

6 Abschließende Diskussion

In den vorangehenden Kapiteln wurden Untersuchungen an Blattkäfern (Coleoptera: Chrysomelidae) des Taxons Galerucinae vorgestellt, in deren Zentrum die Morphologie von larvalen Wehrstrukturen (Kap. 2) und deren ökologischer Relevanz (Kap. 3 und 4) steht. Außerdem wurden Stammbaumhypothesen der Arten mit larvalen Wehröffnungen präsentiert, die aus der kombinierten Auswertung von drei DNA-Sequenzdatensätzen hervorgegangen waren (Kap. 5).

Im folgenden werden die Befunde aus der vorliegend dokumentierten Untersuchung unter drei Aspekten betrachtet:

- Welche Strukturen werden allgemein als Drüsen bezeichnet, und sind die Strukturen der Sermylini demnach Wehrdrüsen?
- In welchem Zusammenhang stehen die larvalen Wehröffnungen mit Überlebensstrategien, die von Beobachtungen an und Versuchen mit den lebend untersuchten Arten der Sermylini-Larven abgeleitet werden?
- Sind die Sermylini eine monophyletische Gruppe?

Wie in Kap. 2 bereits dargestellt wurde, hat Takizawa (1972) eine Einteilung von Galerucinae aufgrund der Präsenz und Anordnung von larvalen Wehröffnungen sowie der Anordnung von Larvalskleriten vorgeschlagen. Daraus wurde deutlich, daß die Arten seiner ‚drüsentragenden Gruppen‘ sämtlich der Tribus Sermylini nach Seeno & Wilcox (1982) zugeordnet werden:

<u>Takizawa (1972)</u>	<u>larvale Wehröffnungen</u>	<u>Seeno & Wilcox (1982)</u>
Gruppe 1	11/12 Paare an Thorax und Abdomen	} Sermylini
Gruppe 2	12 Paare an Thorax und Abdomen	
Gruppe 3	8 Paare am Abdomen	
Gruppe 4	keine Wehröffnungen	Luperini
Gruppe 5	keine Wehröffnungen	Galerucini, Oidini

Welche Strukturen werden allgemein als Drüsen bezeichnet und sind die Strukturen der Sermylini demnach Wehrdrüsen?

Als diagnostisches Merkmal sind die auffälligen, schlitzförmigen Öffnungen für eine Zuordnung zu einer taxonomischen Einheit („drüsentragende Gruppe“, Takizawa 1972) gut

geeignet, weil dadurch die Bestimmung der einzelnen Arten vereinfacht werden kann. So finden sich diese Strukturen auch als ‚Wehrdrüsen‘ bzw. ‚defensive glands‘ in Bestimmungsschlüsseln mitteleuropäischer, japanischer und taiwanesischer Galerucinen (Steinhausen 1994, Takizawa 1994, 1997).

Bei mikroskopischer Betrachtung der an den Innenseiten der Tiere befindlichen Anteile dieser Wehröffnungen fallen feinstrukturelle Unterschiede ins Auge: Bei den untersuchten Larven der Gruppen 1 und 2 (nach Takizawa, 1972) sind die Wehröffnungen als dünne Exokutikulafreie Bereiche ausgeprägt, die z. T. mit einem Peritrema (Kutikularspange) eingerahmt sind. An den Schmalseiten der Öffnungen finden sich Muskelansatzstellen, die im Zusammenhang mit dem Schließmechanismus gesehen werden (Typ *S. halensis*). Die Larven der Gruppe 3 (nach Takizawa l. c.) hingegen weisen kleine kutikuläre Säckchen auf, die durch die Wehröffnung hindurch ausgestülpt und durch ansitzende Muskeln wieder eingezogen werden können. In jedes einzelne Säckchen mündet der Sekretkanal einer großen exokrinen Drüseneinheit (Typ *A. alni*). Damit konnte die Einteilung in verschiedene Gruppen, wie es Takizawa (1972) vorschlug, bestätigt werden. Nicht korrekt ist aber die Bezeichnung der Strukturen als Wehrdrüsen bei Vertretern der Gruppe 1 und 2 nach Takizawa, denn exokrine Drüsenzellen sind nur bei den untersuchten Arten der Gruppe 3 nachweisbar.

