitei* während der Eiablage, Totalpräparate in Polyvinyl-lactophenol mit Direkttiefschwarz. (a) Übertritt des Eies aus dem Oviduct in die Vagina, Lateralansicht von links; (b) während der Besamung, Ventralansicht.

C: Cercus, cEp: caudaler Eipol, D: Darm, Oc: Oviductus communis, Rm: am sklerotisierten Ring ansetzende Ringmuskulatur, Spt: Spermatheken, sR: sklerotierter Ring, VIII: Sternum 8, vR: ventrales Receptaculum, Vu: Vulva, Pfeil: Mikropyle, Balkenlänge jeweils 100  $\mu\text{m}$ .

zu klein ist, um ein Ei in seiner ganzen Länge aufzunehmen, steckt das Ei entweder mit seinem cranialen Ende noch im Oviductus communis, oder sein caudales Ende steht schon aus der Vulva heraus (Abb.42, 43, 44).

Im leeren Zustand besitzt die Vagina von *C. whitei* äußere Abmessungen von ca. 650x250  $\mu\text{m}$  und ein relativ enges Lumen (s. „Vagina“). Ein reifes Ei mißt ca. 840x240  $\mu\text{m}$  (s. „Eier“). Aus diesem Größenvergleich läßt sich bereits ermessen, daß die Vagina beim Hindurchgleiten eines Eies star-

ken Verformungen ausgesetzt ist. Ihr Muskelschlauch wird gedehnt, die Cuticula Falten geglättet. Der anhand von Schnittpräparaten gemessene Cuticulaumfang von ca.  $750\ \mu\text{m}$  (Abb.12M) reicht dann aus, um ein Ei mit einem Umfang von ca.  $730\ \mu\text{m}$  (ebenfalls an Schnittpräparaten gemessen) passieren zu lassen.

Nur in einem Fall gelang es, ein Weibchen während des Übertritts des Eies aus dem Ovidukt in die Vagina zu fixieren (Abb.43a). Der Ovidukt und der craniale Bereich der Vagina ist in dieser Phase stark ausgeweitet, das ventrale Receptaculum aus seiner Ruheposition nach ventral verdrängt. Die Mündungen der Gänge von Spermatheken und akzessorischen Drüsen weisen nach caudal.

Die restlichen Präparate wurden stets in einem späteren Stadium fixiert: Der craniale Eipol mit der Mikropyle steckt in der Mündung des ventralen Receptaculum, das infolgedessen nach cranial verlagert ist (Abb.42, 44). Die ventrale Aussackung caudal vom ventralen Receptaculum ist gestreckt. Die konvexere Unterseite des Eies liegt dem ventralen sklerotisierten Ring an, und das caudale Ende ragt mehr oder weniger aus der Vulva heraus. Die Mündungen der Gänge von Spermatheken und akzessorischen Drüsen weisen nun nach cranial (Abb.10b, 44), die Spermathekengänge sind durch Cuticula wülste im Mündungsbereich dicht verschlossen. Die Kammern des ventralen Receptaculum enthalten in diesen Präparaten mehr Spermatozoen als in Präparaten von begatteten Weibchen, deren Fixierung nicht während einer Eiablage erfolgte (s. „ventrales Receptaculum“).

Die Mikropyle des Eies bildet einen vorgefertigten Einlaß für Spermatozoen, welche hier zur Dottermembran vordringen können, um das Ei zu befruchten (Weber 1933, Retnakaran & Percy 1985). Indem die Mikropyle in die Öffnung des ventralen Receptaculum gepreßt wird, wird eine Besamung des Eies durch Spermatozoen aus den Kammern des ventralen Receptaculum ermöglicht. Gleichzeitig ist der Zugang für Spermatozoen aus den Spermathekenhängen versperrt.

Daß die Besamung des Eies nicht an der Mündung der Spermathekenhängen sondern an einem ventralen Receptaculum erfolgt, ist bei den höheren Dipteren kein Einzelfall. Die Literatur enthält vergleichbare Befunde beispielsweise für *Drosophila melanogaster* (Miller 1965), *Dacus oleae* (Solinas & Nuzzaci 1984) und *Musca domestica* (Leopold 1973). Es gibt jedoch auch Fälle, bei denen die Besamung des Eies direkt an den Spermathekenhängen erfolgen soll, zum Beispiel bei *Glossina morsitans* (Roberts 1973). In allen zitierten Arbeiten wurde nachgewiesen, daß die Mikropyle des Eies bei der Eiablage vorübergehend in engen Kontakt mit der Mündung des entsprechenden Spermatozoenspeichers tritt.

Um im Zuge der Eiablage möglicherweise auftretende Veränderungen im Bereich der Mikropyle zu erfassen, wurden aus dem Ovar herauspräparierte Eier und abgelegte Eier im REM untersucht. Auf der Mikropyle von dem Ovar entnommenen Eiern wurde eine kappenartige Sekretauflagerung gefunden, die bei abgelegten Eiern fehlt (Abb.6c,d). In den Schnittpräparaten von Eiern im Stadium der Besamung am ventralen Receptaculum konnte ebenfalls keine Sekretkappe nachgewiesen werden (Abb.15).

Leopold et al. (1978, 1980) beschrieben eine ähnliche, die Mikropyle bedeckende Sekretkappe bei Eiern aus dem Ovidukt von *Musca domestica*. Diese „cap substance“ soll möglicherweise ein Rezeptorsystem für die Spermatozoen enthalten und an der Auslösung der Akrosomenreaktion beteiligt sein. Leopolds Untersuchungen zeigten weiter, daß die Sekretkappe im Zuge des Befruchtungsvorganges aufgelöst wird. An der Auflösung sind sowohl lytische Sekrete aus den akzessori-



Abb.44: Weibliche Geschlechtsorgane von *C. whitei* während der Besamung des Eies, medianer Semidünnschnitt, Richardson (Ausschnittsvergrößerung hieraus in Abb.15); Einsatz: Totalpräparat in Polyvinylactophenol mit Direkttiefschwarz, Lateralansicht von links.

cEp: caudaler Eipol, Ch: Chorion, D: Darm, Gp: Genitalpapille, Oc: Oviductus communis, Oo: Ooplasm, S: Seta auf Subanalplatte, Sa: Subanalplatte, sR: sklerotisiertes Ring, vR: ventrales Recepta-

schen Drüsen des Weibchens beteiligt, als auch die mechanische Einwirkung von Cuticuladornen in der ventralen Befruchtungskammer.

Ein ähnlicher Vorgang ist bei *C. whitei* denkbar. Entsprechende Cuticulaborsten finden sich sowohl in der Mündung des ventralen Receptaculum (Abb.11d, 14), als auch zwischen den Cuticulakammern desselben Organs (s. „ventrales Receptaculum“). Das Borstenfeld in der Mündung scheint darüberhinaus von seiner Lage und Struktur her geeignet, schon vor der Eiablage an der gegenüberliegenden Mündung der akzessorischen Drüsen mit Sekret beladen zu werden, welches dann gezielt auf die Sekretkappe aufgebracht werden könnte.

Bei einigen abgelegten Eiern waren in der Nähe der Mikropyle 4—6 fadenförmige Strukturen aufgelagert, bei denen es sich der Größe und der Gestalt nach um Spermatozoen handeln dürfte (Abb.6d). Für diese Deutung spricht auch ihre Lagerung in Schleifen von rund 8  $\mu\text{m}$  Durchmesser (s. „Spermatozoen“).

Das Vorkommen von Polyspermie bei Dipteren wird von verschiedenen Autoren kontrovers diskutiert (Lefevre & Jonsson 1962, Hildreth & Lucchesi 1963, Sonnenblick 1965, Sivinsky 1979, Letsinger & Gromko 1985, Smith et al. 1988). Die Mehrzahl der Autoren kommt zu dem Ergebnis, daß mehrere Spermatozoen in die Mikropyle des Eies eindringen, wenn auch nur eines davon tatsächlich die Befruchtung vollzieht (Retnakaran & Percy 1985). Degrugillier & Leopold (1973) geben für *Musca domestica* einen Polyspermiegrad von 1—4 Spermatozoen pro Ei an. Mit diesem Befund stehen die Beobachtungen bei *C. whitei* im Einklang.

Aus den bisherigen Befunden läßt sich folgender Ablauf der Eiablage als plausibel annehmen:

Solange die Vagina leer ist, liegt die Mündung der Spermathekengänge in unmittelbarer Nähe zum ventralen Receptaculum, Spermatozoen können passieren. Da bei Weibchen, die während der Eiablage fixiert wurden, mehr Spermatozoen im ventralen Receptaculum gefunden wurden als bei anderen Weibchen, scheint vor der Eiablage ein Spermatozoentransfer aus den Spermatheken ins ventrale Receptaculum stattzufinden, wie es für *Hippelates collusor* (Schwartz 1965), *Musca domestica* (Degrugillier & Leopold 1973) und *Dacus oleae* (Solinas & Nuzzaci 1984) beschrieben ist. Dabei wird wahrscheinlich die Öffnung des ventralen Receptaculum dicht an die dorsal gegenüberliegende Genitalpapille gepreßt. Für den Spermatozoentransfer kommen, abgesehen von der bisher nicht einschätzbaren Fähigkeit der Spermatozoen zu aktiver Fortbewegung, mehrere Mechanismen in Frage. Brüel (1897) vermutete, daß die Spermatozoen durch das Sekret der Spermatheken hinausgeschwemmt werden. Da hier nur kleine Volumina zu transportieren sind, wäre auch eine Beteiligung der wippenden Bewegung der Spermathekengänge denkbar. Solinas & Nuzzaci (1984) nehmen an, daß bei *Dacus oleae*, die ein sehr ähnlich gebautes ventrales Receptaculum („fertilization chamber“) besitzt, die dort inserierenden „extrinsischen Muskeln“ einen Unterdruck bewirken, der Spermatozoen aus der Mündung der Spermathekengänge ansaugt. Eine ähnliche Wirkung wäre bei *C. whitei* auch denkbar, obwohl die angesprochenen Muskeln nicht direkt vergleichbar sind (s. „ventrales Receptaculum“). Gleichzeitig wird möglicherweise Sekret

◀ —————  
 culum, VIII: Sternum 8, Pfeil: Mündung der Spermathekengänge, Stern: Mikropylpol. Der Hohlraum zwischen Chorion und Ooplasm ist ein Schrumpfungseffekt.

aus den akzessorischen Drüsen auf das Borstenfeld in der Mündung des ventralen Receptaculum aufgebracht.

Wurde ein geeignetes Substrat zur Eiablage ertastet, so wird dem Ei durch Strecken der Genitalien die Passage des Oviduktes ermöglicht. Danach kann die Eiablage nicht mehr abgebrochen werden. Beim Übergang des Eies aus dem Ovidukt in die Vagina wird das ventrale Receptaculum nach ventral verdrängt und dabei möglicherweise auch komprimiert. Eine Spermatozoenpassage aus den Spermatheken ins ventrale Receptaculum ist nun nicht mehr möglich. In der Vagina verbliebene Spermatozoen oder Spermatoophorenreste werden vom caudalen Ende des Eies aus der Vulva geschoben.

Nachdem das Ei den Ovidukt verlassen hat, wird das ventrale Receptaculum durch die daran ansetzenden Muskelbänder (Lm III, Kap. „Vagina“) in seine ursprüngliche Position zurückgezogen, wobei sein Eingang über der Mikropyle zu liegen kommt. Das caudale Ende des Eies ragt bereits aus der Vulva heraus. Von diesem Zeitpunkt an steht das schon vorher gasgefüllte Plastron mit der Atmosphäre in Gasaustausch. Die plötzlich veränderte Zusammensetzung dieser Gashülle, beispielsweise ein höherer Sauerstoffgehalt, könnte bei der anschließenden Befruchtung eine Rolle spielen.

Das Ei wird nun in der Vagina cranial bewegt. Die Verlagerung des ventralen Receptaculum nach cranial und die damit verbundene Streckung des ventralen cranialen Vaginabereiches bezeugen, daß der craniale Eipol mit einiger Kraft in die Mündung des ventralen Receptaculum gestoßen wird. In dieser Position wird die Sekretkappe auf der Mikropyle aufgelöst. Spermatozoen dringen aus den Kammern des ventralen Receptaculum zur Mikropyle vor und befruchten das Ei (Diskussion 1.2). Der Zugang von den Spermathekenengängen her ist durch die Verformung der Vagina abgedichtet.

Durch das Zusammenspiel der kräftigen Ring- und Längsmuskulatur der Vagina wird das Ei aus der Vulva hinausgeschoben.

## DISKUSSION

Die Diskussion der einzelnen Befunde zur Morphologie und Funktion des Reproduktionssystems von *Cyrtodiopsis whitei* ist in den Ergebnisteil integriert. Die abschließende Diskussion kehrt nun zu jenen Fragen zurück, die Anlaß zu unseren Untersuchungen gegeben hatten. Ihr erster Teil befaßt sich mit funktionellen Aspekten des Reproduktionssystems von *C. whitei*. Die hohe Kopulationshäufigkeit und Promiskuität von *C. whitei* wird mit den neu erworbenen Kenntnissen über die zur Verfügung stehenden Spermatozoenspeicherorgane des Weibchens und die Vorgänge bei Kopulation und Eiablage in Beziehung gesetzt. Dabei kann die Zahl der übertragenen, gespeicherten und zur Befruchtung der Eier verwendeten Spermatozoen vorerst nur geschätzt werden, da Spermatozoenzählungen sowie Versuche mit markierten Spermatozoen bisher nicht durchgeführt wurden. Des weiteren werden die Funktion des gekammerten ventralen Receptaculum und der Spermatoophore von *C. whitei*, sowie die Möglichkeiten einer Spermakonkurrenz diskutiert. Im zweiten Teil der Diskussion werden einige herausra-

gende Merkmale des Reproduktionssystems von *C. whitei* mit entsprechenden Literaturbefunden aus anderen Dipterenfamilien in Verbindung gebracht und so auf ihre Eignung für eine vergleichende Untersuchung zur Klärung von Verwandtschaftsbeziehungen geprüft.

## 1. Funktionelle Aspekte des Reproduktionssystems von *C. whitei*

### 1.1 Abschätzung der übertragenen, gespeicherten und zur Befruchtung der Eier verwendeten Spermatozoenzahl

Während der Kopulation produziert das Männchen in der Vagina des Weibchens eine Spermatophore, deren einzige Spermakammer ein Volumen<sup>2)</sup> von ca.  $60 \times 10^3 \mu\text{m}^3$  hat. Bei einem Spermatozoenvolumen<sup>3)</sup> von näherungsweise  $23 \mu\text{m}^3$  würde sie also rein rechnerisch ca. 2500 Spermatozoen Platz bieten. Tatsächlich enthält eine Spermatophore von *C. whitei* jedoch wesentlich weniger Spermatozoen, da diese in einem Gemisch aus Drüsensekreten locker verteilt liegen (s. „Spermatransfer mittels Spermatophore“). Die Spermatozoenzahl dürfte sich damit auf weniger als die Hälfte reduzieren, so daß bei einer Kopulation wahrscheinlich nicht mehr als 1000 Spermatozoen übertragen werden. Da aus einer Kopulation mehr als 200 Nachkommen hervorgehen können (Burkhardt et al. 1991), muß die übertragene Spermatophore mindestens ebensoviele Spermatozoen enthalten, je nach angenommenem Polyspermiegrad ein entsprechend Vielfaches. Ein Spermatozoengehalt zwischen 200 und 1000 Spermatozoen erscheint auch nach dem histologischen Bild der Spermatophore realistisch.

Die Spermatozoen aus einer Spermatophore gelangen in alle drei Spermatheken, es findet keine selektive Speicherung statt. Die drei Spermatheken haben ein gemeinsames Volumen<sup>4)</sup> von ca.  $150 \times 10^3 \mu\text{m}^3$ , was etwa dem Volumen von drei Spermatophoren entspricht. Da die Spermatozoen in den Spermatheken jedoch viel dichter liegen als in den Spermatophoren, sind mehr als drei Spermatophoren nötig um die Spermatheken vollständig zu füllen. Das Volumen der Spermatheken entspricht dem von ca. 6400 Spermatozoen.

In Laborversuchen kopulierten Weibchen von *C. whitei* im Mittel 17 mal pro Tag, die höchste im Labor registrierte Anzahl an Kopulationen pro Tag betrug 34. Selbst wenn man von einem Mittelwert von nur 200 Spermatozoen pro Spermatophore ausgeht,

<sup>2)</sup> Das Spermatophorenvolumen wurde näherungsweise als Kugelvolumen berechnet ( $V = 4/3 r^3 \pi$ ): Bei einem Durchmesser von ca.  $48 \mu\text{m}$  ergibt sich ein Volumen von ca.  $57 \times 10^3 \mu\text{m}^3$ .

