

Erster Nachweis von Scolopalorganen in den Gliederantennen eines entognathen Insekts (Collembola, Symphypleona)

Hannes F. Paulus

Biologisches Institut I (Zoologie) der Universität Freiburg

Eingegangen am 29. Oktober 1973

First Report of Scolophorous Organs in the Segmented Antennae of an Entognathous Insect (Collembola, Symphypleona)

Summary. The scapus of the segmented antennae of *Dicyrtomina ornata* (Collembola) contains two scolopidia. One of them consists of one the other of two sense cells each with a cilium-like process. Two enveloping cells belong to each scolopidium: one scolopale cell and one cap cell. This shows for the first time that scolopidia also occur in segmented antennae of entognathous insects. This phylogenetically significant finding may indicate both a monophyletic origin of the scolopidium within the Arthropoda and the monophyletism of the Mandibulata.

Zusammenfassung. Im Scapus der Gliederantenne von *Dicyrtomina ornata* (Collembola) konnten zwei Scolopidien gefunden werden. Während das eine nur eine Sinneszelle enthält, finden sich im anderen zwei. Beide werden von nur zwei Zellen umgeben: von einer Hüll- und einer Stiftzelle. In den Sinneszellen wurzelt je ein modifiziertes Cilium. Dieser Befund zeigt, daß Scolopidien auch in Gliederantennen der Entognatha, wo sie bisher unbekannt waren, vorkommen. Dieser phylogenetisch bedeutsame Fund kann als Hinweis einer monophyletischen Entstehung des Scolopidiums innerhalb der Arthropoda gewertet werden und damit auch als ein weiteres Indiz für die Monophylie der Mandibulata.

A. Einleitung

Seit der Untersuchung der Muskulatur der Antennen bei den Mandibulata durch Imms (1940a, b) wird eine Glieder- von einer Geißelantenne unterschieden. Erstere findet sich in den ersten Antennen der Crustacea, den Antennen der Myriapoda und der entognathen Insekten (außer Protura, denen Antennen gänzlich fehlen), letztere besitzen alle ectognathen Insekten. Bei dieser Geißelantenne unterscheidet man zwei Grundglieder (Scapus und Pedicellus) und eine Geißel, die aus einer verschiedenen Zahl von Gliedern bestehen kann. Nur das erste Fühlerglied enthält Muskulatur, so daß der Pedicellus und die Geißel nur passiv bewegt werden können. Im Pedicellus findet sich ein größeres Chordotonalorgan, das sich meist aus amphinematischen Scolopidien zusammen-

setzt (Debauche, 1936; Schmidt, 1970). Ähnliche Scolopalorgane sind nicht selten auch im Scapus vorhanden (Eggers, 1924). Sie sind bei allen höheren Insekten (Pterygota) weit verbreitet, aber auch bei den Archaeognatha und Zygentoma (Child, 1894; Kinzelbach-Schmitt, 1968) sind solche nachgewiesen. Da diese Sinnesorgane der Kontrolle der passiven Geißelbewegung dienen, hatte Imms (1940) konstatiert, daß solche Organe bei allen Formen mit Gliederantennen fehlen sollen. In der Tat sind bei den Entognatha ebenso wie bei den Myriapoda antennale, aber auch andere Scolopidien bisher nicht gefunden worden. Bei den Crustaceen dagegen waren solche bereits von Wetzel (1934) festgestellt worden; neuere Untersuchungen zeigen, daß sie bei Krebsen vermutlich weiter verbreitet sind (Mill u. Lowe, 1971; Moulines und Clarac, 1972; Risler, 1972; Whitear, 1962). Durch das Fehlen solcher Organe bei Myriapoda und Entognatha besteht eine gewisse Unsicherheit in der Frage, ob Scolopidien mono- oder polyphyletisch entstanden sind.

In diesem Zusammenhang scheint es mir daher recht bedeutsam, daß im ersten Fühlerglied einer symphypleonen Collembole (*Dicyrtomina ornata*) zwei Scolopalorgane gefunden werden konnten. Da aus den noch unvollständigen Schnittserien bereits einige wichtige Aufbau-eigenschaften erkennbar sind und die Tatsache ihres Vorhandenseins bei einem Insekt mit Gliederantenne an sich schon bemerkenswert genug ist, möchte ich die bisher vorliegenden Daten mitteilen.