Diese neuen Kenntnisse über den Feinbau der äußerlich ähnlichen Wehröffnungen von Larven der Galerucinae zogen die Frage nach sich, ob diese Strukturen auf eine gemeinsame Information zurückzuführen sind und somit als homologe Merkmale Aussagen zur Verwandtschaft dieser Arten ermöglichen oder ob es sich um konvergente Bildungen handelt, die durch vergleichbare Selektionsdrücke entstanden sind und damit keine Aussagen über eine gemeinsame Herkunft dieser Arten ermöglichen.

Ähnliche Strukturen wie bei Gruppe 3 der Galerucinae sind von den Larven eines anderen Taxons der Blattkäfer, den Chrysomelinae, bekannt. Diese larvalen Wehrdrüsenorgane können segmental an Thorax- und Abdominalsegmenten oder dorsal zwischen den Abdominalsegmenten 7+8 oder 8+9 lokalisiert sein. Diese Wehrdrüsenorgane haben alle ein kutikulares Sekretreservoir, das aber bei den verschiedenen Arten unterschiedliche Gestalt haben kann, und morphologische Strukturen, die auf einen muskulären Retraktionsmechanismus des Reservoirs hinweisen. Diese Strukturen werden als homolog eingeschätzt, da sie alle über ein kutikulares Reservoir mit wenigen großen Drüsenzellen verfügen (Dettner &

Schwinger 1987). Anderen Bewertungen zufolge können sie jedoch nicht homologisiert werden (Reid 1995).

Die exokrinen Drüsenzellen der Insekten gehen vermutlich auf Hautdrüsen zurück, d. h. auf spezialisierte Epidermiszellen, die die Kutikula mit Gemischen aus langkettigen Kohlenwasserstoffen, Fettsäuren, Alkoholen, Harzen, Proteinen beschichten (Horwath & Riddiford 1991), also eine Schutzfunktion haben. Die Variabilität und Anordnung von Hautdrüsen ist bisher kaum erforscht (Peters 1999). Um Aussagen zur Homologie dieser Drüsen machen zu können, sind detaillierte Analysen ihrer Ontogenese notwendig (Noirot & Quennedey 1991).

Drüsen als Organ im Sinne einer funktionellen Einheit aus exokrinem Gewebe und epidermalen Umbildungen in Form von Einstülpungen zur Bildung von Speicherräumen sind bei Insekten weit verbreitet (Peters 1999). Bei den Blattkäfern gibt es sie aber nur bei den Larven von zwei Subtaxa: den Chrysomelinae und Galerucinae *s. str.* (Bünnige & Hilker 1999, Dettner & Schwinger 1987, Garb 1915, Hinton 1951, Renner 1970).

Imagines der genannten Blattkäfertaxa haben zwar auch Wehrdrüsen, diese sind aber anders aufgebaut: Das Sekret sammelt sich nicht in einem Reservoir, sondern verbleibt in den Vakuolen oder im Extrazellularraum der meist aggregierten sekretorischen Einheiten. Diese treffen in einem gemeinsamen Ausführkanal zusammen, dessen Öffnung von außen wie eine kleine Pore aussieht (Deroe & Pasteels 1982). Oder aber mehrere Drüseneinheiten liegen parallel nebeneinander und die Drüsenöffnung stellt sich von außen wie ein Sieb dar, was als plesiomorpher Zustand angesehen wird (Crowson & Crowson 1996). Die Öffnungen dieser Wehrdrüsen finden sich zumeist auf dem Pronotum und auf den Elytren, und eine Konzentration auf die Epipleuralbereiche wird hier als abgeleitet betrachtet (Deroe & Pasteels 1982). Von den 14 untersuchten Unterfamilien kommen die imaginalen Wehrdrüsen außer bei Vertretern der Unterfamilien Galerucinae und Chrysomelinae nur bei Criocerinae und Alticinae vor (Deroe & Pasteels 1982, Reid 1995). Wegen der besonderen Struktur der imaginalen Wehrdrüsen, aber auch weil sie andere Wehrstoffe hervorbringen als die Larvaldrüsen derselben Art, wird vermutet, daß diese beiden Drüsentypen unabhängig voneinander entstanden sind (Pasteels et al. 1984).