<sup>3)</sup> Das Spermatozoenvolumen wurde näherungsweise als Zylindervolumen berechnet ( $V = r^2 \pi L$ ): Bei einem Durchmesser von ca.  $0,4 \mu\text{m}$  und einer Länge von  $178 \mu\text{m}$  ergibt sich ein Volumen von ca.  $23 \mu\text{m}^3$ . Bei kompakter Füllung hätten also mehr als 2531 Spermatozoen in einer Spermatophore Platz.

<sup>4)</sup> Das Spermathekenvolumen wurde näherungsweise als Kugelvolumen berechnet ( $V = 4/3 r^3 \pi$ ): Bei einem Innendurchmesser von ca.  $45 \mu\text{m}$  ergibt sich ein Volumen von ca.  $48 \times 10^3 \mu\text{m}^3$ . Das Volumen von 3 Spermatheken entspräche bei kompakter Füllung also ca. 6411 Spermatozoen.

wäre es also denkbar, daß die Spermatozoenspeicherkapazität eines Weibchens durch die Kopulationen eines einzigen Tages erreicht wird. Inwieweit die im Labor beobachtete Kopulationsaktivität mit den Verhältnissen im natürlichen Habitat vergleichbar ist, kann nicht beurteilt werden, da kaum Vergleichsdaten verfügbar sind. Es liegt jedoch eine Freilandbeobachtung vor, bei der ein Weibchen 26 mal hintereinander kopulierte.

Da die Weibchen nicht nur an einem Tag mehrfach kopulieren, sondern dies auch täglich wiederholen, muß entweder die gespeicherte Spermatozoenmenge zwischenzeitlich stark reduziert werden, oder es können keine neuen Spermatozoen in die Spermatheken aufgenommen werden. Eine Reduktion der gespeicherten Spermatozoenmenge wäre durch einen hohen Polyspermiegrad bei der Besamung der Eier denkbar, durch aktives Ausscheiden oder durch Auflösen der Spermatozoen. Derartiges Vorgehen scheint unvorteilhaft, solange zukünftige Kopulationschancen für das Weibchen nicht einschätzbar sind, sollte also nur unmittelbar vor einer neuen Kopulation oder in deren Anfangsphase in Frage kommen. Andererseits scheint es auf die Dauer nachteilig, zugunsten von bereits lange Zeit gespeicherten Spermatozoen auf frische Spermatozoen zu verzichten.

In Laborversuchen legten Weibchen im Mittel 10 Eier pro Tag. Das Verhältnis von Kopulationen pro Tag zu Eiablagen pro Tag war also größer als 1. Prinzipiell könnte demzufolge jedes Ei durch eine gesonderte Kopulation befruchtet werden. Diese Möglichkeit ist jedoch auszuschließen, da Kopulationen und Eiablagen nicht abwechselnd aufeinander folgen, sondern je nach Gelegenheit und zeitlich voneinander unabhängig geschehen.

Eine einzige Kopulation kann zur Befruchtung von über 200 Eiern ausreichen (Burkhardt et al. 1991). Möglicherweise wären also schon 10 Kopulationen ausreichend, um die ca. 2000 Eier zu befruchten, die ein Weibchen im Laufe seines Lebens legt (Burkhardt & de la Motte 1987). Anders betrachtet, könnte rein hypothetisch eine einmalige vollständige Füllung der Spermatheken ( $\leq 6400$  Spermatozoen) ausreichen, um diese Eier zu befruchten. Geht man aber von einem Polyspermiegrad von mehr als 3 Spermatozoen pro Ei aus, so werden weitere Kopulationen notwendig. Das gleiche gilt für den Fall, daß die Spermatozoen nach einiger Zeit absterben. Die längste bisher registrierte Zeitspanne nach einer Kopulation, nach der noch befruchtete Eier gelegt wurden, betrug 7 Wochen (eigene Untersuchungen).

## 1.2 Funktion des ventralen Receptaculum

Das ventrale Receptaculum von *C. whitei* ist distal in 30–40 Kammern unterteilt, die um das Ende eines kurzen Ganges gruppiert sind. An der Mündung dieses Ganges in die Vagina findet die Besamung der Eier statt (s. „Eiablage“). Zu diesem Zweck werden vor der Eiablage Spermatozoen aus den Spermatheken ins ventrale Receptaculum transferiert, wo sie dann eng aufgerollt im distalen Teil der Cuticulakammern liegen. Während die Spermatheken von *C. whitei* als Langzeitspeicher für große Spermatozoenmengen verstanden werden können, dient das ventrale Receptaculum also eher als Zwischenlager für eine geringere Anzahl von Spermatozoen. Obwohl dem ventralen Receptaculum von *C. whitei* in Struktur und Funktion ähnliche Organe bereits bei Tephritidae

bereits bei Tephritidae und Otitidae beschrieben wurden (Diskussion 2.2), liegt bisher keine funktionelle Erklärung für die distale Kammerung vor.

Durch die gefächerte Anordnung der Kammern haben in verschiedenen Kammern liegende Spermatozoen eine in Bezug auf die Mikropyle des zu befruchtenden Eies relativ gleichwertige Ausgangsposition. Es ist die Möglichkeit einer Spermatozoenkonkurrenz im engsten Sinne gegeben, bei der das Spermatozoon die Eizelle befruchtet, welches die Mikropyle am ehesten erreicht.

Die Spermatozoen von *C. whitei* können schlagartig aus der aufgerollten Form (Durchmesser  $\geq 6,6 \mu\text{m}$ ) in eine gestreckte übergehen (Länge ca.  $178 \mu\text{m}$ , jedoch mehr oder weniger stark geschlängelt, Kap. „Spermatozoen“). Es wäre vorstellbar, daß durch diesen „Sprungfedermechanismus“ die maximal  $60 \mu\text{m}$  vom distalen Ende einer Cuticulakammer bis zur Mikropyle am Eingang des Receptaculum in kürzester Zeit überwunden werden. Zur Besamung der Eier steht ja vermutlich nur ein Zeitraum von etwa 3–10 s zur Verfügung (s. „Eiablage“). Der Durchmesser der Cuticulakammern ( $6,7\text{--}7,5 \mu\text{m}$  bei *C. whitei*; ca.  $6 \mu\text{m}$  bei *Dacus oleae* (Tephritidae, Solinas & Nuzzaci 1984)) stimmt mit dem Durchmesser eng aufgerollter Spermatozoen überein. Die Kammerung des ventralen Receptaculum könnte also gut als Anpassung an derartige Vorgänge verstanden werden. Daß Solinas & Nuzzaci (1984) bei der Untersuchung des ventralen Receptaculum von *Dacus oleae* einen ähnlichen Eindruck gewannen, legt die diesbezügliche Formulierung „... spermatozoon lodged in it as ready to spring“ nahe.

### 1.3 Funktion der Spermatophore

Im Gegensatz zu den meisten Dipteren erfolgt bei *C. whitei* die Spermaübertragung mit Hilfe einer Spermatophore. Einige der für das Vorkommen von Spermatophoren in Frage kommenden Erklärungen können hier von vorneherein ausgeschlossen werden. So trägt bei *C. whitei* die Spermatophore selbst sicher nicht zur Ernährung des Weibchens (Davey 1965, Thornhill 1976b, Mann 1984) bei, sie wird vom Weibchen nach einiger Zeit unverdaut ausgeschieden. Auch kann eine im Weibchen abgesetzte Spermatophore höchstens für kurze Zeit im Sinne eines „mating plug“ weitere Kopulationen verhindern, da das Ausscheiden der Spermatophore oft schon nach wenigen Minuten erfolgt. Da auch jungfräuliche Weibchen Eier legen, und da bereits begattete Weibchen auch weiterhin kopulieren, werden diese Verhaltensweisen höchstens in geringem Maße durch eine mit der Spermatophore verbundene chemische oder mechanische Stimulation graduell beeinflusst. Wahrscheinlich besteht die Funktion der Spermatophore von *C. whitei* also hauptsächlich in der Übertragung von Sperma.

Die Spermatophore bildet zusammen mit den Spermathekengängen und Spermatheken ein geschlossenes System. Sie verhindert, daß das Ejakulat von der günstigen Ausgangsposition an der Mündung der Spermathekengänge wegfließt oder verdrängt wird (Khalifa 1949, Davey 1965). *C. whitei*-Weibchen kopulieren oft in schneller Folge mit verschiedenen Partnern. Bei freier Spermaübertragung würden die Ejakulate der verschiedenen Männchen in der Vagina vermengt und als Gemisch in die Spermathekengänge gelangen, während bei Verwendung einer Spermatophore immer nur das Ejakulat eines Männchens zur Zeit Zugang zu den Spermathekengängen hat. Hieraus resultieren ganz

tieren ganz andere Möglichkeiten zu weiblicher Zuchtwahl, Konkurrenz der Männchen und ihrer Spermatozoen (Diskussion 1.4).

Solange der Kontakt zwischen Spermatophorenhals und Spermathekengängen besteht, können die Spermatozoen aus der Spermakammer nur in die Spermatheken gelangen, anstatt sich im gesamten weiblichen Reproduktionstrakt zu verteilen. In welchem Maße sich die Spermatozoen innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane aktiv fortbewegen ist unbekannt (s. „Spermatozoen“). Auf jeden Fall muß ein zusätzlicher Transportmechanismus existieren, denn auch akzessorische Sekrete gelangen aus der Spermatophore in die Spermatheken. Da die Spermathekengänge von *C. whitei* nicht zu einer peristaltischen Bewegung fähig sind (s. „Spermatheken“), ist ein derartiger Transport nur über Druckunterschiede zwischen der Spermatheke auf der einen und dem Spermathekenlumen auf der anderen Seite vorstellbar. Dabei ist die Effektivität in einem geschlossenen System wesentlich besser als in einem teilweise (mating plug) oder ganz offenen System (Absetzen freien Spermas in der Vagina).

Tatsächlich gibt es Hinweise darauf, daß Druckunterschiede beim Spermatransfer aus der Spermatophore eine Rolle spielen (s. dort). Der Befund, daß aus den Spermatophoren mit umgebogenen Hälsen Spermatozoen und Granula in die Vagina geströmt waren, spricht für einen Druckanstieg in der Spermakammer. Hier ist ein aktives Auspressen der Spermatophore durch die weibliche Vaginamuskulatur in Erwägung zu ziehen. Die häufig eingedellte Form deplazierter Spermatophoren in den Weibchen könnte, wenn es sich nicht um ein Fixierungsartefakt handelt, auf eine mechanische Krafteinwirkung hinweisen. Schwellkörper, wie sie von den Spermatophoren der Grillen bekannt sind (Davey 1965), wurden in der Spermatophore von *C. whitei* nicht gefunden.

Bei *Culicoides melleus* wurde ein osmosegetriebener Flüssigkeitseinstrom in die Spermatophore nachgewiesen und eine gleichzeitige Flüssigkeitsresorption in den Spermatheken des Weibchens gefordert (Linley & Simmons 1981c). Giglioli (1963) schlägt in einer Arbeit über *Anopheles gambiae* ebenfalls ein partielles Vakuum in den Spermatheken während der Spermaübertragung vor. Auch bei *C. whitei* ist der Transfer von Spermatozoen und granulärem Material aus der Spermatophore in die englumigen Spermathekengänge ohne eine Flüssigkeitsresorption am anderen Ende der Gänge, also in den Spermatheken, schwer vorstellbar, da die Spermatheken ein festes Volumen haben. Bisher konnte eine derartige Resorption jedoch weder bei *C. whitei* noch bei einer anderen Diptere nachgewiesen werden. Ansatzpunkte zu einer weiteren Untersuchung dieses Problems bei *C. whitei* bietet möglicherweise die Differenzierung des Epithels im distalen Teil der Spermathekengänge zu einem Transportepithel, sowie die teilweise fast kristalline Ultrastruktur des Inhalts der Spermathekendrüsen (s. „Spermatheken“).

Das Schicksal des stark anfärbbaren, granulären Materials aus den Spermatophoren muß noch geklärt werden. Akzessorische Sekrete stellen bei Insekten einen wichtigen Bestandteil des Ejakulats dar (Pollock 1972, Leopold 1976, Hinton 1974, Mann 1984), und bei einigen Dipteren existieren spezielle Anpassungen zu ihrer Übertragung (Pollock 1972, Lewis & Pollock 1975). Möglicherweise ist die Spermatophore von *C. whitei* auch als Anpassung in dieser Richtung zu verstehen.

Bei Verwendung einer Spermatophore bleibt das geschlossene System auch nach Beendigung der Kopulation erhalten. So kann bei *C. whitei*, wie auch bei *Glyptotendipes paripes* (Nielsen 1959) und *Simulium decorum* (Linley & Simmons 1983), noch nach dem Ende der Kopulation ein Spermatransfer aus der Spermatophore in die Spermatheken stattfinden (Tab.4). Dadurch wird es prinzipiell möglich, die Kopulationsdauer zu verkürzen. Die Kopulationsdauern sind bei *C. whitei* mit ca. 45 s und bei der nach eigenen Untersuchungen ebenfalls Spermatophoren verwendenden Schwesterart *C. dalmani* mit 30 s (Tan 1965) kurz im Vergleich zu den Mitgliedern anderer Diopsidengattungen, die mehrere Minuten bis Stunden kopulieren (Descamps 1957, Feijen 1989, Wickler & Seibt 1972). Eine Untersuchung von Diopsidenarten mit längerer Kopulationsdauer auf das Vorkommen von Spermatophoren könnte Aufschluß darüber geben, ob diese Unterschiede mit der Verwendung einer Spermatophore zusammenhängen. Der Vergleich der Kopulationsdauern der spermatophorenbildenden Dipteren aus verschiedenen Familien (Tab.4) ergibt allerdings neben ebenfalls sehr kurzen Kopulationsdauern bei *Glyptotendipes paripes* (Nielsen 1959) und *Simulium decorum* (Linley & Simmons 1983) auch sehr lange bei *Plecia nearctica* (Leppä et al. 1975) und *Glossina austeni* (Pollock 1974).

#### 1.4 Spermakonkurrenz

„The clear conclusion is a sad one from a male's perspective: copulation does not always result in insemination, and insemination does not always result in fertilization“ (Eberhard 1985).

Bei der hohen Kopulationshäufigkeit und Promiskuität der Weibchen von *C. whitei* muß das Vorkommen von Spermakonkurrenz in Erwägung gezogen werden. Unter dem Begriff „Spermakonkurrenz“ werden im allgemeinen all jene Phänomene diskutiert, die nach aufeinanderfolgenden Kopulationen zu einer Ungleichverteilung der Vaterschaft führen. Hierzu sind in jüngerer Zeit verschiedene Arbeiten erschienen, die hauptsächlich auf theoretischen Überlegungen oder auf Versuchen mit diversen Vaterschaftsnachweisen basieren (Lefevre & Jonsson 1962, Parker 1970, Childress & Hartl 1972, Linley 1975, Lloyd 1979, Thornhill & Alcock 1983, Newport & Gromko 1984, Smith 1984, Parker 1991). Für einen statistisch nachgewiesenen Fortpflanzungsvorteil des größten, des erst- oder letzkopulierenden Männchens wurde fast immer eine plausible theoretische Erklärung gefunden. Die morphologischen und physiologischen Ursachen (Mechanismus) blieben jedoch in der Regel ungeklärt.

Die in Frage kommenden Ursachen lassen sich den Kategorien „weibliche Zuchtwahl“, „Konkurrenz der Männchen“, „Spermakonkurrenz“ und „Spermatozoenkonkurrenz“ zuordnen (Davey 1985, Eberhard 1985), die im folgenden kurz definiert und in Bezug auf ihr Vorkommen bei *C. whitei* diskutiert werden:

##### a) Weibliche Zuchtwahl,

wenn das Weibchen das Spermata eines Männchens bevorzugt in die Speicherorgane aufnimmt oder zur Befruchtung der Eier verwendet, aktiv ausscheidet, auflöst oder ähnliches.

Voraussetzungen: Das Weibchen ist in der Lage die Spermaaufnahme und -abgabe aktiv zu beeinflussen, Sperma aus verschiedenen Kopulationen mehr oder weniger getrennt zu speichern und freizusetzen, bzw. Sperma aufzulösen.

Effekt: Der Vaterschaftsanteil hängt von den Qualitäten des Männchens ab und ist unabhängig von der Reihenfolge der Kopulationen.