B. Material und Untersuchungstechnik

Die in der Pufferlösung abgetrennten Köpfe von *Dicyrtomina ornata* Nicolet (det. Hühner, Bochum) wurden längs halbiert und dann ca. 1 Std bei 4°C in einer 2% gepufferten Osmiumtetroxidlösung (pH 7,2) fixiert. Anschließend wurden die Teile in Araldit eingebettet. Die Ultradünnschnitte wurden mit Uranylacetat und anschließend mit Bleicitrat kontrastiert. Die Aufnahmen wurden mit einem Zeiss EM 9A hergestellt. Zu Vergleichszwecken wurden noch die Antennen verschiedener arthropleaner Collembolen (*Podura aquatica*, L., *Anurida maritima*, Laboulbène, *Neanura*, *Entomobrya*, *Orchesella* und *Tomocerus*) und von *Japyx* (Diplura) geschnitten. Bei allen konnte jedoch kein Scolopalorgan gefunden werden.

Abb. 1. Querschnitt durch das erste Fühlerglied (Scapus) von *Dicyrtomina ornata*, distale Region. Man erkennt den großen zentralen Antennennerv, der noch von vier dünneren Axonbündeln begleitet wird. Im Bild oben und unten jeweils unter der Epidermis (E) finden sich die beiden Scolopidien (ST). Das obere (= inneres Scolopidium) enthält zwei Cilien, das untere (= äußeres Scolopidium) ist im Bereich des Endfadens getroffen. Vergrößerungsstrich = 3 µm. Verzeichnis der Abkürzungen: A Axon, C Cilium, E Epidermiszellen, EK Nukleus einer Epidermiszelle, F periphere Doppelfibrille im Cilium, KU Cuticula, M Muskelfibrillen, MI Mitochondrium, N Nerv, S Stütz-zelle, ST Stift, STS Stützstruktur innerhalb der Stütz-zelle, T Microtubuli, W Wurzelfäden an der Cilienbasis

