

# FRAGMENTA FAUNISTICA

Fragm. faun.	Warszawa, 30.12.2000	43	Supplement	113-129
--------------	----------------------	----	------------	---------

11th International Congress of Myriapodology, 20-24 July 1999, Białowieża, Poland  
PROGRESS IN STUDIES ON MYRIAPODA AND ONYCHOPHORA

Alfred ERNST

## Struktur und Verbreitung verschiedener Cuticularsensillen bei *Geophilus longicornis* LEACH (Chilopoda, Geophilomorpha: Geophilidae)

**Abstract:** 5 types of cuticular sensilla on the antennae, maxillae, and maxillipedes of *Geophilus longicornis* were investigated by means of scanning- and transmission electron microscopy. 1. Sensilla brachyconica: 7 s. brachyconica concentrated on the top of the terminal segment of each antenna possess an immovable sensory peg and a complex of one unciliate and 2 biciliate sensory cells. They are probably thermo- and hygrometers. 2. Sensilla basiconica: 36-53 s. basiconica are concentrated in two plots of the terminal segment of each antenna. Each sensillum consists of an immovable, multiporous sensory cone and 3 unciliate sensory cells. They are probable olfactory sensilla. 3. Sensilla trichodea: Each of the numerous long s. trichodea possesses a movable hair shaft, one biciliate mechanoreceptive and 14-16 unciliate chemoreceptive sensory cells. These sensilla are typical contact chemoreceptors. 4. Sensilla microtrichodea: The bimodal s. microtrichodea (80-114/antenna) consist always of a small, movable hair shaft and a complex of 2 biciliate mechanoreceptive and 5-7 unciliate chemoreceptive sensory cells mainly. These sensilla probably register changes in the positions of the antennal segments. 5. Sensilla coeloconica: Each of the 55-65 s. coeloconica concentrated on each poison claw of the maxillipedes consists of a short cone in a small pit and 3-8 unciliate sensory cells. Both are connected together by a long cuticular channel (20-90 µm). The sensilla are probably thermo- and hygrometers.

**Key words:** Chilopoda, *Geophilus longicornis*, cuticular sensilla, distribution, ultrastructure, TEM, SEM

**Author's address:** Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Erbertstraße 1, D-07743 Jena, DEUTSCHLAND

### EINLEITUNG

Die Körperoberfläche des augenlosen Chilopoden *Geophilus longicornis* LEACH ist von zahlreichen Cuticularsensillen unterschiedlicher Gestalt bedeckt, die bei der

Erkundung der Umwelt, bei der Lokalisation von Futterquellen, beim Auffinden der Geschlechter und bei der Erfassung von Stellungsänderungen benachbarter Körperteile eine wichtige Rolle spielen. Herausragende Träger solcher Sinneseinrichtungen sind die Antennen, die Maxillen I und II und die Maxillipeden dieser Tiere.

Ziel dieser Arbeit ist es, neueste Befunde zur Ultrastruktur von 5 verschiedenen gestalteten Cuticularsensillen von *G. longicornis* darzustellen und diese mit älteren Ergebnissen (ERNST 1976, 1979, 1981, 1983, 1994, 1995, 1996, 1997, 1999) zu vergleichen. Der Versuch einer funktionellen Interpretation der morphologischen Daten wird unternommen. Die Ergebnisse zur Ultrastruktur der Cuticularsensillen von *G. longicornis* werden mit denen antennaler Sensillen des Diplopoden *Polyxenus lagurus* L. verglichen (NGUYEN DUY-JACQUEMIN 1981, 1982, 1983, 1988, 1997).

#### MATERIAL UND METHODEN

Die adulten Versuchstiere sind in der Umgebung von Jena (Thüringen) gesammelt worden. Zur zahlenmäßigen und räumlichen Erfassung der verschiedenen Sensillentypen wurden Totalpräparate der Antennen, der Maxillen I und II und der Maxillipeden von *G. longicornis* hergestellt und lichtmikroskopisch analysiert.

Für die Durchführung der transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die Objekte in kakodylat-gepuffertem, 3%igem Glutaraldehyd (pH 7.4) fixiert und in kakodylat-gepuffertem 2%igem Osmiumtetroxid nachfixiert. Die Einbettung erfolgte in Durcupan ACM. Die Objekte wurden auf einem Reichert OM U2 Ultramikrotom geschnitten. Nach der Kontrastierung in Uranylacetat und Bleicitrat wurden die Ultradünnschnitte mit einem Elektronenmikroskop vom Typ Tesla BS 500 untersucht.

Für die Rasterelektronenmikroskopie wurden die Objekte in phosphat-gepuffertem Glutaraldehyd (pH 7.2) fixiert und über Alkoholstufen hochgeführt. Nach der Critical-Point Trocknung und Goldbedampfung erfolgte die Auswertung mit einem Rasterelektronenmikroskop vom Typ JSM U3.

#### ERGEBNISSE

Jede Cuticularsensille des Chilopoden *G. longicornis* besteht aus einem verschieden gestalteten Cuticularfortsatz und dem zugehörigen Sinnes-/Hüllzellkomplex. Vom Perikaryon jeder Sinneszelle geht am distalen Pol ein in 3 Abschnitte gegliederter Dendrit ab. Normalerweise ist die Sinneszelle uniciliar, d. h. aus dem Dendriteninnenglied entspringt nur eine modifizierte Cilie, die in das Dendritenaußenglied übergeht. Bei einigen Cuticularsensillen von *G. longicornis* kommen biciliare Sinneszellen vor, bei denen von einem Dendriteninnenglied 2 modifizierte Cilien abgehen, die sich in die beiden Dendritenaußenglieder fortsetzen. Diese Differenzierung spielt bei der Darstellung der folgenden 5 Sensillentypen eine wichtige Rolle.

## Sensilla brachyconica

Die 7 auf die Spitze jedes Antennenendglieds konzentrierten, spitzkegeligen *S. brachyconica* bestehen jeweils aus dem unbeweglich eingelenkten, glattwandigen Sinneskegel von 14–18  $\mu\text{m}$  Länge (Abb. 1c, 2a) und dem zugehörigen Sinnes/Hüllzellkomplex aus einer uniciliaren und 2 biciliaren Sinneszellen, sowie 3

