

Die Feinstruktur der Tentakelorgane myrmekophiler Bläulingsraupen

The Fine Structure of the Tentacular Organs of Caterpillars of Myrmecophilous Lycaenidae

Werner Gnatzy

Zusammenfassung: In ihren letzten (3. und 4.) Larvenstadien besitzen die Raupen myrmekophiler Bläulinge (*Polyommatus coridon*, *Polyommatus icarus*) auf ihrem 8. Abdominalsegment zwei ausstülpbare, sogenannte Tentakelorgane (TO). Werden die TO ausgestülpt, sind deren Tentakelhaare nach außen exponiert, sind die TO eingezogen, sind die Tentakelhaare im Inneren des Tentakelsacks angeordnet. Aufgrund histologischer Befunde und von Verhaltensbeobachtungen war propagiert worden, dass die TOs eine flüchtige Substanz abgeben, die „Erregungsläufe“ durch Ameisen auslösen soll. In der vorliegenden Arbeit wurde mit licht- und elektronenmikroskopischen Techniken (a) die Histologie des 8. Abdominalsegments, (b) die Feinstruktur des cuticulären und zellulären Apparates der TO, (c) die Verankerung des Rückziehmuskels, der zu jedem TO gehört, und (d) die Feinstruktur der langen Tentakelhaare untersucht. Die nun vorliegenden Befunde zeigen, dass die ca. 20 Tentakelhaare cuticuläre Mechanorezeptoren sind, die jeweils von einer bipolaren Sinneszelle innerviert werden und einen Tubularkörper in der Spitze des äußeren Dendritensegments aufweisen. Das äußere Dendritensegment wird von einer cuticularen Scheide umgeben, die in früheren Untersuchungen als „innerer cuticularer Gang“ fehlinterpretiert worden war und über den die Tentakelhaare aktiv Flüssigkeiten nach außen sezernieren sollten. Es fanden sich jedoch keine Drüsen, weder in der Nähe noch in der Wand des Tentakelsacks. Auch auffällige Anzeichen für eine sekretorische Aktivität in einer der Hüllzellen, die zu jedem Tentakelhaar gehören, ließen sich nicht feststellen. Die Tatsache, dass das Lumen des Haarschafts der Tentakelhaare flockiges Material und kleine Vesikel enthält und die dünne Wand des Haarschafts, wenn auch nur wenige, Poren aufweist, ist für einen cuticularen Insektenmechanorezeptor jedoch sehr ungewöhnlich.

Schlüsselwörter: Tentakelorgane, Morphologie, Histologie, Feinstruktur, *Polyommatus coridon*, *Polyommatus icarus*

Summary: In their late (3th and 4th) larval stages caterpillars of the myrmecophilous lycaenid species *Polyommatus coridon* and *Polyommatus icarus* respectively possess two eversible so called tentacular organs (TOs) on their 8th abdominal segment. Previous histological and behavioural results have proposed that the TOs release a volatile substance that elicits a characteristic behaviour of ants, called “excited runs”. In the present study using light- and electron microscopy techniques (a) the histology of the 8th abdominal segment, (b) the fine structure of the cuticular and cellular apparatus of the TOs, (c) the attachment of the retractor muscle of each TO, and (d) the fine-structure of the long slender tentacle hairs, which are exposed to the outside when the TOs are everted and fold back into the TO-sac during retraction, were examined. The study shows that tentacle hairs are typical insect mechanoreceptors, each innervated by a small bipolar sensory cell with a tubular body in the tip of the outer dendritic segment. The latter is enclosed by a cuticular sheath corresponding to the “internal cuticular duct” of earlier studies, in which it had been assumed the tentacle hairs actively secrete fluids. We found no glandular structures nearby or in the wall of the tentacle-organ-sac or conspicuous signs of

secretory activity in one of the enveloping cells belonging to a tentacle hair. The fact that the hair-shaft lumen of tentacle hairs contains flocculent material as well as small vesicles and that the thin cuticular wall of the hair-shaft possesses few small pores is unusual for a cuticular insect mechanoreceptor, however.

Keywords: Tenticular organ, morphology, histology, ultrastructure, *Polyommatus coridon*, *Polyommatus icarus*

1. Einleitung

Von den knapp 160.000 gegenwärtig bekannten Schmetterlingsarten entfallen nur rund 15.000 auf die echten Tagfalter (Papilionoidea; VAN NIEUKERKEN et al. 2011). Innerhalb dieser Überfamilie stellen jedoch allein die Nymphalidae und die Lycaenidae mehr als 75 % der Arten. Die Gründe für den Erfolg dieser beiden Tagfalterfamilien, Voraussetzung für eine derartige Dominanz, sind sehr unterschiedlich. Bei der außerordentlich diversen Gruppe der Nymphalidae dürfte es u. a. das breite Spektrum der Abwandlungen ihres Grundbauplans sein. Bei den morphologisch weit homogeneren etwa 5.200 bekannten Lycaeniden-Arten, ist es eher die Myrmekophilie, d. h. die Beziehung, vor allem ihrer Raupen, zu Ameisen (Formicidae) (MALICKY 1969; PIERCE 1984).

Die Lycaeniden-Ameisen-Beziehungen reichen von Mutualismus bis zu Parasitismus (MASCHWITZ & FIEDLER 1988; FIEDLER 1991; PIERCE et al. 2002). Dabei sollen die Lycaeniden-Raupen chemische Signale einsetzen, um das Verhalten der Ameisen zu manipulieren. Grundlage aller Lycaeniden-Ameisen-Beziehungen sind zwei Kategorien von Anpassungen. Zum einem schützen sich Lycaenidenraupen vor Angriffen durch Ameisen durch „passive“ Mechanismen. Dazu gehören (a) ihre sehr langsame Bewegungsweise, (b) das weitgehende Fehlen eines Schlagreflexes, wie er sonst zur Abwehr von Feinden bei Schmetterlingsraupen weit verbreitet ist, und (c) ihre stark verdickte Cuticula. Zusätzlich erschweren die assel-förmige Gestalt der Bläulingsraupen und der unter den Prothorakalschild zurückziehbare Kopf erfolgreiche Beißattacken seitens der

Ameisen (MALICKY 1969). Wichtiger noch als diese Anpassungen sind drei Typen sogenannter myrmekophiler Organe, die das Verhalten der Ameisen in verschiedenartiger Weise beeinflussen sollen: die Porenkuppelorgane, die Zuckerdrüse (MASCHWITZ et al. 1975) (= dorsales Nektarorgan, Nomenklatur nach COTTREL 1984; früher Newcomer's organ genannt) und die Tentakelorgane. Die Porenkuppelorgane sind von Haaren abgeleitete Drüsen mit einem zu einer Siebplatte reduzierten Haarschaft. Bei ausgewachsenen Raupen (4. Lstd.) sind auf dem Exoskelett viele hundert vorhanden (Malicky 1969, Ballmer & Pratt 1988). Bei *Polyommatus icarus* und *P. coridon* treten sie gehäuft in der Umgebung der Stigmen auf sowie um das dorsale Nektarorgan. Aus Verhaltensbeobachtungen zog MALICKY (1969) den Schluss, dass die Porenkuppelorgane Substanzen abgeben, die für Ameisen attraktiv sind und deren Angriffsbereitschaft senken. Das dorsale Nektarorgan ist eine Drüse, die nach außen mit einem median auf dem 7. Abdominaltergit liegenden Querspalt mündet. Nach taktiler Reizung durch die Ameisen mittels ihrer Antennen werden winzige Tropfen eines Sekrets abgegeben, das von den Ameisen gern gefressen wird. Die Sekrete enthalten verschiedene Kohlenhydrate mit geringen Beimengungen von Aminosäuren (Maschwitz et al. 1975; Pierce 1983). Bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Tentakelorganen (TO) handelt es sich um ein Paar ausstülpbarer Röhrrchen auf dem 8. Abdominalsegment, deren Enden mit gefiederten Haaren, den Tentakelhaaren, besetzt sind. Die TO werden in der Regel nur in Anwesenheit von Ameisen ausgestülpt, bei manchen Arten bevorzugt dann, wenn

die Raupen beunruhigt werden, etwa durch taktile Reizung (DE VRIES 1984; FIEDLER & MASCHWITZ 1989b).

Die Funktion der TO wird kontrovers diskutiert. WARNECKE (1932, 1933) und HINTON (1951) schlossen aufgrund histologischer Befunde, speziell der Existenz eines „Kanälchens“ (ERHARDT 1914; Abb. 8, S. 16) (= „sclerotised duct extending into the lumen“; HINTON 1951; Fig. 6, p.127) in den pyriformen Zellen, wie sie von ERHARDT (1914) präsentiert wurden, dass die Tentakelorgane Düfte produzieren, die die Aufgabe haben, das Verhalten von Ameisen zu beeinflussen. Demgegenüber schloss NEWCOMER (1912) eine Sekretabgabe durch die Tentakelorgane aus. Auch MALICKY (1969) vermutete in ihnen lediglich funktionslose Rudimente früherer myrmekophiler Organe.

In jüngerer Zeit präsentierten FIEDLER & MASCHWITZ (1987) experimentelle Befunde, wonach die TO von (L3 + L4) Larven von *Polyommatus coridon* bei Arbeiterinnen der Ameisenart *Plagiolepis pygmaea* ein charakteristisches Verhalten in Form von sogenannten Erregungsläufen („excited runs“) auslösen. Ihrer Meinung nach ähnelt dieses Verhalten in mancher Hinsicht dem Ameisen-Alarmverhalten, ausgelöst durch einen spezifischen chemischen Reiz, möglicherweise einem Alarmpheromon. Diese Reaktionen auf TO scheint auf Vertreter der Formicinae beschränkt zu sein. Des Weiteren argumentierten die Autoren, dass die TO Drüsen aufweisen müssen, wenn sie tatsächlich Sekrete abgeben. Als Unterstützung für diese Ansicht bezogen sie sich ebenfalls – wie frühere Autoren – auf die histologischen Befunde von ERHARDT (1914). Alternativ dazu diskutieren sie die Möglichkeit, dass die gefiederten Tentakelhaare in der Wand des Tentakelsacks pheromonproduzierende Zellen besitzen und diese mit einem volatilen Sekret beladen werden. Beim Ausstülpen der TO sollen dann die Tentakelhaare das Sekret über ihre große Oberfläche schnell an die Umgebung abgeben.

Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, die Morphologie, Histologie und Feinstruktur des cuticulären und zellulären Apparates der Tentakelorgane, speziell die Feinstruktur der gefiederten Tentakelhaare, von fakultativ myrmekophilen Bläulingsraupen (*Polyommatus icarus* und *Polyommatus coridon*) zu untersuchen. Dadurch soll u. a. geklärt werden, ob die Tentakelorgane tatsächlich Drüsen besitzen.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchstiere

Untersucht wurden Raupen im späten 3. und 4. Larvenstadium der Bläulingsarten *Polyommatus coridon* und *Polyommatus icarus*. Der Silbergrüne Bläuling, *Polyommatus (Lysandra) coridon* ist in Süd- und Zentraleuropa verbreitet, die Fraßpflanzen der Larven sind der Gewöhnliche Hufeisenklee, *Hippocrepis commosa*, und Kronwickenarten, *Securigera* spp. (Fabaceae). Der Hauhechelbläuling, *P. icarus*, der im Vergleich zu *P. coridon* weniger fest mit Ameisen assoziiert ist, hat ein größeres Spektrum an Fraßpflanzen und ist über die gesamte palaearktische Region (s. DANIELS et al. 2005) verbreitet. Die Versuchstiere stammten aus Zuchten von K. FIEDLER (Bayreuth) und K. SCHURIAN (Frankfurt). Arbeiterinnen von *Lasius niger* (Formicidae) wurden jeweils frisch im eigenen Garten gefangen und dienten dazu, das Ein- bzw. Ausstülpen der TO bei den Bläulingsraupen auszulösen.

2.2. Methoden

2.2.1. Makrophotos

Die Raupen wurden mit einer Digitalkamera (Nikon D 5100), ausgerüstet mit einem Makroobjektiv (AF-S Micro Nikkor 60 mm 1:2.8G) und zwei Blitzlichtgeräten (Nikon Speedlight SB-24 und einem Sklavenblitz vom Typ Revue 320), fotografiert. Um (für

Nahaufnahmen) die Bläulingsraupen zu veranlassen, ihre TO auszustülpen, wurden jeweils (3-4) Arbeiterinnen von *Lasius niger* zu zwei oder drei Raupen (L4) von *P. coridon* in eine Petrischale mit Deckel (Grundfläche: 90 x 90 mm, Höhe: 20 mm) gesetzt.

2.1.2. Licht- und Elektronenmikroskopie (LM, TEM)

Die Bläulingsraupen wurden zunächst mit CO₂ betäubt. Anschließend wurde den Raupen mit einer feinen Spritze über den Thorax Fixativ (2% Glutaraldehyd in 80 mM Natriumcacodylatpuffer und 3% Sucrose, pH 7,25) in das Abdomen injiziert, um dadurch den Binnendruck im Raupenkörper zu erhöhen und gegebenenfalls ein Ausstülpen der TO zu bewirken. Diese Raupen – mit ausgestülpten TO oder solchen, bei denen die TO nicht ausgestülpt waren – wurden anschließend vollständig in Fixativ getaucht. Nach 30 min wurden deren Abdomina von Kopf und Thorax abgetrennt

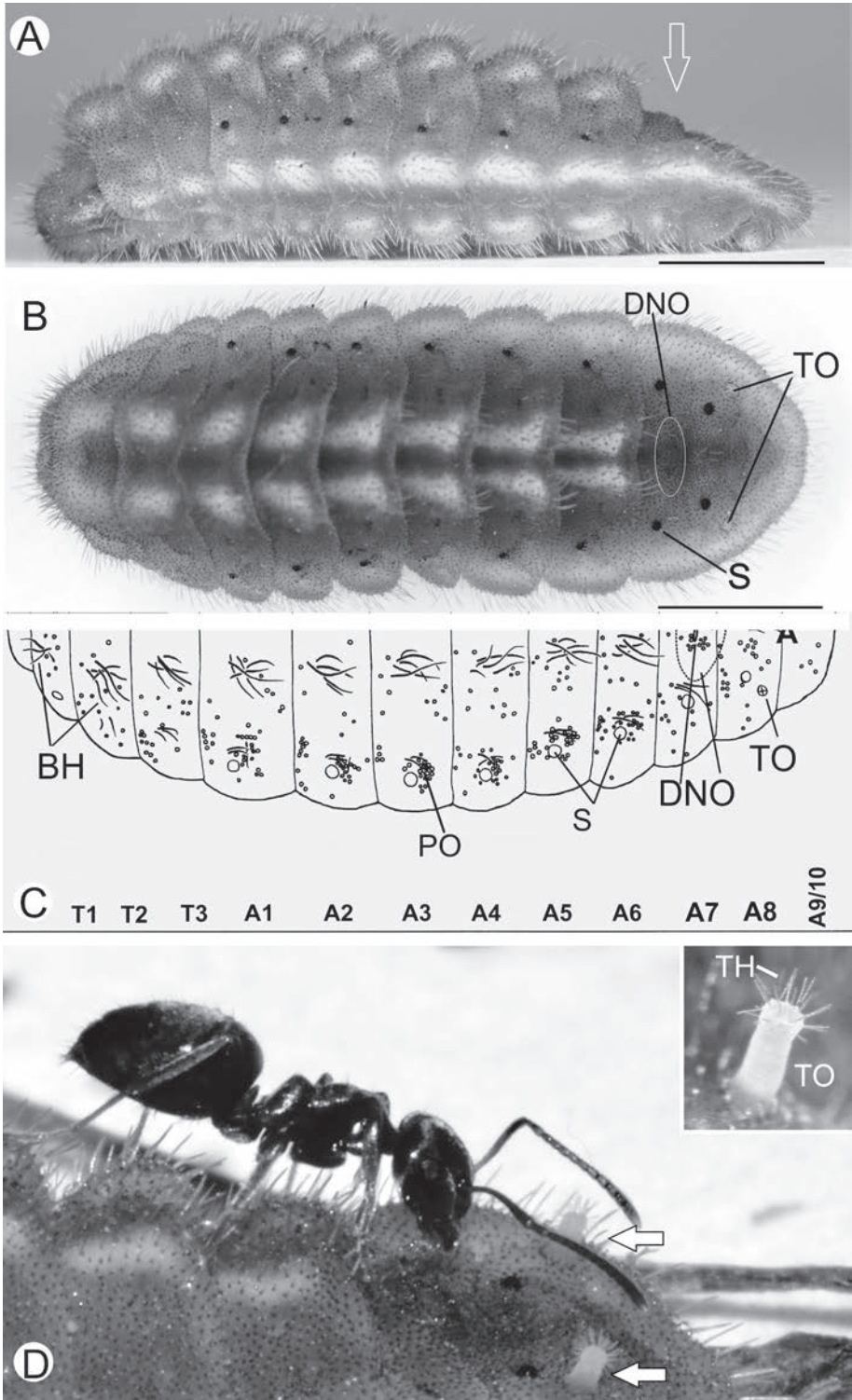
und für 1 h in frisches Fixativ überführt. Nach kurzer Waschung in 80 mM Natriumcacodylatpuffer und 3% Succrose, pH 7,25, wurden mit einem Mikroskalpell die letzten fünf Abdominalsegmente (einschließlich des 8. Segments) herausgeschnitten und diese für weitere 18 h bei + 4 °C im Fixans belassen. Danach wurden die Präparate mehrmals in frischem Puffer gewaschen und anschließend für 2 h in 2% Osmium-Tetroxid in 80 mM Natriumcacodylatpuffer nachfixiert. Nach dem Waschen und der Entwässerung der Präparate in einer Alkoholreihe erfolgte die Einbettung in Epon 812 (Details s. GNATZY et al. 2015).

LM: Ca. 1 µm dicke Schnitte wurden mit einer 1%igen Methylenblaulösung in 1%igem Natriumborat gefärbt (TRUMP et al. 1961).

TEM: Serien von ultradünnen Silber-Gold-Schnitten wurden mit einem Diamantmesser (DUPont) an einem Ultramikrotom (Ultra-cut E, Reichert-Jung, FRG) hergestellt. Die Schnitte wurden auf mit Pioloform beschichteten Schlitzblenden (1 mm) aufgezogen und

Abb. 1: Lage der myrmekophilen Organe bei Raupen von zwei *Polyommatus*-Arten. **A** Charakteristische „buckelige“ Gestalt einer Raupe (4. Lstd.) von *P. coridon*; Seitenansicht. Lage des dorsal gelegenen Nektarorgans (Pfeil). Der Maßstab entspricht der natürlichen Größe der Raupe. **B** Raupe von *P. coridon*. In der Dorsalansicht wird die asselförmige Gestalt deutlich. Die Position des dorsal gelegenen Nektarorgans (DNO) auf dem 7. bzw. der beiden Tentakelorgane (TO) auf dem 8. Abdominalsegment sind markiert. Stigmenöffnungen S. Der Maßstab entspricht der natürlichen Größe der Raupe. **C** Schematische Darstellung der myrmekophilen Organe auf dem Exoskelett einer Raupe von *P. icarus* (4. Lstd.); halbseitige Dorsalansicht. Abdominalsegmente (A1-A10), Thorakalsegmente (T1-T3), Borstenhaare (BH), dorsales Nektarorgan (DNO), Porenkuppelorgane (PO), Stigmenöffnungen (S), Tentakelorgan (TO). **D** Nahaufnahme vom Hinterende einer Raupe (4. Lstd.) von *P. coridon*. Eine Arbeiterin der Ameisenart *Lasius niger* bearbeitet das dorsale Nektarorgan. Beide Tentakelorgane sind voll ausgestülpt (Pfeile). **Inset:** Vollständig ausgestülptes Tentakelorgan (TO) mit zahlreichen Tentakelhaaren (TH); lichtmikroskopische Aufnahme.

Fig. 1: Position of the myrmecophilous organs in larvae of two *Polyommatus*-species. **A** Side view of a last instar (4th L) of *P. coridon* showing whose characteristic bulging shape. The position of the dorsal nectar organ on the 7th abdominal segment is indicated (arrow). Scale = natural size of the caterpillar. **B**. Caterpillar of *P. coridon*; dorsal view. Note the woodlice-like appearance. The position of the dorsal nectar organ (DNO) on the 7th and of the tentacle organs (TOs) on the 8th abdominal segment respectively is indicated. Pore cupola organs (PO), spiracles (S). Scale = natural size of the caterpillar. **C** Schematic drawing of the myrmecophilous organs on the exoskeleton of a caterpillar of *P. icarus* (4th instar); half-page dorsal view. Thoracal segments (T1-T3), abdominal segments (A1-A10), bristle hairs (BH), tentacle organ (TO), dorsal nectar organ (DNO); spiracle (S). **D** Close-up view of the posterior end of the abdomen of a last instar of *P. coridon*. A worker of the ant *Lasius niger* attending the dorsal nectar organ while the fully tentacle organs are everted (arrows). **Inset:** Fully everted tentacle organ (TO) with numerous tentacle hairs (TH); light microscopy image.



mit Uranylazetat und Bleizitrat kontrastiert. Die Schnitte wurden in einem Hitachi H 500 oder Phillips CM 12 Transmissionsmikroskop betrachtet.