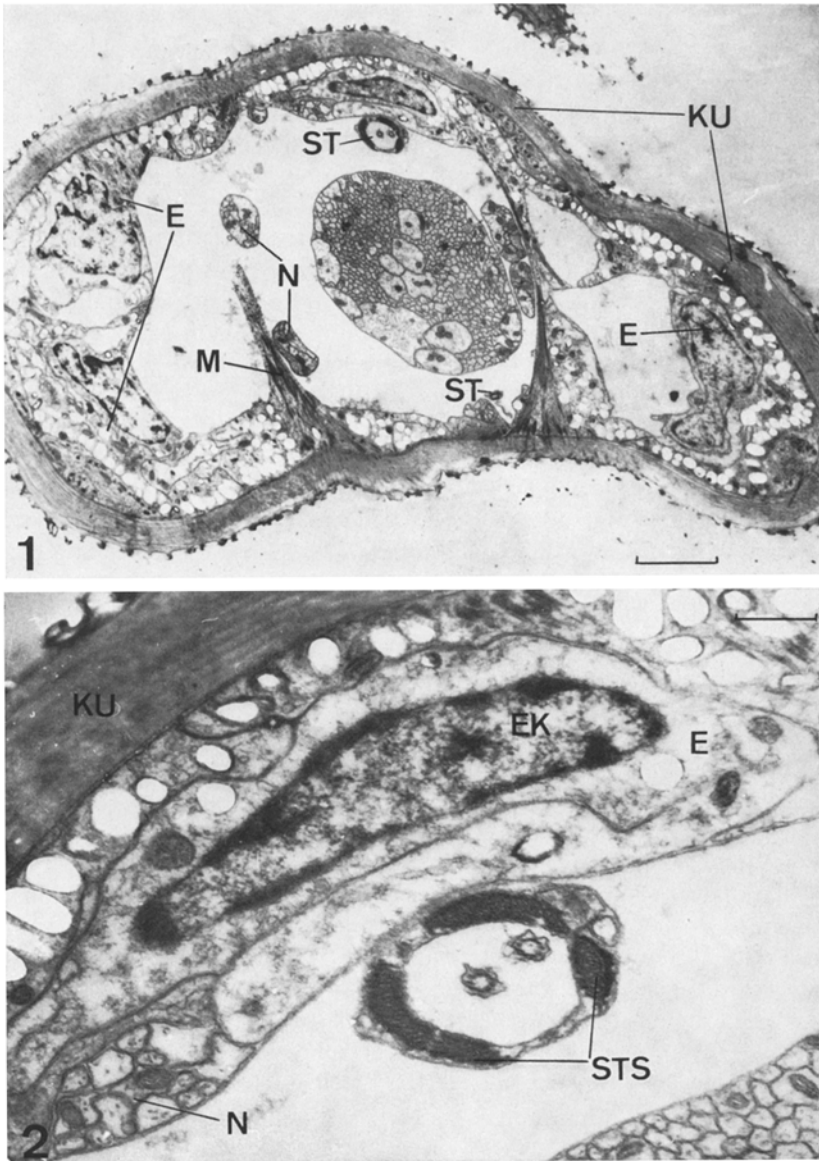


Abb. 2. Das innere Scolopidium etwas oberhalb der Cilienbasis quer. Man erkennt zwei Cilien im extrazellulären Raum, der von den charakteristischen Stützstrukturen innerhalb der hier nur sehr schlanken Stütz zelle aufrecht erhalten wird. Es ist keine weitere Hüllzelle erkennbar. Das Scolopidium verläuft im Antennenhohlraum völlig frei. Vergrößerungsstrich = 0,7 μ m

C. Befunde

Im ersten Fühlerglied von *Dicyrtomina ornata* befinden sich zwei Scolopidien, die höchstwahrscheinlich dem amphinematischen Typus angehören. Sie liegen jeweils unter der Epidermis sich gegenüber (Abb. 1, ST, Abb. 3, ST, A). In der Längenausdehnung innerhalb des Scapus sitzen sie leicht versetzt. Während das eine, d.h. das dem Kopf zugewandte Scolopidium, insgesamt zwei Sinneszellen enthält, ist in dem äußeren Scolopidium nur eine einzige Sinneszelle. Jede dieser Sinneszellen entsendet nach distal einen Sinnesfortsatz, der in den Zellen als transformiertes Cilium wurzelt. Entsprechend finden sich in dem inneren Stift zwei (Abb. 2) und in dem äußeren nur ein Cilium (Abb. 4). Diese Sinnes Cilien sind genauso wie die bisher in Scolopidialorganen aufgefundenen gebaut (Gray, 1960; Schmidt, 1969). Sie enthalten einen peripheren Ring von neun Doppelfibrillen, die sich aus paarweise zusammengelegten Microtubuli zusammensetzen. Die zentrale Doppelfibrille fehlt. Nach distal schwillt der Fortsatz deutlich an, die neun Doppelfibrillen werden reduziert und nehmen eine unregelmäßige Lage ein (Abb. 5). Statt dessen befindet sich in ihm eine größere Anzahl von cytoplasmatischen Microtubuli, deren Zahl sich zum distalen Ende hin wieder verringert. Innerhalb des inneren Scolopidiums haben die beiden Cilien stets gleichen Durchmesser. Die Cilienbasis stimmt mit der der dünnen Cilien im Johnstonschen Organ überein (Schmidt, 1969). Die Wurzelfäden sind allerdings ziemlich dünn (Abb. 6, WF). Die Sinneszellen selbst sind sehr schlank, wie überhaupt die beiden Scolopidien im Durchmesser ungewöhnlich schlank sind. Nach proximal verlaufen entsprechend der Zahl der beteiligten Sinneszellen vom inneren Scolopidium zwei (Abb. 3, A), vom äußeren nur ein Axon. Sie vereinigen sich kurz vor Eintritt in die Kopfkapsel mit dem großen Antennennerv.