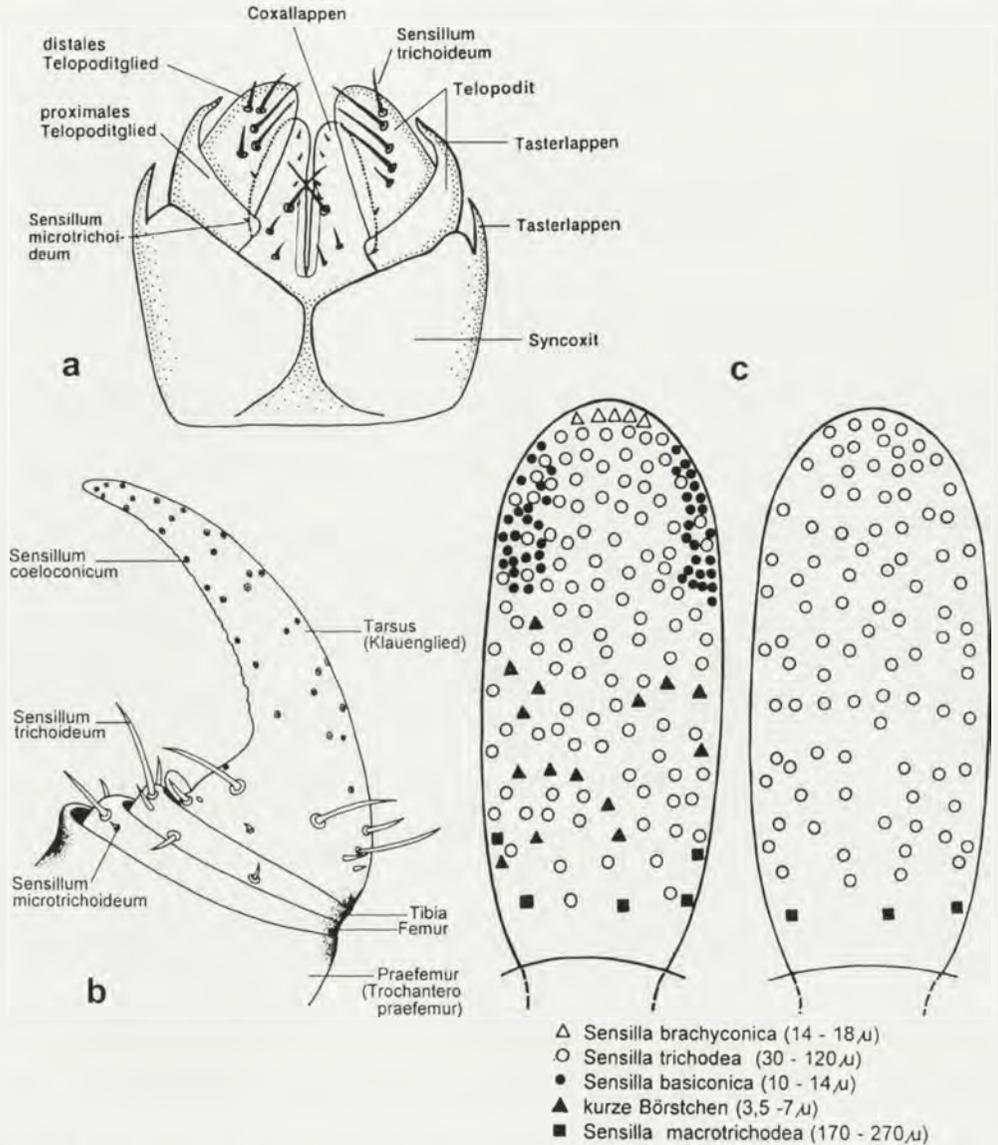


Abb. 1. Sensillenverteilung auf der Ventralfläche der Maxille I (a), dem Klauenglied des Maxillipeden (b) und dem Terminalglied der Antenne: links Dorsalseite, rechts Ventralseite (c).

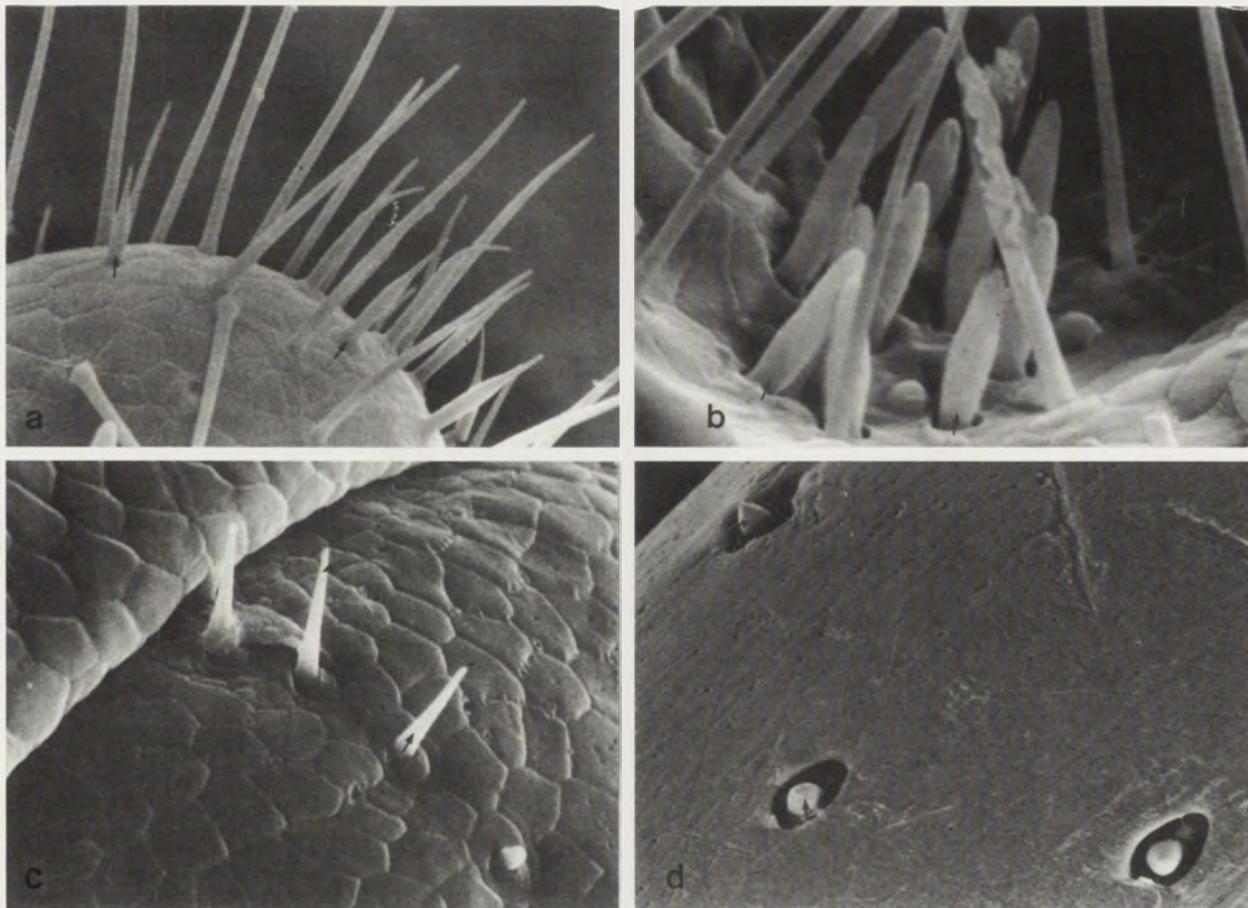


Abb. 2. Rasterelektronenmikroskopische Abbildungen: a – Sensilla brachyconica, 4500x; b – Sensilla basiconica, 2400x; c – Sensilla microtrichodea, 5400x; d – Sensilla coeloconica, 6850x; a, b und c befinden sich auf den Antennen, d auf den Maxillipeden.

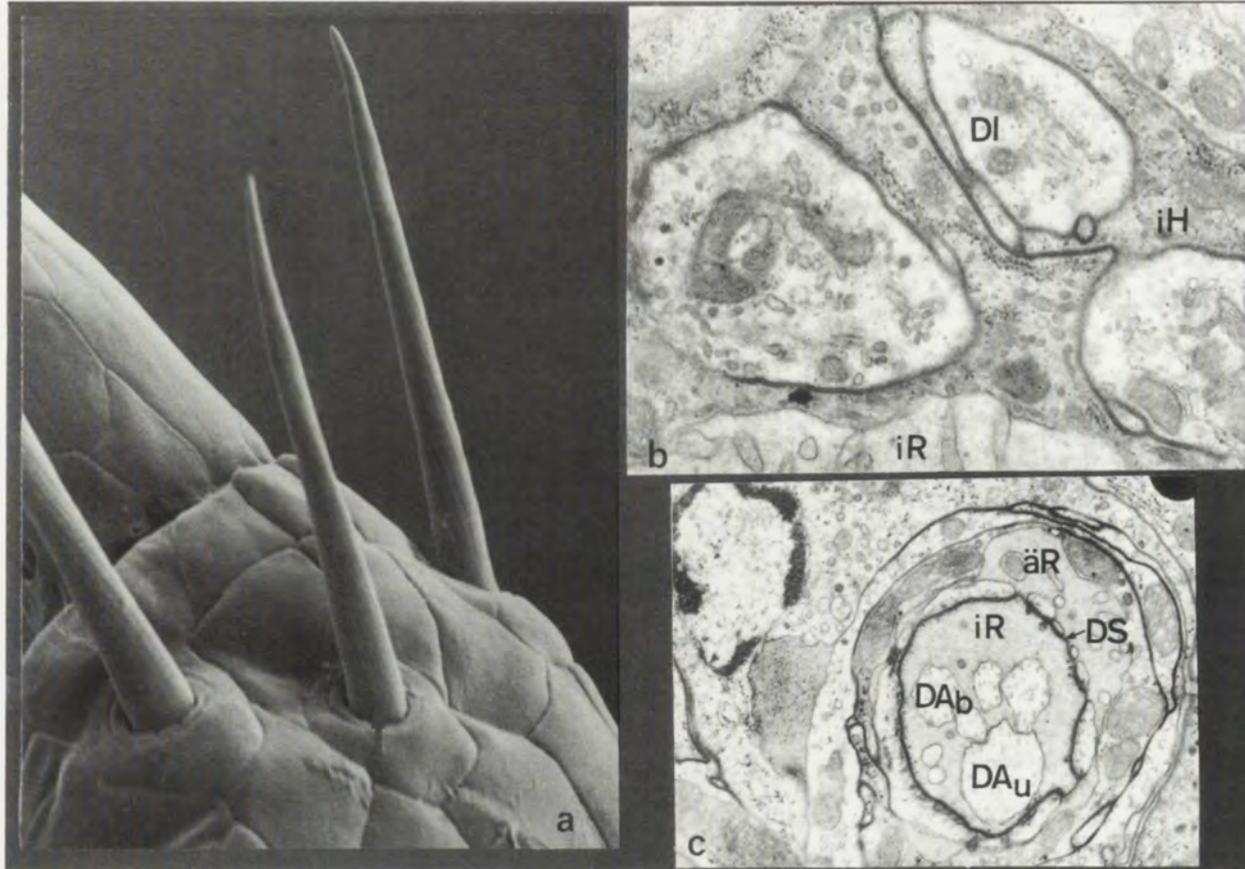


Abb. 3. a – Rasterelektronenmikroskopische Abbildung dreier Sensilla trichodea auf der Maxille II, 5600x; b, c – Transmissionselektronenmikroskopische Abbildungen des Sensillum brachyconicum: 3 Dendriteninnengliedern (b) stehen 5 Dendritenaußenglieder (c) gegenüber, DA – Dendritenaußenglied (b – biciliar, u – unciliar), DI - Dendriteninnenglied, DS – Dendritenscheide, iH – thecogene Zelle, äR – äußerer Rezeptorlymphraum, iR – innerer Rezeptorlymphraum; b: 24250x, c: 24100x.