Es kann auch angenommen werden, daß die ausstülpbaren Säckchen mit Drüseneinheit von Galerucinae-Arten der Gruppe 3 (*Agelastica* spp. und *Morphosphaera* spp.) unabhängig von den segmentalen Wehrdrüsen der Chrysomelinae-Larven entstanden sind, denn diese beiden Taxa können morphologisch gut gegeneinander abgegrenzt werden. Die segmentale Anordnung wird als plesiomorpher Zustand bewertet (Dettner & Schwinger 1987). Bei den

Chrysomelinae-Larven mit segmentalen Wehrdrüsen werden im L1-Stadium nur im Thorax Wehrdrüsen angelegt, erst nach der ersten Häutung sind auch die abdominalen Drüsen aktiv (Hinton 1951, Wallace & Blum 1969). Bei Galerucinae wie *Agelastica* sind die drüsenbewehrten Säckchen schon ab dem L1-Stadium am Abdomen funktionstüchtig. Daher handelt es sich wahrscheinlich um konvergente Bildungen, die möglicherweise sogar aus denselben Anlagen hervorgegangen sind, sich also parallel als Antworten auf ähnliche Selektionsdrücke herausbildeten, ähnlich den unabhängigen Umwandlungen der Mandibeln bei Wanzen und Mücken zu stechend-saugenden Mundwerkzeugen (Wägele 2001).

In welchem Zusammenhang stehen die larvalen Wehröffnungen mit Überlebensstrategien, die von Beobachtungen an lebenden Sermylini-Larven abgeleitet werden?

Die meisten Larven der Blattkäfer leben versteckt auf ihren Futterpflanzen, denn diese weichhäutigen Wachstumsstadien sind schon leichte Beute für kleine Prädatoren, wie z. B. Ameisen. Die untersuchten Larven der Gruppen 1-3 fressen ektophag an ihren Futterpflanzen und sind daher Räubern offen ausgesetzt. Sie haben gemeinsam, daß sie über ihre Wehrstrukturen Hämolymphe abgeben (Kap. 3).

Dieser Abwehrmodus wird als Reflexbluten bezeichnet und ist bei Insekten von Collembolen bis Käfern weit verbreitet (Dettner 1999) und daher wahrscheinlich mehrfach unabhängig entstanden. Neben dem physikalischen Effekt des Reflexbluts konnte in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen werden, daß die Hämolymphe der untersuchten Arten außerdem mit einem Stoff verstärkt ist, der auf Ameisen fraßhemmend wirkt. Die Fraßhemmung auslösenden Verbindungen sind (hoch)polar, haben ein Molekulargewicht von <3 kD und sind nicht flüchtig. Ohne die Kenntnis der den Fraßschutz vermittelnden chemischen Verbindungen bei den einzelnen Arten, liefert die bloße Präsenz eines Wehrstoffes aber keine Hinweise zu deren Verwandtschaft.

Ein chemisch vermittelter Fraßschutz kann generell auf zwei Arten erzeugt werden: einerseits durch die *de novo* Synthese der Insekten oder andererseits durch die Nutzung von Inhaltsstoffen der Futterpflanzen. Bisher wurden zu wenige Arten der Sermylini-Larven auf die Präsenz von deterrent wirksamen Verbindungen untersucht, um generelle Aussagen über die eine oder andere Bezugsmethode oder Voraussagen zum Vorkommen bestimmter Verbindungen bei den Galerucinae machen zu können:

Bei einigen Gattungen der Tribus Galerucini kommen verschiedene *de novo* synthetisierte Anthrachinon-Derivate vor (Hilker & Schulz 1991, Hilker 1992, Howard et al. 1982, Kunze et al. 1996). Da bei Arten der Galerucinae, die nicht zur Tribus Galerucini zählen, bisher keine

de novo synthetisierten Anthrachinone in der Hämolymphe nachgewiesen werden konnten (Hilker et al. 1992), wird die Präsenz dieser Verbindungen als eine Synapomorphie der Galerucini angesehen (Hilker pers. Mitt.). Die durch phylogenetische Auswertung von DNA-Sequenzen bestärkte Monophyliehypothese des Taxons Galerucini stützt dieses Postulat. Larven der Kartoffelkäfers *Leptinotarsa decemlineata* enthalten ein toxisches Protein von 50 kD in ihrer Hämolymphe (Hsiao & Fraenkel 1969). Auch Larven afrikanischer Alticinae der Gattung *Diamphidia* und *Polyclada* synthetisieren ein hochmolekulares Protein (60 kD), an das ein kleines Toxin (0,7 kD) gebunden ist (Mebs et al. 1982, Delaharpe & Dowdle 1980). Von zwei Gattungen der Luperini, *Acalymma vittatum* und *Diabrotica* sp., ist bekannt, daß sie trizyklische Cucurbitacine aus ihren Futterpflanzen aufnehmen können (Ferguson & Metcalf 1985). Mehrere Flohkäferarten der Gattung *Longitarsus* sequestrieren Pyrrolizidin-Alkaloide aus den Wurzeln und Blättern von Asteraceae und Boraginaceae (Dobler et al. 2000).