Der distale Fortsatz der Sinneszellen wird bei beiden Scolopidien von nur zwei Zellen umgeben: von je einer Stiftzelle und je einer Hüllzelle. Eine akzessorische Zelle scheint bei beiden zu fehlen. Auch ist statt dessen keine Kappenzelle vorhanden, wie dies z.B. Schmidt (1969) für die mononematischen Scolopidien des Zentralorganes im Pedicellus von *Chrysopa* beschreibt. Statt dessen geht der dünne Endfaden anscheinend ohne weitere besondere Hüllzellen in seine Verankerung an

Abb. 3. Querschnitt durch den Scapus im mittleren bis proximalen Bereich. Von dem inneren Scolopidium sind jetzt nur noch die beiden Axone (A) der beiden Sinneszellen erkennbar. Das äußere Scolopidium (ST) ist etwas oberhalb der Cilienbasis quer getroffen. Es verläuft hier parallel in Gemeinschaft mit einem feinen Muskelstrang und einem Axonbündel (vgl. Abb. 6) (Myochordotonalorgan?).

Vergrößerungsstrich = 3 µm

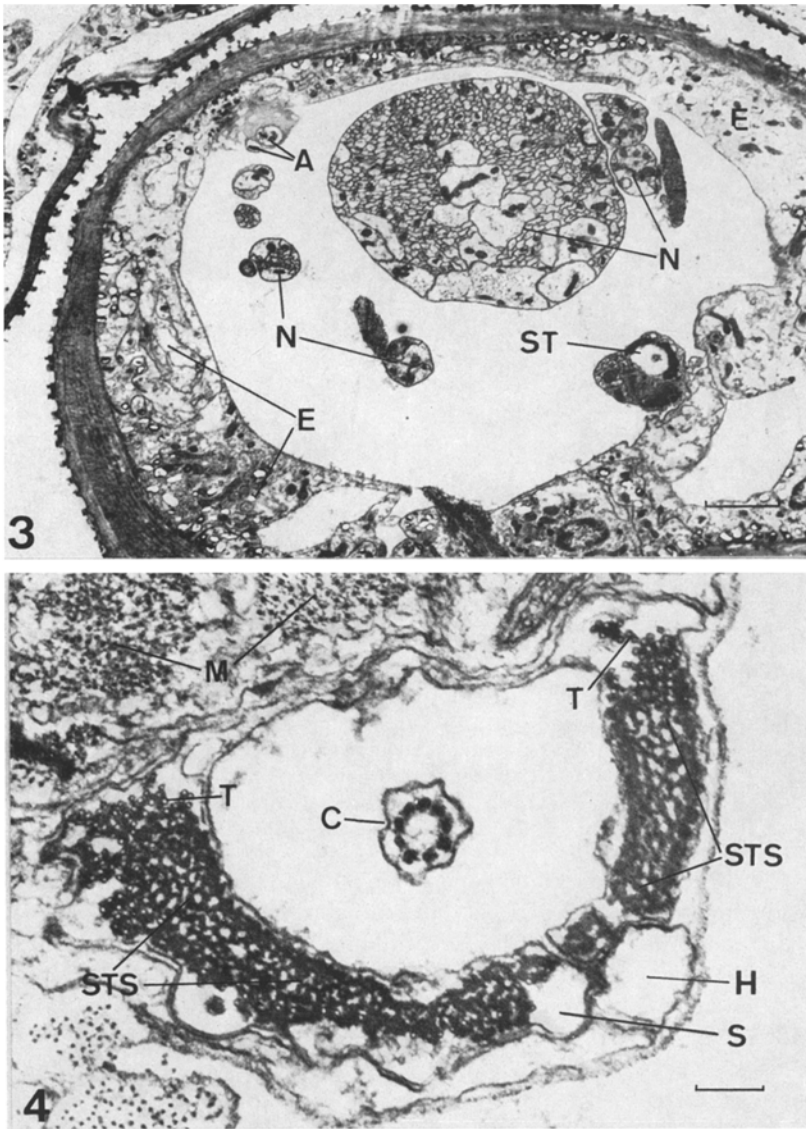


Abb. 4. Das Scolopidium aus Abb. 3 stärker vergrößert. Der Aufbau entspricht dem in Abb. 2. Es ist aber nur ein Sinnescilium vorhanden. Man erkennt die für solche Sinnescilien typische $9 \times 2+0$ Struktur. Innerhalb der Stützstruktur der Stützzone (STS) verlaufen zahlreiche Microtubuli (T). Vergrößerungsstrich = $0,3 \mu\text{m}$