Hüllzellen (thecogene, trichogene und tormogene Zelle). Den 3 Dendriteninnengliedern stehen also 5 Dendritenaußenglieder gegenüber (Abb. 3b, c). Die Cilienabschnitte werden proximal von 5 kurzen, röhrenförmigen Cilienscheiden aus einer amorphen Grundsubstanz umschlossen. Die 5 Dendritenaußenglieder mit verschiedenen Durchmessern enden im Lumen des Sinneskegels auf unterschiedlichem Niveau. Sie sind von der Dendritenscheide umgeben. Von den 3 zwiebelschalenartig angeordneten Hüllzellen mit unterschiedlicher Struktur ziehen die trichogene und tormogene Zelle ebenfalls in den Sinneskegel.

Die exponierte Stellung der Sensillen auf der Spitze des Terminalglieds der Antennen, das Fehlen von Wandporen und von Tubularkörpern in den Dendritenaußengliedern lassen vermuten, daß die *S. brachyconica* thermo- und/oder hygrosensitive Sinneszellen führen. Dafür spricht auch die Lebensweise der Tiere in einem Milieu hoher Feuchtigkeit und Temperatur.

#### **Sensilla basiconica**

Die zahlenmäßig variierenden (36–53) zapfenförmigen *S. basiconica* befinden sich in 2 lateral gelegenen, flachen Vertiefungen in der distalen Hälfte des Terminalglieds jeder Antenne (Abb. 1c, 2b). Jedes Sensillum besteht aus einem unbeweglichen, vielporigen Sinneszapfen (Abb. 4a) von 10–14 µm Länge, 3 unciliaren Sinneszellen und 3 Hüllzellen (1 trichogene und 2 tormogene Zellen). Die porenartigen Vertiefungen in der Zapfenwand erreichen das Zapfenlumen nicht. Die von den Dendriteninnengliedern abgehenden modifizierten Cilien ziehen in den Rezeptorlymphraum und gehen in die 3 Dendritenaußenglieder über. Das dünne Dendritenaußenglied bildet innerhalb des Sinneszapfens eine cytoplasmatische Röhre um die beiden in Rezeptorlymphe eingebetteten, dicken Dendritenaußenglieder (Abb. 4b). Dendritenscheide und äußerer Rezeptorlymphraum fehlen. Der Gesamtaufbau des Sensillum basiconicum geht aus der Rekonstruktionszeichnung hervor (Abb. 6a).

Die trichogene Zelle endet an der Zapfenbasis. Dagegen ziehen Fortsätze der beiden tormogenen Zellen weit in das Zapfenlumen und legen sich der cytoplasmatischen Röhre aus dem dünnen Dendritenaußenglied an. Abweichungen in der Anzahl der Sinneszellen (1, 2 oder 4) sind ebenso möglich wie das Vorkommen einer 3. tormogenen Zelle. Interessant ist der Nachweis einer Doppelsensille, die 2 Sinnes-/Hüllzellkomplexe mit je 3 Dendritenaußengliedern in einem einzigen Sensillenschaft zeigt.

Das Vorkommen von vielen Poren in der Zapfenwand weist die *S. basiconica* als olfaktorische Sensillen aus, die vermutlich auf 2 oder 3 Geruchsstoffe ansprechen.

#### **Sensilla trichodea**

Die zahlreichen, spitz zulaufenden, haarförmigen *S. trichodea* sind über die gesamte Körperoberfläche des Chilopoden *G. longicornis* verteilt, kommen aber in besonders hoher Dichte auf den Antennen (Abb. 1c) vor (620–660 *S. trichodea*/Antenne). Im Zusammenhang mit der Nahrungsanalyse befinden sich auch auf der Maxille I 8–9 (Abb. 1a) und auf der Maxille II 42–44 *S. trichodea*. Jede Sensille besteht aus einem mit einer Terminalpore versehenen, beweglich eingelenkten Haarschaft (Abb. 3 a)

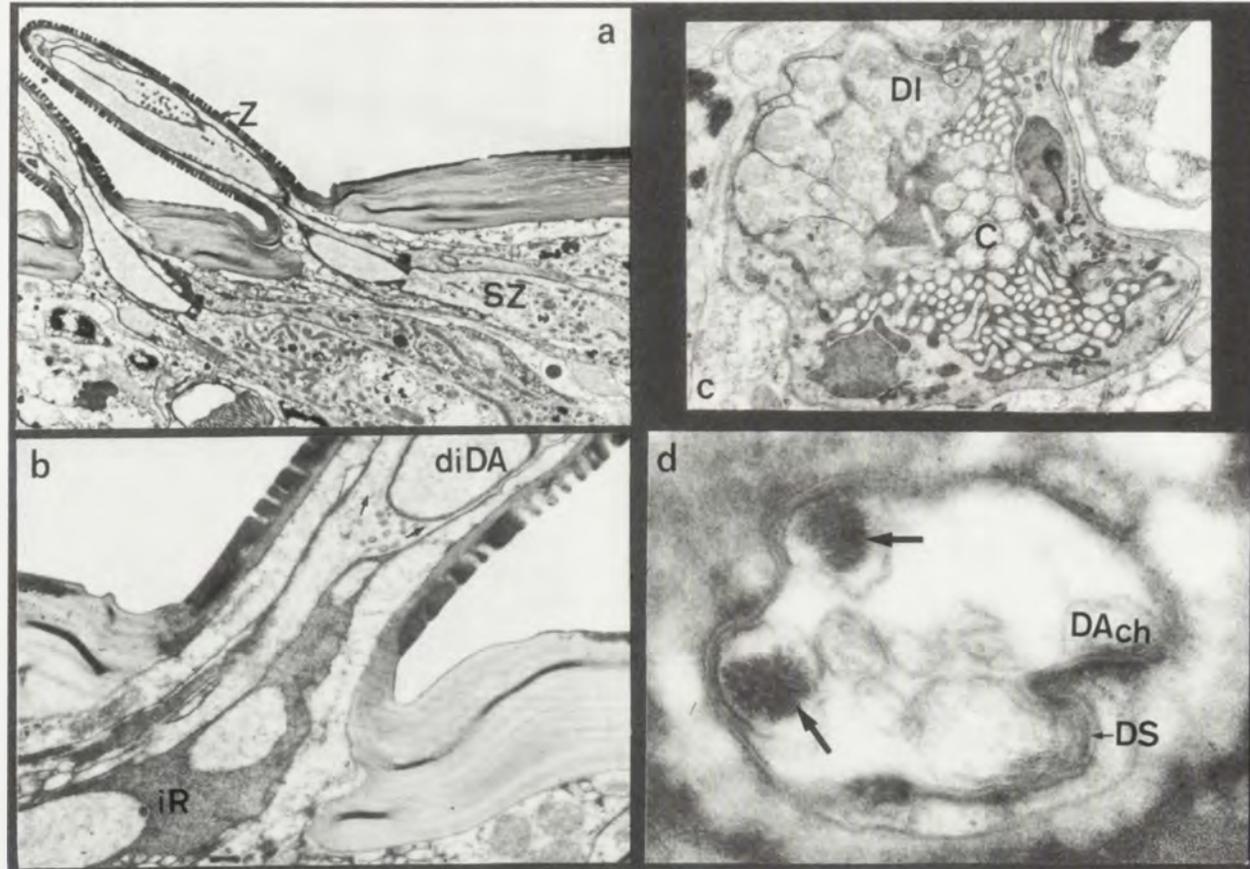


Abb. 4. Sensilla basiconica: **a** – 2 Sensillen längs, 3200x; **b** – Umwachsung der beiden dicken Dendritenaußenglieder (diDA) durch das dünne Dendritenaußenglied, 13750x; Sensillum trichodeum: **c** – Dendriteninnenglieder und modifizierte Cilien (C) einer antennalen Sensille, 8650x. **d** – 2 mechanorezeptive Dendritenaußenglieder mit je einem Tubularkörper, 41400x. DI – Dendriteninnenglied, DAch – chemorezeptives Dendritenaußenglied, DS – Dendritenscheide, iR – innerer Rezeptorlymphraum, SZ – Sinneszelle, Z – Zapfen.

unterschiedlicher Länge und dem zugehörigen Sinnes-/Hüllzellkomplex. Die Haarlänge beträgt bei den antennalen Sensillen 50–120  $\mu\text{m}$ , bei den maxillaren Sensillen 20–120  $\mu\text{m}$ . Auf der Oberfläche des Haares befinden sich 18 rippenartige Leisten.