Für weibliche Zuchtwahl noch während oder nach der Kopulation („cryptic female choice“ (Thornhill 1976b)) bestehen bei *C. whitei* mindestens zwei Möglichkeiten: 1) Die Weibchen besitzen die erforderlichen cuticulären Strukturen und Muskeln, um die Mündung der Spermathekengänge zu verschließen, so daß der Spermatophorenhals nicht eindringen kann (s. „Spermatransfer mittels Spermatophore“). Auf diese Weise wird eine Aufnahme von Sperma in die Spermatheken unterbunden. 2) Indem die Weibchen die Spermatophoren aktiv ausscheiden, bestimmen sie über die Dauer des Spermatransfers und damit über die in die Spermatheken aufgenommene Spermamenge.

Es gibt keine Hinweise auf einen Mechanismus zur getrennten Speicherung von Sperma aus aufeinanderfolgenden Kopulationen. Wenn Spermatransfer in die Spermatheken stattfindet, dann gelangt das Sperma in alle drei Spermatheken.

Da die Weibchen sehr häufig kopulieren, ist anzunehmen, daß zwischenzeitlich die gespeicherte Spermamenge reduziert wird (Diskussion 1.1). Auch dazu gibt es aber noch keine Befunde.

#### b) Konkurrenz der Männchen,

wenn ein Männchen das Sperma des Vorgängers mit den Genitalien austräumt oder deplaziert.

Voraussetzungen: Entsprechende Ausbildung der männlichen Genitalien und Zugänglichkeit der weiblichen Spermaspeicher.

Effekt: Der Vaterschaftsanteil des letzten Männchens ist höher als der des Vorgängers.

Da *C. whitei*-Weibchen oft in schneller Folge mehrmals hintereinander kopulieren, wäre es prinzipiell denkbar, daß ein Männchen das Sperma des Vorgängers deplaziert oder aus der Vagina austräumt, wie es bei Odonaten beschrieben wurde (Waage 1979). Die hakenförmig nach innen gebogenen Epiphallusschaukeln scheinen dazu geeignet. Außer dem Befund, daß nie zwei Spermatophoren in einem Weibchen gefunden wurden, gibt es auf ein derartiges Austräumen jedoch keinerlei Hinweise. Bereits in die Spermatheken aufgenommenes Sperma ist für die Genitalien eines nachfolgenden Männchens ebenso unerreichbar wie die Spermatozoen im ventralen Receptaculum.

#### c) Spermakonkurrenz,

wenn das Sperma eines Männchens durch das eines Nachfolgers aus den Speicherorganen des Weibchens verdrängt, oder innerhalb dieser Speicherorgane in eine ungünstigere Position verdrängt oder durch Sekrete des Nachfolgers abgekapselt wird. Als Spermakonkurrenz gilt außerdem, wenn das Sperma eines Männchens durch das des Nachfolgers verdünnt wird.

Voraussetzungen: Sperma verschiedener Männchen gelangt in dieselben Speicherorgane.

Effekt: Der Vaterschaftsanteil des letzten Männchens ist höher als der des Vorgängers. Bei *C. whitei* gelangt das Sperma aus aufeinanderfolgenden Kopulationen in dieselben Speicherorgane. Eine Verdrängung des Sperma eines Vorgängers aus den Spermatheken hinaus ist auszuschließen, da in den engen Spermathekengängen ein gleichzeitiger Spermatozoentransport in beide Richtungen nicht möglich ist. Daß das Sperma des Vorgängers innerhalb der Spermatheken in eine ungünstige Position verdrängt wird, ist laut Walker (1980) aufgrund ihrer rundlichen Form eher unwahrscheinlich. Für eine Abkapselung von Spermatozoenmengen, wie es bei der Krabbe *Inachus phalangium* (Diesel 1990) beschrieben ist, wurden keine Anzeichen gefunden. Wie sehr sich die Spermatozoen verschiedener Männchen durchmischen, kann nicht beurteilt werden, da dies vom Grad der Spermatozoenbeweglichkeit innerhalb der Spermatheken abhängt. Wenn Durchmischung stattfindet, wird das in den Spermatheken verbliebene Sperma durch neu aufgenommenes verdünnt. Dann sinkt der Vaterschaftsanteil eines Männchens graduell mit jeder nachfolgenden Kopulation des Weibchens.

Im Bereich des ventralen Receptaculum könnte Spermakonkurrenz in der Weise stattfinden, daß aus deformierten oder bereits deplazierten Spermatophoren ausströmende Spermatozoen in das ventrale Receptaculum eindringen. Wenn sie dort gegenüber den regulär aus den Spermathekengängen transferierten Spermatozoen zahlenmäßig überwiegen, resultiert ein Vorteil des zuletzt kopulierenden Männchens bei der Befruchtung der unmittelbar nächsten Eier.

#### d) Spermatozoenkonkurrenz,

wenn individuelle Spermatozoen um die Befruchtung der Eier konkurrieren.

Voraussetzungen: Sperma verschiedener Männchen gelangt in dieselben Speicherorgane.

Effekt: Der Vaterschaftsanteil ist unabhängig von der Reihenfolge der Kopulationen und von äußerlichen „Qualitätsmerkmalen“ des Männchens.

Ob die Spermatozoen von *C. whitei* innerhalb der Spermatheken konkurrieren, hängt von ihrer Fortbewegungsfähigkeit innerhalb dieser Organe ab, die man bisher nicht einschätzen kann. Im Bereich des ventralen Receptaculum wäre die Möglichkeit zur Spermatozoenkonkurrenz gegeben, indem das Spermatozoon das Ei befruchtet, welches aus einer etwa gleichwertigen Ausgangsposition am schnellsten die Strecke bis zur Mikropyle zurücklegt (Diskussion 1. 2). Außerdem könnte beim Eindringen der Spermatozoen in das ventrale Receptaculum im Bereich des Cuticulaborstenfeldes eine Auslese stattfinden.

Auch Konkurrenz unter den Spermatozoen eines einzigen Männchens ist denkbar (Mulcahy 1975). Allerdings wird eine Einflußnahme des Spermatozoengenoms auf den Spermatozoenphänotyp vom Männchen weitgehend unterdrückt (Sivinsky 1984), da aggressive Konkurrenz unter den eigenen Spermatozoen sich negativ auf seine Nachkommenzahl auswirken würde.

### 1.5. Abschließende Einschätzung des Fortpflanzungsverhaltens von *C. whitei*

Walker (1980) schlägt verschiedene Gründe für mehrfache Kopulationen bei weiblichen Insekten vor, die hier auf ihr Zutreffen bei *C. whitei* geprüft werden sollen:

#### 1. Auffüllen des Spermavorrats:

Die Abschätzung in Teil 1.1 hat gezeigt, daß mehrere Kopulationen notwendig sind, um die ca. 2000 Eier zu befruchten, die ein Weibchen im Laufe seines Lebens legen kann. Allerdings läßt sich dadurch keine Kopulationshäufigkeit erklären, bei der das Verhältnis von Kopulationen zu Eiablagen größer als 1 ist.

#### 2. Indirekte Investition des Männchens:

##### a. Übertragung von Nährstoffen auf das Weibchen:

Die Spermatophoren enthalten einen beträchtlichen Anteil an akzessorischen Sekreten, die auch in die Spermathekengänge transferiert werden. Es ist jedoch noch nicht geklärt, ob diese Investition des Männchens der Ernährung des Weibchens oder der Spermatozoen dient oder eine andere Funktion hat.

##### b. Erhöhter Schutz vor Prädatoren:

Ein erhöhter Schutz des Weibchens vor Räubern scheint kein plausibler Grund, da das Paar in der Regel nur sehr kurze Zeit zusammen bleibt. (Allerdings ist über die Abwehrmechanismen der Diopsiden ebensowenig bekannt wie über ihre Feinde.)

#### 3. Reduktion des Zeit- und Energieverlusts durch männliche Belästigungen:

Verhaltensbeobachtungen zufolge scheinen abgewiesene Männchen keine ernsthafte Belästigung für Weibchen darzustellen. Außerdem versuchen Männchen nach einer Kopulation oft erneut zu kopulieren, so daß ein Weibchen durch Erdulden einer Kopulation seine Situation nicht verbessern würde.

#### 4. Genetische Gründe:

##### a. Größere genetische Diversität unter den Nachkommen:

*C. whitei* ist kein an bestimmte Ressourcen angepaßter Spezialist. Die Eier werden an verrottendes Pflanzenmaterial gelegt, der Lebensraum an Bachufern im tropischen Regenwald ist witterungsbedingt starken Veränderungen unterworfen. Eine hohe genetische Diversität der Nachkommen erhöht einerseits die Chancen, daß zumindest ein Teil der Nachkommen an die jeweiligen Bedingungen besser angepaßt ist, und erniedrigt andererseits die Konkurrenz unter den Nachkommen, da diese verschiedene Ressourcen nutzen können. Allerdings sollen nach Walker (1980) schon die Kopulationen mit einigen wenigen Männchen ausreichen, um das Weibchen mit nahezu dem gesamten Spektrum der genetischen Diversität der Population zu versorgen.

##### b. Genetische Überlegenheit des zuletzt kopulierenden Männchens:

Um diesen Punkt nicht auf „sperm displacement“ zu beschränken, soll dieser Punkt hier so interpretiert werden, daß durch Spermakonkurrenz im weiteren Sinne ein genetisch überlegenes Männchen zum Vater der Nachkommen wird. Hierzu sind bei *C. whi-*

*tei* mehrere Möglichkeiten gegeben, die schon unter 1.4 der Diskussion abgehandelt wurden.

Für die hohe Kopulationshäufigkeit bei *C. whitei*-Weibchen kommen also im wesentlichen drei der von Walker (1980) vorgeschlagenen Gründe in Betracht: Daß (1) die von den Männchen übertragenen akzessorischen Sekrete dem Weibchen oder seinen Nachkommen zugute kommen, daß (2) aufgrund der hohen Promiskuität einerseits eine hohe genetische Diversität der Nachkommen gewährleistet ist, und daß (3) andererseits im Weibchen Spermakonkurrenz (im engen oder weiteren Sinne) stattfindet.

## 2. Vergleichende Aspekte des Reproduktionssystems von *C. whitei*

Bisher wurden die weiblichen Geschlechtsorgane bei Überlegungen zur Phylogenie der Dipteren praktisch außer acht gelassen, während die männlichen Geschlechtsorgane eine wesentliche Rolle spielen (z. B.: Griffiths 1972). Dies liegt vermutlich einerseits daran, daß die sklerotisierten Teile der äußeren männlichen Geschlechtsorgane leichter zugänglich und durch Mazeration zu präparieren sind. Andererseits ist hier seitens der Taxonomen schon reichlich Vorarbeit geleistet worden, da gerade diese Organe morphologische Merkmale zur Artunterscheidung auf Gattungsebene bieten.

Die Aufklärung der Phylogenie der acalyptraten Schizophora kommt jedoch mit den bisher verwendeten Merkmalen nurmehr schleppend voran (Griffiths 1972, Hennig 1973, Steyskal 1974, McAlpine 1989, Griffiths 1990). Bei der Bildung von Familiengruppen ist man von einem Konsens noch weit entfernt, aber auch der Status der „Acalyptrata“ als monophyletische Gruppe ist bis heute umstritten. Griffiths (1990) entkräftet die von McAlpine (1989) für den Grundplan der Acalyptrata angeführten Apomorphien bis auf die zwei, die das innere weibliche Reproduktionssystem betreffen: 1) zwei von drei Spermatheken an einem gemeinsamen Gang und 2) ein ventrales Receptaculum. Und auch diese zwei Merkmale werden, ihren Wert als Autapomorphie der Acalyptrata betreffend, von Griffiths in Frage gestellt. Die vorliegende Untersuchung und das in Zusammenhang damit angestellte Literaturstudium erlauben eine Einschätzung der Eignung von Merkmalen der inneren weiblichen Geschlechtsorgane, namentlich der Spermatheken, des ventralen Receptaculum und der Vagina für derartige phylogenetische Überlegungen. Außerdem wird diskutiert, inwieweit das Auftreten einer Spermatoaphore in diesem Zusammenhang Hinweise erbringen kann.

### 2.1 Spermatheken

Die Hoffnung, daß Form und Anzahl der Spermatheken bei den Schizophora manchen wichtigen Hinweis auf phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen liefern könnten (Hennig 1958), hat sich bis heute nicht erfüllt, obwohl die Literatur zahlreiche Befunde dazu enthält. Wohl aufgrund ihrer meist starken Sklerotisierung sind gerade die Spermatheken der Teil der inneren weiblichen Geschlechtsorgane, der am häufigsten (leider meist als einziger) abgebildet oder beschrieben wurde. Es zeigt sich aber, daß die Spermatheken in ihrer Anzahl und Form einer starken, bisher vom funktionellen Aspekt her ungeklärten Divergenz und Konvergenz unterliegen.

Tab.2: Anzahl der Spermatheken (0, 1, 2, 3, 4) und Vorkommen eines ventralen Receptaculum (vR) bzw. einer Spermatophore (Sp) in den Familien der Diptera. Das System der Nematocera und aschizen Brachycera entspricht mit leichten Veränderungen dem von Steyskal (1974), das der Schizophora folgt McAlpine (1989).

Überfamilie	Familie	0	1	2	3	4	vR	Sp	Quellenangabe
Nematocera									
Tipuloidea	Tipulidae				•				1, 2, 3
	Trichoceridae					•			4
Psychodoidea	Psychodidae	•	•	•					4, 9, 54
	Nymphomyiidae								
Tanyderoidea	Tanyderidae								
	Ptychopteridae								
Blephariceroidea	Blephariceridae			•	•				4
	Deutero-phlebiidae								
Culicoidea	Dixidae		•						4
	Chaoboridae		•			•			4
	Culicidae		•	•	•				2, 9
Chironomoidea	Thaumaleidae								
	Simuliidae		•					•	2, 4, 9, 52
	Ceratopogonidae		•	•	•			•	4, 6, 11, 12
	Chironomidae			•	•			•	2, 4, 13
Pachyneuroidea	Pachyneuridae								
	Perissomatidae								
Bibionoidea	Bibionidae		•	•	•			•	2, 3, 4, 5, 6, 7
	Anisopodidae		•	•	•				4
	Mycetophilidae			•					1, 2, 4
	Cecidomyiidae	•	•	•					4, 8
Brachycera									
Xylophagoidea	Xylophagidae				•				14
Stratiomyoidea	Stratiomyidae			•	•				1, 2, 3, 14
	Xylomyidae			•					14
Tabanoidea	Tabanidae				•				1, 2, 3, 9
	Pelecorhynchidae					•			4
	Rhagionidae					•			2, 4
Nemestrinoidea	Nemestrinidae			•					4
	Acroceridae								
	Bombyliidae					•			1, 2, 3, 15, 16
Asiloidea	Asilidae			•	•				1, 2, 3, 18, 19, 20
	Therevidae			•	•				2, 4
	Scenopinidae			•					1, 2
	Mydidae					•			17
	Apioceridae					•			4

Überfamilie	Familie	0	1	2	3	4	vR	Sp	Quellenangabe	
Empidoidea	Empididae		•						1, 2, 3, 14	
	Dolichopodidae		•						1, 2, 4	
Lonchopteroidea	Lonchopteridae			•					2, 56	
Phoroidea	Phoridae		•	•					2, 21, 56	
	Sciadoceridae									
	Ironomyiidae									
Platypezoidea	Platypezidae					•			2, 56	
Syrphoidea	Syrphidae					•			1, 2, 3, 22, 56	
	Pipunculidae					•			23, 56	
<hr/>										
Σ Nematocera + aschize										
Brachycera (44 Familien):		2	12	17	22	0				
Schizophora										
Nerioidea	Micropezidae			•	•		•		2, 14, 56, 59	
	Neriidae						•		14, 56	
	Cypselomatidae			•					14, 56	
Diopsoidea	Tanypezidae			•	•		•		14, 24, 56	
	Strongylophthalmyiidae		•				•		14, 56	
	Somatiidae									
	Psilidae	•		•			•		2, 14, 24, 56	
	Nothybidae			•	•				14	
	Megamerinidae			•			•		14, 58	
	Syringogastridae						•		14	
Conopoidea	Diopsidae			•	•	•	•	•	2, 25, 26, 56	
	Conopidae			•		•			2, 14, 56	
	Tephritoidea	Lonchaeidae			•	•		•		2, 3, 27, 28, 56
		Otitidae			•	•	•	•		1, 2, 3, 28, 29, 56
		Platystomatidae			•	•		•		1, 2, 28, 61
		Tephritidae			•	•		•		28, 30, 31, 32, 56
		Pyrgotidae			•					56
		Tachiniscidae								
		Richardiidae			•					56
		Pallopteridae			•	•				56
Piophilidae			•	•			•		2, 28, 56	
Lauxanioidea		Lauxaniidae			•	•	•	•		2, 14, 28, 33, 34, 56
	Eurychoromyiidae						•		56	
	Celyphidae			•					60	
	Chamaemyiidae				•	•			2, 24, 28, 56	