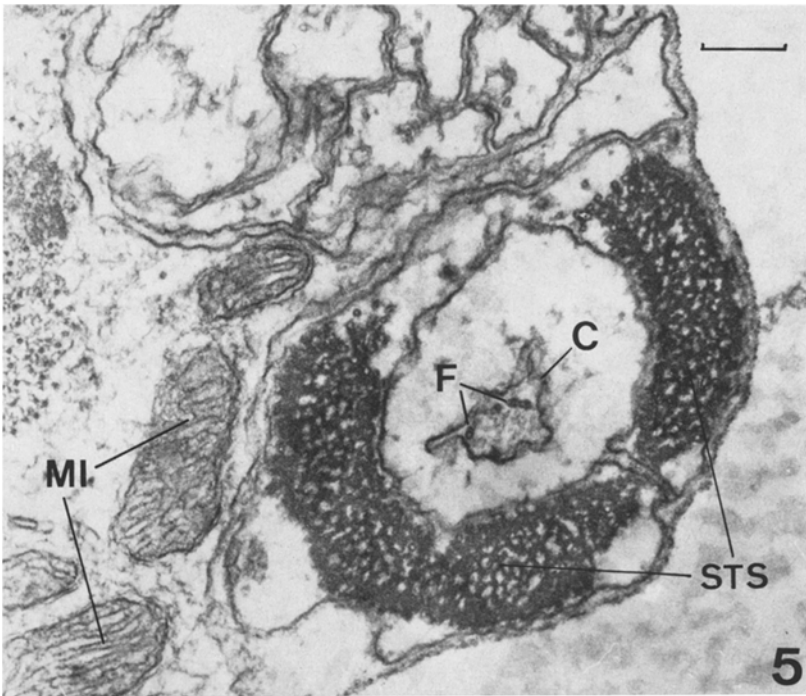


Abb. 5. Wie Abb. 4, weiter distal. Das Sinnescilium ist etwas aufgetrieben, die peripheren Doppelfibrillen verschwinden und liegen nicht mehr so regelmäßig. Vergrößerungsstrich = $0,3\ \mu\text{m}$

der Basis des zweiten Fühlergliedes über. Doch konnte diese Stelle nicht genau identifiziert werden, so daß eine gewisse Unsicherheit bestehen bleibt. Unterhalb des Stiftes, der in Abb. 1 im Querschnitt dargestellt ist, findet sich um das Sinnescilium ein großer extrazellulärer Raum, der von den bekannten Stützstrukturen aufrecht erhalten wird. Sie bilden hier allerdings eine nahezu geschlossenen Röhre, während sie in den bisher bekannten Scolopidien sehr oft als Rippen ausgebildet sind. Diese Stützstruktur (STS in Abb. 2, 4 und 5) wird parallel zur Längsachse von zahlreichen Microtubuli durchgezogen. Nach distal geht sie in eine etwas feinere Stützröhre der Hüllzelle über, die ebenfalls einen allerdings schmäleren extrazellulären Raum freiläßt. In diesen reicht das etwas aufgetriebene Cilium hinein. Das Ganze bildet den proximalen Teil des Endfadens. Die Sinneszellen selbst sind von anderen Zellen umgeben, die ganz offensichtlich jedoch Epidermiszellen sind. Die Axone verlaufen jedoch in einer Basalmembran-artigen Manschette. Während das innere