Der Sinnes-/Hüllzellkomplex setzt sich aus 3 Hüllzellen (thecogene, trichogene und tormogene Zelle) und aus einer unterschiedlichen Anzahl von Sinneszellen zusammen. Bei jeder antennalen Sensille kommen auf eine biciliare mechanorezeptive Sinneszelle 14–16 uniciliare chemorezeptive Sinneszellen, bei jeder maxillaren Sensille ist ebenfalls eine biciliare Sinneszelle vorhanden, aber nur 5–8 uniciliare chemorezeptive Sinneszellen. Die beiden an der Haarbasis endenden mechanorezeptiven Dendritenaußenglieder besitzen je einen für mechanorezeptive Sinneszellen typischen Tubularkörper (Abb. 4d). Die chemorezeptiven Dendritenaußenglieder ziehen in einem von der Dendritenscheide umschlossenen Kanal im Haarschaft bis zur Terminalpore. Die Abbildung 4c zeigt die den Sinneszellen nachgeordneten Dendriteninnglieder und die modifizierten Cilienabschnitte einer antennalen Sensille.

Von den 3 zwiebelschalenartig angeordneten Hüllzellen umschließt die große, granulohaltige thecogene Zelle den inneren Rezeptorlymphraum, die kleinere, strukturarme tormogene Zelle den äußeren Rezeptorlymphraum. Beide Rezeptorlymphräume erstrecken sich weit in das Haarlumen. Der Gesamtaufbau des Sensillum trichodeum geht aus der Rekonstruktionszeichnung hervor (Abb. 6b).

Die bimodalen *S. trichodea* sind typische Kontaktchemorezeptoren, die sowohl das mechanische Abbiegen des Haares als auch die von der Nahrung ausgehenden Botenstoffe registrieren.

#### *Sensilla microtrichodea*

Die kleinen, bimodalen *S. microtrichodea* (80–114/Antenne) sind in 3 Reihen – einer laterodorsalen, einer mediodorsalen und einer lateroventralen Reihe – an der Basis der meisten Antennenglieder angeordnet. Jede Reihe besteht aus 2–5 Sensillen (Abb. 2c). Das 6. und 10. Antennenglied besitzt nur eine mediodorsale Sensille, das terminale Antennenglied hat keine *S. microtrichodea*.

Das Sensillum microtrichodeum besteht aus einem kleinen, durch eine Gelenkmembran und Fasermaterial beweglich aufgehängten, haarförmigen Cuticularfortsatz von 7–17  $\mu\text{m}$  Länge und dem zugehörigen Sinnes-/Hüllzellkomplex aus 6–8 Sinneszellen und 3 Hüllzellen. Der Sinnestift besitzt eine Terminalpore. Von den Sinneszellen sind 2 biciliar, die restlichen uniciliar (Abb. 5a, b). Die in Höhe der Haarbasis endenden 4 Dendritenaußenglieder der beiden biciliaren Sinneszellen besitzen je einen Tubularkörper unterschiedlicher Größe, sie sind mechanosensitiv. Von den 4 Tubularkörpern liegen die 3 kleinen, locker organisierten Körper in Höhe der Haarbasis, der große 4. Tubularkörper befindet sich darunter. Die Tubularkörper bilden Winkel von 90° zueinander. Die Dendritenaußenglieder der uniciliaren Sinneszellen ziehen im haarförmigen Cuticularfortsatz bis in die Nähe der Terminalpore. Sie sind vermutlich chemosensitiv.

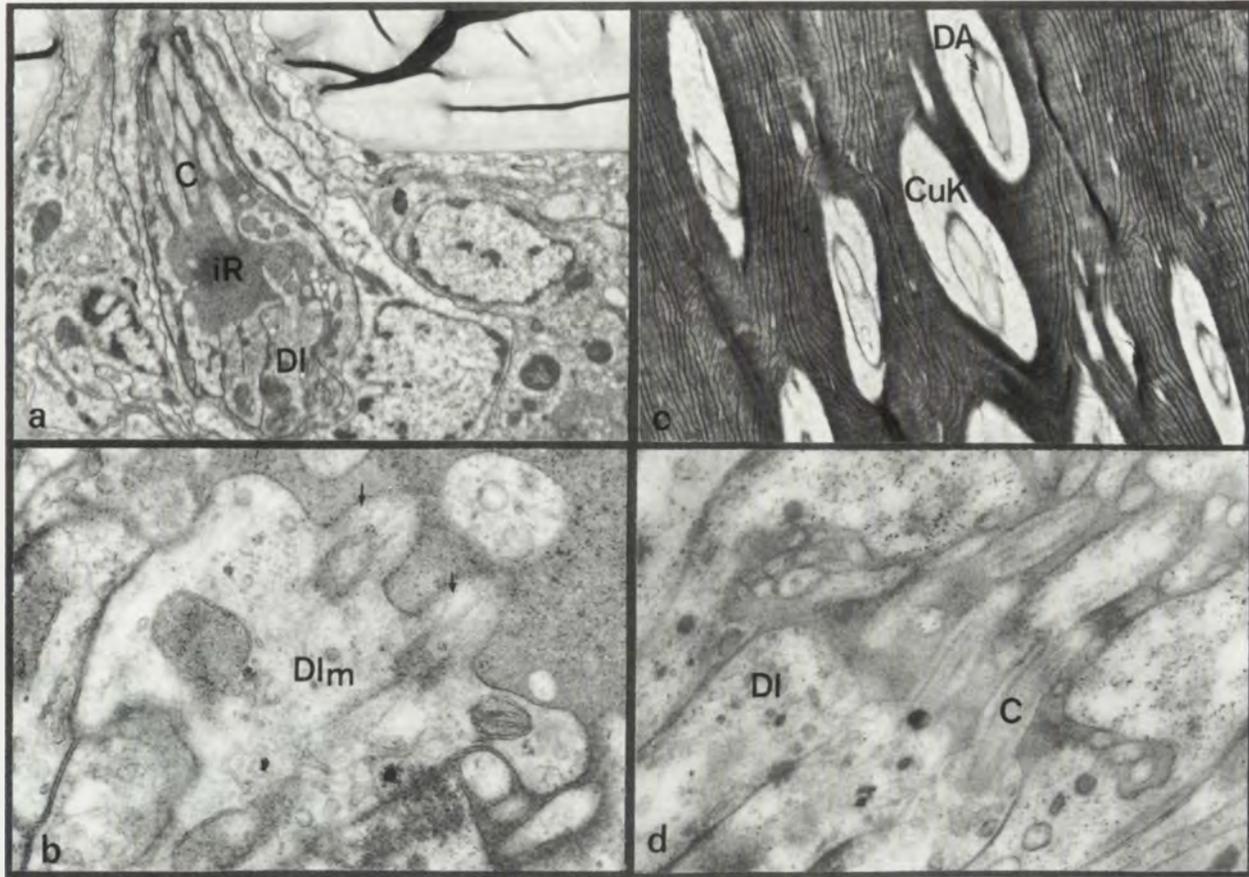


Abb. 5. Sensillum microtrichodeum: **a** – Dendriteninnenglieder (DI) und modifizierte Cilien (C) im inneren Rezeptorlymphraum (iR), 3800x, **b** – Abgang zweier modifizierter Cilien von einem mechanorezeptiven Dendriteninnenglied (DIm), 31150x; Sensilla coeloconica: **c** – Anschnitte mehrerer Cuticulakanäle (CuK) mit Dendritenaußengliedern (DA), 4320x; **d** – Abgang je einer modifizierten Cilie (C) von den Dendriteninnengliedern (DI) uniciliarer Sinneszellen, 31125x.