Überfamilie	Familie	0	1	2	3	4	vR	Sp	Quellenangabe
Sciomyzoidea	Coelopidae				•				2, 3, 56
	Dryomyzidae			•	•				35, 56
	Helosciomyzidae								
	Sciomyzidae			•	•				1, 2, 3, 56
	Ropalomeridae			•	•				56
	Sepsidae			•				•	2, 3, 24, 36, 56
Opomyzoidea	Clusiidae			•				•	2, 56
	Acartophthalmidae								
	Odiiniidae			•				•	2, 56
	Agromyzidae			•				•	2, 28, 35, 56
	Fergusoninidae								
	Opomyzidae			•					2, 28, 56
	Anthomyzidae			•				•	2, 28, 56
	Aulacigastridae			•	•			•	2, 56
	Periscelididae					•		•	2, 56
	Neurochaetidae								
	Teratomyzidae								
	Xenasteiidae								
	Asteiidae			•				•	56
	Carnoidea	Australimyziidae							
Braulidae			•						14, 56
Carnidae		•		•					56
Tethinidae				•				•	2, 28, 56
Canacidae				•					2, 28, 56
Milichiidae				•				•	2, 56
Risidae									
Cryptochaetidae			•	•				•	2, 28, 38, 56
Chloropidae				•				•	2, 39, 40, 56
Sphaeroceroidea	Heleomyzidae			•	•	•		•	2, 3, 56
	Trioxcelididae				•				2, 56
	Rhinotoridae			•					56
	Mormotomydiidae								
	Chyromyiidae			•					28, 56
	Sphaeroceridae			•	•			•	2, 3, 28, 56, 57
Ephydroidea	Curtonotidae			•	•				56
	Camillidae			•				•	56
	Drosophilidae			•	•			•	2, 3, 41, 42, 43, 56
	Diastatidae			•				•	2, 56
	Ephydriidae			•				•	2, 56
$\Sigma$ acalyptrate Schizophora (64 Familien)		2	4	44	22	9	30		

Überfamilie	Familie	0	1	2	3	4	vR	Sp	Quellenangabe
Calyptrata									
Hippoboscoidea	Glossinidae			•				•	3, 53, 55
	Hippoboscidae			•	•				44
	Streblidae			•					44
	Nycteriidae			•					44
Muscoidea	Scatophagidae					•			56
	Anthomyiidae					•			3, 45, 46, 56
	Fanniidae								
	Muscidae		•	•	•				2, 3, 47, 56
Oestroidea	Calliphoridae					•	•		1, 48, 56
	Mystacinobiidae								
	Sarcophagidae					•			1, 48, 50, 56
	Rhinophoridae					•			56
	Tachinidae			•	•				1, 51, 56
	Oestridae			•	•				2, 3, 56
<hr/>									
Σ	Calyptrata (14 Familien)	0	1	7	9	1			
<hr/>									
Σ	Schizophora (78 Familien)	2	5	51	31	10			
<hr/>									
Σ	Diptera insgesamt (122 Familien)	4	17	68	53	10			

Quellenangaben: 1 Dufour (1851); 2 Sturtevant (1925, 1926); 3 Wésché (1906); 4 McAlpine et al. (eds.) (1981) (die Autoren der einzelnen Kapitel sind nicht gesondert aufgeführt); 5 Leppla et al. (1975); 6 Linley (1981 a); 7 eigene Untersuchung an *Dilophus febrilis* ergab Vorkommen von 2 Spermatheken und Spermatophore; 8 Metcalfe (1933); 9 Imms (1977); 10 Cook (1965); 11 Wirth & Williams (1954); 12 Pomeranzew (1932); 13 Nielsen (1959); 14 McAlpine & Wood (eds.) (1989) (die Autoren der einzelnen Kapitel sind nicht gesondert aufgeführt); 15 Mühlenberg (1970); 16 Theodor (1983); 17 Jahn (1930); 18 Owsley (1946); 19 Reichhard (1929); 20 Theodor (1976); 21 Disney & Kistner (1990); 22 Gilbert (1986); 23 Harris (1966); 24 Hennig (1958); 25 Feijen (1989); 26 eigene Untersuchung an *Cyrtodiopsis whitei* ergab Vorkommen von 3 Spermatheken, ventralem Receptaculum und Spermatophore; 27 McAlpine (1960); 28 Hardy (1980); 29 Klostermeyer & Anderson (1976); 30 Dodson (1978); 31 Kobayashi (1934); 32 Petri (1910); 33 Oelerich (mündliche Mitteilung, 1990); 34 Yarom (1990); 35 Otrotnen & Siva-Jothy (1991); 36 eigene Untersuchung an *Sepsis* spec. ergab Vorkommen von 2 Spermatheken und ventralem Receptaculum; 37 Melis (1935); 38 Thorpe (1934); 39 Schwartz (1965); 40 Adams & Mulla (1967); 41 Nonidez (1920); 42 Miller (1965); 43 Shorrocks (1972); 44 Ulrich (1963); 45 Bremer & Kaufmann (1931); 46 Steyskal (1969); 47 Tulloch (1906); 48 Smith et al. (1988); 49 Brat & Chaudhry (1971); 50 Abasa (1972); 51 Leydig (1867); 52 Davies (1965); 53 Pollock (1970); 54 Hennig (1973); 55 Kokwaro et al. (1981); 56 McAlpine et al. (ed.) (1987) (die Autoren der einzelnen Kapitel sind nicht gesondert aufgeführt); 57 Lachmann (mündliche Mitteilung, 1992); 58 eigene Untersuchung an *Megamerina dolium* ergab Vorkommen von 2 Spermatheken und ventralem Receptaculum; 59 eigene Untersuchung an *Mimegralla* spec. ergab Vorkommen von 2 Spermatheken an einem Gang und ventralem Receptaculum; 60 eigene Untersuchung an *Spaniocelyphus umzundusia* ergab Vorkommen von 2 Spermatheken; 61 eigene Untersuchung an *Traphera apicalis* ergab Vorkommen von 2 Spermatheken und ventralem Receptaculum.

Verschiedene Autoren halten drei Spermatheken für ein Grundbauplanmerkmal der Diptera als Ganzes (Downes 1968, Hennig 1973), oder einzelner Teilgruppen der Diptera (Acalyprata (McAlpine 1989), Cyclorrhapha (Griffiths 1990)). Hennig (1958) schränkte jedoch selbst ein, daß es für seine Annahme von 3 Spermatheken für den Grundbauplan der Schizophora keine hinreichende Begründung gebe. Ein häufig verwendetes Argument ist, daß die Spermathekendreizahl in der entsprechenden Dipteren-Gruppe am häufigsten gefunden wird. Nach dem im Rahmen dieser Untersuchungen angestellten Literaturstudium kommen zwei Spermatheken in sehr viel mehr Familien der Acalyprata vor als drei (Tab.2). Auch bei den restlichen Dipteren (Nematocera + aschize Brachycera<sup>5</sup>), Calyprata) kommen drei Spermatheken nur wenig häufiger vor als zwei. Eine Gruppierung in Zusammenhang mit den aktuellen Überfamilien (Steyskal 1974, McAlpine 1989) läßt sich nicht erkennen.

Auf der anderen Seite kommen oft innerhalb einer Familie oder sogar Gattung verschiedene Spermathekenzahlen vor (Tab.2). So haben nach Feijen (1989) Diopsiden in der Regel 3 Spermatheken an 2 Gängen. In den Gattungen *Diasemopsis*, *Chaetodiopsis*, *Trichodiopsis* und *Cobiopsis* gibt es aber nur 2 Spermatheken an je einem Gang, und bei einer Art von *Cladodiopsis* hängt eine kleine vierte Spermathek an dem Gang, der auch die verdoppelte Spermathek trägt (Feijen 1989). Auch innerhalb der Gattung *Cyrtodiopsis* gibt es laut Tan (1965) eine Ausnahme, *Cyrtodiopsis quinqueguttata*, die nur 2 Spermatheken besitzt.

Eine innerartliche Variabilität der Spermathekenzahl von 2—3 ist bei *Drosophila melanogaster* beschrieben (Miller 1965, Shorrocks 1972). Während bei *C. whitei* mit bisher nur einer Ausnahme immer der rechte Spermathekengang zwei Spermatheken trägt, kann die gepaarte Spermathek bei *Tetanops myopaeformis*, *Drosophila melanogaster* und *Psila lateralis* links oder rechts vorkommen (Klostermeyer & Anderson 1976).

Nicht viel anders sieht es mit der Spermathekenform aus. Bei den Diopsiden sind sowohl bedornete Formen als auch glatte, runde Formen bekannt, mit oder ohne ins Lumen hineinragenden Gangansatz (Tan 1965, Feijen 1989). Eine noch viel stärkere innerfamiliäre Vielfalt der Spermathekenformen wurde zum Beispiel bei Asilidae (Theodor 1976), Bombyliidae (Mühlenberg 1970, Theodor 1983) und Pipunculidae (Harris 1966) beschrieben. Innerhalb dieser Familien reicht das Spektrum von mehr oder weniger runden Formen mit und ohne Eindellung bis hin zu extrem tubulären.

Aus diesen Befunden geht hervor, daß die Spermatheken mit ihrer starken Veränderlichkeit ein eher ungeeignetes Merkmal darstellen, um die verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Diptera auf höherer taxonomischer Ebene zu untersuchen.

## 2.2 Ventrals Receptaculum

Einige Autoren halten es für möglich, daß das ventrale Receptaculum eine Autapomorphie der Acalyprata darstellt (Hennig 1973, McAlpine 1989). Tatsächlich ist bei vielen

<sup>5</sup>) Als „aschize Brachycera“ wird hier der paraphyletische Rest bezeichnet, der von den Brachyceren nach Ausschluß der Schizophora übrigbleibt. Er umfaßt die vermutlich ebenfalls paraphyletischen „Brachycera Orthorrhapha“ und „Cyclorrhapha Aschiza“. Auch für die „Nematocera“ gilt Paraphylie als wahrscheinlich.

Acalyptata, und nur dort, ein ventrales Receptaculum bekannt (Tab.2), jedoch leider nur in wenigen Fällen genauer beschrieben. Es ist nur selten ersichtlich, inwieweit die verschiedenen Bezeichnungen, „ventrales Receptaculum“, „Befruchtungskammer“, „Bursa copulatrix“, etc., der verschiedenen Autoren homologe, funktionell vergleichbare, oder in Struktur und Funktion völlig verschiedene Organe bezeichnen.

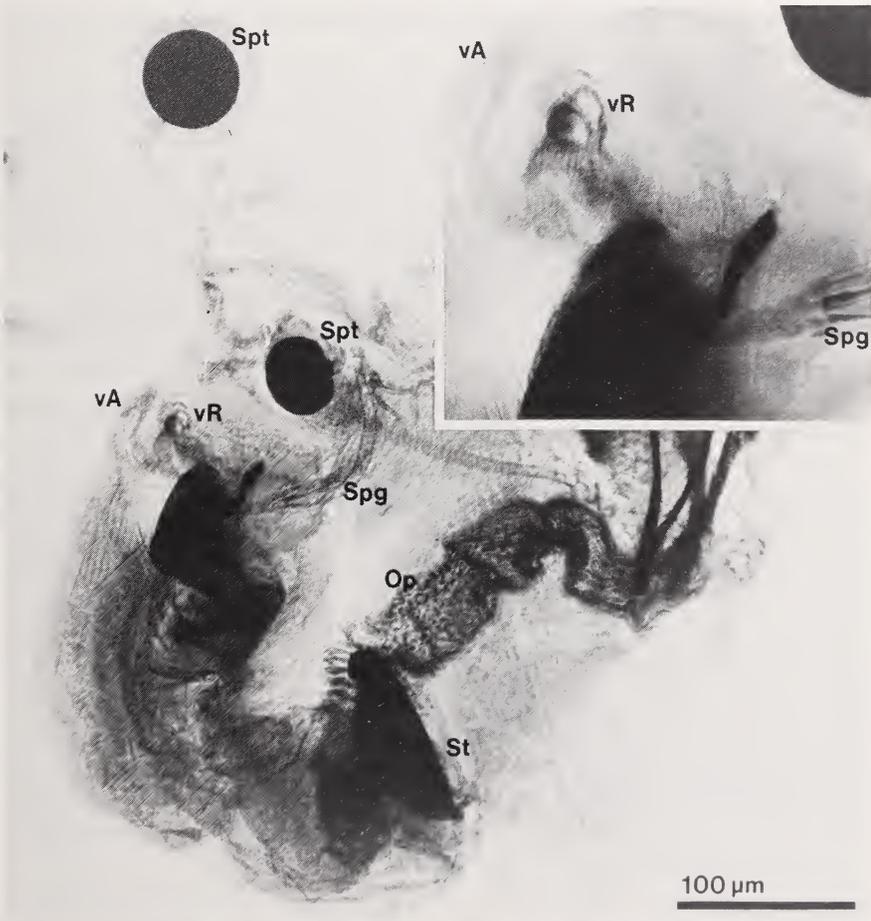


Abb.45: Innere weibliche Geschlechtsorgane von *Sepsis* spec. (Sepsidae), Totalpräparat in Polyvinylalcohol mit Direkttiefschwarz. Lateralansicht von links; Einsatz: craniale Region der Vagina.

Op: Ovipositor, Spg: Spermathekengänge, Spt: Spermathek, St: Stilet, vA: ventrale Aussackung, vR: ventrales Receptaculum.

Dem ventralen Receptaculum von *C. whitei* in Lage, Funktion, und gekammerter Struktur entsprechende Organe sind bei einigen Tephritidae („ventral receptacle“ bei *Rhagoletis pomonella* (Dean 1935), „morula gland“ bei *Strumeta tryoni* (Drew 1968), „fertilization chamber“ bei *Dacus oleae* (Solinas & Nuzzaci 1984)) und Otitidae („ventral receptacle“ bei *Tetanops myopaeformis* (Klostermeyer & Anderson 1976)) beschrieben. Eigene Untersuchungen erbrachten darüberhinaus ähnliche Befunde bei weiteren Tephritidae und bei Sepsidae. Bei den von mir untersuchten Arten *C. whitei*, *Ceratitis capitata*, *Rhagoletis cerasi* und *Sepsis* spec. (Abb.45) umfaßt die morphologische Ähnlichkeit dickwandige, jedoch nicht sklerotisierte, rundliche Cuticulakammern in gefächerter Anordnung sowie das Vorkommen von Cuticulaborstenfeldern im zuführenden Gang. Es scheint zunächst unwahrscheinlich, daß es sich hierbei um mehrfache Konvergenz handelt.

Caudal des gekammerten ventralen Receptaculum besitzt *Sepsis* eine weitere, dünnwandige Aussackung (Abb.45), die ihre Entsprechung bei *C. whitei* in einer an gleicher Stelle gelegenen, relativ unauffälligen Falte findet (ventrale Aussackung, Kap. „Vagina“). Die ventrale Bursa copulatrix von *Tetanops myopaeformis* (Klostermeyer & Anderson 1976) hingegen dürfte hier für eine Homologie nicht in Frage kommen, da sie caudal von der verdickten Intima des „Sacculus“ (Diskussion 2.3) inseriert.

Die Beantwortung der Frage, ob und mit welcher dieser Strukturen die ventralen Receptacula anderer Acalyprata, etwa das tubuläre, dünnwandige ventrale Receptaculum von *Drosophila melanogaster* (Nonidez 1920, Miller 1965) oder das einkammrige, stark sklerotisierte ventrale Receptaculum der Ephydridae (Sturtevant 1926), homolog sind, könnte zu wertvollen Hinweisen auf die Verwandtschaft der Acalyprata führen.

Bei den Calyprata findet sich ein dem ventralen Receptaculum von *C. whitei* in Lage und Funktion entsprechendes Organ in der Befruchtungskammer von *Musca domestica* („fertilization chamber“, Leopold et al. 1978). Das Dach dieser Befruchtungskammer trägt innen hexagonal angeordnete Cuticuladornen, deren Basen durch Stege verbunden sind. Denkt man sich diese Stege an den Dornen entlang emporgewachsen, so kommt man zu Cuticulakammern, deren Trennwände in Cuticuladornen auslaufen, wie es bei *C. whitei* der Fall ist. Auch im ventralen cranialen Bereich der Vaginae von *Calliphora erythrocephala* (Graham-Smith 1938) und *Glossina austeni* (Pollock 1974) sind mit Cuticuladornen versehene Bereiche beschrieben. Sollten die genannten Strukturen mit dem ventralen Receptaculum von *C. whitei* homolog sein, so wäre dadurch der Status des ventralen Receptaculum als mögliche Autapomorphie der Acalyprata (McAlpine 1989) stark in Frage gestellt. Hier sind Vergleiche mit weiteren Calyprata und mit verschiedenen aschizen Brachycera unerlässlich.