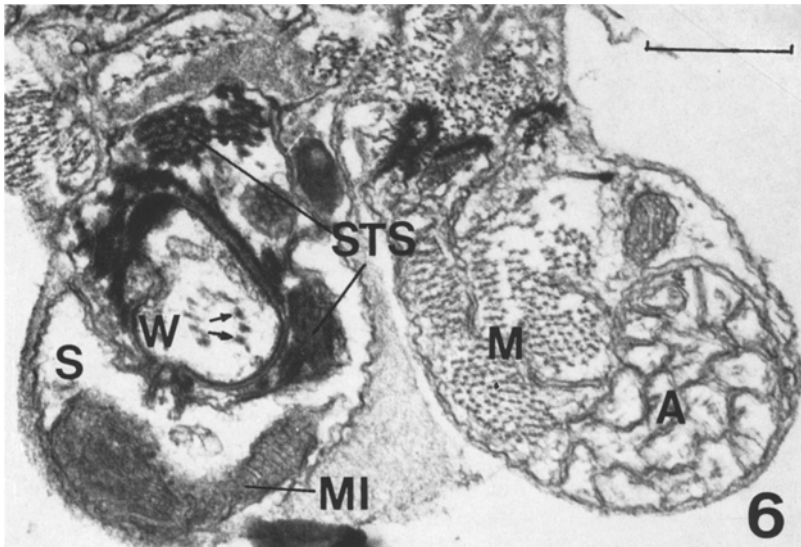


Abb. 6. Das äußere Scolopidium im Bereich der Cilienwurzel quer. Man erkennt neun feine Wurzelfäden (*W*, Pfeile). Die Stützstruktur innerhalb der Stützzelle (*S*) löst sich nach proximal langsam auf, die Zelle selbst vergrößert sich. Der feine Muskelstrang (*M*) hat sich abgelöst und verläuft mit dem Axonbündel (*A*) bereits etwas isoliert. Vergrößerungsstrich = 1 μ m

Scolopidium frei verläuft, zieht das äußere ein Stück parallel zu einem feinen Muskelstrang (Abb. 4 und 5).

D. Diskussion

Wie Schmidt (1972) gezeigt hat, gehören im typischen Falle zu jedem Scolopidium drei Sinneszellen, die je einen Sinnesfortsatz mit einem modifizierten Cilium in das Innere des Scolopidiums entsenden¹. Die Zahl der Umhüllungszellen beträgt im Regelfall drei, die ebenso wie die bei Sinnesborsten oder campaniformen Sensillen angeordnet sind. Daraus erfährt die Annahme einer Homologie von Sinneshaaren und Scolopidien eine starke Stütze (Berlese, 1909; Schmidt, 1969). Doch wurden inzwischen vielfältige Abweichungen gefunden. So finden sich nur zwei Sinneszellen in Scolopidien des Pedicellus bei Ephemeroptera (*Ephemer*, Schmidt, 1972), in denen des Zentralorganes von *Chrysopa* (Schmidt, 1969) oder im Scapus von *Speophyes* (Coleoptera, Corbière-Tichané, 1971). Nur eine Sinneszelle findet sich z.B. im Pedicellus von *Chrysopa* (Zentralorgan)

¹ Die Angabe von Kinzelbach-Schmitt (1968), daß im antennalen Chordotonalorgan von *Lepisma* die drei Cilien aus einer Sinneszelle stammen, ist wohl falsch.

oder im Pedicellus in der Lacinia und im Labium von *Speophyes* (Corpière-Tichané, 1971) und im Palpus der Maxille von *Schistocerca* (Orthoptera, Blaney *et al.*, 1969). Doch handelt es sich in all diesen Fällen um mononematische Scolopidien. Bei *Dicyrtomina* finden sich zwei bzw. eine Sinneszelle, die nur zwei Hüllzellen aufweisen. Diese Ausnahme gibt es auch bei Diptera und verschiedenen anderen Vertretern der Mecoptera (Risler und Schmidt, 1967; Schmidt, 1972). Im Zentralorgan von *Chrysopa* ist neben Scolopidien mit zwei Cilien auch eines mit nur einem Cilium vorhanden. Ähnliches hatte bereits Debauche (1935) bei *Hydropsyche* (Trichoptera) gefunden.