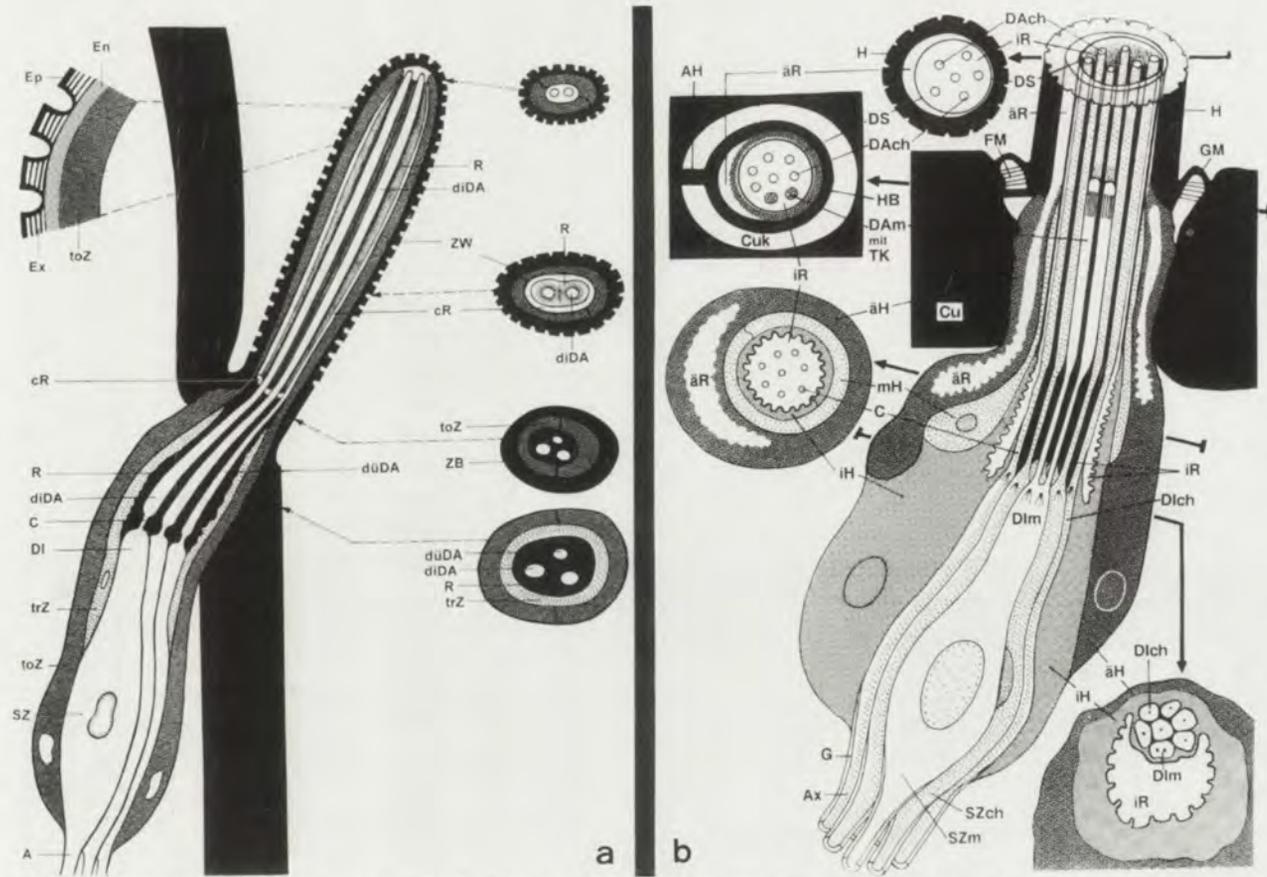


Abb. 6. Zwei Rekonstruktionszeichnungen: **a** - Sensillum basiconicum; **b** - Sensillum trichodeum; A, Ax - Axon, AH - Aufhängesteg, C - modifizierte Cilie, Cu - Cuticula, Cuk - Cuticularkanal, DA - Dendritenaußenglied (ch - chemorezeptiv, m - mechanorezeptiv, di - dick, dü - dünn), DI - Dendriteninnenglied (ch - chemorezeptiv, m - mechanorezeptiv), DS - Dendritenscheide, En - Endocuticula, Ep - Epicuticula, Ex - Exocuticula, FM - Fasermaterial, G - Gliasscheide, GM - Gelenkmembran, H - Haarschaft, HB - Haarbasis, äH, toZ- äußere Hüllzelle (tormogene Z.), iH - innere Hüllzelle (thecogene Z.), mH, trZ - mittlere Hüllzelle (trichogene Z.), cR - cytoplasmatischer Ring, R - Rezeptorlymphraum (ä - äußerer, i - innerer), SZ - Sinneszelle (ch - chemorezeptiv, m - mechanorezeptiv), TK - Tubularkörper, ZB - Zapfenbasis, ZW - Zapfenwand.

Die zwiebelschalenartig angeordneten Hüllzellen setzen sich aus einer die Dendritenscheide bildenden thecogenen, einer kleinen trichogenen und einer größeren tormogenen Zelle zusammen. Die granulareiche thecogene Zelle umschließt den inneren Rezeptorlymphraum, die tormogene Zelle den äußeren Rezeptorlymphraum. Beide Rezeptorlymphräume setzen sich in das Lumen des kleinen Sinneshaares fort.

Die Anordnung der Tubularkörper weist die *S. microtrichodea* als Propriozeptoren aus, die zur Richtungswahrnehmung befähigt sind. Sie registrieren vermutlich Stellungenänderungen der Antennenglieder zueinander, aber reagieren wohl auch auf chemische Botenstoffe.

#### Sensilla coeloconica

Die auf das kräftige Klauenglied des in den Beuteerwerb involvierten Maxillipeden beschränkten 55–65 *S. coeloconica* (Abb. 2d) bestehen jeweils aus einem kleinen, in einer Grube versenkten Sinneskegel von 1.8–1.9  $\mu\text{m}$  Länge und dem zugehörigen Sinnes-/Hüllzellkomplex. Beide sind durch einen langen Cuticulakanal verbunden. Bei den nahe der Basis des Klauenglieds gelegenen Sensillen beträgt die Länge des Cuticulakanals etwa 20  $\mu\text{m}$ , bei den distal gelegenen Sensillen bis zu 90  $\mu\text{m}$ . Abbildung 5c zeigt den Durchbruch mehrerer Cuticulakanäle durch die Cuticula. Auf der Dorsalseite des Klauenglieds befinden sich 25–30 Grubenkegel, auf der Ventralseite 30–35. Die Beweglichkeit der glatten, porenlosen Sinneskegel ist durch eine Gelenkmembran und durch radiär angeordnetes straffes Fasermaterial stark eingeschränkt.

Der Sinnes-/Hüllzellkomplex besteht aus 3–8 uniciliaren Sinneszellen (Abb. 5d) und 3 unterschiedlich strukturierten Hüllzellen (thecogene, trichogene u. tormogene Z.). Biciliare Sinneszellen konnten bisher nicht nachgewiesen werden. Die sehr langen, von der Dendritenscheide und von Rezeptorlymphe umgebenen Dendritenaußenglieder ziehen innerhalb des Cuticulakanals bis in die Spitze des Sinneskegels. Unklar ist, ob ein oder 2 Dendritenaußenglieder bereits an der Kegelsbasis enden. Es gibt dünne (0.2–0.35  $\mu\text{m}$ ) und dicke (0.45–0.75  $\mu\text{m}$ ) Dendritenaußenglieder. Meist sind 1–3 dicke und bis zu 7 dünne Dendritenaußenglieder vorhanden. In den Cuticulakanal ziehen auch Fortsätze der trichogenen und der tormogenen Zelle.

Das Vorkommen zweier unterschiedlich gestalteten Dendritenaußenglieder kann als Hinweis auf eine Bimodalität der *S. coeloconica* angesehen werden. Das mögliche Fehlen von Wandporen und von Tubularkörpern in den Dendritenaußengliedern spricht vermutlich gegen eine chemorezeptive und mechanorezeptive Funktion der Sensillen. Vielleicht handelt es sich bei den *S. coeloconica* um eine Kombination hygro- und thermorezeptiver Sinneszellen, die in den Beuteerwerb involviert sind.

#### DISKUSSION

Im Mittelpunkt der Diskussion sollen 2 Schwerpunkte gestellt werden, nämlich einerseits der Vergleich der Cuticularsensillen von *G. longicornis* mit den entsprechenden Sensillentypen anderer Arthropodenarten und andererseits die

Frage, ob auf Grund der Biciliarität von Sinneszellen Aussagen zur Modalität dieser Zellen möglich sind. Beginnen wir mit der vergleichenden Analyse der 5 hier beschriebenen Sensillentypen von *G. longicornis*.