Auch die Lebensweise der Larven kann als Schutzmechanismus vor Prädation verstanden werden: Viele Arten in der Unterfamilie Galerucinae s. l. haben blattminierende Larven (viele Alticinae) oder sind Wurzelfresser oder -minierer (Alticinae, Luperini) (Crowson & Crowson 1996, Jolivet & Hawkeswood 1995, Wilcox 1965). Diese Lebensweise wird auch für die Stammart der Galerucinae postuliert, denn Larven aller bekannten Galerucinae-Arten, auch der Arten mit auf den Blattoberflächen fressenden Larven, haben reduzierte Stemmata. Die Nutzung der Blattoberfläche wird innerhalb der Galerucinae als sekundär eingeschätzt, weil Arten der Schwestergruppe Chrysomelinae Larven mit sechs Stemmata und vorwiegend phyllophager Lebensweise haben (Crowson & Crowson 1996, Reid 1995). Alle in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten haben auf der Blattoberfläche fressende Larven. Als Hinweis auf bodenlebende Vorfahren kann das Eiablageverhalten dieser Arten verstanden werden (Tab. 6.1): Weibchen von Arten der Gruppen 1 und 2 legen die Eier in kleine Erdhöhlen ab (*Agelasa nigriceps*, *Arthrotus niger*, *Gallerucida* spp.) oder an die Basis der Futterpflanze (*Sermylassa halensis*). Larvale *Agelastica* spp. und *Morphosphaera* spp. (Gruppe 3) hingegen schlüpfen aus großen Gelegen, die an der Blattunterseite der Futterpflanze (*Alnus* spp., *Ficus* spp.) festgeklebt sind (pers. Mitt. H. Takizawa, eigene Beobachtung). Die Eigelege von *A. alni* sind von einem klebrigen Sekret eingehüllt, was ihnen Schutz vor kleinen Angreifern wie Parasitoiden bietet, möglicherweise aber auch in Zusammenhang mit dem Schutz vor Austrocknung steht (Blum & Hilker 2002, Selman 1994).

Tab. 6.1: Zusammenstellung einiger ökologischer und morphologischer Aspekte der untersuchten Galerucinen-Arten, deren Larven Wehröffnungen haben. Beobachtung, + Angaben pers. Mitteilung H. Takizawa. In Klammern: unsichere Einschätzung.

* eigene

Art	Eiablage	Eiform	Nahrung der Larve	Larvalhabitat	Larven fressen	Wehröffnungen (vgl. Kap.2)
<i>Agelasa nigriceps</i>	im Boden *	oval *	Blätter *	Blattoberfläche *	einzel *	12 Paare; schlitzförmig
<i>Gallerucida bifasciata</i>	im Boden *	rund *	Blätter *	Blattoberfläche *	einzel *	12 Paare; schlitzförmig
<i>G. flavipennis</i>	in/am Boden +	rund +	Blätter +	Blattoberfläche +	einzel +	12 Paare; schlitzförmig
<i>G. lewisi</i>	in/am Boden +	rund +	Blätter +	Blattoberfläche +	einzel +	12 Paare; schlitzförmig
<i>Hamushia konishii</i>	in/am Boden +	rund +	Blätter +	(am Boden) +	einzel +	11 Paare; schlitzförmig
<i>H. eburata</i>	in/am Boden +	rund +	Blätter +	(am Boden) +	einzel +	11 Paare; schlitzförmig
<i>Sermylassa halensis</i>	am Boden*	oval *	Blätter *	Blattoberfläche *	einzel *	12 Paare; schlitzförmig
<i>Arthrotus niger</i>	in/am Boden +	rund +	vermoderte Blätter +	am Boden +	einzel +	12 Paare; schlitzförmig
<i>Agelastica alni</i>	Blattoberfläche *	oval *	Blätter *	Blattoberfläche *	aggregiert *	8 Paare; Säckchen
<i>A. coerulea</i>	Blattoberfläche *	oval *	Blätter *	Blattoberfläche *	aggregiert *	8 Paare; Säckchen
<i>Morphosphaera coerulea</i>	Blattoberfläche +	(rund)	Blätter +	Blattoberfläche +	aggregiert +	8 Paare; Säckchen
<i>M. chrysomeloides</i>	Blattoberfläche +	?	Blätter +	Blattoberfläche +	aggregiert +	8 Paare; Säckchen
<i>M. japonica</i>	Blattoberfläche +	?	Blätter +	Blattoberfläche +	aggregiert +	8 Paare; Säckchen