REM: Für die rasterelektronenoptischen Untersuchungen wurden die Präparate wie für die TEM-Untersuchungen vorfixiert. Anschließend wurden die Präparate über eine Alkoholreihe entwässert und mit CO₂ und Amylacetat (2 x 15 min) in einem Polaron-Gerät Kritisch-Punkt getrocknet. Die getrockneten Präparate wurden mit beidseitig klebenden Kohleplättchen oder mit Tropfen einer Silber-Kohle-Emulsion (Plano Leit-C n. Göcke) auf Aluminiumhalter montiert, in einem Edwards Sputter Coater mit Gold „besputtert“ und in einem Feldemissionselektronenmikroskop (Hitachi S-4500) bei einer Beschleunigungsspannung von 1-5 kV betrachtet.

3. Ergebnisse

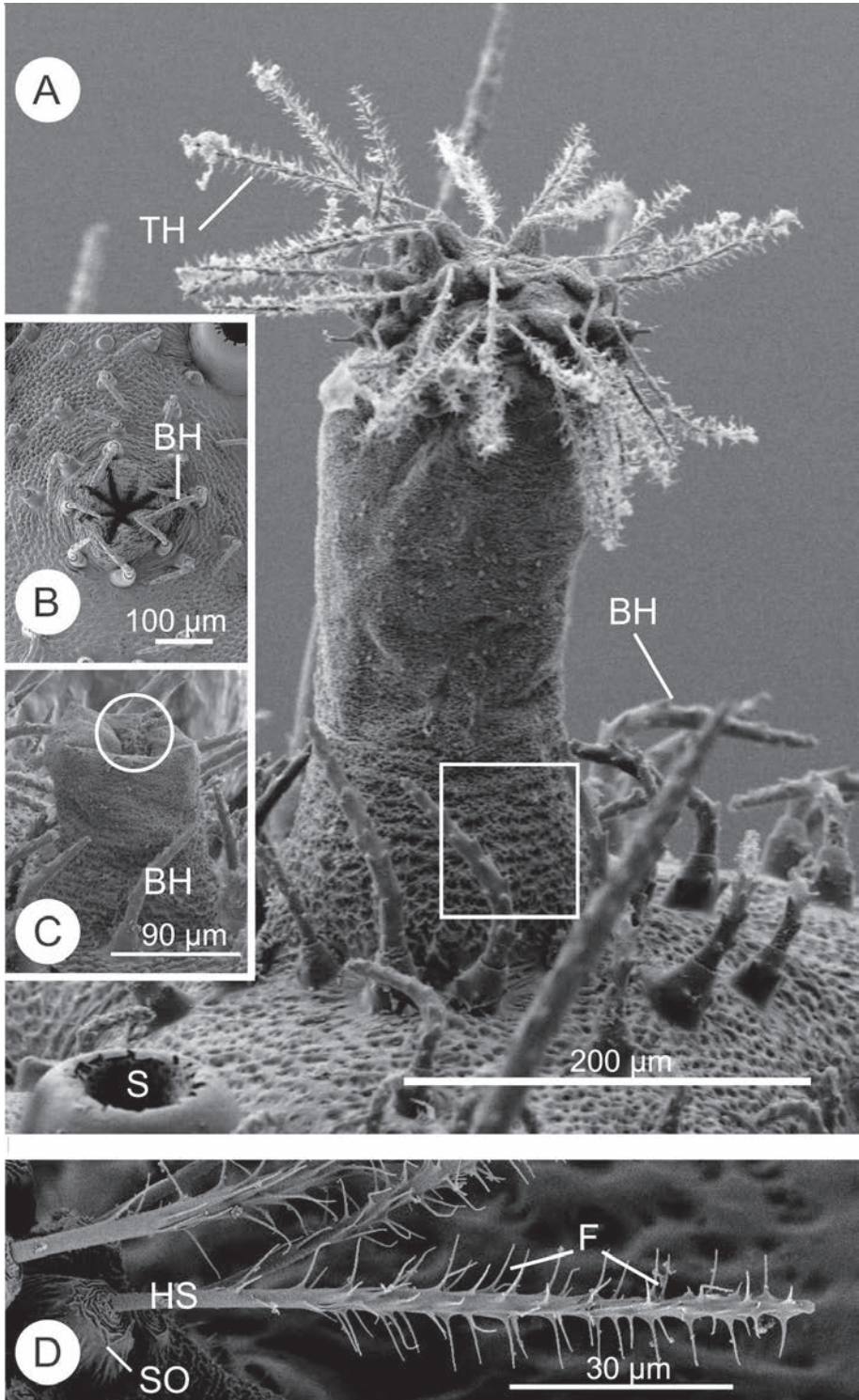
3.1. Äußere Morphologie der Raupen und Lage der myrmekophilen Organe

Die ca. 11-12 mm langen Raupen von *Polyommatus icarus* und *Polyommatus coridon* weisen im 3. und 4. (= letzten) Larvenstadium die

für Lycaeniden typische asselförmige Gestalt auf, für die die lateral verbreiterte, dorsal gewölbte Körperform charakteristisch ist (Abb. 1B). Im Ruhezustand halten die Raupen ihren im Vergleich zum übrigen Körper sehr kleinen, schwarz gefärbten Kopf unter dem Prothorakal-Schild eingezogen (Abb. 1A). Durch Herausschieben des Kopfes und Körperstreckung können die Raupen ihre Körperlänge jedoch nahezu verdoppeln. Die Schemazeichnung (Abb. 1C) gibt die Umrisse (linke Hälfte) eines letzten Larvenstadiums von *Polyommatus icarus* wieder (vgl. mit Abb. 1B). Das letzte Larvenstadium der beiden untersuchten *Polyommatus*-Arten besitzt alle myrmekophilen Organe wie sie bereits durch frühere Autoren beschrieben wurden (z. B. KITCHING & LUKE 1985). Dazu gehören: (a) das so genannte dorsale Nektarorgan (= Newcomer's organ; NEWCOMER 1912), das in der Mitte des 7. Abdominaltergits liegt, (b) die beiden ausstülpbaren Tentakelorgane, die dorsolateral auf dem 8. Abdominalsegment angeordnet sind und (c) zahlreiche Porenkuppelorgane, die auf der gesamten Oberfläche des Abdomens, besonders dicht aber um die Stigmen und das dorsale Nektarorgan herum, vorhanden sind.

Abb. 2: Tentakelorgane und Tentakelhaare von *Polyommatus icarus* (4. Lstd.). **A** Rasterelektronenoptische Aufnahme eines vollständig ausgestülpten Tentakelorgans. Der komplette Satz von Tentakelhaaren (> 20) ist sichtbar. Die sternförmig angeordneten Tentakelhaare (TH) stehen vertikal von der Spitze des TO ab. Nb. die Cuticula im Bereich der Basis des TO (Rechteck) ist gefaltet. Borstenhaare (BH), Stigmenöffnung (S). **B** REM-Aufnahme eines eingestülpten TO; Dorsalaufsicht. Nb. die Spitzen der stark gekrümmten Borstenhaare (BH) zeigen alle in Richtung der sternförmigen Vertiefung im Zentrum des TO. **C** REM-Aufnahme eines teilweise ausgestülpten TO; Seitenansicht. In der Mitte des zylinderförmigen Schafts des TO sind die Spitzen einiger Tentakelhaare sichtbar (Kreis). **D** Einzelnes Tentakelhaar. Oberhalb des kuppelförmigen Sockels (SO) weist der Haarschaft (HS) zahlreiche dornenförmige Fortsätze (F) auf.

Fig. 2: Tentacle organs and tentacle hairs of a larva (4th L) of *Polyommatus icarus*. **A** SEM picture of a fully everted tentacle organ. The complete set of tentacle hairs (> 20) is visible. The hairs (TH) are arranged vertically now in star-like rows at the tip of the tentacle organ. Note that the outer surface of the cuticle of the tentacle organ at its base is crumpled (rectangle). Bristle hairs (BH), spiracle (S). **B** SEM image of a fully retracted tentacle organ; dorsal view. Note that most of the tips of the highly curved bristle hairs (BH) point in direction of the slight star-shaped recess in the center of the tentacle organ. **C** SEM image of a partly everted tentacle organ; lateral view. In the middle of the cylindrical shaft of the tentacle organ the tips of some tentacle hairs are visible (circle). **D** Single tentacle hair showing the arrangement of the numerous spines originating from the hair shaft (HS) above the dome shaped hair socket (SO).



3.2. Die Tentakelorgane

Die blassgelb gefärbten Tentakelorgane heben sich gegenüber der mehr oder weniger intensiven grünen Färbung des Raupenkörpers deutlich ab (Abb. 1D). Die *Polyommatus*-Raupen stülpen ihre Tentakelorgane (TO) selten ohne äußeren Anlass aus. Die Raupen verhalten sich jedoch bei Anwesenheit von Futter suchenden Ameisenarbeiterinnen (beispielsweise von *Lasius niger*) anders. Wie bereits von FIEDLER (1990) festgestellt, stülpten die Raupen von *P. coridon* ihre TO im Vergleich zu *Polyommatus icarus* öfter aus und lösten regelmäßige Erregungsläufe aus. Die TO können gleichzeitig oder unabhängig voneinander ausgestülpt werden; gewöhnlich geschieht dies mit hoher Geschwindigkeit. Werden die Tentakelhaare eines ausgestülpten Tentakelorgans durch die Antennen einer Ameise berührt, wird das Tentakelorgan bereits ca. 80 ms nach der Berührung wieder zurückgezogen

3.2.1. Äußere Morphologie der Tentakelorgane

Auf rasterelektronenoptischen Bildern ist zu erkennen, dass von den Tentakelorganen, solange sie eingezogen sind, von außen lediglich eine kurze, zylinderförmige Erhebung sichtbar ist. Die Oberfläche dieses cuticularen Zylinders ist sternförmig gefaltet und in der Mitte kraterförmig ein-

gesenkt (Abb. 2B). Nach Einsetzen der Ausstülpphase eines TO sind dessen Haare zunächst in Form eines Bündels in der Mitte des Zylinders zu erkennen (Abb. 2C). Erst wenn sich das TO vollständig herausgeschoben hat, sind an seinem kegelförmigen, terminalen Abschnitt die kranzförmig angeordneten Tentakelhaare (hier bis zu 23; nach KITCHING & LUKE 1985: 18-20) deutlich sichtbar. Sie sind in etwa gleich lang (115 μm , $n = 3$) und stehen von der Spitzenregion waagrecht ab (Abb. 2A). Der Schaft jedes Tentakelhaares ist an seiner Basis, d. h. oberhalb seiner Eintrittsstelle in den Haarsockel, über eine Länge von ca. 11 μm ($n = 3$) völlig glatt. Der übrige Schaft bis zur Spitze ist hingegen mit kurzen, 6,7 μm ($n = 3$) langen Seitenhaaren besetzt, die senkrecht abstehen (Abb. 2D). Sie verleihen jedem Tentakelhaar und gleichzeitig dem Organ ein bürstenartiges Aussehen (s. Inset: Abb. 1D und Abb. 2A).