1. Die auf die Spitzen der antennalen Terminalglieder konzentrierten **Sensilla brachyconica** (ERNST 1981, 1996, 1999) entsprechen in einer Reihe äußerer Merkmale den np (no-pore)-Sensillen der Insekten (ALTNER *et al.* 1983, ALTNER & LOFTUS 1985). Dazu gehören das Fehlen der Poren in der Sinneskegelwand, die unbewegliche Verankerung der Sensille in der Cuticula, das Ende der Dendritenaußenglieder auf unterschiedlichem Niveau im Sinneskegel sowie der Schutz der Sensilla brachyconica durch die langen Sensilla trichodea. Unterschiede sind das Vorkommen von 2 biciliaren Sinneszellen, das Auftreten von röhrenförmigen Cilienscheiden um die Basen der modifizierten Cilien und das Fehlen von lamellierten Dendritenaußengliedern. Biciliare Sinneszellen kommen auch in den np-Sensillen einiger Collembolen vor.

Die auf die Antennenspitze und die Vorderkante der Antennenglieder konzentrierten Sinneskegel des Chilopoden *Lithobius forficatus* L. (Lithobiomorpha) verfügen dagegen über 4–6 uniciliare Sinneszellen (KEIL 1975, 1976). Die ebenfalls zu den np-Sensillen zu zählenden haarförmigen Sensillen S' auf einigen Antennengliedern des Diplopoden *Polyxenus lagurus* (NGUYEN DUY-JACQUEMIN 1988, 1997) unterscheiden sich von den S. brachyconica von *G. longicornis* durch eine bewegliche Aufhängung des Haares, das Vorkommen einer biciliaren Sinneszelle mit 2 Tubularkörpern und einer biciliaren Sinneszelle mit einem lamellierten Dendritenaußenglied.

Trotz der strukturellen Unterschiede sprechen die exponierte Stellung der S. brachyconica und die Vorliebe von *G. longicornis* für feuchtes und warmes Milieu für eine thermo- und/oder hygroreceptive Funktion dieser Sensillen. Elektrophysiologische Befunde dazu stehen noch aus.

2. Die von FUHRMANN (1922) als dünnwandige Zapfen bezeichneten, einfachwandigen, vielporigen **Sensilla basiconica** (ERNST 1979) auf dem antennalen Terminalglied von *G. longicornis* weichen in ihrer Struktur von den basiconischen Sensillen der Insekten ab (ZACHARUCK 1980). Solche Abweichungen sind die Ausbildung einer cytoplasmatischen Röhre aus dem dünnen Dendritenaußenglied, das Vorkommen von Hüllzellanteilen im Cuticularfortsatz und das Fehlen eines 2. Rezeptorlymphraums und einer Dendritenscheide. Dazu kommt, daß die porenartigen Vertiefungen in der Zapfenwand das Lumen der Sensille nicht erreichen. Reizleitungssysteme wie die von den Insekten bekannten Porentubuli (ERNST K.-D. 1969, STEINBRECHT & MÜLLER 1971, KEIL 1982, KEIL & STEINBRECHT 1984) fehlen den S. basiconica von *G. longicornis*.

Beim Vergleich der S. basiconica von *G. longicornis* mit entsprechenden Sensillen der Chilopoden und Diplopoden ergeben sich ebenfalls große Unterschiede. So besitzt *G. longicornis* uniciliare olfaktorische Sinneszellen, *Lithobius forficatus* dagegen biciliare Sinneszellen (KEIL 1975). Sowohl uniciliare als auch biciliare Sinneszellen finden sich in den S. basiconica verschiedener Diplopodenarten (NGUYEN DUY-JACQUEMIN 1982, 1989). Aber allen Arten fehlte in den S. basiconica die bei *G. longicornis* gefundene

cytoplasmatische Röhre, die vermutlich der Vergrößerung der Perceptionsoberfläche dient.

Die bei allen Myriapodenarten nachgewiesenen Fortsätze bestimmter Hüllzellen in den Sinneszapfen behindern den Diffusionsfluß der Odorantien (KEIL 1975, NGUYEN DUY-JACQUEMIN 1989, 1990, 1997, ERNST 1979, SCHÖNROCK 1981, TICHY 1975, 1987, TICHY & BARTH 1992). Bemerkenswert ist auch, daß bei *Polyxenus lagurus* 2 Sensilla *basiconica*-Typen mit assoziiertem Kegel an ihrer Basis vorkommen, bei *G. longicornis* dagegen gibt es nur einen Typus ohne assoziiertem Kegel.

Die Poren in der Zapfenwand und das Auftreten von 2 verschieden gestalteten Sinneszellen in den *S. basiconica* von *G. longicornis* sprechen für eine olfaktorische Funktion der Sensillen, die vermutlich auf 2 Geruchsstoffe reagieren.

3. Ein Vergleich der von FUHRMANN (1922) als dickwandige Borsten bezeichneten bimodalen **Sensilla trichodea** von *G. longicornis* (ERNST 1976, 1994, 1996, 1999) mit den typischen Schmeckhaaren der Insekten ergibt viele Gemeinsamkeiten, so die dicke Wandung des Sinneshaares, die Terminalpore als einzige Öffnung der Cuticularsensille zur Außenwelt, die multiple Innervation der Sensille durch die unverzweigten Dendritenaußenglieder und das Vorkommen einer mechanorezeptiven Sinneszelle, die an der Haarbasis endet (ADAMS *et al.* 1965, HANSEN & HEUMANN 1971).

Der wesentliche Unterschied besteht darin, daß bei *G. longicornis* die *S. trichodea* neben einer größeren Anzahl von unciliaren chemorezeptiven Sinneszellen jeweils eine biciliare mechanorezeptive Sinneszelle besitzen. Die mechanorezeptive Sinneszelle in den Schmeckhaaren der Insekten ist unciliar. Das gleiche gilt auch für die *S. trichodea* des Chilopoden *Lithobius forficatus* (KEIL 1975, 1976). Als modalspezifische Struktur sowohl der unciliaren als auch der biciliaren mechanorezeptiven Sinneszellen gilt der aus zahlreichen Mikrotubuli gebildete Tubularkörper im Dendritenaußenglied, der in die Reiztransduktion involviert ist (THURM 1964, 1965, 1982, FÜLLER & ERNST 1975, 1977, RÖMER & TAUTZ 1992, KEIL 1996).

Große Unterschiede ergeben sich dagegen zu den ebenfalls als Kontaktchemorezeptoren funktionierenden apikalen Kegeln auf dem Terminalglied der Antenne des Diplopoden *Polyxenus lagurus* (NGUYEN DUY-JACQUEMIN 1981, 1997). Diese Sensillen setzen sich im Gegensatz zu den einfach organisierten *S. trichodea* von *G. longicornis* aus mehreren Untereinheiten zusammen, in denen neben unciliaren chemorezeptiven Sinneszellen ein biciliares mechanorezeptives Neuron mit zwei halbzyklindrischen, bzw. zwei ovalen Tubularkörpern pro Einheit vorkommen. Noch komplizierter gebaut sind die apikalen Kegel bei den Diplopoden *Polydesmus coriaceus* PORATH (SCHÖNROCK 1981), *Cylindroiulus punctatus* LEACH und bei zwei *Blaniulus*-Arten (NGUYEN DUY-JACQUEMIN 1985, 1996).

Die *S. trichodea* von *G. longicornis* entsprechen in ihrer Struktur typischen Kontaktchemorezeptoren.

4. Während bei den *Sensilla trichodea* des Chilopoden *G. longicornis* neben unciliaren chemorezeptiven Sinneszellen nur eine biciliare mechanorezeptive Sinneszelle vorkommt, gibt es bei den kleinen, in Reihen an der Basis der meisten Antennenglieder angeordneten **Sensilla microtrichodea** 2 biciliare mechanorezeptive

Sinneszellen, deren 4 Dendritenaußenglieder in 2 Ebenen nahe der Haarbasis enden (ERNST 1983, 1996, 1997). Ihre kleinen Tubularkörper bilden Winkel von 90° zueinander. Es ist anzunehmen, daß diese Sensillen als Stellungsrezeptoren der Antennen fungieren, denn das Verschieben zweier Antennenglieder gegeneinander führt fast automatisch zum Auslenken der basisnahen *S. microtrichodea* durch die Vorderkante des vorhergehenden Antennenglieds. Das Dendritenaußenglied mit dem größeren Tubularkörper könnte dabei die Grundinformation zur Auslenkungsrichtung des Sinneshaares liefern, während die unterschiedliche Reizung der übrigen 3 Dendritenaußenglieder eine genauere Bestimmung der Auslenkungsrichtung ermöglicht.