Ein weiterer ökologischer Unterschied der in dieser Arbeit untersuchten Arten ist die Geselligkeit der Larven: Arten der Gruppen 1 und 2 haben solitär fressende Larven auf Stauden (*Galium* sp., *Reynoutria* sp.), während die Larven der Gruppe 3 gregär auf den Blättern von Bäumen (*Alnus* sp., *Ficus* sp.) fressen (vgl. Tab. 6.1).

Versuche mit einzeln aufgezogenen *A. alni* zeigten, daß diese das L2-Stadium meist nicht erreichen (Tischler 1977, Zucht 1934). In diesem Zusammenhang wird eine gegenseitige Fraßstimulierung der Larven in einer Gruppe als Voraussetzung zur Überwindung der pflanzlichen Abwehr in Betracht gezogen (Tischler 1977).

Ein weiterer Vorteil der Aggregation ist die verminderte Gefahr für ein Tier, gefressen zu werden. Ein nicht visuell orientierter Räuber trifft bei Aggregation der Beute weniger häufig auf eine Larve als bei gleichmäßiger Verteilung (Morris et al. 1996). Für visuell orientierte Räuber wie z. B. Vögel sind die Aggregationen der schwarzen Larven von *A. alni* auf den hellen Erlenblättern auffällig. Handelt es sich dabei um einen Generalisten, so wird er von den aggregierten *A. alni* Larven vielleicht nur eine probieren müssen, um ihre Un genießbarkeit festzustellen. Die Gefahr, die von einem spezialisierten Räuber für das einzelne Tier ausgeht, können die aggregierten *A. alni* durch einen mit dem Reflexblut einer angegriffenen Larve abgegebenen Alarmstoff reduzieren.

Anzeichen für eine intraspezifische Konkurrenz der aggregierten Larven, wie Fraß von Eiern oder jüngerer von älteren Larven des Geleges, wurde an *A. alni* nicht beobachtet. Kannibalismus ist aber von vielen Chrysomelinae-Larven bekannt (Morris et al. 1996).

Vielfach wurden die Wehröffnungen der Galerucinae als Wehrdrüsen bezeichnet. Dies ist aber durch die nachweislich nicht vorhandenen exokrinen Drüsen bei einigen Arten falsch. Auch die Arten, die exokrine Drüsen an ihren Wehröffnungen haben, sondern Hämolymphe ab. Dieses Reflexbluten ist ein einfacher, aber effizienter Weg, die mit Allomonen verstärkte Hämolymphe als Vorgeschmack zu präsentieren. Es ist bei vielen Insekten verwirklicht, so z. B. bei larvalen Marienkäfern der Gattungen *Coccinella* und *Adalia*, die in ihrer Hämolymphe *de novo* synthetisierte Alkaloide enthalten (Tursch et al. 1976). Beim Reflexbluten wird zusätzlich eine flüchtige Warnkomponente freigesetzt. Es handelt sich um eine Mischung unterschiedlich substituierter Methyl-Alkyl-Pyrazine (Moore et al. 1990). Spuren eines alkylierten Pyrazins wurden auch in den angereicherten Duftproben der an den Wehröffnungen von *A. alni*-Larven abgegebenen Hämolymphe gefunden. Es hat möglicherweise seinen Ursprung in den exokrinen Drüsenzellen, da in an anderen Stellen entnommenen Hämolympheproben keine Spuren davon nachweisbar waren.

Über die Syntheseorte von Methyl-Alkyl-Pyrazinen bei anderen Insekten ist wenig bekannt. Ameisen des Taxons Myrmicinae (*Myrmica rubra*) produzieren ein alkyliertes Pyrazin als Spurpheromon in den Giftdrüsen (Evershed & Morgan 1981), während Ameisen aus dem Taxon Ponerinae wie *Odontomachachus hastatus*, *O. clarus* und *O. brunneus* verschiedene alkylierte Pyrazine in den Mandibeldrüsen haben, deren Sekret als Auslöser von Alarmverhalten dieser Arten bekannt ist (Wheeler & Blum 1973).