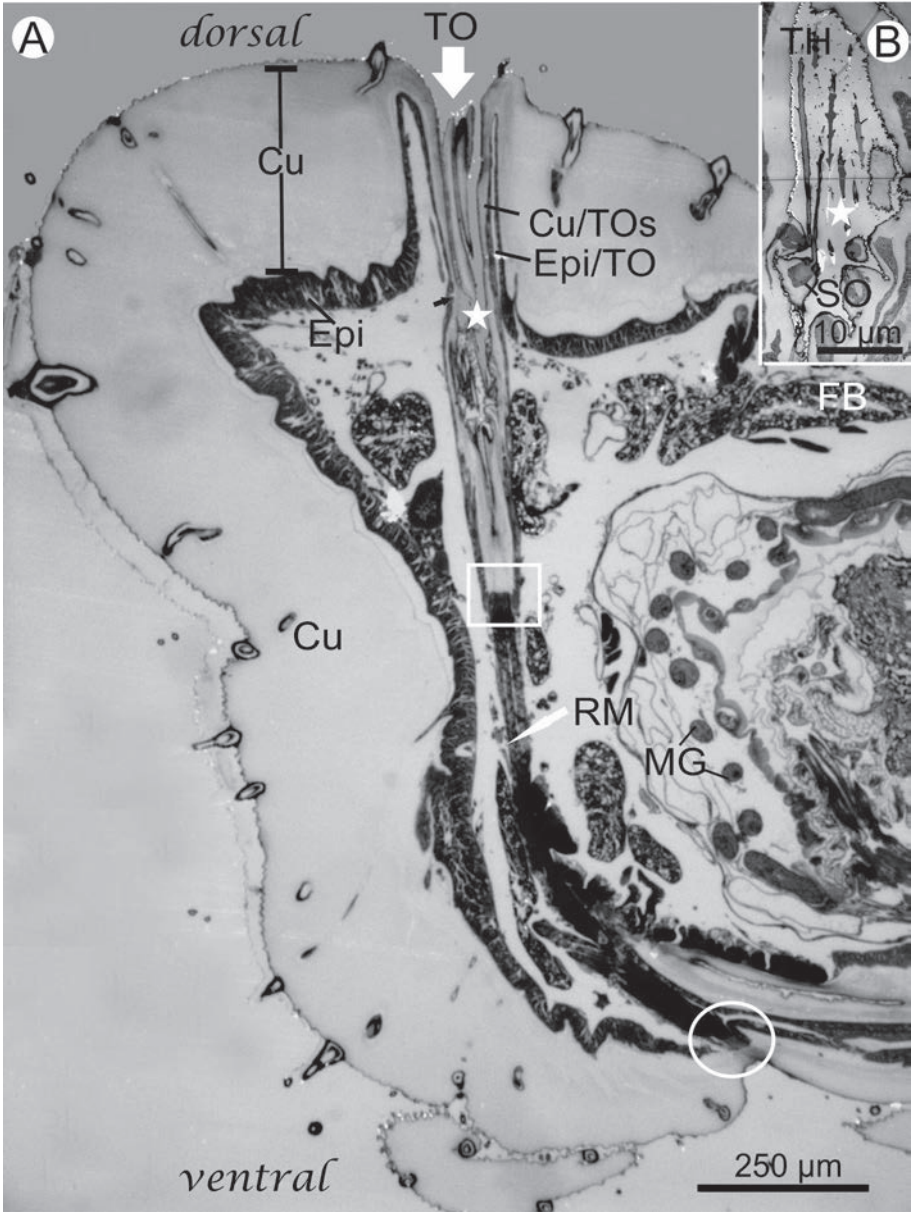
Wie Abbildung 2A zeigt, ist die Cuticula-Oberfläche des röhrenförmigen Tentakelorgans im unteren Abschnitt sehr runzelig strukturiert und geht dann in den deutlich weniger stark gefalteten Tentakel-Endabschnitt über.

3.2.3. Histologische Befunde

Abbildung 3A zeigt einen Querschnitt (linke Hälfte) durch das 8. Abdominal-Segment eines Raupenkörpers (L4). Am auffälligsten

Abb. 3: Das 8. Abdominalsegment von *Polyommatus icarus* (4. Lstd.). **A** Querschnitt (ca. 1 μm dick) durch die rechte Hälfte; lichtmikroskopische Aufnahme. Man beachte die sackförmige Einstülpung der Körperwand besteht aus dem vollständig eingezogenen Tentakelorgan (TO). Der zugehörige Rückziehmuskel (RM) ist in der aus verdickter Cuticula bestehenden Basis des Tentakelsacks verankert (Rechteck). Der Rückziehmuskel zieht durch den Hämolymphraum und endet ventral (Kreis) im Exoskelett der Raupe. Cuticula der Körperwand (Cu), Epidermis unter der Cuticula des Exoskeletts (Epi), Epidermis des Tentakelorgans (Epi/TO), Fettkörper (FB), quergeschnittene Malpighische Gefäße (MG) unterhalb einiger Längsmuskeln. **B** Längsschnitt durch ein vollständig zurückgezogenes Tentakelorgan; TEM-Aufnahme. Im Lumen des Tentakelsacks (Stern) sind einige Tentakelhaare (TH) zu erkennen, die jeweils aus einem kleinen, glockenförmigen Sockel (SO) entspringen. Nb. die senkrechte Stellung der Tentakelhaare (vgl. mit Abb. 5A, B).

Fig. 3: The 8th abdominal segment of a larva (4th L) of *Polyommatus icarus*. **A** Cross-section (~1 μm thick) through the left half; light microscopy picture. Note the sac-like invagination of the body



wall composed of the completely inverted tentacle organ (TO) inside. The related retractor muscle (RM) is mounted in the thickened part of the cuticle at the base of the tentacle sac (rectangle). The retractor muscle runs through the hemolymph space, until anchoring in the caterpillar's exoskeleton on the ventral side (circle). Cuticle of the body wall (Cu), epidermis (Epi) underlying cuticle of the exoskeleton, epidermis of tentacle organ (Epi/TO), fatbody (FB), cross sectioned Malpighian tubules (MG) below to some longitudinal muscles. **B** Fully retracted tentacle organ; low power TEM micrograph. In the lumen (asterisk) of the tentacle organ sac some tentacle hairs (TH) are visible, each arising from a small dome-shaped socket (SO). The hairs are in a folded up position (cf. Fig. 5A, B).

ist zum einen die mächtig entwickelte Cuticula des Exoskeletts, zum anderen das TO selbst. Die nur schwach angefärbte Cuticula des Exoskeletts weist eine Stärke von bis zu 300 μm auf, wobei die Cuticula-Oberfläche an vielen Stellen durch Sinnesborsten unterbrochen wird. Das eingezogene Tentakelorgan ragt mit seinem cuticularen und zellulären Apparat tief ins Körperinnere der Raupe. Während das einschichtige Epidermis-Epithel unter der mächtigen Cuticula des Exoskeletts bis zu 20 μm dick ist, nimmt seine Dicke im Bereich des TO kontinuierlich ab und umschließt schließlich den cuticularen Apparat des TO nur noch als dünne Schicht. Im Innern des Tentakelorgans selbst sind Anschnitte von Tentakelhaaren zu erkennen (Abb. 3B). Ein mächtiger Rückziehmuskel, der in der ebenfalls aus Cuticula bestehenden dicken Basis des TO verankert ist, zieht schräg nach unten, durchquert dabei den gesamten Hämolympхраum und endet schließlich ventral in der Cuticula des 8. Sternits (Abb. 3A; s. auch Abb. 4A).