### 2.3 Vagina

Aufgrund der vorliegenden morphologischen und funktionellen Befunde kann ein Homologisierungsvorschlag für die verschiedenen Vaginabereiche von *C. whitei* mit denen anderer bereits gut untersuchter Dipterenarten vorgelegt werden:

a) Der caudal vom sklerotisierten Ring gelegene Teil der „Vagina“ von *C. whitei* (Definition s. dort) dürfte dem bei *Calliphora erythrocephala* (Brüel 1897, Graham-Smith 1938) als „Vagina“ bezeichneten Bereich der Genitalkammer entsprechen. Die verglichenen Bereiche besitzen keine Ringmuskulatur, werden bei der Kopulation mehr oder weniger aus der Vulva hervorgestülpt, und werden durch dorsal und ventral ansetzende Muskelzüge in die Ruhelage zurückgezogen. Bei *Sepsis punctum* könnte dieser Bereich dem handschuhfingerartig hervorstülpbaren Ovipositor (Kiontke 1989) entsprechen, an dem ebenfalls dorsal und ventral ansetzende Muskelzüge gefunden wurden. Auch bei *Drosophila melanogaster* ist der caudale Teil der Vagina frei von Ringmuskulatur (Miller 1965), und *Drosophila caputidis* besitzt einen hervorstülpbaren Oviprovector (Grimaldi 1976), der obiger Region entsprechen könnte.

b) Der restliche Teil der Vagina von *C. whitei*, von ihrem cranialen Ende bis zum caudalen Ende des sklerotisierten Ringes, kann dementsprechend mit dem oft als „Uterus“ bezeichneten cranialen Teil der Genitalkammer von *Calliphora* und *Drosophila* verglichen werden. Er ist in allen Fällen mit einer starken Ringmuskulatur versehen. Schwierigkeiten bei der Homologisierung scheinen zunächst die paarigen dorsalen Uterustaschen von *Calliphora* zu bereiten. Glücklicherweise hat jedoch Brüel (1897) die Ontogenese dieser Taschen detailliert untersucht: Sie gehen aus zwei Spalten hervor, die einen großen dorsalen Vorsprung zwischen der Genitalpapille und der Vulva lateral begrenzen, und die später größtenteils geschlossen werden. Dieser dorsale Vorsprung in Brüels Beschreibung ist der dorsalen medianen Falte bei *C. whitei* sehr ähnlich, so daß hier eine Homologie zumindest denkbar ist.

Bei *C. whitei* und einigen anderen Dipterenarten liegt in diesem cranialen Teil der Vagina ventral eine mehr oder weniger starke Sklerotisierung vor, deren Vorhandensein und Form sich besonders für einen Vergleich anbietet. Bei *C. whitei* hat diese Sklerotisierung die Form eines längsovalen Ringes, an dem ein wesentlicher Teil der Vaginamuskulatur inseriert. Ringförmige Sklerite in dieser Region sind auch bei Canacidae (Wirth 1989) und den Phoridae (Brown 1988) beschrieben. Bei *Tetanops myopaeformis* (Otitidae) erscheint die Intima des cranialen Teils der Vagina („Sacculus“) ventral braun sklerotisiert (Klostermeyer & Anderson 1976). Bei *Sepsis punctum* liegt ein als „Stilet“ bezeichnetes Sklerit in der ventralen Wand der Vagina, welches bei hervorgestülptem Ovipositor dessen caudale Begrenzung bildet (Kiontke 1989), ähnlich der Hinterkante des sklerotisierten Ringes von *C. whitei* bei der Kopulation. Auch bei *Calliphora erythrocephala* sind in der ventrolateralen Wand der Vagina Sklerotisierungen ausgebildet, die diese im hervorgestülpten Zustand während der Kopulation stützen (Graham-Smith 1938). Diese sind jedoch in ihrer Lage relativ zur Vaginamuskulatur nicht mit dem sklerotisierten Ring von *C. whitei* zu vergleichen.

Eine vergleichende Untersuchung der Vaginae darf sich nicht auf die Morphologie von sklerotisierten Strukturen beschränken, sondern muß die Muskulatur und die Funktion der entsprechenden Teile, beispielsweise die Ausstülpbarkeit der Vagina bzw. die Ausbildung eines Ovipositors mit einbeziehen. Sie könnte möglicherweise sowohl ausreichend Gemeinsamkeiten als auch Unterschiede aufweisen, um für phylogenetische Betrachtungen gerade auf der Ebene höherer Taxa von Bedeutung zu sein.

## 2.4 Spermatophore

Spermatophoren werden von vielen Autoren als ein primitives Merkmal der Insecta eingestuft (Khalifa 1949, Davey 1960, Hinton 1964, Alexander 1964). Ihr Vorkommen ist in fast allen Insektenordnungen beschrieben (Tabelle 3). In vielen Ordnungen kommen jedoch neben spermatophorenbildenden Arten auch solche vor, die freies Sperma übertragen, ja manchmal ist dieser Unterschied schon bei nahe verwandten Arten zu verzeichnen (Khalifa 1949). Dies ließe sich durch eine mehrfache konvergente Reduktion der Spermatophore erklären, oder auch durch deren konvergente Neuentwicklung.

Lange Zeit wurde angenommen, daß die relativ „hochentwickelten“ Antliophora (Siphonaptera + Mecoptera + Diptera) die Spermatophorenbildung ganz aufgegeben hätten, zugunsten der Übertragung von freiem Sperma (Hennig 1973). Spermatophorenfunde bei einigen Nematocera (Ceratopogonidae (Pomeranzew 1932), Simuliidae (Rubzow 1959) Chironomidae (Nielsen 1959) und möglicherweise Thaumaleidae (Downes 1968)) und der Mecoptere *Boreus westwoodi* (Mickoleit 1974) wurden als konvergente Neuentwicklungen gedeutet. Der „mating plug“ von *Anopheles gambiae* wurde von Giglioli (1966) als evolutionärer Vorgänger oder Überrest einer Spermatophore interpretiert.

1970 beschrieb Pollock die erste Spermatophore einer calyptraten Brachycere (*Glossina austeni*). 1972 fügte er die Spermatophore einer Bibionide (*Plecia nearctica*) hinzu und diskutierte Spermatophoren als ein primitives Merkmal der Diptera (Pollock 1972,

Tab.3: Vorkommen von Spermatophoren (Sp) bei den Insecta. ● steht für bisher erbrachte Nachweise, ? steht für einen noch fraglichen Nachweis.

Ordnung	Sp	Quellen- angabe	Ordnung	Sp	Quellen- angabe
Collembola	●	1,3,7	Psocoptera	●	1,2,3,7
Protura			Phthiraptera	●	1,3
Diplura	●	1,3	Hemiptera	●	1,2,3,7
Archaeognatha	●	1,3	Thysanoptera	?	1
Zygentoma	●	1,3	Strepsiptera		
Ephemeroptera	●	1	Coleoptera	●	1,2,3,7
Odonata	●	1,2	Rhaphidioptera	●	3
Plecoptera	●	4	Megaloptera	●	3
Embioptera	●	3	Neuroptera	●	1,2,3,7
Phasmida	●	1,2,3	Hymenoptera	●	1,2,3,5,7
Orthoptera	●	1,2,3,5,7	Trichoptera	●	1,2,3,7
Grylloblattaria			Lepidoptera	●	1,2,3,7
Dermaptera	●	7	Mecoptera	●	1,6
Dictyoptera	●	1,2,3,7	Siphonaptera		
Zoraptera			Diptera	●	1,2,3,7

Quellenangaben: 1 Mann (1984); 2 Gerber (1970); 3 Tuzet (1977); 4 Zwick (1980); 5 Davey (1960); 6 Mickoleit (1974); 7 Thornhill (1976b).

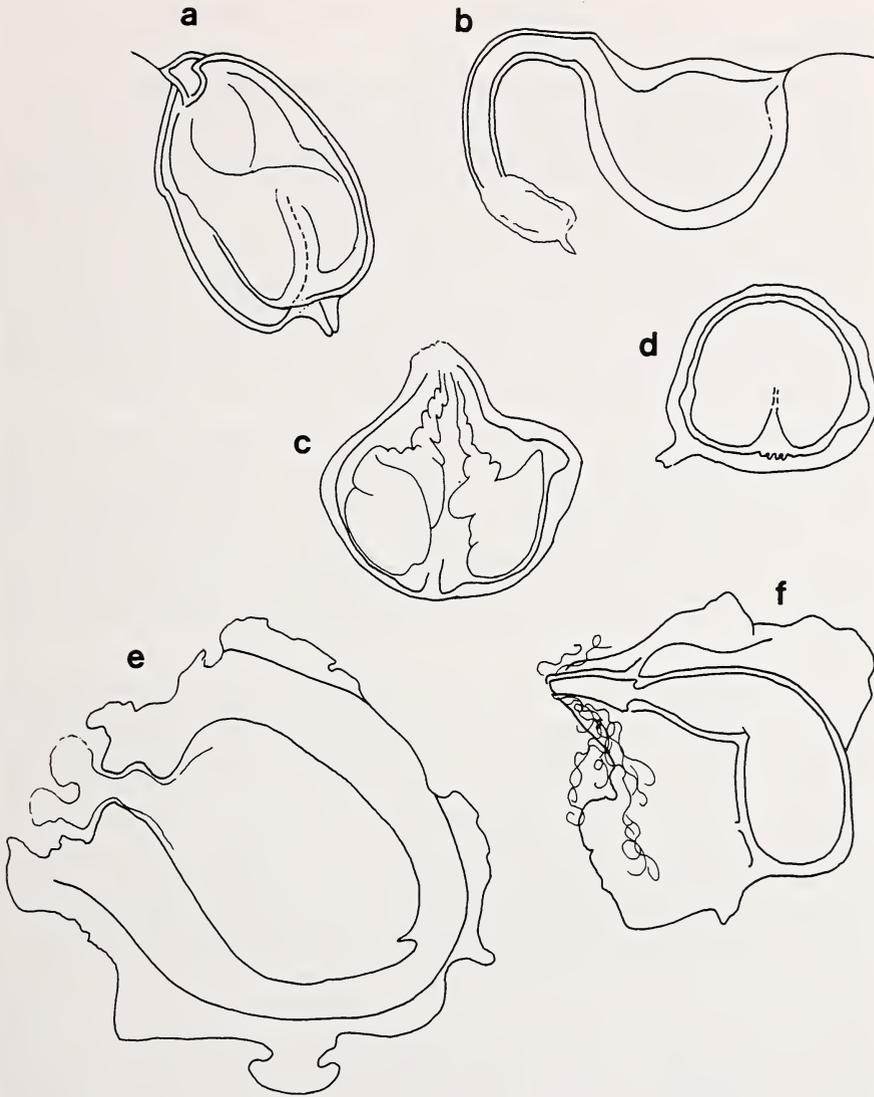


Abb.46: Spermatophoren von verschiedenen Dipteren. (a) *Dilophus febrilis* (Bibionidae), eigene Untersuchung; (b) *Culicoides melleus* (Ceratopogonidae) nach Linley & Adams (1971); (c) *Glyptotendipes paripes* (Chironomidae) nach Nielsen (1959); (d) *Simulium salopiense* (Simuliidae) nach Davies (1965); (e) *Glossina morsitans* (Glossinidae) nach Kokwaro et al. (1981); (f) *Cyrtodiopsis whitei* (Diopsidae), eigene Untersuchung.

1974). Er nahm an, daß auch bei anderen Brachycera letztendlich Spermatophoren gefunden würden.

Die Erwähnung einer Spermatophore von *Drosophila melanogaster* (Fowler 1973 zitiert in diesem Zusammenhang fälschlicherweise Hinton 1963, die Aussage geht aber offensichtlich auf DeVries 1964 zurück) wurde inzwischen widerlegt (Gromko et al. 1984). Die Entdeckung der Spermatophore von *C. whitei* scheint jedoch nunmehr für Pollocks Annahme zu sprechen. Derzeit sind Spermatophoren in zwei verschiedenen Entwicklungslinien der Nematocera und in jeweils einer Familie der acalyptraten und der calyptraten Brachycera bekannt (Tab.2 und 4). Da die Schwestergruppen der Cyclorrhapha und der Brachycera nicht bekannt sind, lassen sich aus dieser Verteilung keine phylogenetischen Schlußfolgerungen ziehen. Wenn jedoch die Spermatophore von *Boreus westwoodi* mit berücksichtigt wird, scheint die Frage, ob und wie oft Spermatophoren innerhalb der Antliophora konvergent neu entstanden sind, doch berechtigt.

Pollock (1972) wies darauf hin, daß bisher kein gesicherter Fall einer Spermatophoreneuentwicklung bekannt ist. Hingegen ist die konvergente Reduktion der Spermatophore innerhalb mehrerer Insektenordnungen zu verzeichnen. Der Übergang von der vom Männchen vorgeformten Spermatophore zur erst innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane geformten Spermatophore und weiter zur direkten Übertragung flüssigen Spermas in die weiblichen Receptacula wird allgemein als evolutive Höherentwicklung angesehen (Gerber 1970, Khalifa 1949, Parker 1970, Weidner 1982, Mann 1984).

Die verschiedenen Spermatophoren der Diptera lassen sich hypothetisch in eine derartige Entwicklungsreihe einordnen, wenn auch betont werden muß, daß ihre eventuelle Homologie bisher völlig ungeklärt ist. Während bei den spermatophorenbildenden Nematocera die Spermatophore ganz oder teilweise außerhalb des Weibchens verbleibt, wird sie bei den beiden spermatophorenbildenden Brachycera im cranialen Teil der Vagina abgesetzt (Tab.4). Diese Verlagerung entspricht der obigen Entwicklungsrichtung. Sie könnte gleichzeitig mit der evolutiven Verlagerung der Mündung der Spermathekengänge nach innen einhergegangen sein. Bei den Nematocera wird die Spermatophore mehr oder weniger im paarigen Anfangsteil des Ductus ejaculatorius der Männchen vorgeformt und durch einen relativ weiten Ductus ejaculatorius ohne Spermapumpe übertragen (Linley 1981a). Daß die fertige Spermatophore ein Verschmelzungsprodukt aus ursprünglich zwei Spermakammern ist, läßt sich manchmal noch an ihrer Form erkennen. Bei *C. whitei* hingegen werden verschiedene Sekrete nacheinander durch einen wesentlich schmäleren Ductus ejaculatorius mittels einer Spermapumpe in die Vagina des Weibchens übertragen, wo eine einkammerige Spermatophore entsteht. Bei *Glossina austeni* liegen widersprüchliche Befunde vor: Laut Pollock (1972) wird die Spermatophore erst im Weibchen geformt, während Tibayrenc & Itard (1970) angeben, daß die Spermatophore im Männchen vorgeformt wird. Die von Pollock (1974) bei *Glossina austeni* als „ejaculatory pump“ bezeichnete Struktur ist ein Teil des Aedeagus und nicht mit der Spermapumpe von *C. whitei* homolog. Bei *Glossina pallidipes* ist der innerartliche Wechsel von der Spermatophorenbildung zur Übertragung freien Spermas beschrieben, wobei es sich um eine alternative Strategie handeln soll, für den Fall, daß

Tab.4: Vergleichende Zusammenstellung aus der Literatur verfügbarer Befunde über Spermatophoren bei Dipteren.