Sind Sermlylini eine monophyletische Gruppe?

Das Taxon Sermlylini wurde erstmals von Wilcox (1965) beschrieben. Danach blieb die seiner eigenen Einschätzung nach heterogene Gruppe aber bestehen. Für die Zuordnung der Arten bzw. Gattungen wurden vielfach Literaturdaten verwendet. Kladistische Analysen zur Monophylie der darunter zusammengefaßten Arten gab es bis zur Fertigstellung der hier vorliegenden Arbeit nicht.

Die in dieser Dissertation präsentierten Stammbaumhypothesen gingen aus der kombinierten Auswertung von DNA-Sequenzen hervor. Demnach sind Sermlylini ein polyphyletisches Taxon. Dieses Ergebnis wird durch folgendes gestützt: Durch die Verwendung von Kern-DNA und mitochondrieller DNA wurde der Gefahr begegnet, einen Gen-Stammbaum anstatt eines Arten-Stammbaums darzustellen (Sota & Vogler 2003). Die Auswertung der Daten wurde einer *sensitivity analysis* nach Wheeler (1995) unterzogen. Unter allen 16 verschiedenen Parametern der Lücken und Substitutionskosten wurde die Para- bzw. Polyphylie der Sermlylini bestätigt.

In einer Studie zum Verhältnis der Alticinae zu den Galerucinae *s. str.* konnten ähnliche grundsätzliche Schlüsse gezogen werden: Die Tribus Galerucini ist sehr wahrscheinlich ein monophyletisches Taxon; die Tribus Luperini dagegen para-oder polyphyletisch (Kim et al. 2003). Da lediglich eine Art der Sermlylini in der Analyse von Kim et al. (l.c.) aus kombinierten morphologischen und molekularen Daten vertreten war, können hier keine Parallelen gezogen werden. Kim et al. zogen u.a. andere als in dieser Arbeit verwendete DNA-Abschnitte heran (kernkodierte 28S rDNA-D2, mitochondrielle Cytochromoxidase 1 (CO1)), was die Validität der eigenen Ergebnisse untermauert, da die Übereinstimmung der Ergebnisse mehrerer unabhängiger Datensätze die stärkste Form der Bestätigung für eine phylogenetische Hypothese ist (Miyamoto & Cracraft 1991).

Wilcox räumt ein, daß die Gattung *Agelastica* untypisch für seine damals neue Gruppe Sermlylini sei, aber auch in andere definierte Gruppen nicht hinein passe (Wilcox 1965). Auch

Steinhausen (1998) findet bei seiner Untersuchung an Puppen mitteleuropäischer Galerucinen kein gemeinsames Taxon für *Sermylassa halensis* und *Agelastica alni*, die einzigen Vertreter der Sermylini in Mitteleuropa.

Wenn die Sermylini kein monophyletisches Taxon sind, wie auch die unterschiedlichen Skleritenmuster (Takizawa 1972) und die unterschiedliche Länge und Gestalt des Endapparates der Kanäle von Epidermaldrüsen der in dieser Arbeit untersuchten 10 Arten nahelegen (Kap. 2), müssen die beiden Typen der Wehröffnungen von Sermylini-Larven konvergent entstanden sein. Die Entwicklung eines physikalisch und chemisch effizienten Fraßschutzes könnte die (unabhängige) Besiedlung der Blattoberflächen der Larven dieser Arten notwendig gemacht haben. „There are apparently only a limited number of possible functions or adaptive answers to certain challenges of the environment” (Mayr & Bock 2002). Weitere Studien zum Vorkommen des Merkmals „larvale Wehröffnung“ sowie Untersuchungen zur ökologischen Relevanz dieser Strukturen können dazu beitragen, den adaptiven Wert dieser Merkmale einzuordnen.