Eine noch genauere Analyse der Auslenkungsrichtung ist bei den Trichobothrien des Symphylen *Scutigera immaculata* NEWPORT möglich, die 16 biciliare Sinneszellen und 32 mechanorezeptive Dendritenaußenglieder mit kleinen Tubularkörpern besitzen. Durch eine Anordnung derselben im Tetraden können 8 verschiedene Reizrichtungen wahrgenommen werden (HAUPT 1970).

Die bei *Lithobius forficatus* ebenfalls in Reihen an der Basis der Antennenglieder angeordneten „kleinen Borsten“ mit je 2 unciliaren mechanorezeptiven Sinneszellen werden von KEIL (1975) als antennale Stellungshaare angesehen. Diese Sensillen stehen den kleinen Haarsensillen in den Borstenfeldern der Insekten nahe, die eine einzige unciliare mechanorezeptive Sinneszelle besitzen. Sie werden bei Lageveränderungen benachbarter Körperteile ausgelenkt, wobei auch die Einwirkung der Schwerkraft eine wichtige Rolle spielt (THURM 1964, MARKL 1965). Hinweise auf in Reihen angeordnete antennale Propriozeptoren fehlen bei Diplopoden.

Das Vorkommen zusätzlicher unciliarer, vermutlich chemorezeptiver Sinneszellen in den *S. microtrichodea* von *G. longicornis* deutet auf ein gemeinsames „Ursensillum“ der *S. microtrichodea* und der *S. trichodea* bei den Vorfahren unserer heutigen Geophilidae hin.

5. Die Zuordnung der auf das Klauenglied des Maxillipeden beschränkten **Sensilla coeloconica** von *G. longicornis* ist außerordentlich schwierig (ERNST 1995). Unterschiede gegenüber den eingesenkten np-Sensillen der Insekten (ALTNER *et al.* 1983, YOKOHARI 1978, 1981, 1983) sind die – wenn auch eingeschränkte – Flexibilität des Sensillensockels, die wechselnde Anzahl von Sinneszellen und das Fehlen von Dendritenaußengliedern, die unter der Stiftbasis enden. Möglicherweise ist auch eine Terminalpore vorhanden. Die Besonderheit der *S. coeloconica* von *G. longicornis* besteht in einem 20–90 µm langen, allmählich ansteigenden Cuticulakanal, der den Sinnes-/Hüllzellkomplex mit dem Sinnestift verbindet. Ein solcher Kanal ist meines Wissens nach bisher noch nicht beschrieben.

Der lichtmikroskopische Nachweis von *S. coeloconica* auf dem Klauenglied des Maxillipeden liegt außer für Geophilomorpha-Arten (*G. electricus* LATZEL) auch für Scolopendromorpha (*Cryptops hortensis* LEACH), Lithobiomorpha (*Lithobius forficatus* L., *L. muticus* KOCH) und Scutigeraomorpha (*Scutigera coleoptrata* L.) vor (ERNST 1995). Für *Lithobius forficatus* gibt es erste elektronenmikroskopische Befunde zu den *S. coeloconica* mit Terminalporen (ROSENBERG, persönliche Mitteilung). Der erste Nachweis einer Terminalpore für *S. coeloconica* wurde mit dem REM bei *Scolopendra* erbracht (JANGI & DASS 1977).

Ein Vergleich der *S. coeloconica* auf dem 6. u. 7. Antennenglied des Diplopoden *Polyxenus lagurus* (NGUYEN DUY-JACQUEMIN 1983, 1997) mit den coeloconischen Sensillen von *G. longicornis* zeigt bei *P. lagurus* eine konstante Anzahl von Sinneszellen (5), das Vorkommen von uni- und biciliaren Sinneszellen, von lamellierten, eingerollten Dendritenaußengliedern beim Typ C, von 5 Hüllzellen und das Fehlen der Dendritenscheide. Bei *G. longicornis* kommen 3–8 stets uniciliare Sinneszellen, 3 Hüllzellen und eine Dendritenscheide vor. Lamellierte Dendritenaußenglieder fehlen. TICHY (1987) hat lamellierte Dendritenaußenglieder an der Basis der antennalen Geißel des Pauropoden *Eurypauropus ornatus* LATZEL beschrieben.

Trotz der Unterschiede zu den np-Sensillen der Insekten deutet die exponierte Lage der *S. coeloconica* auf den für den Beuteerwerb von *G. longicornis* wichtigen Klauengliedern der Maxillipeden auf eine mögliche thermo- und/oder hygrorezeptive Funktion der Sensillen hin, schließt aber eine chemorezeptive Funktion nicht aus.

6. Zum Schluß der Diskussion soll der Frage nachgegangen werden, ob biciliare Sinneszellen modalspezifisch sind oder nicht. Nach den vorliegenden Befunden muß dies für die Myriapoden verneint werden.

Am häufigsten findet man **Biciliarität** bei mechanorezeptiven Sinneszellen, so z. B. bei den Sensilla trichodea und Sensilla microtrichodea von *Geophilus longicornis* (ERNST 1996), bei den Sensilla chaetica, Sensilla setiformia und in den apikalen Kegeln von verschiedenen Diplopodenarten (NGUYEN DUY-JACQUEMIN 1990) und in den Trichobothrien des Symphylen *Scutigera immaculata* (HAUPT 1970). Es ist anzunehmen, daß durch die Verdopplung der modifizierten Cilien und der in die Transformation des mechanischen Reizes involvierten Tubularkörper in den Dendritenaußengliedern die Effektivität der Analyse der Reizrichtung verbessert wird.

Seltener sind biciliare hygro- und/oder thermorezeptive Sinneszellen, die in den Sensilla brachyconica von *G. longicornis* und den Sensilla coeloconica von *Polyxenus lagurus* vorkommen. Sie sind aber auch in den *S. coeloconica* einiger Collembolenarten zu finden (ALTNER *et al.* 1983). Auch hier dürfte die Bedeutung der Biciliarität in der Vergrößerung der perzipierenden Oberfläche der Dendritenaußenglieder liegen.

Letztlich kommen biciliare chemorezeptive Sinneszellen vor, so in den olfaktorischen Sensilla basiconica des Chilopoden *Lithobius forficatus* (KEIL 1975) und der Diplopoden *Polyxenus lagurus* (NGUYEN DUY-JACQUEMIN 1982, 1989) und *Polydesmus coriaceus* (SCHÖNROCK 1981). Bei diesen Sensillen dürfte die Ausbildung zweier modifizierter Cilien aus einem Dendriteninnenglied die ursprüngliche Form der Oberflächenvergrößerung bei Arthropoden sein, dagegen ist die Verzweigung der Dendritenaußenglieder bei Insekten die abgeleitete, wenn auch effektivere Form. Daraus ergibt sich insgesamt, daß die **Biciliarität nicht modalspezifisch** ist.

#### DANKSAGUNG

Für die technische Unterstützung der Arbeit bedanke ich mich bei Frau C. Brandt, Frau B. Cosack, Frau E. Suchomel und Herrn Dr. H.-O. Vent.