<b>Familie</b>	Bibionidae	Ceratopogonidae	Chironomidae	Simuliidae	Diopsidae	Glossinidae
<b>Art</b>	<i>Plecia nearctica</i>	<i>Culicoides melleus</i>	<i>Glyptotendipes paripes</i>	<i>Simulium salopiense</i>	<i>Cyrtodopsis whitei</i>	<i>Glossina austeni</i>
<b>Autor</b>	Leppä 1975	Linley 1981a, 1981b	Nielsen 1959	Davies 1965	Korba 1990	Pollock 1970, 1974
<b>Kopulationdauer</b>	56 h <sup>1)</sup>	10 min	3—5 s	2—3 min 75 s <sup>2)</sup>	45 s	2—24h
<b>Spermatransfer in die Spermatheken</b>	ca. 1—12,5 h nach Kopulationsbeginn	4—6 min nach Kopulationsbeginn	ca. 5—20 min nach Kopulationsbeginn	ca. 4—55 min nach Kopulationsbeginn <sup>3)</sup>	ca. 1—30 min nach Kopulationsbeginn	ca. 1—24 h nach Kopulationsbeginn
<b>Bildung der Spermatophore</b>	Nicht im Männchen vorgeformt <sup>4)</sup>					
<b>Positionierung der Spermatophore</b>	Verbleibt größtenteils in den Genitalien des Männchens, wird nur teilweise in das Weibchen eingeführt		An der Mündung der Spermathekengänge, ragt teilweise aus der weiblichen Geschlechtsöffnung heraus		An der Mündung der Spermathekengänge, im cranialen Teil der Vagina	
<b>Schicksal der Spermatophore</b>	Bleibt am Männchen, wird kurz nach der Trennung abgeworfen	Bleibt am Männchen oder wird vom Weibchen innerhalb 40 s nach der Trennung abgeworfen	Wird vom Weibchen einige Zeit nach der Trennung abgeworfen	Wird vom Weibchen innerhalb 1 h nach der Trennung ausgeschieden	Wird vom Weibchen innerhalb 1 h nach der Trennung ausgeschieden	Wird vom Weibchen innerhalb ca. 24 h nach der Trennung ausgeschieden
<b>Spermakammer</b>	Eine Kammer, teilweise unterteilt	Eine Kammer (aus zwei Kammern verschmolzen)	Zwei Kammern mit getrenntem Ausgang	Eine Kammer, teilweise unterteilt	Eine Kammer, auch nicht teilweise unterteilt	
<b>Wand der Spermatophore</b>	Einschichtig					
<b>Inhalt der Spermatophore</b>	Spermatozoen in zwei Bündeln angeordnet <sup>2)</sup> /"granular spermatozoa"	Spermatozoen in zwei Spiralen angeordnet + granuläres Material	Spermatozoen in zwei Spiralen angeordnet	parallel angeordnete Spermatozoen + granuläres Material	locker angeordnete, teils aufgerollte Spermatozoen + stark anfärbare Tropfchen	Mehrschichtig dicht gepackte Spermatozoen + "darkly staining masses"

Befunde, von anderen Autoren bzw. Arten als im Tabellenkopf angegeben, sind durch hochgestellte Zahlen gekennzeichnet: 1 (Thornhill 1976a); 2 *Dilophus febrilis* (eigene Untersuchung); 3 *Simulium decorum* (Linley & Simmons 1983); 4 Bei *Glossina austeni* widersprüchliche Befunde: laut Pollock (1974) im Weibchen geformt, laut Tribayrenc & Iiard (1970) im Männchen vorgeformt.

kein akzessorisches Drüsensekret zur Verfügung steht (Jaenson 1979). Es wäre denkbar, daß hier der letzte Schritt der Spermatophorenreduktion nach dem oben genannten Schema erreicht ist.

Es gibt bereits aus anderen Familien der Acalyprtrata Befunde, die auf das Vorkommen von mehr oder weniger reduzierten Spermatophoren hinweisen könnten. So wurde sowohl bei *Sepsis punctum* (Kiontke 1989) als auch bei *Dryomyza anilis* (Otronen 1991) beschrieben, daß die in der Vagina abgesetzte Spermamenge von einer Gallerte bzw. durchsichtigen Flüssigkeit umgeben ist. Weitere Untersuchungen der Spermatophoren der Diptera könnten interessante Ergebnisse erbringen: Etwa Hinweise auf einen Selektionsdruck, unter dem Spermatophoren mehrfach konvergent entwickelt wurden, oder vielleicht die Einstufung der Spermatophore als ursprüngliches Merkmal der Diptera.

### **2.5 Abschließende Einschätzung der Eignung von Merkmalen der inneren weiblichen Geschlechtsorgane und der Spermatophore für vergleichende Untersuchungen zur Klärung höherer Verwandtschaftsbeziehungen**

Die äußeren männlichen Geschlechtsorgane der Insekten unterliegen meist einer starken Divergenz und werden deshalb von Taxonomen gerne zur Artbestimmung herangezogen, während sie zur Klärung übergeordneter Verwandtschaftsbeziehungen eher ungeeignet sind. Im Gegensatz dazu ist die Divergenz der inneren weiblichen Geschlechtsorgane der Insekten im allgemeinen weit geringer (Eberhard 1985). In den vorangegangenen Kapiteln wurden einige Merkmale der inneren weiblichen Geschlechtsorgane der höheren Dipteren diskutiert, die für den Vergleich auf der Ebene höherer Taxa geeignet erscheinen. Besonders im Bereich des ventralen Receptaculum bestehen auf Familienniveau in Lage, Form und Struktur ausreichend Gemeinsamkeiten und Unterschiede, um eine Klärung von Verwandtschaftsverhältnissen zu erhoffen. Ähnliches gilt für den herorstülpbaren Teil der Vagina und die Sklerotisierung in der ventralen Vaginawand. Hingegen erweist sich gerade das Merkmal, das bisher am häufigsten beschrieben wurde, die Spermathekenzahl, als eher ungeeignet für derartige Untersuchungen. Sie variiert innerhalb der Familien und Gattungen (Tab.2), ja teilweise sogar innerhalb einer Art. Ob das Vorkommen von Spermatophoren für phylogenetische Überlegungen ein aussagekräftiges Merkmal darstellen kann, werden erst zukünftige Untersuchungen zeigen.

Über die systematische Stellung der Diopsidae herrscht noch Uneinigkeit. Sie werden von verschiedenen Autoren (Hennig 1958, Prado 1969, McAlpine 1989) in die nähere Verwandtschaft der Syringogastridae, Megamerinidae, Nothybidae, Psilidae, Somatiidae, Strongylophthalmyiidae und Tanypezidae gestellt (Tabelle 2), während Griffiths (1972, 1990) diese Gruppe für heterogen hält. Leider liegen bisher aus keiner weiteren Familie dieser Gruppe ausreichend Befunde über die inneren Geschlechtsorgane der Weibchen vor, um eine Stellungnahme zu ermöglichen. In der weiteren Verwandtschaft (Nerioidea, Conopoidea und Tephritoidea (McAlpine 1989)) ist nur der Vergleich mit einigen Tephritoidea (Dean (1935), Klostermeier & Anderson (1976), Solinas & Nuzzaci (1984)) möglich, der bemerkenswerte Ähnlichkeiten im Bereich des ventralen Receptaculum ergibt (s.o.). Diese Ähnlichkeiten werden aber auch mit den Sepsidae (eigene

Untersuchung) geteilt. Während aus dem von McAlpine (1989) vorgeschlagenen System keine nähere Verwandtschaft der Diopsidae mit den Sepsidae erkennbar ist, hält es Griffiths (1989) für möglich, daß beide Familien den Sciomyzoidea zuzuordnen sind. In diesem Zusammenhang könnte auch von Bedeutung sein, daß der Ovipositor der Sepsidae (handschuhfingerartige Ausstülpung der Vagina) viel eher als der der Tephritidae (letzte Abdominalsegmente modifiziert) bei *C. whitei* seine Entsprechung findet (Diskussion 2.3).

Noch sind keine neuen Aussagen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Diopsidae und der anderen Acalyptrata möglich. Doch scheint die Untersuchung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane weiterer acalyptrater Familien in dieser Richtung vielversprechend.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Morphologie der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, Eier und Spermatozoen von *Cyrtodiopsis whitei* wurde mit herkömmlichen Methoden licht- und elektronenmikroskopisch untersucht, unter besonderer Berücksichtigung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane. Anhand von Verhaltensbeobachtungen und der Präparation von in entsprechenden Verhaltenskontexten fixierten Tieren konnten außerdem die inneren Vorgänge bei der Kopulation und der Eiablage weitgehend rekonstruiert werden.

Die inneren weiblichen Geschlechtsorgane von *C. whitei* umfassen paarige, meroistisch polytrophe Ovarien, die lateralen Ovidukte und den Oviductus communis, eine muskulöse Vagina, drei Spermatheken an zwei Gängen, ein Paar akzessorische Drüsen und schließlich ein gekammertes ventrales Receptaculum, welches vorher bei den Diopsidae noch nicht beschrieben war. In der ventralen Wand der Vagina ist ein sklerotisierter Ring ausgebildet, an dem Ring- und Längsmuskulatur der Vagina inserieren, so daß ein besonders differenziertes Epithelpolster in seiner Mitte von der Muskelschicht ausgespart bleibt. In der dorsalen Wand der Vagina wurde auf Höhe des sklerotisierten Ringes durch  $\text{CoCl}_2$ -Füllung ein transversaler Nervenplexus nachgewiesen, der möglicherweise einen Dehnungsrezeptor darstellt.

Als Resultat der Untersuchung von während oder kurz nach der Kopulation fixierten *C. whitei*-Weibchen konnte erstmals der Transfer von Sperma mittels einer Spermatoaphore bei einer acalyptraten Diptere nachgewiesen werden. Die einkammerige, keulenförmige Spermatoaphore wird vom Männchen während der nur 45 s dauernden Kopulation im cranialen Teil der weiblichen Vagina gebildet. Aus der Spermatoaphore werden anschließend Spermatozoen und akzessorische Sekrete in die Spermatheken des Weibchens entleert. Von dort gelangen die fadenförmigen Spermatozoen später ins ventrale Receptaculum, an dessen Mündung die Besamung der Eier stattfindet.

Die Ergebnisse werden in ihrer Bedeutung für das Fortpflanzungsgeschehen von *C. whitei* diskutiert und mit Befunden aus der Literatur verglichen. Die Funktion des gekammerten ventralen Receptaculum und der Spermatophore wird erörtert, mögliche Gründe für die hohe Kopulationszahl und Promiskuität der Weibchen und verschiedene Möglichkeiten der Spermakonkurrenz werden aufgezeigt. Schließlich wird die mögliche Bedeutung von Merkmalen der inneren weiblichen Geschlechtsorgane für zukünftige phylogenetische Untersuchungen diskutiert.

## LITERATUR

- A b a s a , R.O. (1972): Reproductive biology of *Sarcophaga tibialis* (Diptera: Sarcophagidae). II. Morphology of external and internal reproductive organs, ovary growth, and oogenesis. — Ann. ent. Soc. Amer. 65: 400—405.
- A d a m s , T.S., & M.S. M u l l a (1967): The reproductive biology of *Hippelates collusor* (Diptera: Chloropidae). I. Morphology of the reproductive systems, with notes of physiological aging. — Ann. ent. Soc. Amer. 60: 1170—1182.
- A l e x a n d e r , R.D. (1964): The evolution of mating behavior in arthropods. — Symp. R. ent. Soc. London 2: 78—94.
- A n d e r s o n , R.C. (1945): A study of the factors affecting fertility of lozgene females of *Drosophila melanogaster*. — Genetics 30: 280—296.
- B a c c e t t i , B., & B.A. A f z e l i u s (1976): The biology of the sperm cell. — Kager, Basel.
- B a c c e t t i , B., R. D a l l a i , F. G i u s t i & F. B e r n i n i (1974): The spermatozoon of arthropoda. XXIII. The „9+9+3“ spermatozoon of simuliid diptera. — J. Ultrastruct. Res. 46: 427—440.
- B a c o n , J.P., & J.S. A l t m a n (1977): A silver intensification method for cobalt-filled neurones in wholmount preparations. — Brain Res. 138: 359—363.
- B a i r a t i , A., & M.E. P e r o t t i (1970): Occurrence of a compact plug in the genital duct of *Drosophila* females after mating. — *Drosophila* Inform. Serv. 45: 67—68.
- B e a t t y , R.A., & P.S. B u r g o y n e (1971): Size classes of the head and flagellum of *Drosophila* spermatozoa. — Cytogenetics 10: 177—189.
- B e n n e t t o v á , B., & M. M a z z i n i (1989): The innervation of female reproductive tract of *Phormia regina* Meigen. In: Tonner, M., T. Soldán & B. Bennettová (eds.): Regulation of insect reproduction, Vol. 4. — Academia Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Praha.
- B i c k e l , D. (1990): Sex with a twist in the tail. — New Scientist 25: 34—37.
- B r a t , C., & H.S. C h a u d h r y (1971): The reproductive organs of *Sarcophaga ruficornis* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). — Zool. Beitr. 18: 299—306.
- B r e m e r , H., & O. K a u f m a n n (1931): Systematik und Morphologie der Rübenfliege *Pegomya hyoscyami*. — Monogr. Pflanzenschutz 7.
- B r o w n , B.V. (1988): Testing phylogenetic hypotheses: new species of *Gymnophora* Macquart (Diptera: Phoridae) from Japan and Nepal, with an updated world classification. — Can. J. Zool. 67: 2543—2556.
- B r ü e l , L. (1897): Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführgänge samt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. — Zool. Jb. Anat. 10: 511—618.

- B r u g g e n , A.C. van (1961): Diptera (Brachycera): Diopsidae. — South African Animal Life 8: 415—439.
- B u r k h a r d t , D., & I. de la M o t t e (1983a): How stalk-eyed flies eye stalk-eyed flies: observations and measurements of the eyes of *Cyrtodiopsis whitei* (Diopsidae, Diptera). — J. comp. Physiol. 151: 407—421.
- & — (1983b): Stielaugenfliegen. — Biologie in unserer Zeit 13: 97—103.
- & — (1985): Selective pressures, variability, and sexual dimorphism in stalk-eyed flies (Diopsidae). — Naturwissenschaften 72: 204—206.
- & — (1986): The puzzle of stalk-eyed flies (Diptera: Diopsidae): Some comprehensive data. — Malay. Nat. J. 39: 213—219.
- & — (1987): Physiological, behavioural, and morphometric data elucidate the evolutive significance of stalked eyes in Diopsidae (Diptera). — Ent. gen. 12: 221—233.
- & — (1988): Big 'antlers' are favoured: female choice in stalk-eyed flies (Diptera, Insecta), field collected harems and laboratory experiments. — J. comp. Physiol. A 162: 649—652.
- B u r k h a r d t , D., I. de la M o t t e & H.S. Y o n g (1991): PGM: A suitable genetic marker in studying mating success of *Cyrtodiopsis whitei* (Diopsidae, Diptera). — Naturwissenschaften 78: 76—78.
- C h i l d r e s s , D., & D.L. H a r t l (1972): Sperm preference in *Drosophila melanogaster*. — Genetics 71: 417—427.
- C l e m e n t s , A.N., & S.A. P o t t e r (1967): The fine structure of the spermathecae and their ducts in the mosquito *Aedes aegypti*. — J. Insect Physiol. 13: 1825—1836.
- C o o k , E.F. (1965): A contribution toward a monograph of the Scatopsidae (Diptera). — Ann. ent. Soc. Amer. 58: 7—18, 713—721.
- C u r t i s , S.K., & D.B. B e n n e r (1991): Movement of spermatozoa of *Megaselia scalaris* (Diptera: Brachycera: Cyclorhapha: Phoridae) in artificial and natural fluids. — J. Morph. 210: 85—99.
- D a v i e s , L. (1965): On spermatophores in Simuliidae (Diptera). — Proc. R. ent. Soc. London (A) 40: 30—34.
- D a v e y , K.G. (1960): The evolution of spermatophores in insects. — Proc. R. ent. Soc. London (A) 35: 107—113.
- (1965): Reproduction in the insects. — Oliver and Boyd, Edinburgh.
- (1985): 1. The male reproductive tract; 2. The female reproductive tract. In: Kerkut, G.A., & L.I. Gilbert (eds.): Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, Vol. 1. Embryogenesis and Reproduction. — Pergamon Press, Oxford.
- D e a n , R.W. (1935): Anatomy and postpupal development of the female reproductive system in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* Walsh. — Techn. Bull. 229: 1—21, plates 1—5.
- D e g r u g i l l i e r , M.E., & R.A. L e o p o l d (1972): Abdominal peripheral nervous system of the adult female house fly and its role in mating behavior and insemination. — Ann. ent. Soc. Amer. 65: 689—695.
- (1973): Internal genitalia of the female house fly, *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae): analysis of copulation and oviposition. — Int. J. Insect Morph. Embryol. 2: 313—325.
- (1976): Ultrastructure of sperm penetration of house fly eggs. — J. Ultrastruct. Res. 56: 312—325.
- D e s c a m p s , M. (1957): Recherches morphologiques et biologiques sur les Diopsidae du Nord-Cameroun. Bull. scient., Tome 7. — Ministère de la France d'Outre-Mer.
- D e V r i e s , J.K. (1964): Insemination and sperm storage in *Drosophila melanogaster*. — Evolution 18: 271—282.