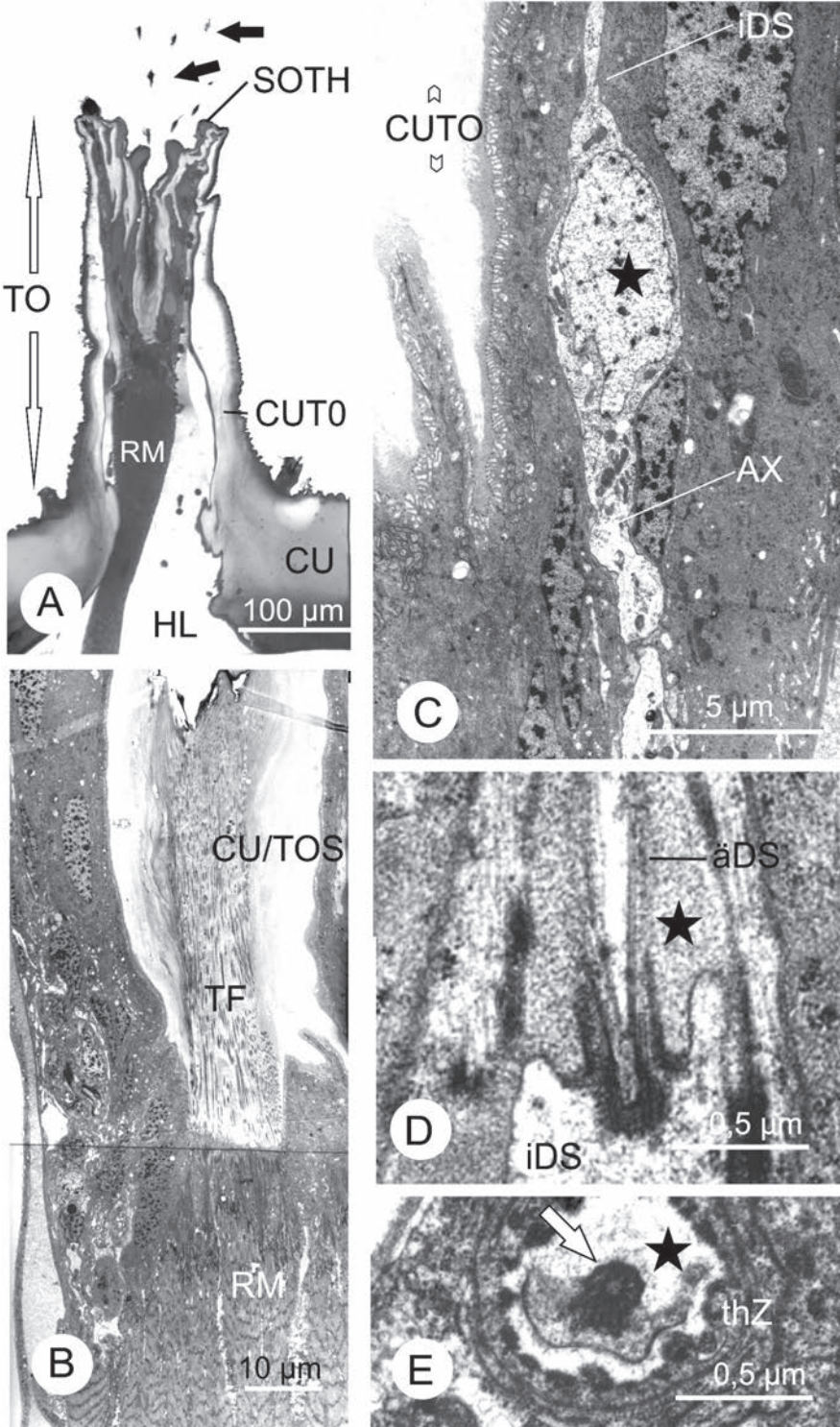
3.2.4. Die Tentakelhaare: Feinstrukturelle Befunde

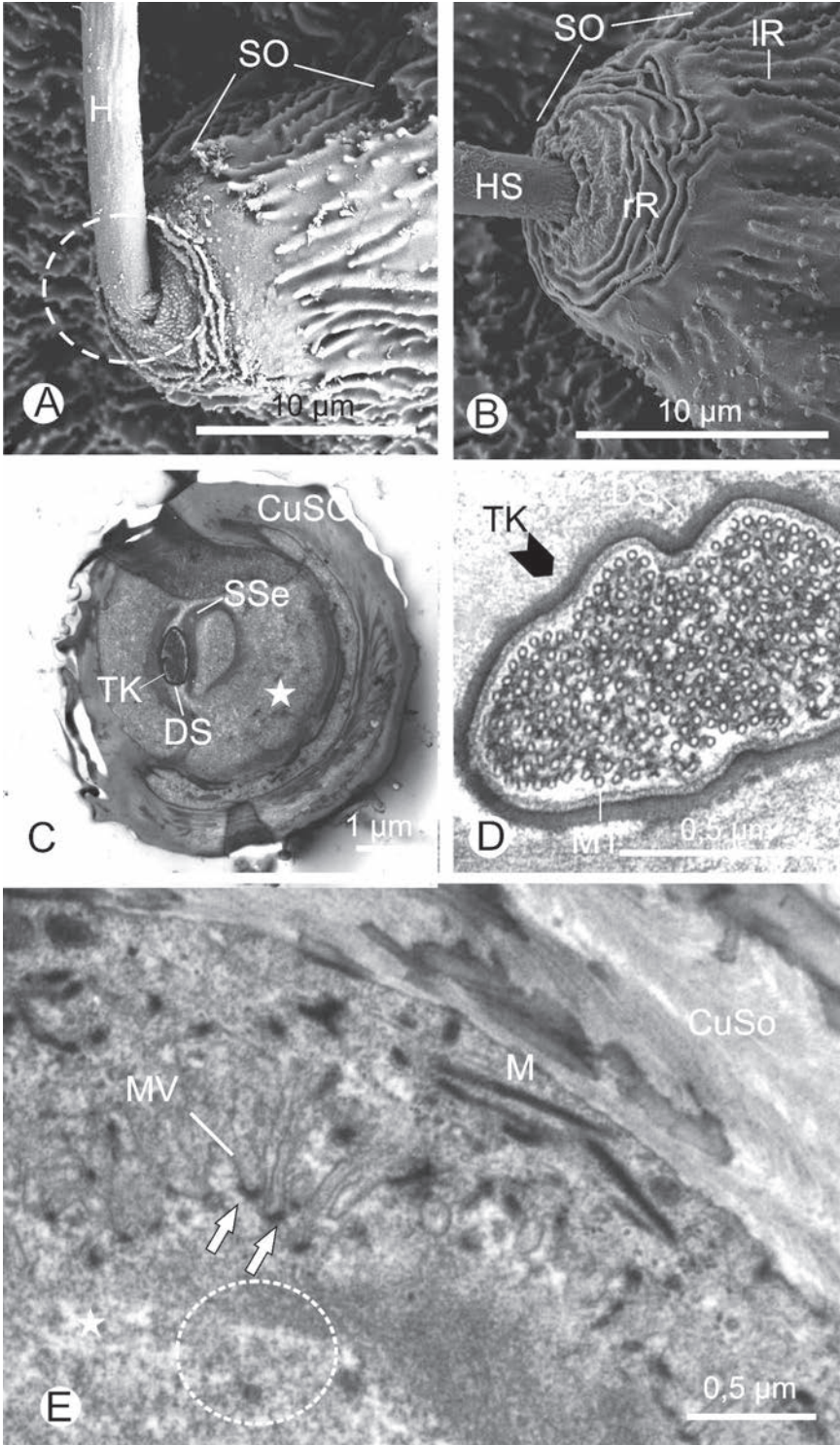
Auffälliges Merkmal der TO sind die langen, gefiederten Tentakelhaare. Der Schaft jedes Tentakelhaares inseriert jeweils in der Mitte eines cuticularen, glockenförmig geformten Sockels (Abb. 5A, B). Die Sockeloberfläche weist basisnah zahlreiche längs verlaufende Furchen auf und geht dann in eine schmale, glatte Zone über. Für den Apex des Sockels hingegen sind mehrere ringförmige Erhebungen charakteristisch, die konzentrisch unterhalb der Einlenkung des Haarschafts angeordnet sind (Abb. 5A, B). Drei Besonderheiten kennzeichnen den Haarschaft:

(a) Unmittelbar über der Eintrittsstelle in den Sockel ist er äußerst flexibel. Dadurch kann jedes Tentakelhaar, wenn das TO ins Innere des Raupenkörpers, d. h. in den Tentakelsack, eingezogen wird, um 90° abgeknickt werden (Abb. 5A). Somit können, bei eingestülptem TO, die mehr als 20 Tentakelhaare Platz spa-

Abb. 4: Feinstruktur des Tentakelorgans von *Polyommatus icarus* (4. Lstd.). **A** Semidicker Längsschnitt durch ein fast vollständig ausgestülptes Tentakelorgan; LM-Aufnahme. Man beachte die Anschnitte einiger Tentakelhaare (Pfeile) an der Spitze des TO. Der Rückziehmuskel (RM) durchzieht das Lumen des TO in Richtung Hämolympхраum (HL). Cuticula des Exoskeletts (CU), Cuticulawand des TO-Sacks (CU/TO), Sockel von Tentakelhaaren (SOTH). **B** Rückziehmuskel eines TO; Längsschnitt. Der Rückziehmuskel ist durch zahlreiche Tonofibrillen (TF) in der (verdickten) Cuticula, die die Basis des TO-Sacks (CU/TOS) bildet, fest verankert; TEM-Aufnahme. **C** Kern (Stern) und Zellsoma einer bipolaren Sinneszelle eines Tentakelhaares; TEM-Aufnahme. Axon (AX), Cuticulawand des TO-Sacks (CU/TO), inneres Dendritensegment (iDS). **D** Längsschnitt durch die Cilienbasis (Übergangsregion) auf dem der distale Basalkörper getroffen ist. Inneres (iDS) und äußeres Dendritensegment (äDS), innerer Rezeptorlymphraum (Stern). **E** Inneres Dendritensegment eines Tentakelhaares (Anschnitt) in Höhe des distalen Basalkörpers (Pfeil). Innerer Rezeptorlymphraum (Stern), innerster Hüllzelle (= thecogene Zelle) (thZ).

Fig. 4: Fine structure of the tentacle organ of a (4th) larva of *Polyommatus icarus*. **A** Semithick longitudinal section of an almost completely everted tentacle organ; light microscopy image. Note the side cuts of some tentacle hairs (arrows) at the tip of the (TO). The retractor muscle (RM) transverses the lumen of the TO towards hemolymph space (HL). Cuticle of the exoskeleton (CU), cuticle of the wall of the TO sac (CU/TOS), sockets of tentacle hairs (SOTH). **B** Longitudinal section showing the retractor muscle (RM) and its anchoring via numerous tonofibrills (TF) in the cuticle forming the base of the TO; TEM micrograph. **C** Nucleus and soma of a bipolar sensory cell (asterisk) of a tentacle hair; TEM micrograph. Axon (AX), wall of TO-sac (CU/TOS), inner (iDS) and outer dendritic segment (oDS); inner receptor lymph space (asterisk). **E** Inner dendrite segment of a tentacle hair sectioned just at the level of the distal basal body (arrow). Inner receptor lymph space (asterisk), innermost (= thecogene) enveloping cell (thZ).





rend, d. h. bündelartig, angeordnet werden (Abb. 3B). Wird ein Tentakelorgan jedoch vollständig ausgestülpt, richten sich die Tentakelhaare an der Spitze des TO auf und stehen nun waagrecht von der Außenwand des TO ab (Abb. 2A). Die Haarschäfte ragen nun (horizontal) aus dem Apex der Sockel in die sie eingelenkt sind (vgl. Abb. 5A mit Abb. 5B). (b) Das Lumen der Haarschäfte ist nicht kompakt, sondern hohl und mit flockigem Material gefüllt und enthält zudem zahlreiche Vesikel (Abb. 6A).

(c) Ungewöhnlich ist außerdem, dass die dünne Cuticula der Wand des Haarschafts, wenn auch nur vereinzelt Poren ($\varnothing \sim 45 \text{ nm}$) aufweist (Abb. 6A), die sowohl an rasterelektronenoptischen Präparaten wie auch an Dünnschnitten allerdings erst bei sehr hohen Vergrößerungen nachgewiesen werden konnten (Abb. 6A-C).