Die Art der Aufhängung der beiden Scolopidien bei *Dicyrtomina* spricht für eine Zuordnung zum amphinematischen Typ, wenn dies auch nicht mit letzter Sicherheit gesagt werden kann. Doch die Form des Endfadens (Abb. 1) zeigt, daß zumindest kein echter mononematischer Typ vorliegen kann. Nach lichtmikroskopischen Befunden scheinen ähnliche Organe auch im zweiten und dritten Fühlerglied vorhanden zu sein. Sie sind es ja auch, die bei Collembolen als einzige Muskulatur aufweisen. Damit wäre zumindest für das zweite Fühlerglied die Möglichkeit der Homologisierung mit dem Johnstonschen Organ in Erwägung zu ziehen. Eine parallele Entstehung ist allerdings auch recht wahrscheinlich, da mir funktionelle Gründe vorzuliegen scheinen. Es gilt nämlich als sicher, daß solche Chordotonalorgane als Propriozeptoren dienen und besonders bei der Bewegungskontrolle der Fühlergeißel eine große Rolle spielen (Burkhardt und Schneider, 1957). Eine Reihe von Vertretern der symphypleonen Collembolen (Kugelspringer) besitzen zwar eine morphologisch definierte Gliederantenne, diese ist aber meist entweder zwischen dem ersten und zweiten, noch häufiger zwischen dem zweiten und dritten Antennenglied geknickt, so daß es sich funktionell eigentlich um eine Geißelantenne handelt. In diesem Fall ist die Bildung eines Scolopalorganes natürlich sehr begünstigt². Dies setzt allerdings bereits voraus, daß die Anlage zur Ausbildung eines Scolopidiums schon vorhanden ist, womit zugleich die Frage nach der phylogenetischen Entstehung dieser Organe angeschnitten ist.

Zunächst ist angenommen worden, daß Scolopidien nur bei ectognathen Insekten vorkommen. Da Wetzell (1934) jedoch solche auch bei Crustaceen nachweisen konnte, nahm er an, daß sie ein altes Arthropodenerbe seien. Schmidt (1972) diskutiert die beiden Möglichkeiten, läßt die Frage aber offen. Die Unsicherheit in der Beantwortung liegt daran, daß solche Scolopidien bei den Spinnentieren und allen Myriapoda und entognathen Insekten bisher nicht gefunden wurden. Das kann

² Ähnliches gilt ganz sicher auch für Crustaceenantennen, wo eine Art Geißel wohl als Strömungsrezeptor dient. Auch ist gerade hier der Zusammenhang zwischen Borsten und Scolopidien sehr deutlich (Risler, 1972).

natürlich zwei Gründe haben. Entweder besitzen diese tatsächlich keine, oder sie wurden bisher übersehen. Daß letztere Möglichkeit wahrscheinlich ist, zeigt gerade der hier geschilderte Fall bei den Collembolen. Bei Spinnentieren jedoch kann die Frage mit guten Gründen verneint werden, da entsprechende Untersuchungen vorliegen und in keinem Fall Scolopidien beschrieben worden sind. Somit reduziert sich die Frage auf die mono- oder polyphyletische Entstehung innerhalb der Mandibulata. Der hier neu beschriebene Fall zeigt zunächst nicht mehr, als daß Scolopidien auf jeden Fall bereits in der Stammgruppe von Ento- und Ectognatha, also der Insecta, vorhanden gewesen sein könnten. Die Frage, ob die Chordotonalorgane im Fühler der Kugelspringer als Vorläufer des Johnstonschen Organes betrachtet werden können, muß vorläufig ebenfalls offen bleiben.

Die Tatsache, daß Scolopidien auch bei entognathen Insekten vorkommen, könnte dafür sprechen, daß solche Chordotonalorgane innerhalb der Mandibulata nur einmal entstanden sind. Damit wäre zusätzlich zu den Ommatidien (Paulus, 1974), den Ozellen (Paulus, 1972) und anderen Strukturen oder Organen (vgl. Siewing, 1960; Lauterbach, 1972, 1973) ein weiteres Indiz gegeben, das für eine monophyletische Entstehung der Mandibulata — entgegen der Ansicht von Manton (1973) — sprechen könnte.