## LITERATURVERZEICHNIS

- ADAMS J. R., HOLBERT P. E. & FORGASH A. J. 1965. Electron microscopy of the contact chemoreceptors of the stable fly, *Stomoxys calcitrans* (Diptera: Muscidae). *Ann. entomol. Soc. Amer.* 58: 909-917.
- ALTNER H. & LOFTUS R. 1985. Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors. *Ann. Rev. Entomol.* 30: 273-295.
- ALTNER H., SCHALLER-SELZER L., STETTER H. & WOHLRAB J. 1983. Poreless sensilla with inflexible sockets. A comparative study of a fundamental type of insect sensilla probably comprising thermo- and hygroreceptors. *Cell Tissue Res.* 234: 279-307.
- ERNST A. 1976. Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von *Geophilus longicornis* Leach (Myriapoda, Chilopoda). I. Die Sensilla trichoidea. *Zool. Jb. Anat.* 96: 586-604.
- ERNST A. 1979. Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von *Geophilus longicornis* Leach (Myriapoda, Chilopoda). II. Die Sensilla basiconica. *Zool. Jb. Anat.* 102: 510-532.
- ERNST A. 1981. Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von *Geophilus longicornis* Leach (Myriapoda, Chilopoda). III. Die Sensilla brachyconica. *Zool. Jb. Anat.* 106: 375-399.
- ERNST A. 1983. Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von *Geophilus longicornis* Leach (Myriapoda, Chilopoda). IV. Die Sensilla microtrichoidea. *Zool. Jb. Anat.* 109: 521-546.
- ERNST A. 1994. Verteilung und Ultrastruktur der Sensilla trichoidea auf den Maxillen des Chilopoden *Geophilus longicornis* Leach. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 87.1: 239.
- ERNST A. 1995. Die Ultrastruktur der Sensilla coeloconica auf den Maxillipeden des Chilopoden *Geophilus longicornis* Leach. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 88.1: 160.
- ERNST A. 1996. Biciliarität von Sinneszellen in verschiedenen Cuticularsensillen des Chilopoden *Geophilus longicornis* Leach. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 89.1: 272.
- ERNST A. 1997. Sensilla microtrichoidea - mutmaßliche „Stellungsrezeptoren“ an der Basis der Antennenglieder des Chilopoden *Geophilus longicornis* Leach. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 90.1: 274.
- ERNST A. 1999. Fine structure and distribution of different cuticular sensilla in *Geophilus longicornis* Leach (Chilopoda, Geophilomorpha: Geophilidae). *Zoology* 102, Suppl. II: 39.
- ERNST K.-D. 1969. Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 94: 72-102.
- FÜLLER H. & ERNST A. 1975. Vergleichende Untersuchungen über die Ultrastruktur von Mechanorezeptoren der Arthropoden. *Biokybernetik* 5: 120-127.
- FÜLLER H. & ERNST A. 1977. Die Ultrastruktur der cercalen Cuticularsensillen von *Periplaneta americana* (L.). *Zool. Jb. Anat.* 98: 544-571.
- FUHRMANN H. 1922. Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Tracheaten. I. Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden. *Z. wiss. Zool.* 119: 1-52.
- HANSEN K. & HEUMANN H.-G. 1971. Die Feinstruktur der tarsalen Schmeckhaare der Fliege *Phormia terraenovae* ROB.-DESV. *Z. Zellforsch.* 117: 419-442.
- HAUPT J. 1970. Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane von Symphylen (Myriapoda) I. Elektronenmikroskopische Untersuchung des Trichobothriums von *Scutigera immaculata* Newport. *Z. Zellforsch.* 110: 588-599.
- JANGI B. S. & DASS C. M. S. 1977. Chemoreceptive function on the poison fang in the centipede, *Scolopendra morsitans* L. *Indian J. exp. Biol.* 15: 803-804.
- KEIL T. 1975. Die Antennensinnes- und Hautdrüsenorgane von *Lithobius forficatus* L. Eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung. Inaugural-Diss. Freie Univ. Berlin, 61 pp.
- KEIL T. 1976. Sinnesorgane auf den Antennen von *Lithobius forficatus* L. (Myriapoda, Chilopoda). I. Die Funktionsmorphologie der „Sensilla trichodea“. *Zoomorphol.* 84: 77-102.
- KEIL T. 1982. Contacts of pore tubules and sensory dendrites in antennal chemosensilla of a silkworm: demonstration of a possible pathway for olfactory molecules. *Tissue Cell* 14: 451-462.
- KEIL T. A. 1996. Sensilla on the maxillary palps of *Helicoverpa armigera* caterpillars: in search of the CO<sub>2</sub>-receptor. *Tissue Cell* 28: 703-717.
- KEIL T. & STEINBRECHT R. A. 1984. Mechanosensitive and olfactory sensilla of Insects. *Insect Ultrastruct.* 2: 477-516.
- MARKL H. 1965. Wie orientieren sich Ameisen nach der Schwerkraft. *Umschau* 65: 185-188.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. 1981. Ultrastructure des organes sensoriels de l'antenne de *Polyxenus lagurus* (Diplopode, Pénicillate). I. Les cônes sensoriels apicaux du 8e article antennaire. *Annls Sci. nat., Zool., Paris, 13e Sér.*, 3: 95-114.

- NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. 1982. Ultrastructure des organes sensoriels de l'antenne de *Polyxenus lagurus* (Diplopode, Pénicillate). II. Les sensilles basiconiques des 6e et 7e articles antennaires. *Annls Sci. nat., Zool.*, Paris, 13e Sér., 4: 211–229.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. 1983. Ultrastructure des organes sensoriels de l'antenne de *Polyxenus lagurus* (Diplopode, Pénicillate). III. Les sensilles coeloconiques des 6e et 7e articles antennaires. *Annls Sci. nat., Zool.*, Paris, 13e Sér., 5: 207–220.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. 1985. Ultrastructure des cônes sensoriels apicaux et des sensilles basiconiques spiniformes du 7e article des antennes de *Typhloblaniulus lorifer* et *Cylindroiulus punctatus* (Diplopodes, Iulides). *Annls Sci. nat., Zool.*, Paris, 13e Sér., 7: 67–88.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. 1988. Ultrastructure des organes sensoriels de l'antenne de *Polyxenus lagurus* (Diplopode, Pénicillate). IV. Les sensilles setiformes à base renflée. *Annls Sci. nat., Zool.*, Paris, 13e Sér., 9: 161–175.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. 1989. Ultrastructure des sensilles basiconiques bacilliformes des antennes du Diplopode cavernicole, *Typhloblaniulus lorifer* Bröl. (Myriapode, Diplopode). *Mém. Biospéol.* 16: 251–256.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. 1990. Connaissances actuelles, déduites de l'étude ultrastructurale des sensilles, sur le rôle de l'antenne dans la perception des stimuli chez les Myriopodes. In: MINELLI A. (ed), *Proc. 7th Int. Congr. Myriapodology*: 97–108, Leiden, E. J. Brill, 480 pp.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. 1996. Comparative ultrastructure of the apical antennal cones of two blaniulid millipedes: the cave-dwelling *Blaniulus lorifer* (Brolemann, 1921) and the edaphic *Blaniulus guttulatus* (Bosc, 1792). *Mém. Biospéol.* 23: 237–240.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. 1997. Fine structure and possible functions of antennal sensilla in *Polyxenus lagurus* (Diplopoda, Penicillata: Polyxenidae). *Ent. scand.*, Suppl. 51: 167–178.
- RÖMER H. & TAUTZ J. 1992. Invertebrate Auditory Receptors. In: ITO F. (ed.), *Comparative Aspects of Mechanoreceptor Systems*, Berlin, 309 pp. *Advances in Comparative and Environmental Physiology* 10: 185–212.
- SCHÖNRÖCK G. U. 1981. Feinstruktur und Entwicklung der antennalen Sensillen bei *Polydesmus coriaceus* Porath 1871 (Diplopoda, Polydesmida). Thesis Freie Univ. Berlin, 239 pp.
- STEINBRECHT R. A. & MÜLLER B. 1971. On the stimulus conducting structure in olfactory receptors. *Z. Zellforsch.* 117: 570–575.
- THURM U. 1964. Mechanoreceptors in the cuticle of the honey bee: Fine structure and stimulus mechanism. *Science* 145: 1063–1065.
- THURM U. 1965. An insect mechanoreceptor. I. Fine structure and adequate stimulus. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 30: 75–82.
- THURM U. 1982. Biophysik der Mechanorezeption: Mechano-elektrische Transduktion. In: HOPPE W., LOHMANN W., MARKL H. & ZIEGLER H. (eds), *Biophysik*, 980 pp.
- TICHY H. 1975. Unusual fine structure of sensory hair triad of the millipede, *Polyxenus*. *Cell Tiss. Res.* 156: 229–238.
- TICHY H. 1987. Antennal sensory organs in the millipede *Eurypauropus ornatus*: Fine structure of the flagella and globulus. *J. Morphol.* 193: 159–171.
- TICHY H. & BARTH G. 1992. Fine structure of olfactory sensilla in myriapods and arachnids. *Micr. Res. Tech.* 22: 372–391.
- YOKOHARI F. 1978. Hygroreceptor mechanism in the antenna of the cockroach *Periplaneta*. *J. Comp. Physiol.* 124: 53–60.
- YOKOHARI F. 1981. The sensillum capitulum, an antennal hygro- and thermoreceptive sensillum of the cockroach *Periplaneta americana* L. *Cell Tiss. Res.* 216: 525–543.
- YOKOHARI F. 1983. The coelocapitular sensillum, an antennal hygro- and thermoreceptive sensillum of the honeybee, *Apis mellifera* L. *Cell Tiss. Res.* 233: 355–365.
- ZACHARUCK R. Y. 1980. Ultrastructure and function of insect chemosensilla. *Ann. Rev. Ent.* 25: 27–47.