Im Übrigen weisen die Tentakelhaare das für einen Insekten-Mechanorezeptor typische Erscheinungsbild auf:

(1.) Jedes Tentakelhaar wird von einer bipolaren, mechanosensitiven Sinneszelle innerviert (Abb. 4C).

(2.) Der Dendrit der Sinneszelle ist durch eine kurze Ciliarstruktur in ein inneres und äußeres Dendritensegment gegliedert (Abb. 4D).

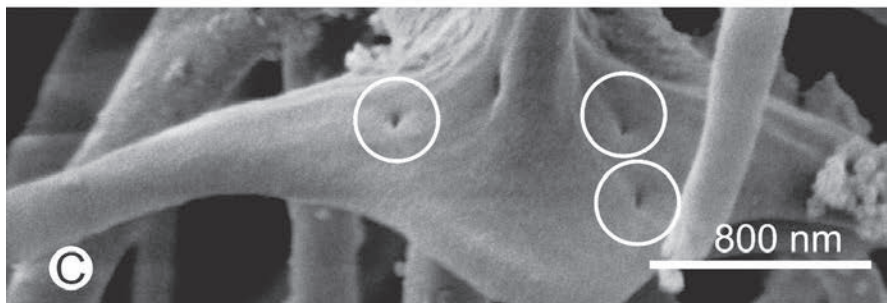
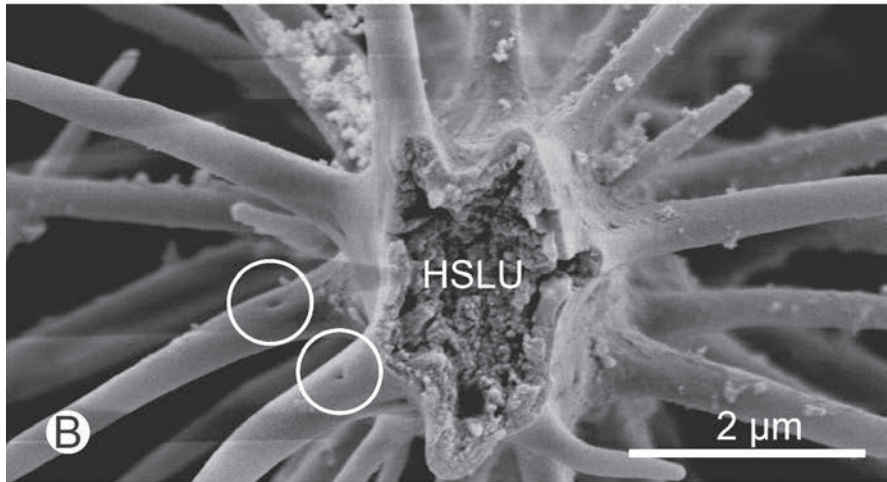
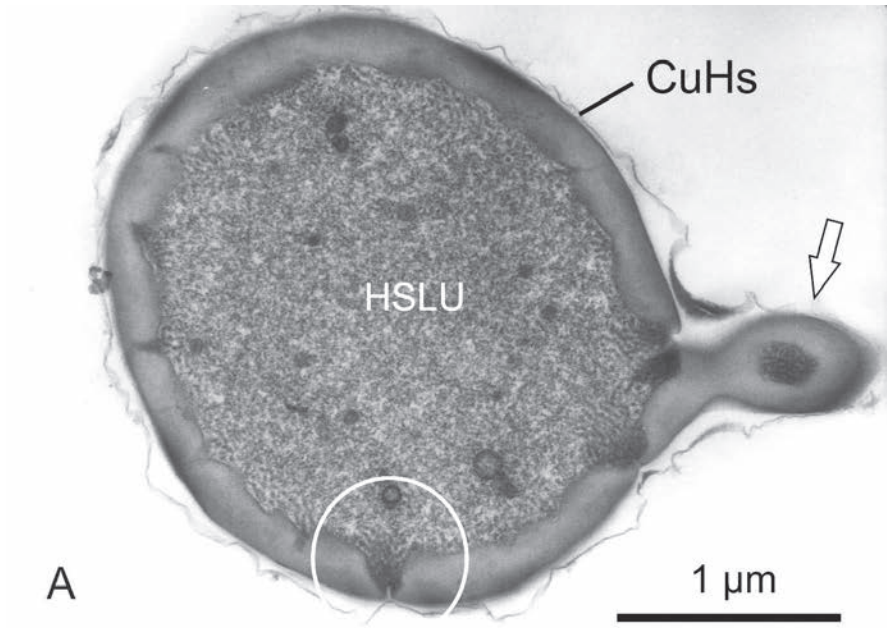
(3.) Das äußere Dendritensegment endet unmittelbar unterhalb der Haarbasis. In Höhe der Ciliarstruktur verengt sich der Dendrit und verändert sich zur Struktur eines nicht motilen Ciliums (9+2+0 Muster auf Querschnitten; s. Abb. 4E).

(4.) Das äußere Dendritensegment ist von einer so genannten Dendritenscheide umschlossen (Abb. 5C), ein Sekretionsprodukt der thekogenen Zelle.

(5.) Das äußere Dendritensegment enthält als eine modalitätsspezifische Struktur einen Tubularkörper (Abb. 5C). Dieser besteht aus einer Anhäufung von dicht gepackten Mikrotubuli, eingebettet in eine elektrodichte Matrix, die wiederum außen von Mikrotubuli umgeben ist (Abb. 5D).

Abb. 5 A-E SEM- und TEM-Aufnahmen der Tentakelhaare einer Raupe (4. Lstd.) von *Polyommatus icarus*. **A** Basis eines Tentakelhaares eines *eingezogenen* Tentakelorgans. Zu sehen ist, dass in dieser Situation der Haarschaft (HS) von dem glockenförmigen Sockel (SO) in einem Winkel von 90° (gestrichelter Kreis) absteht. **B** Basis eines *vollständig ausgestülpten* Tentakelorgans. NB. der Haarschaft steht nun in einer aufrechten Position, senkrecht zum Apex des Sockels (SO). Die Oberfläche des Sockels weist zahlreiche längs- (IR) bzw. ringförmig verlaufende Rippen (rR) auf. **C** Querschnitt durch das äußere Dendritensegment eines Tentakelhaares in Höhe des Tubularkörpers (TK). Cuticula des Sockels (CUSO), Dendritenscheide (DS), Sockelseptum (Sse), äußerer Rezeptorlymphraum (Stern). **D** Quer geschnittener Tubularkörper (TK) eines Tentakelhaares. NB. die zahlreichen Mikrotubuli (MT); TEM-Aufnahme. Dendritenscheide (DS). **E** Äußere Hüllzelle eines Tentakelhaares; Teilansicht. Zahlreiche Mikrovilli (MV) mit elektronendichten „plaques“ an ihren Spitzen (Pfeile) grenzen an den äußeren Rezeptorlymphraum (Stern). Mitochondrien (M), Vesikel im äußeren Rezeptorlymphraum (gestrichelter Kreis). Cuticula der Sockelstruktur (CUSO).

Fig. 5: Scanning and transmission electron micrographs of tentacle-hairs of the TO of a larva (4th L) of *Polyommatus icarus*. **A** Base of a tentacle-hair of a retracted tentacle organ showing that the hair shaft (HS) in this situation is bent at an angle of 90 degrees (dotted circle) from the dome shaped socket (SO). **B** Base of a tentacle-hair of a fully everted tentacle organ. Note that the hair shaft is in an upright position now perpendicular to the apex of the socket (So). The surface of the socket shows numerous longitudinal (IR) and parallel circular ridges (cR). **C** Section on a level with the tubular body (TK) within the outer dendritic segment. Cuticular wall of hair socket (CUSO), dendritic sheath (DS), socket septum (Sse), outer receptor lymph space (asterisk). **D** High power TEM-image showing the numerous microtubules of the tubular body (TK). Dendritic sheath (DS). **E** Outer enveloping cell of a tentacle hair; partial view. Numerous microvilli (MV) with electron dense plaques on their tips (arrows) touch the outer receptor lymph space (asterisk). Vesicles (dotted circle) in the outer receptorlymph space, mitochondria (M). Cuticle of the socket structure (CUSO).



Jedes TO besitzt zwei extrazelluläre Räume und zwar einen großen äußeren Rezeptorlymphraum (Abb. 5E) und einen kleinen inneren Rezeptorlymphraum, der sich um die Ciliebasis herum erstreckt (Abb. 4D, E). Zu jedem Tentakelhaar gehören Hüllzellen. Die innerste Hüllzelle bildet (während der Ontogenese) die Dendritenscheide, die mittlere (nach Abschluss der Ontogenese hier bereits degeneriert) den Haarschaft und die äußerste die Sockelstruktur (= Haarbalg; s. GNATZY & ROMER 1985). Die apikale Zellmembran dieser äußeren Hüllzelle grenzt an den äußeren Rezeptorlymphraum und ist zu zahlreichen Mikrovilli differenziert, die an ihrer Spitze elektronendichte Plaques aufweisen (Abb. 5E). In der Zelle fanden sich auch einige Vesikel.

Die Tentakelorgane werden ausgestülpt, indem die Raupe lokal den Hämolymphdruck erhöht. Das Einziehen des TO erfolgt durch Kontraktion des mächtigen Retraktormuskels (Länge ca. 650 µm). Der setzt in der Cuticula im basalen Bereich des TO an und hat sein Widerlager in der Cuticula auf der Ventralseite des Raupenexoskeletts (s. Abb. 3A). Anhand von Längs- und Querschnittserien ließ sich rekonstruieren, wie der Rückziehmuskel im basalen Abschnitt des cuticularen Apparates des Tentakelorgans verankert ist. So ist der Retraktormuskel, solange er frei im Hämolymphraum verläuft, kompakt, sobald er aber die verdickte Cuticula an der Basis des Tentakelorgans erreicht hat, geht

er in eine Vielzahl von Tonofilamenten über, die wiederum zu drei, bisweilen zu vier deutlich voneinander abgesetzten Bündeln auffächern, welche dann (etwa 80 µm) tief in die Cuticula der Tentakelorganbasis eindringen (Abb. 4B).

4. Diskussion

Ein gemeinsames Merkmal der Lycaeniden ist u. a. ein Paar ausstülpbarer Tentakelorgane, dorsolateral auf dem 8. Abdominalsegment (COTTRELL 1984). Gewöhnlich sind die TO im Exoskelett verborgen; werden sie ausgestülpt, exponieren sie an ihrer Spitze eine Vielzahl von gefiederten Borsten oder Tentakelhaaren.