- D i e s e l , R. (1990): Sperm competition and reproductive success in the decapod *Inachus phalangium* (Majidae): a male ghost spider crab that seals off rivals' sperm. — *J. Zool.* 220: 213—223.
- D i s n e y , R.H., & D.H. K i s t n e r (1990): Revision of the termite-parasitizing genus *Dicranopteron* (Diptera: Phoridae). — *Zool. J. Linn. Soc.* 98: 111—122.
- D o d s o n , G. (1978): Morphology of the reproductive system in *Anastrepha suspensa* (Loew) and notes on related species. — *Florida Ent.* 61: 231—239.
- D o w n e s , J.A. (1968): Notes on the organs and process of sperm-transfer in the lower Diptera. — *Can. Ent.* 100: 608—617.
- D r e w , R.A. (1968): Morphology of the reproductive system of *Strumeta tryoni* (Froggatt) (Diptera: Trypetidae) with a method of distinguishing sexually mature adult males. — *J. Aust. ent. Soc.* 8: 21—32.
- D u f o u r , L. (1851): Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères, accompagnées de considérations relatives a l'histoire naturelle de ces insectes. — *Mém. prés. div. Sav. Acad. Sci. Inst. France, Sci. math. phys.*, 11: 171—360, 11 Tafeln.
- E b e r h a r d , W.G. (1985): Sexual selection and animal genitalia. — Harvard University Press, Cambridge.
- E i b l , E. (1978): Morphology of the sense organs in the proximal parts of the tibiae of *Gryllus campestris* L. and *Gryllus bimaculatus* deGeer (Insecta, Ensifera). — *Zoomorphologie* 89: 185—205.
- E v e n , P. van (1987): Carazzi's Haematoxilin - Basisches Fuchsin, eine Färbemethode für die histologische und autoradiographische Routine an Epoxy-Semidünnschnitten. — *Leitz Mitt. Techn.* 9: 45—48.
- F e i j e n , H.R. (1986): A revision of the Diopsidae (Diptera) described by J.W. Dalman. — *Ent. scand.* 17: 409—422.
- (1989): Diopsidae. In: Griffiths, G.C.D (ed.): Flies of the Nearctic Region, Vol. 9, 12. — Schweizerbart, Stuttgart.
- F i l o s i , M., & M.E. P e r o t t i (1975): Fine structure of the spermatheca of *Drosophila melanogaster* Meig. — *J. submicr. Cytol.* 7: 259—270.
- F i n l a y s o n , L.H. (1968): Proprioceptors in the invertebrates. In: Carthy, J.D., & G.E. Newell (eds.): *Invertebrate Receptors*. — Academic Press, New York.
- F o s t e r , W.A. (1976): Male sexual maturation of the tsetse flies *Glossina morsitans* Westwood and *Glossina austeni* Newstead (Diptera, Glossinidae) in relation to blood feeding. — *Bull. ent. Res.* 66: 389—399.
- F o w l e r , G.L. (1973): Some aspects of the reproductive biology of *Drosophila*: Sperm transfer, sperm storage, and sperm utilization. — *Adv. Genet.* 17: 293—360.
- G e r b e r , G.H. (1970): Evolution of the methods of spermatophore formation in pterygotan insects. — *Can. Ent.* 102: 358—362.
- G e s s n e r , B., & F. R u t t n e r (1977): Transfer der Spermatozoen in die Spermatheka der Bienenkönigin. — *Apidologie* 8: 1—18.
- G i g l i o l i , M.E. (1963): The female reproductive system of *Anopheles gambiae*. 1. The structure and function of the genital ducts and associated organs. — *Riv. Malar. 42*: 149—176.
- G i l b e r t , F.S. (1986): Hoverflies. *Naturalists' Handbooks* 5. — Cambridge University Press, Cambridge.
- G i l b e r t , S.F. (1988): *Developmental biology*. — Sinauer Associates, Sunderland.
- G i l l o t t , C., & T. F r i e d e l (1977): Fecundity-enhancing and receptivity-inhibiting substances produced by male insects: a review. In: Clark, W.H. Jr., & T.S. Adams (eds.): *Advances in invertebrate reproduction*, Vol. 1. — Elsevier North Holland.

- Graham-Smith, G.S. (1938): The generative organs of the blowfly *Calliphora erythrocephala* L., with special reference to their musculature and movements. — *Parasitology* 30: 441—476.
- Griffiths, G.C.D. (1972): The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the structure of the male postabdomen. — *Series Entomologica* 8, Junk, Den Haag.
- (1990): Review of: McAlpine, J.F., & D.M. Wood (eds.): *Manual of Nearctic Diptera* 3. — *Quaest. ent.* 26: 117—130.
- Grimaldi, D. (1986): A new *Drosophila* (*Hirtodrosophila*) from Malaysia with broad-headed males (Diptera: Drosophilidae). — *J. New York ent. Soc.* 94: 372—376.
- Gromko, M.H., D.H. Gilbert & R.C. Richmond (1984): Sperm transfer and use in the multiple mating system of *Drosophila*. In: Smith, R.L. (ed.): *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. — Academic Press, Orlando.
- Hardy, D.E. (1980): *Cyclorrhapha* 3. *Insects of Hawaii*, Vol. 13. — University Press of Hawaii, Honolulu.
- Harris, K.M. (1966): Preliminary notes on spermathecal structures in British Pipunculidae (Diptera). — *Proc. R. ent. Soc. London (A)* 41: 130—132.
- Hennig, W. (1958): Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. — *Beitr. Ent.* 8: 505—688.
- (1973): 31. Ordnung Diptera (Zweiflügler). In: Helmcke, J.-G., D. Starck & H. Wermuth (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie* 4, 2. Hälfte (Insecta), 2. Auflage, Teil 2 (Spezielles). — De Gruyter, Berlin.
- Hildreth, P.E., & J.C. Lucchesi (1963): Fertilization in *Drosophila*. I. Evidence for the regular occurrence of monospermy. — *Devl. Biol.* 6: 262—278.
- Hinton, H.E. (1961): How some insects, especially the egg stages, avoid drowning when it rains. — *Proc. Trans. S. London nat. Hist. Soc.* 1960: 138—154.
- (1964): Sperm transfer in insects and the evolution of haemocoelic insemination. — *Symp. R. ent. Soc. London* 2: 95—107.
- (1969): Respiratory systems of insect egg shells. — *Ann. Rev. Ent.* 14: 343—368.
- (1974): Accessory functions of seminal fluid. — *J. med. Ent.* 11: 19—25.
- Hoyler, G. (1953): Potassium ions and insect nerve muscle. — *J. exp. Biol.* 30:121—135.
- Imms, A.D. (1977): *Imms' general textbook of entomology* (10. Aufl., überarbeitet von O.W. Richards und R.G. Davies). — Chapman & Hall, London.
- Ipe, M.I. (1967): A detailed morphological study of the external and internal genital organs of male *Melanagromyza obtusa* (Malloch), a pest of *Cajanus indicus* L. — *Indian J. Ent.* 29: 1—10.
- Jackson, T.G. (1979): Mating behaviour of males of *Glossina pallidipes* Austen (Diptera: Glossinidae). — *Bull. ent. Res.* 69: 573—588.
- Jahn, L.A. (1930): The internal anatomy of the mydas fly. — *Ohio J. Sci.* 30: 85—94, plates 1—3.
- Jamieson, B.G.M. (1987): *The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa*. — Cambridge University Press, Cambridge.
- Jones, J.C., & D.A. Fischman (1970): An electron microscopic study of the spermathecal complex of virgin *Aedes aegypti* mosquitoes. — *J. Morph.* 132: 293—312.
- Jordan, A.M. (1972): Extracellular ducts within the wall of the spermatheca of tsetse flies (*Glossina* spp.) (Dipt., Glossinidae). — *Bull. ent. Res.* 61: 669—672.
- Karnovsky, M.J. (1965): A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. — *J. Cell Biol.* 27: 137.

- Khalifa, A. (1949): The mechanism of insemination and the mode of action of the spermatophore in *Gryllus domesticus*. — Quart. J. micr. Sci. 90: 281—292.
- Khan, N.R., & A.J. Murgave (1969): Observations on the functional anatomy of the reproductive organs of *Sitophilus* (Coleoptera: Curculionidae). — Can. J. Zool. 47: 665—669.
- Kiontke, K. (1989): Über die Bedeutung von Sepsiden (Diptera) und Sphaeroceriden (Diptera) für den Transport kuhfladenbewohnender Nematoden unter besonderer Berücksichtigung von *Diplogaster coprophilus* (Sudhaus & Rehfeld 1990) (Nematoda). — Diplomarbeit Freie Universität Berlin.
- Klein, U., & B. Zimmermann (1991): The vacuolar-type ATPase from insect plasma membrane: immunocytochemical localization in insect sensilla. — Cell Tissue Res. 266: 265—273.
- Klostermeyer, L.E., & A.W. Anderson (1976): Anatomy, histology, and post-larval development of the reproductive systems of the sugarbeet root maggot. — Ann. ent. Soc. Amer. 69: 625—631.
- Kobayashi, K. (1934): Studies on the internal anatomy of the Trypaneidae (fruit-flies). — Trans. nat. Hist. Soc. Formosa 24: 136—149, plates 1—3.
- Kokwaro, E.D., & J.K. Murithi (1988): Ultrastructural characteristics of the ejaculatory duct of the male tsetse, *Glossina morsitans morsitans* Westwood. — Insect Sci. Appl. 9: 475—482.
- Kokwaro, E.D., T.R. Odhiambo & J.K. Murithi (1981): Ultrastructural and histochemical study of the spermatheca of the tsetse *Glossina morsitans morsitans* Westwood. — Insect Sci. Appl. 2: 135—143.
- Kokwaro, E.D., B.M. Okot-Kotber, T.R. Odhiambo & J.K. Murithi (1987): Biochemical and immunochemical evidence for the origin of the spermatophore material in *Glossina morsitans morsitans* Westwood. — Experientia 43: 448—451.
- Kotrba, M. (1985): Untersuchungen zur geschlechtlichen Zuchtwahl bei *Cyrtodiopsis whitei* Curran (Diopsidae, Acalypttrata, Diptera). — Diplomarbeit Universität Regensburg.
- (1990): Sperm transfer by spermatophore in an acalypttrate fly (Diptera: Diopsidae). — Ent. gen. 15: 181—183.
- Kumar, R., & D. Nutsugah (1976): Alimentary and reproductive organs of *Diopsis thoracica*. — Ann. ent. Soc. Amer. 69: 190—194.
- Kumar, Y. (1978a): Morphology of the external and internal genital organs of male *Sphyracephala hearseyana* Westw. (Diopsidae: Diptera). — Entomon 3: 63—67.
- (1978b): Morphology of the external and internal genital organs of female *Sphyracephala hearseyana* Westw. (Diopsidae: Diptera). — Entomon 3: 201—205.
- Lefevre, G. Jr., & U.B. Jonsson (1962): Sperm transfer, storage, displacement, and utilization in *Drosophila melanogaster*. — Genetics 47: 1719—1736.
- Lensky, Y., & H. Schindler (1967): Motility and reversible inactivation of honeybee spermatozoa in vivo and in vitro. — Ann. Abeille 10: 5—16.
- Leopold, R.A. (1976): The role of male accessory glands in insect reproduction. — Ann. Rev. Ent. 21: 199—221.
- (1980): Accessory reproductive gland involvement with the sperm-egg interaction in muscoid flies. In: Clark, W.H. Jr., & T.S. Adams (eds.): Advances in invertebrate reproduction. — Elsevier North Holland.
- Leopold, R.A., & M.E. Degrugillier (1973): Sperm penetration of housefly eggs: evidence for involvement of a female accessory secretion. — Science 181: 555—557.
- Leopold, R.A., S. Meola & M.E. Degrugillier (1978): The egg fertilization site within the house fly, *Musca domestica* (L.) (Diptera: Muscidae). — Int. J. Insect Morph. Embryol. 7: 111—120.

- Leopold, A.C. Terranova, B.J. Thorson & M.E. Degrugillier (1971): The biosynthesis of the male housefly accessory secretion and its fate in the mated female. — *J. Insect Physiol.* 17: 987—1003.
- Letsinger, J.T., & M.H. Gromko (1985): The role of sperm numbers in sperm competition and female remating in *Drosophila melanogaster*. — *Genetica* 66: 195—202.
- Leppa, N.C., T.C. Carlysle & R.H. Guy (1975): Reproductive systems and the mechanics of copulation in *Plecia nearctica* Hardy (Diptera: Bibionidae). — *Int. J. Insect Morph. Embryol.* 4: 299—306.
- Lewis, C.T., & J.N. Pollock (1975): Engagement of the phallosome in blowflies. — *J. Ent.(A)* 49: 137—147.
- Leydig, F. (1867): Der Eierstock und die Samentasche der Insecten. Zugleich ein Beitrag zur Lehre der Befruchtung. — *N. Acta Acad. caesar. leop. carol.* 33 (II): 1—88, Tafeln 1—5.
- Lindner, E. (1949): Handbuch. In: Lindner, E. (Hrsg.): Die Fliegen der palaearktischen Region 1. — Schweizerbart, Stuttgart.
- Linley, J.R. (1975): Sperm supply and its utilization in doubly inseminated flies, *Culicoides melleus*. — *J. Insect Physiol.* 21: 1785—1788.
- (1981a): Ejaculation and spermatophore formation in *Culicoides melleus* (Coq.) (Diptera: Ceratopogonidae). — *Can. J. Zool.* 59: 332—346.
- (1981b): Emptying of the spermatophore and spermathecal filling in *Culicoides melleus* (Coq.) (Diptera: Ceratopogonidae). — *Can. J. Zool.* 59: 347—356.
- Linley, J.R., & G.M. Adams (1971): Form and function of the spermatophore in *Culicoides melleus* (Coq.) (Diptera: Ceratopogonidae). — *Bull. ent. Res.* 60: 427—430.
- Linley, J.R., & K.R. Simmons (1981): Sperm motility and spermathecal filling in lower diptera. — *Int. J. Invertebrate Reproduction* 4: 137—146.
- (1983): Quantitative aspects of sperm transfer in *Simulium decorum* (Diptera: Simuliidae). — *J. Insect Physiol.* 29: 581—584.
- Lloyd, J.E. (1979): Mating behavior and natural selection. — *Florida Ent.* 62: 17—23.
- Mann, T. (1984): Spermatophores, development, structure, biochemical attributes and role in the transfer of spermatozoa. — *Zoophysiology* 15.
- Margaritis, L.H. (1985): Structure and physiology of the eggshell. In: Kerkut, G.A., & L.I. Gilbert (eds.): *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, Vol. 1. Embryogenesis and Reproduction. — Pergamon Press, Oxford.
- McAlpine, J.F. (1960): Diptera: Lonchaeidae. In: Hanström, B., P. Brinck & G. Rudebeck (eds.): *South African Animal Life* 7: 327-376. — *Almqvist & Wiksell*, Göteborg.
- (1981): Morphology and Terminology - Adults. In: McAlpine, J.F., B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth & D.M. Wood (eds.): *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 1. — Minister of Supply and Services Canada.
- (1989): Phylogeny and Classification of the Muscomorpha. In: McAlpine, J.F., & D.M. Wood (eds.): *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 3. — Minister of Supply and Services Canada.
- McAlpine, J.F., B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth, & D.M. Wood (eds.) (1981): *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 1. — Minister of Supply and Services Canada.
- McAlpine, J.F., B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth, & D.M. Wood (eds.) (1987): *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 2. — Minister of Supply and Services Canada.
- McAlpine, J.F., & D.M. Wood (eds.) (1989): *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 3. — Minister of Supply and Services Canada.