6.1 Literatur

- Bünnige, M. & Hilker, M. (1999): Larval exocrine glands in the galerucine *Agelastica alni* L. (Coleoptera: Chrysomelidae): their morphology and possible functions. *Chemoecology* 9: 55-62.
- Blum, M.S. & Hilker, M. (2002): Chemical protection of insect eggs. In: *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. M. Hilker & T. Meiners (Hrsg.). Blackwell, Berlin.
- Crowson, R.A. & Crowson, E.A. (1996): The phylogenetic relations of Galerucinae and Alticinae. In: *Chrysomelidae Biology, Vol. 1: The classification*. Jolivet, P.H.A. & Cox, M.L. (Hrsg.). SPB Academic Publishing, Amsterdam: 97-118.
- Delaharpe, J.H. & Dowdle, E.B. (1980): Isolation and characterization of diamphotoxin. *South Afr. J. Sci.* 76: 42.
- Deroe, C. & Pasteels, J.M. (1982): Distribution of adult defense glands in chrysomelids (Coleoptera, Chrysomelidae) and its significance in the evolution of defensive mechanisms within the family. *J. Chem. Ecol.* 8: 67-82.
- Dettner, K. (1999): Insekten als Nahrungsquelle, Abwehrmechanismen. In: *Lehrbuch der Entomologie*. Dettner, K. & Peters, W. (Hrsg.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 569-613.

- Dettner, K. & Schwinger, G. (1987): Chemical defense in the larvae of the leaf beetle *Gonioctena viminalis* L. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Experientia* 43: 458-460.
- Dobler, S., Haberer, W., Witte, L. & Hartmann, T. (2000): Selective sequestration of pyrrolizidine alkaloids from diverse host plants by *Longitarsus* flea beetles. *J. Chem. Ecol.* 26: 1281-1298.
- Evershed, R.P. & Morgan, E.D. (1981): Identification of the trail pheromone of the ant *Myrmica rubra* L., and related species. *Naturwissenschaften* 68: 374-376.
- Ferguson, J.E. & Metcalf, R.L. (1985): Cucurbitacins. Plant-derived compounds for Diabroticites (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Chem. Ecol.* 11: 311-318.
- Garb, G. (1915): The eversible glands of a chrysomelid larva, *Melasoma lapponica*. *J. Entomol. Zool.* 7: 87-97.
- Hilker, M. (1992): Protective devices of early developmental stages in *Pyrrhalta viburni* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 92: 71-75.
- Hilker, M. & Schulz, S. (1991): Anthraquinones in different developmental stages of *Galeruca tanacetii* (Coleoptera, Chrysomelidae). *J. Chem. Ecol.* 17: 2323-2332.
- Hilker, M., Eschbach, U. & Dettner, K. (1992): Occurrence of anthraquinones in eggs and larvae of several Galerucinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Naturwiss.* 79: 271-274.
- Hinton, H.E. (1951): On a little-known protective device of some chrysomelid pupae (Coleoptera). *Proc. Roy. Entomol. Soc. London, Ser. A* 26: 67-73.
- Horwath K.L. & Riddiford L.M. (1991): Cellular differentiation of specialised epidermal cells: the dermal glands. In: *Physiology of insect epidermis*. K. Binnington und A. Retnakaran (Hrsg.). CSIRO Publications, Melbourne: 185-194.
- Howard, D.F., Phillips, D.W., Jones, T.H. & Blum, M.S. (1982): Anthraquinones and anthrones: Occurrence and defensive function in a chrysomelid beetle. *Naturwiss.* 69: 91-92.
- Hsiao, T.H. & Fraenkel, G. (1969): Properties of leptinotarsin: A toxic hemolymph protein from the Colorado potato beetle. *Toxicon* 7: 119-130.
- Jolivet, P. & Hawkeswood, T.J. (1995): *Host-plants of the Chrysomelidae of the world*. Backhuys Publ. Leiden.
- Kim, S.J., Kjer, K.M. & Duckett, C.N. (2003): Comparison between molecular and morphological-based phylogenies of galerucine/alticine leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *Insect Syst. Evol.* 34: 53-64.

Kunze, A., Witte, L. Aregullin, M., Rodriguez, E. & Proksch, P. (1996): Anthraquinones in the leaf beetle *Trirhabda geminata* (Chrysomelidae). *Z. Naturforsch. (C)* 51: 249-252.

Mayr, E. & Bock, W.J. (2002): Classifications and ordering systems. *J. Zool. Syst. Evol. Research* 40: 169-194.

Mebs, D., Brüning, F. & Pfaff, N. (1982): Preliminary studies on the chemical properties of the toxic principles from *Diamphidia nigroornata* larvae, a source of Bushmen arrow poison. *J. Ethnopharm.* 6: 1-11.

Miyamoto, M.M. & Cracraft, J. (1991): Phylogenetic inference, DNA sequence analysis, and the future of molecular systematics. In: *Phylogenetic analysis of DNA sequences*. M.M. Miyamoto & J. Cracraft (Hrsg.). Oxford Univ. Press, New York: 3-17.