4.1. Histologie und Feinstruktur der Tentakelorgane

Es gibt nur wenige Untersuchungen, die sich mit der Histologie der TO und ihrer Haare befassen (NEWCOMER 1912; ERHARDT 1914; ROSS 1964; MALICKY 1969). Ein möglicher Grund hierfür dürfte sein, dass die Cuticula der *Polyommatus*-Raupenabdomina außergewöhnlich dick ist (~ 300 µm) zumindest verglichen mit der durchschnittlichen Cuticuladicke (~ 20 µm) der meisten Raupen von anderen Schmetterlingsarten. Dies machte bis in die 1960er-Jahre das Schneiden von konventionell, d. h. in Paraffin eingebetteten Objekten sehr schwer. Obwohl seit den frü-

Abb. 6: TEM- und REM-Aufnahmen von Tentakelhaaren einer Raupe (4. Lstd.) von *Polyommatus icarus*. **A** Querschnitt durch die cuticulare Wandung eines Haarschafts. Man beachte die Pore (Kreis) in der dünnen Wandung sowie flockiges Material und Vesikel im Haarschaftlumen (HSLU). **B, C** Hochauflösende REM-Aufnahmen von Tentakelhaaren. **B** Hier ist das Tentakelhaar an seiner Spitze aufgebrochen. Man beachte die zahlreichen Vesikel, die das Haarschaftlumen (HSLU) ausfüllen und die Poren in den dornartigen Fortsätzen des Haarschafts. **C** Spitze eines Tentakelhaares mit Poren in der Cuticula (Kreise).

Fig. 6: TEM and REM images of tentacle hairs of a larva (4th L) of *Polyommatis icarus*. **A** Cuticular wall of a hair shaft; cross section. Note the pore (circle) in the thin cuticular wall of the hair shaft as well as fluffy material and vesicles in the lumen of the hair shaft (HSLU). **B, C** High power SEM images of tentacle hairs. **B** This tentacle hair is broken off at its summit. Note the numerous vesicles which fill the hair shaft lumen (HSLU) and as well as the pores (circles) in the spines originating from the hair shaft. **C** Tip of a tentacle hair with pores (circles) in the cuticle.

hen 1970er-Jahren, u. a. mit der Einführung der Kunstharzeinbettung, eine Technik für das Schneiden von sehr harten cuticularen Strukturen zur Verfügung stand, gibt es bis heute keine TEM-Untersuchungen der TO. Im Gegensatz dazu finden sich in der Literatur zahlreiche rasterelektronenoptische Untersuchungen von TO samt ihren Tentakelhaaren (s. BALLMER & PRATT 1988; FIEDLER 1988; KITCHING & LUKE 1985; DE VRIES et al. 1986). Sie wurden mit Rastermikroskopen, ausgerüstet mit Wolframkathoden, durchgeführt, die jedoch hohe Beschleunigungsspannungen (> als 15 kV) benötigten. Dadurch kam es zu starken Aufladungen der Präparate. Aus diesem Grund waren hochauflösende Aufnahmen (> 10.000 x) nicht möglich. Erst seit der Einführung von Feldemissionskathoden sind – wie die vorliegende Arbeit zeigt – hochauflösende Aufnahmen bei gleichzeitig geringer Beschleunigungsspannung (1-5 kV) möglich, ohne dabei fragile Strukturen zu zerstören.

4.2. Die Feinstruktur der Tentakelhaare

In der vorliegenden Arbeit wird erstmals gezeigt, dass jedes der über 20 Tentakelhaare pro Tentakelorgan von einer bipolaren mechanosensitiven Sinneszelle innerviert wird. Deren äußeres Dendritensegment endet seitwärts, an der Basis des Haarschafts, im sogenannten Häutungskanal (GNATZY & ROMER 1985). Das äußere Dendritensegment enthält in seinem terminalen Abschnitt einen Tubularkörper, wie er für cuticulare Mechanorezeptoren von Insekten typisch ist (GNATZY & TAUTZ 1980). Unmittelbar unter der Haarbasis ist außerdem ein Sockelseptum ausgebildet, dem eine wesentliche Rolle bei der Reizübertragung zukommt (s. GAFFAL & THEISS 1978). Das vollständig von einer cuticularen Dendritenscheide umgebene äußere Dendritensegment zieht durch den äußeren Rezeptorlymphraum. In früheren Arbeiten wurde diese Dendriten-

scheide als Sekretionskanal („internal cuticular duct“) fehlinterpretiert (s. HINTON 1951). Die Tentakelhaare haben viele feinstrukturelle Eigenschaften (s. o) mit anderen cuticularen Mechanorezeptoren von Insekten gemeinsam, beispielsweise den cercalen Fadenhaaren von Grillen (GNATZY & TAUTZ 1980; GNATZY & HUSTERT 1989). Dennoch gibt es einige morphologische Eigenschaften, die ungewöhnlich sind: (a) das Lumen des Haarschafts enthält sehr viel flockiges Material und außerdem multivesikuläre Körper und (b) die cuticulare Wandung des Haarschafts weist Poren ($\varnothing \sim 45$ nm) auf. Die Poren ließen sich auch auf den seitlichen Fortsätzen identifizieren. Ihre geringe Größe und Anzahl sprechen dafür, dass durch sie nur kleinste (Wachs-?) Sekretmengen abgegeben werden können. Nach Ansicht von HENNIG (1983a, b), DE VRIES (1984) und KITCHING & LUKE (1985) geben die Tentakelorgane eine chemische Substanz ab, die ein Ameisen-Alarmpheromon nachahmt. Allerdings ließen sich bis heute, trotz wiederholter Versuche, keine dem entsprechende flüchtige Substanzen von den TO von Bläulingsraupen nachweisen.

4.3. Funktion der Tentakelorgane

Wie die eigenen, mehr exkursorischen Beobachtungen sowie die gründlichen Untersuchungen von FIEDLER & MASCHWITZ (1987) zeigen, werden die Raupen von *Polyommatus coridon* nur von bestimmten Ameisenarten aufgesucht. Dabei werden die Raupen intensiv betriillert, besonders am dorsalen Nektarorgan, aber auch am gesamten Körper. Vielfach bearbeiteten die Ameisen diese Stellen mit ihren Mandibeln. Aggressives Verhalten der Ameisen (Beißen, Stechen, Verspritzen von Ameisensäure) oder Abwehrverhalten kam nie vor. Vielmehr beobachteten FIEDLER & MASCHWITZ (1987) in solchen Situationen sogenannte „excited runs“, d. h. sobald Ameisen (*Pla-*

giolepis pygmaea) die ausgestülpten TO (von *P. coridon*) mit ihren Antennen berührten, begannen diese unmittelbar danach für 1-5 s mit bis zu dreifacher Geschwindigkeit über oder um die Bläulingsraupen zu laufen.

Es gibt zwei konkurrierende Hypothesen was die Rolle der TO in den Beziehungen zwischen myrmekophilen Bläulingsraupen und Ameisen betrifft. Die erste, ursprünglich durch THOMANN (1901) und ERHARDT (1914) propagiert, ging davon aus, dass die Tentakelorgane, genauer gesagt die Tentakelhaare, einen Duft abgeben, der Ameisen die Anwesenheit einer Honig produzierenden Raupe signalisiert. HINTON (1951) kommt zu dem Schluss, dass die Histologie der so genannten pyriformen Zellen an der Basis der Tentakelhaare und insbesondere deren "sclerotised ducts" für eine aktive Abgabe von Duftsubstanzen spricht. Die zweite Hypothese, u. a. präsentiert durch MALICKY (1970), geht davon aus, dass die Tentakelorgane möglicherweise lediglich rudimentäre Strukturen sind, die sich aus Organen entwickelt haben, wie sie von BOURQUIN (1953), BRUCH (1926) und ROSS (1964) bei verschiedenen Riodiniinae gefunden wurden.

In ihrer Arbeit über die Funktion der TO griffen FIEDLER & MASCHWITZ (1987) die ursprüngliche Hypothese auf und argumentieren, dass "when the tentacle organs release secretions as suggested above, there must exist glandular structures on them" (FIEDLER & MASCHWITZ 1987; S. 413). Ihrer Meinung nach sind dafür entweder die Tentakelhaare selbst mit ihren von ERHARDT (1914) beschriebenen drüsigen, pyriformen Zellen an deren Basen oder aber Drüsen in der Wandung des TO-Sacks mögliche Kandidaten.

Wie aus den nun vorliegenden feinstrukturellen Daten hervorgeht, entspricht "the cuticular duct" der pyriformen (flaschenförmige) Zelle (= äußere Hüllzelle i. d. Arbeit) der Tentakelhaare der Dendritenscheide

(vgl. dazu Abb. 5C, D mit Fig. 6 in HINTON 1949; übernommen aus ERHARDT 1914). Die Dendritenscheide entspricht jedoch nicht dem Ausführkanal ("conducting canal"), wie er für epidermale Drüsen von Typ 3 (NOIROT & QUENNEDY 1974; s. auch GNATZY & ROMER 1985) charakteristisch ist. Die vorliegenden Befunde zeigen vielmehr, dass die Tentakelhaare wie ein typischer Insekten-Mechanorezeptor gebaut sind (s. GNATZY & HUSTERT 1989; KEIL 2012).

Die Tentakelhaare weisen allerdings einige feinstrukturelle Besonderheiten auf wie (a) flockiges Material und eine Vielzahl von Vesikeln im Lumen des Haarschafts und (b) feine – wenn auch nur wenige – Poren in der cuticularen Wandung des Haarschafts und den Seitenverzweigungen. Wandporen im Haarschaft eines Insektenmechanorezeptors sind bisher nicht beschrieben worden. Möglicherweise werden durch die feinen Poren geringe Mengen von Schmierstoffen abgegeben, die dazu dienen könnten, die Tentakelhaare und deren feine Dornen geschmeidig zu machen. Außerdem könnten sie dazu dienen, ein Verkleben der Tentakelhaare während der häufigen Aus- und Einstülpvorgänge der TOs zu verhindern. Die feinstrukturellen Befunde unterstützen jedoch nicht die Annahme einer ausgeprägten Drüsenfunktion der Tentakelorgane oder Tentakelhaare und die Abgabe größerer Mengen von Substanzen (beispielsweise von Allomonen) bei ihren Interaktionen mit Ameisen.