Literatur

- Berlese, A.: Gli Insetti. 1. Embriologia e Morfologia. Milano: Societa editrice libraria 1909
- Blaney, W. M., Chapman, R. F.: The fine structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of *Schistocerca gregaria* (Orthoptera). Z. Zellforsch. **99**, 74—97 (1969)
- Burkhardt, D., Schneider, G.: Die Antennen von *Calliphora* als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. Z. Naturforsch. **12B**, 139—143 (1957)
- Child, C. M.: Ein bisher wenig beachtetes, antennales Sinnesorgan der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Z. wiss. Zool. **58**, 475—528 (1894)
- Corbière-Tichané, G.: Ultrastructure des organes chordotonaux des pièces céphaliques chez la larve du *Speophyes lucidulus* (Coleoptera). Z. Zellforsch. **117**, 275—302 (1971)
- Debauche, H.: Etude cytologique et comparée de l'organe de Johnston des insectes. II. Cellule **45**, 77—148 (1936)
- Eggers, F.: Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. Z. Morph. Ökol. Tiere **2**, 259—349 (1924)
- Gray, E. G.: On the fine structure of the insect ear. Phil. Trans. **B243**, 75—94 (1960)
- Imms, A. D.: On the antennal musculature in insects and other Arthropoda. Quart. J. micr. Sci. (N.S.) **81**, 273—320 (1940)
- Imms, A. D.: On growth processes in the antennae of insects. Quart. J. micr. Sci. (N.S.) **81**, 585—593 (1940)

- Kinzelbach-Schmitt, B.: Zur Kenntnis der antennalen Chordotonalorgane der Thysanuren. Z. Naturforsch. **23B**, 289—291 (1968)
- Lauterbach, K.-E.: Über die sogenannte Ganzbein-Mandibel der Tracheata, insbesondere der Myriapoda. Zool. Anz. **188**, 145—154 (1972)
- Lauterbach, K.E.: Schlüsselereignisse in der Evolution der Stammgruppe der Euarthropoda. Zool. Beitr. (N.F.) **19**, 251—299 (1973)
- Manton, S. M.: Arthropod phylogeny—a modern synthesis. J. Zool. **170**, 111—130 (1973)
- Mill, P. J., Lowe, D. A.: Transduction processes of movement and position sensitive cells in a crustacean limb proprioceptor. Nature (Lond.) **229**, 206—208 (1971)
- Moulins, M., Clarac, F.: Ultrastructure d'un organe chordotonale associé à la cuticule dans les appendices de l'Ecrevisse. C. R. Acad. Sci. (Paris) D **274**, 2189—2192 (1972)
- Paulus, H. F.: Die Feinstruktur der Stirnagen einiger Collembolen (Insecta, Entognatha) und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Insekten. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **10**, 81—122 (1972)
- Paulus, H. F.: Die phylogenetische Bedeutung der Ommatidien der apterygoten Insekten (Collembola, Archaeognatha, Zygentoma). Pedobiologica (im Druck)
- Risler, H.: Mechanorezeptoren an der Geißel der Antennula von *Palaemon serratus*. Verh. dtsh. Zool. Ges. **66**, 42—47 (1972)
- Risler, H., Schmidt, K.: Der Feinbau der Scolopidien im Johnstonschen Organ von *Aedes aegypti* L. Z. Naturforsch. **22 B**, 759—762 (1967)
- Schmidt, K.: Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege *Chrysopa* (Planipennia). Z. Zellforsch. **99**, 357—388 (1969)
- Schmidt, K.: Vergleichend morphologische Untersuchungen an Mechanorezeptoren der Insekten. Verh. dtsh. Zool. Ges. **66**, 15—25 (1972)
- Siewing, R.: Zum Problem der Polyphyly der Arthropoda. Z. wiss. Zool. **164**, 238—270 (1960)
- Wetzel, A.: Chordotonalorgane bei Krebstieren (*Caprella dentata*). Zool. Anz. **105**, 125—132 (1934)
- Whitear, M.: The fine structure of crustacean proprioceptors. I. The chordotonal organs in the legs of the shore crab *Carcinus maenas*. Phil. Trans B **245**, 291—324 (1962)

Dr. H. F. Paulus
 Biologisches Institut I (Zoologie)
 der Universität
 D-7800 Freiburg i. Br.
 Katharinenstr. 20
 Bundesrepublik Deutschland