Moore, B.P., Brown, W.V. & Rothschild M. (1990): Methylalkylpyrazines in aposematic insects, their hostplants and mimics. *Chemoecology* 1: 43-51.

Morris, W., Grevstad, F. & Herzig, A. (1996): Mechanisms and ecological functions of spatial aggregation in chrysomelid beetles. In: *Chrysomelidae biology, Vol. 2: Ecological studies*. P.H.A. Jolivet & M.L. Cox (Hrsg.). SPB Academic Publishing, Amsterdam: 303-322.

Noirot, C. & Quenedey, A. (1991): Glands, gland cells, glandular units: some comments on terminology and classification. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)* 27: 123-128.

Pasteels, J.M., Rowell-Rahier, M., Braekman, J.C. & Daloze, D. (1984): Chemical defences in leaf beetles and their larvae: the ecological, evolutionary and taxonomic significance. *Biochem. Sys. Ecol.* 12: 395- 406.

Peters, W. (1999): Integument. In: *Lehrbuch der Entomologie*. K. Dettner & W. Peters (Hrsg.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 1-52.

Reid, C.A.M. (1995): A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). In: *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera*. J. Pakaluk & S.A. Slipinski (Hrsg.). Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa: 559-631.

Renner, K. (1970): Über die ausstülpbaren Hautblasen der Larven von *Gastroidea viridula* DEGEER und ihre ökologische Bedeutung. *Beitr. Entomol.* 20: 527-533.

Seeno, T.N. & Wilcox, J.A. (1982): Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomography* 1: 1-221.

Selman, B.J. (1994): Eggs and oviposition in chrysomelid beetles. In: *Novel aspects of the biology of chrysomelidae*. P. Jolivet, M.L. Cox & E.Petitpierre (Hrsg.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 69-74.

- Sota, T. & Vogler, A.P. (2003): Reconstructing species phylogeny of the carabid beetles *Ohomopterus* using multiple nuclear DNA sequences: heterogeneous information content and the performance of simultaneous analyses. *Mol. Phylogenet. Evol.* 26: 139-154.
- Steinhausen W. (1994) 116. Familie: Chrysomelidae. In: Die Larven der Käfer Mitteleuropas Bd 2. B. Klausnitzer (Hrsg.). Goecke und Evers, Krefeld: 231-314.
- Steinhausen, W.R. (1998): Comparative morphology of pupae of the leaf beetle subfamilies Chrysomelinae and Galerucinae. *Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 1998: 311-318.
- Takizawa, H. (1972): Descriptions of larvae of glanduliferous group of Galerucinae in Japan, with notes on subdivisions of the subfamily (Coleoptera: Chrysomelidae). *Insecta Matsumurana*, Supplement 10: 1-14.
- Takizawa, H. (1994): Volume larvae. In: Leaf beetles (Chrysomelidae) of Japan. S. Kimoto & H. Takizawa. (Hrsg.). Tokyo: Tokai University Press: 365-489.
- Takizawa, H. (1997): Volume larvae. In: Leaf beetles (Chrysomelidae) of Taiwan. S. Kimoto & H. Takizawa. (Hrsg.) Tokyo: Tokai University Press: 429-534.
- Tischler, W. (1977): Kontinuität des Biosystems Erle (*Alnus*) – Erlenblattkäfer (*Agelastica alni*). *Z. angew. Zool.* 6: 69-92.
- Tursch, B., Braekman, J.C. & Dalozze, D. (1976): Arthropod alkaloids. *Experientia* 32: 401-536.
- Wägele, J.W. (2001): Grundlagen der phylogenetischen Systematik. Verlag Dr. F. Pfeil, München.
- Wallace, J.B. & Blum, M.S. (1969): Refined defensive mechanisms in *Chrysomela scripta*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 62: 503-506.
- Wheeler, W.C. (1995): Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Syst. Biol.* 44: 321-331.
- Wheeler J.W. & Blum M.S. (1973): Alkylpyrazine alarm pheromones in ponerine ants. *Science* 182: 501-503.
- Wilcox, J.A. (1965): A synopsis of the North American Galerucinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bull. N.Y. Stat. Mus. Sci. Serv.* 400: 1-226.
- Zucht, G. (1934): Zur Biologie von *Agelastica alni* (L.) Dt. Ent. Z. 3 /4: 146-218.