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. KONRAD FIEDLER (früher Universität Bayreuth, jetzt Universität Wien) und Dr. KLAUS G. SCHURIAN (Frankfurt) für die großzügige Überlassung von *Polyommatus*-Raupen. Dank auch an Herrn Prof. Dr. ULRICH MASCHWITZ für die kritische Durchsicht eines ersten Manuskriptentwurfs, zahlreiche konstruktive Hinweise und die Determination der

Ameisenart. Ebenso Dank an OLAF DITTBERNER (†) und MARION STÖHR für sorgfältige technische Unterstützung und an MANFRED RUPPEL für exzellente Arbeit am Rasterelektronenmikroskop.

Literatur

- BALLMER, G.R., & PRATT, G.F. (1988): A survey of the last instar larvae of the Lycaenidae (Lepidoptera) of California. *Journal of Research on the Lepidoptera* 27: 1-81.
- BOURQUIN, F. (1953): Notas sobre la metamorphosis de *Hamearis susanae* Orfila, 1953 con oruga mirmecófila (Lep. Rhiodin). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina* 16: 83-87.
- BRUCH, C. (1926): Orugas mirmecofilas de *Hamearis epulus signatus* Stich. *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina* 1: 2-9.
- COTTRELL, C.B. (1984): Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. *Zoological Journal of the Linnean Society* 79: 1-57.
- DANIELS, H., GOTTSBERGER, G., & FIEDLER, K. (2005): Nutrient composition of larval nectar secretions from three species of myrmecophilus butterflies. *Journal of Chemical Ecology* 31: 2805-2821.
- DE VRIES, P.J. (1984): Of crazy-ants and Curetinae: are *Curetis* butterflies tended by ants? *Zoological Journal of the Linnean Society* 79: 59-66.
- DE VRIES, P.J., HARVEY, D.J., & KITCHING, I.J. (1986): The ant associated epidermal organs on the lycaenid butterfly *Curetis regala* Evans. *Journal of Natural History* 20: 621-633.
- ERHARDT, R. (1914): Über die Biologie und Histologie der myrmecophilen Organe von *Lycaena orion*. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg im Breisgau* 20: 90-98.
- FIEDLER, K. (1988): The preimaginal epidermal organs of *Lycaena tityrus* (Poda, 1761) and *Polyommatus coridon* (Poda, 1761) (Lepidoptera: Lycaenidae) – a comparison. *Nota Lepidopterologica* 1:100-116.
- FIEDLER, K. (1990): Effects of larval diet on myrmecophilous qualities of *Polyommatus icarus* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae). *Oecologia* 83: 284-287.
- FIEDLER, K. (1991): Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionidae). *Bonner Zoologische Monographien* 31: 1-210.
- FIEDLER, K., & MASCHWITZ, U. (1987): Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). III. New aspects of the function of the retractile tentacular organs of Lycaenid larvae. *Zoologische Beiträge, N. F.* 31: 409-416.
- FIEDLER, K., & MASCHWITZ, U. (1989): Functional analyses of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae) I. Release of food recruitment in ants by lycaenid larvae and pupae. *Ethology* 80: 71-80.
- FIEDLER, K., & MASCHWITZ, U. (1990): Quantitative Analyse myrmecophiler Parameter in Assoziationen von Bläulingsraupen (Lepidoptera: Lycaenidae) mit Ameisen. *Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft* 83: 614-615.
- GAFFAL, K.P., & THEISS, J. (1978): The tibial thread-hairs of *Acheta domesticus* L. (Saltatoria, Gryllidae). The dependence of stimulus transmission and mechanical properties on the anatomical characteristics of the socket apparatus. *Zoomorphologie* 90: 41-51.
- GNATZY, W., & HUSTERT, R. (1989): Mechanoreceptors. Pp. 198-226 in: HUBER, F., MOORE, TH. E., & LOHER, W. (ed.). *Crickets behavior and neurobiology*. Cornell University Press, Ithaca, London.
- GNATZY, W., & ROMER, F. (1985): Cuticle: formation, moulting and control. Pp. 638-684 in: BEREITER-HAHN, J., MATOLTSY, A.G., & RICHARDS, K.S. (eds). *Biology of the Integument*. Vol. 1: Invertebrates. Springer, Heidelberg.
- GNATZY, W., & TAUTZ, J. (1980): Ultrastructure and mechanical properties of an insect mechanoreceptor: Stimulus transmitting structures and sensory apparatus of the cercal filiform hairs of *Gryllus*. *Cell and Tissue Research* 213: 441-463.
- GNATZY, W., MICHELS, J., VOLKNANDT, W., GOLLER, S., & SCHULZ, S. (2015): Venom and Dufour's glands of the emerald cockroach wasp *Ampulex compressa* (Insecta, Hymenoptera, Sphecidae): Structural and biochemical aspects. *Arthropod Structure & Development* 44: 491-507.
- HENNIG, S.F. (1983a): Biological groups within the Lycaenidae (Lepidoptera). *Journal of the*

- Entomological Society of Southern Africa 46: 65-85.
- HENNIG, S.F. (1984b): Chemical communication between lycaenid larvae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 46: 341-366.
- HINTON, H.E. (1951): Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera – a summary. *Proceedings and Transactions of the South London Entomological and Natural History Society 1949-50*: 111-175.
- KEIL, T.H. (2012): Sensory cilia in arthropods. *Arthropod Structure & Development* 41: 515-534.
- KITCHING, R.L. (1983): Myrmecophilous organs of the larvae and pupa of the lycaenid butterfly *Jalmenus evagoras* (Donovan). *Journal of Natural History* 17: 471-481.
- KITCHING, R.L., & LUKE, B. (1985): The myrmecophilous organs of the larvae of some British Lycaenidae (Lepidoptera): a comparative study. *Journal of Natural History* 19: 259-276.
- MASCHWITZ, U., & FIEDLER, K. (1988): Koexistenz, Symbiose, Parasitismus: Erfolgsstrategien der Bläulinge. *Spektrum der Wissenschaft* 5: 56-66.
- MASCHWITZ, U., WÜST, M., & SCHURIAN, K. (1975): Bläulingsraupen als Zuckerlieferanten für Ameisen. *Oecologica* 18: 17-21.
- MALICKY, H. (1969): Versuch einer Analyse der ökologischen Beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formicidae (Hymenoptera). *Tijdschrift voor Entomologie* 112: 213-298.
- MALICKY, H. (1970): New aspects on the association between lycaenid larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of the Lepidopterists Society* 24: 190-202.
- NEWCOMER, E.J. (1912): Some observations on the relations of ants and lycaenid caterpillars and a description of the relational organs of the latter. *Journal of the New York Entomological Society* 20: 31-36.
- VAN NIEUKERKEN, E.J., KAILA, L., KITCHING, I.J., KRISTENSEN, N.P., LEES, D.C., MINET, J., MITTER, C., MUTANEN, M., REGIER, J.C., SIMONSEN, T.J., WAHLBERG, N., YEN, S.-H., ZAHIRI, R., ADAMSKI, D., BAIXERAS, J., BARTSCH, D., BENGTTSSON, B.Å., BROWN, J.W., BUCHELL, S.R., DAVIS, D.R., DE PRINS, J., DE PRINS, W., EPSTEIN, M.E., GENTILI-POOLE, P., GIELIS, C., HÄTTENSACHWILER, P., HAUSMANN, A., HOLLOWAY, J.D., KALLIES, A., KARSHOLT, O., KAWAHARA, A.Y., KOSTER, J.C., KOZLOV, M.V., LAFONTAINE, J.D., LAMAS, G., LANDRY, J.-F., LEE, S., NUSS, M., PARK, K.-T., PENZ, C., ROTA, J., SCHINTELMEISTER, A., SCHMIDT, B.C., SOHN, J.-C., SOLIS, M.A., TARMANN, G.M., WARREN, A.D., WELLER, S., YAKOVLEV, R.V., ZOLOTUHIN, V.V., & ZWICK, A. (2011): Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa* 3148: 212-221.
- NOIROT, C., & QUENNEDEY, A. (1974): Fine structure of insect epidermal glands. *Annual Review of Entomology* 19: 61-80.
- PIERCE, N.E. (1984): Amplified species diversity: a case study of an Australian lycaenid butterfly and its attendant ants. *Symposium of the Royal Entomological Society of London* 11: 197-200.
- PIERCE, N.E., BRABY, M.F., HEATH, A., LOHMAN, D.J., MATHEW, J., RAND, D.B., & TRAVASSOS, M.A. (2002): The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology* 47: 733-771.
- PIERCE, N.E., & NASH, D.R. (1999): The Imperial Blue: *Jalmenus evagoras* (Lycaenidae). Pp. 279-315 in: KITCHING, R.L., SHEERMAYER, E., JONES, R.E., & PIERCE, N.E., (eds). *The Biology of Australian Butterflies*. CSIRO Press, Sydney.
- ROSS, G. (1964): Life history studies on Mexican Butterflies. II. Early stages of *Anatole rossi*, a new myrmecophilous Metalmark (Lepidoptera: Riodinidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 3: 81-94
- THOMANN, H. (1901): Schmetterlinge und Ameisen. Beobachtungen über eine Symbiose zwischen *Lycaena argus* L. and *Formica cinerea* MAYR. *Jahresberichte der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden* 44: 1-40.
- TRUMP, B.F., SMUCKLER, E.A., & BENDITT, E.P. (1961): A method for staining epoxy sections for light microscopy. *Ultrastructure Research* 5: 334-343.
- WARNECKE, G. (1932/33): Übersicht über die bisher als myrmekophil bekannt gewordenen paläarktischen Schmetterlingsraupen der Familie Lycaenidae. *Internationale entomologische Zeitschrift, Guben* 26: 165-171,

215-219, 238-242, 285-291, 375-378, 431-433,
460-462, 479-480, 514-516. 27, 44-46, 121-
127, 145-150, 178-180, 305-309.

YAMAGUCHI, S. (1988): The life histories of five
myrmecophilous lycaenid butterflies of Japan.
Kodansha, Tokyo.

Prof. Dr. Werner Gnatzy
Institut für Ökologie, Evolution und
Diversität
Johann Wolfgang Goethe-Universität
Max-von-Laue-Str. 13
D-60438 Frankfurt am Main
E-Mail: W.Gnatzy@bio.uni-frankfurt.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Gnatzy Werner

Artikel/Article: [Die Feinstruktur der Tentakelorgane myrmekophiler Bläulingsraupen. The Fine Structure of the Tentacular Organs of Caterpillars of Myrmecophilous Lycaenidae 23-42](#)