- Meliss, A. (1935): Contributo alla conoscenza morfologica e biologica della *Phytomyza atricornis* Meig. — *Redia* 21: 205—262, Tafeln 9—11.
- Metcalf, M.E. (1933): Notes on the structure and development of the female genital system in *Dasyneura leguminicola* Lint. (Cecidomyiidae—Diptera). — *Quart. J. micr. Sci.* 76: 89—105, plates 7—8.
- Mickoleit, G. (1974): Über die Spermatophore von *Boreus westwoodi* Hagen (Insecta, Mecoptera). — *Z. Morph. Tiere* 77: 271—284.
- Miller, A. (1965): The internal anatomy and histology of the imago of *Drosophila melanogaster*. In: Demerec, M. (ed.): *Biology of Drosophila*. — Hafner, New York.
- Mote, D.C. (1929): The reproductive system of the warble fly *Hypoderma bovis* DeGeer. — *Ann. ent. Soc. Amer.* 22: 70—76.
- Motte, I. de la, & D. Burkhardt (1983): Portrait of an asian stalk-eyed fly. — *Naturwissenschaften* 70: 451—461.
- Mühlener, M. (1970): Besonderheiten im Bau der Receptacula seminis von parasitischen Fliegen (Diptera, Bombyliidae). — *Zool. Jb. Anat.* 87: 471—479.
- Muir, F. (1930): The role of function in taxonomy and its relationship to the genitalia in Insects. — *Trans. IV Int. Congr. Ent.*: 600—604.
- Mulcahy, D.L. (1975): The biological significance of gamete competition. In: Mulcahy, D.L. (ed.): *Gamete competition in plants and animals*. — North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Newport, M.A., & M. Gromko (1984): The effect of experimental design on female receptivity to remating and its impact of reproductive success in *Drosophila melanogaster*. — *Evolution* 38: 1261—1272.
- Nielsen, E.T. (1959): Copulation of *Glyptotendipes (Phytotendipes) paripes* Edwards. — *Nature* 184: 1252—1253.
- Noirot, C., & A. Quennedy (1974): Fine structure of insect epidermal glands. — *Ann. Rev. Ent.* 19: 61—80.
- Nonidez, J.F. (1920): The internal phenomenon of reproduction in *Drosophila*. — *Biol. Bull.* 39: 207—230.
- Odhiambo, T.R., E.D. Kokwaro & L.M. Sequeira (1983): Histochemical and ultrastructural studies of the male accessory reproductive glands and spermatophore of the tsetse, *Glossina morsitans morsitans* Westwood. — *Insect Sci. Appl.* 4: 227—236.
- Otronen, M., & M.T. Siva-Jothy (1991): The effect of postcopulatory male behaviour on ejaculate distribution within the female sperm storage organs of the fly *Dryomyza anilis* (Diptera: Dryomyzidae). — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 33—37.
- Owsley, W.B. (1946): The comparative morphology of internal structures of the Asilidae (Diptera). — *Ann. ent. Soc. Amer.* 39: 33—68.
- Pal, S.G., & D. Ghosh (1982): Electron microscopic study of the spermatheca of *Gesonula punctifrons* (Acrididae: Orthoptera). — *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)* 91: 99—112.
- Pandey, N.D., & N.S. Agrawal (1962): Morphology and anatomy of *Agromyza obtusa* Mall. (Diptera: Agromyzidae). — *Indian J. Ent.* 24: 149—166.
- Parker, G.A. (1970): Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. — *Biol. Rev.* 45: 525—567.
- Parker, G.A., & L.W. Simmons (1991): A model of constant random sperm displacement during mating: evidence from *Scatophaga*. — *Proc. R. Soc. London B* 246:107—115.
- Peterson, B.V. (1987): Diopsidae. In: McAlpine, J.F., et al. (eds.): *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 2. — Minister of Supply and Services Canada.

- P e t r i, L. (1910): Untersuchungen über die Darmbakterien der Olivenfliege. — Centbl. Bakt. Parasitenk., Abt. 2, 26: 357—367.
- P o l l o c k, J.N. (1970): Sperm transfer by spermatophores in *Glossina austeni* Newstead. — Nature 225: 1063—1064.
- (1972): The evolution of sperm transfer mechanisms in the Diptera. — J. Ent. (A) 47: 29—35.
- (1974): Anatomical relations during sperm transfer in *Glossina austeni* Newstead (Glossinidae, Diptera). — Trans. R. ent. Soc. Lond. 125: 489—501.
- P o l o v o d o v a, V.P. (1953): [Innervierung des Geschlechtsapparates und des Hinterdarms der weiblichen Malaria-Mücke.] — Zool. Zh. 32: 635—637 (Russisch).
- P o m e r a n z e w, B.I. (1932): Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Genitalien von *Culicoides* (Diptera, Nematocera). — [Magasin de parasitologie de l'Institut zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS III.] Parazit Sb. 3.
- P r a d o, A.P. do (1969): Syringogastridae, una nova familia de dipteros Acalypratae, com a descrição de seis espécies novas do genero *Syringogaster* Cresson. — Studia ent. 12: 1—32.
- R e i c h h a r d t, H. (1929): Untersuchungen über den Genitalapparat der Asiliden. — Z. wiss. Zool. 135: 257—301.
- R e t n a k a r a n, A., & J. P e r c y (1985): Fertilization and special modes of reproduction. In: Kerkut, G.A., & L.I. Gilbert (ed.): Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, Vol. 1. Embryogenesis and Reproduction. — Pergamon Press, Oxford.
- R e y n o l d s, E.S. (1963): The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain for electron microscopy. — J. Cell Biol. 17: 208.
- R i c h a r d s o n, K.C., L. J a r r e t & E.H. F i n k e (1960): Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. — Stain Technol. 35: 313—323.
- R o b e r t s, M.J. (1973): The control of fertilization in tsetse flies. — Ann. trop. Med. Parasit. 67: 117—123.
- R o m e i s, B. (1948): Mikroskopische Technik (15. Aufl.). — Oldenbourg, München.
- R u b z o w, J.A. (1959): Simuliidae (Melusinidae). In: Lindner, E. (Hrsg.): Die Fliegen der paläarktischen Region, Band 14. — Schweizerbart, Stuttgart.
- R u t t n e r, F., & G. K o e n i g e r (1971): Die Füllung der Spermathek der Bienenkönigin. — Z. vergl. Physiol. 72: 411—422.
- S a k a l u k, S.K. (1985): Spermatophore size and its role in the reproductive behaviour of the cricket, *Grylodes supplicans* (Orthoptera: Gryllidae). — Can. J. Zool. 63: 1652—1656.
- S a u n d e r s, D.S., & C.W. D o d d (1972): Mating, insemination, and ovulation in the tsetse fly, *Glossina morsitans*. — J. Insect Physiol. 18: 187—198.
- S c h w a r t z, P.H. Jr. (1965): Reproductive system of the Eye Gnat *Hippelates pusio* (Diptera: Chloropidae). — Ann. ent. Soc. Amer. 58: 298—303.
- S e n, S.K. (1921): Life-histories of Indian insects. Diptera: *Sphyracephala hearseyana*, Westw. — Mem. Dept. Agric. India, ent. Ser. 7: 33—38.
- S h o r r o c k s, B. (1972): *Drosophila*. — Ginn, London.
- S i v i n s k y, J. (1979): Sexual selection and insect sperm. — Florida Ent. 63: 99—111.
- (1984): Sperm in competition. In: Smith, R.L. (ed.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems. — Academic Press, Orlando.
- S m i t h, P.H., L.B. B r o w n e & A.C. v a n G e r v e n (1988): Sperm storage and utilization and egg fertility in the sheep blowfly *Lucilia cuprina*. — J. Insect Physiol. 34: 125—129.
- S m i t h, R.L. (1984) (ed.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems. — Academic Press, Orlando.
- S n o d g r a s s, R.E. (1935): Principles of insect morphology. — McGraw Hill, New York.

- Solinas, M., & G. Nuzzaci (1984): Functional anatomy of *Dacus oleae* Gmel. female genitalia in relation to insemination and fertilization processes. — *Entomologica (Bari)* 19: 135—165.
- Sonnenblick, B.P. (1965): The early embryology of *Drosophila melanogaster*. In: Demerec, M. (ed.): *Biology of Drosophila*. — Hafner, New York.
- Spielmann, A. (1964): The mechanics of copulation in *Aedes aegypti*. — *Biol. Bull.* 127: 324—344.
- Steyskal, G.C. (1969): The anatomy and taxonomy of the beet leaf miner of Egypt and Cyprus, *Pegomya mixta* (Diptera: Anthomyiidae). — *Ann. ent. Soc. Amer.* 63: 300—307.
- (1974): Recent advances in the primary classification of the Diptera. — *Ann. ent. Soc. Amer.* 67: 513—517.
- Sturtevant, A.H. (1925): The seminal receptacles and accessory glands of the Diptera, with special reference to the Acalypterae. — *J. New York ent. Soc.* 33: 195—215.
- (1926): The seminal receptacles and accessory glands of the Diptera, with special reference to the Acalypterae. — *J. New York ent. Soc.* 34: 1—21, plates 1—3.
- Streng, R. (1976): Die Haarbalgmilbe des Menschen: *Demodex folliculorum*. — *Mikrokosmos* 7: 202—205.
- Tan, K.B. (1965): Diopsidae. — Honour's Thesis Universität von Malaya, Kuala Lumpur.
- Theodor, O. (1976): On the structure of the spermathecae and aedeagus in the Asilidae and their importance in the systematics of the family. — Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem.
- (1983): The genitalia of Bombyliidae (Diptera). — Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem.
- Thornhill, R. (1976a): Reproductive behavior of the lovebug, *Plecia nearctica* (Diptera: Bibionidae). — *Ann. ent. Soc. Amer.* 69: 843—847.
- (1976b): Sexual selection and paternal investment in insects. — *Amer. Nat.* 110: 153—163.
- Thornhill, R., & J. Alcock (1983): *The evolution of insect mating systems*. — Harvard University Press, Cambridge.
- Thorpe, W.H. (1934): The biology and development of *Cryptochaetum grandicorne* (Diptera), an internal parasite of *Guerinia serratulae* (Coccidae). — *Quart. J. micr. Sci.* 77: 273—304.
- Tibayrenc, R., & J. Itard (1970): Note sur quelques modalités de l'insémination chez les glossines (Diptera-Muscidae). — *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.* 23: 333—335.
- Tobe, S.S., & P.A. Langley (1978): Reproductive physiology of *Glossina*. — *Ann. Rev. Ent.* 23: 283—307.
- Tulloch, F. (1906): The internal anatomy of *Stomoxys*. — *Proc. R. Soc. London (B)* 77: 523—531.
- Tuzet, O. (1977): Les spermatophores des insectes. In: Grassé, P.-P. (ed.): *Traité de zoologie*, Tome 8, 5, 1. — Masson, Paris.
- Ulrich, H. (1963): Vergleichend-histologische und zyklische Untersuchungen an den weiblichen Geschlechtsorganen und den innersekretorischen Drüsen adulter Hippobosciden (Diptera, Pupipara). — *Dt. Ent. Z., N.F.* 10: 28—71.
- (1974): Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. — *Bonn. zool. Monogr.* 5: 1—60.
- Wage, J.K. (1979): Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. — *Science* 203: 916—918.
- Walker, W.F. (1980): Sperm utilization strategies in nonsocial insects. — *Amer. Nat.* 115: 780—799.

- Weber, H. (1933): Lehrbuch der Entomologie. — Fischer, Stuttgart.
- Weidner, H. (1982): Morphologie. In: Helmcke, J.-G., D. Starck & H. Wermuth (Hrsg.): Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte (Insecta), 2. Aufl., Teil 1 (Allgemeines) — De Gruyter, Berlin.
- Wesché, W. (1906): The genitalia of both sexes of the Diptera and their relations to the armature of the mouth. — Trans. Linn. Soc. London, Ser.2, 9: 339—387, plates 23—30.
- Wickler, W., & U. Seibt (1972): Zur Ethologie afrikanischer Stielaugenfliegen (Diptera, Diopsidae). — Z. Tierpsychol. 31: 113—130.
- Wigglesworth, V.B. (1974): The principles of insect physiology (7. Aufl.). — Chapman & Hall, London.
- Wirth, W.W. (1989): Canacidae. In: McAlpine, J.F., et al. (eds.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 2. — Minister of Supply and Services Canada.
- Wirth, W.W., & R.W. Williams (1954): New species and records of North American Monohalea (Diptera: Ceratopogonidae). — Ann. ent. Soc. Amer. 57: 302—310.
- Wood, D.M., & A. Borkent (1989): Phylogeny and classification of the Nematocera. In: McAlpine, J.F., & D.M. Wood (eds.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 3. — Minister of Supply and Services Canada.
- Woodley, N.E. (1989): Phylogeny and classification of the „orthorrhaphous“ Brachycera. In: McAlpine, J.F., & D.M. Wood (eds.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 3. — Minister of Supply and Services Canada.
- Yarom, I. (1990): A review of the genus *Sapromyza* Fallén in Israel with remarks on *S. (Sapromyzosoma) quadripunctata* (Linnaeus) (Diptera: Lauxaniidae). — Ent. scand. 21: 289—304.
- Zwick, P. (1980): 7. Plecoptera. In: Helmcke, J.-G., D. Starck & H. Wermuth (Hrsg.): Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte (Insecta), 2. Aufl., Teil 2 (Spezielles). — De Gruyter, Berlin.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. Marion Kotrba, Bäckergasse 2, D-8400 Regensburg



In der Serie BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN sind erschienen:

1. Naumann, C.M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera), 1971, 190 S., DM 35,—
2. Ziswiler, V., H.R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln, DM 35,—
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln, DM 45,—
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 25,—
5. Ulrich, H.: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S., DM 15,—
6. Jost, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S., DM 27,—
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Colombia, South America. 1975, 182 S., DM 35,—
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 30,—
9. Raths, P., & E. Kulzer: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel, DM 18,—
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Faltafel, DM 16,—
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln, DM 35,—
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 25,—
13. Homberger, D.G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S., DM 30,—
14. Kullander, S.O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Cichlidae). 1980, 152 S., DM 25,—
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleichen zum Waldkauz (*Strix aluco*). 1980, 66 S., DM 16,—
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S., DM 30,—
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Scarabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S., DM 15,—
18. Hutterer, R., & D.C.D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 15,—
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S., DM 48,—

20. Nilson, G., & C. Andrén: The Mountain Vipers of the Middle East — the *Vipera xanthina* complex (Reptilia, Viperidae). 1986, 90 S., DM 18,—
21. Kumerloewe, H.: Bibliographie der Säugetiere und Vögel der Türkei. 1986, 132 S., DM 30,—
22. Klaver, C., & W. Böhme: Phylogeny and Classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with Special Reference to Hemipenis Morphology. 1986, 64 S., DM 16,—
23. Bublitz, J.: Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898 — unter Verwendung craniometrischer Methoden. 1987, 96 S., DM 22,—
24. Arratia, G.: Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. 1987, 120 S., DM 24,—
25. Nikolaus, G.: Distribution atlas of Sudan's birds with notes on habitat and status. 1987, 322 S., DM 64,—
26. Löhrl, H.: Etho-ökologische Untersuchungen an verschiedenen Kleiberarten (Sittidae) — eine vergleichende Zusammenstellung. 1988, 208 S., DM 38,—
27. Böhme, W.: Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. 1988, 175 S., DM 33,—
28. Lang, M.: Phylogenetic and biogeographic patterns of Basiliscine Iguanians (Reptilia: Squamata: "Iguanidae"). 1989, 172 S., DM 35,—
29. Hoi-Leitner, M.: Zur Veränderung der Säugetierfauna des Neusiedlersee-Gebietes im Verlauf der letzten drei Jahrzehnte. 1989, 104 S., DM 25,—
30. Bauer, A. M.: Phylogenetic systematics and Biogeography of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). 1990, 220 S., DM 36,—
31. Fiedler, K.: Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). 1991, 210 S., DM 40,—
32. Arratia, G.: Development and variation of the suspensorium of primitive Catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. 1992, 148 S., DM 35,—
33. Kotrba, M.: Das Reproduktionssystem von *Cyrtodiopsis whitei* Curran (Diopsidae, Diptera) unter besonderer Berücksichtigung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane. 1993, 115 S., DM 32,—

#### Übernahme von Disketten-Texten

Wie in „Bonner Zoologische Monographien“ Nr. 25 angekündigt, können für die Herstellung dieser Serie Manuskripte, die auf Diskette gespeichert sind, übernommen werden. Die hier vorliegende Monographie wie auch schon Nr. 28, 30 bis 32 sind nach diesem Verfahren hergestellt worden.

Für den Herausgeber ergaben sich drei Vorteile:

- Es kann sehr viel Zeit eingespart werden, denn von der Ablieferung der Diskette in der Druckerei bis zum Erhalt der Korrekturfahnen vergingen nur zwei Tage.
- Wir können Geld sparen; es hängt auch von der Sorgfalt des Autors ab, wieviel Ersparnis möglich ist. Da unser Drucketat sehr begrenzt ist, müssen wir jede Ersparnis nutzen und werden daher Monographien auf Diskette zukünftig Vorrang geben.
- Geringere Fehlerzahl im Endprodukt.

Diesen Vorteilen steht als gewichtiger Nachteil entgegen, daß der Autor zuzüglich zu anderen Vorbedingungen (IBM-kompatibel, Betriebssystem MS-DOS, 3,5- oder 5,25-Zoll-Diskette „endlos“ geschrieben) auch die Steuerzeichen für die Textgestaltung mitschreiben muß. Dieser Aufwand ist nicht sehr groß (etwa 2—3 % des Textes), aber er muß mit großer Sorgfalt ausgeführt werden.

Wer sich für Einzelheiten interessiert, wende sich bitte an den Schriftleiter der Bonner Zoologischen Monographien.