

Die Mechanorezeptoren im Pedicellus der Eintagsfliegen (Insecta, Ephemeroptera)*

Konrad Schmidt

Institut für Zoologie der Universität Mainz

Eingegangen am 20. Februar 1974

The Mechanoreceptors in the Pedicel of May Flies (Insecta, Ephemeroptera)

Summary. 1. The pedicel of May Flies contains two rings of sensilla; an outer ring composed of campaniform sensilla and an inner ring with mononematic scolopidia.

2. Most of the mononematic scolopidia are innervated by two sense cells. The innermost scolopidia, as a rule, are supplied with three sense cells. The extracellular caps are open distally and are formed like hollow, obtuse cones.

3. Each campaniform sensillum and each mononematic scolopidium is comprised of three enveloping cells; the dendritic sheath cell (scolopale cell), the trichogen cell (cap cell = attachment cell), and the tormogen cell (accessory cell).

4. The phylogenetic origin of the mononematic scolopidia of the inner ring is discussed. The scolopidia of the inner ring are possibly homologous with those of the Johnston organ.

5. Electronmicroscopic observations of the molting process of mononematic scolopidia are published for the first time. Richard (1957) has confirmed that the cap is not lost at ecdysis.

Zusammenfassung. 1. Im Pedicellus der Ephemeropteren sind zwei Sensillenringe ausgebildet: ein äußerer, der aus campaniformen Sensillen, und ein innerer Sensillenring, der aus mononematischen Scolopidien zusammengesetzt ist.

2. Die Mehrzahl der mononematischen Scolopidien wird von zwei, die am weitesten im Inneren stehenden Scolopidien werden in der Regel von drei Sinneszellen innerviert. Die extrazellulären Stifte sind distal offen; sie haben die Form hohler Kegelstümpfe.

3. Den campaniformen Sensillen lassen sich ebenso wie den Scolopidien drei Umhüllungszellen zuordnen: die Dendritenscheiden- bzw. Stifftzelle, die trichogene bzw. Kappenzelle und die tormogene bzw. akzessorische Zelle.

4. Die phylogenetische Herkunft der mononematischen Scolopidien des inneren Sensillenringes wird diskutiert. Möglicherweise ist der innere Sensillenring ein Homologon des Johnstonischen Organs.

5. Erstmals werden elektronenmikroskopische Beobachtungen über die Häutungsvorgänge bei mononematischen Scolopidien mitgeteilt. Die Feststellung Richard's (1957), daß der Stift nicht mitgehäutet wird, hat sich bestätigt.

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

A. Einleitung

Zu den ektognathen Insekten gehören neben den primär flügellosen Archaeognatha und Zygentoma alle Pterygota, also alle geflügelten und sekundär flügellosen Formen. Als eines der Charakteristika der ektognathen Insekten gilt die Ausbildung eines Johnstonschen Organs im zweiten Fühlerglied, dem Pedicellus. Dieses Johnstonsche Organ besteht bei allen bisher genauer daraufhin untersuchten Ectognatha aus ringförmig angeordneten amphinematischen Scolopidien (z.B. Debauche, 1936; Risler u. Schmidt, 1967; Schmidt, 1969, 1970; Howse u. Claridge, 1970). Schon Debauche (1936) waren bei der lichtmikroskopischen Bearbeitung des Johnstonschen Organs von *Ephemera danica* Müller Unterschiede zu allen übrigen von ihm untersuchten pterygoten Insekten aufgefallen. Bei einer vergleichend morphologischen Untersuchung der Mechanorezeptoren im Pedicellus der Insekten (Schmidt, 1972) galt daher den Ephemeropteren meine besondere Aufmerksamkeit.

B. Material und Methode

Hauptsächliches Untersuchungsobjekt war *Cloeon dipterum* (L.) (Baetidae), von dem mehrere Imagines und Subimagines bearbeitet wurden. Zum Vergleich habe ich außerdem je eine Imago von *Baetis* spec. (Baetidae) (det. G. Erpelding) und *Epeorus* spec. (Ecdyonuridae) sowie das letzte Larvenstadium von *Ephemera* spec. (Ephemeridae) untersucht.

Die Köpfe wurden in Puffergemisch abgetrennt, halbiert und die Spitze des Flagellum weggeschnitten. Danach wurden die Präparate etwa 2 Std bei 4° C in 2%iger Osmiumsäure, die mit Veronal-Natriumacetat auf pH 7,2 gepuffert war, fixiert. Bei den sehr englumigen Antennen von *Cloeon* konnte das Fixierungsergebnis durch Verwendung von 3%iger Osmiumsäure etwas verbessert werden. Die mit Glasmessern hergestellten Quer- und Längsschnittserien durch den Pedicellus — Schnittdicke etwa 800 Å — wurden mit Bleizitrat kontrastiert und mit einem Siemens Elmiskop IA durchgesehen.

Besonders danken möchte ich unserer Fotolaborantin Frau M. Ullmann und Herrn cand. rer. nat. G. Eisenbeis, der die Zeichnungen anfertigte und mir beim Herstellen der Schnittserien half.

C. Ergebnisse

1. Anordnung der Sensillen

Die von mir untersuchten Ephemeropteren gehören 3 verschiedenen Familien an. Amphinematische Scolopidien, wie sie für das Johnstonsche Organ charakteristisch sind, fehlen in allen Fällen. Statt dessen sind stets mononematische Scolopidien, die ringförmig angeordnet sind, vorhanden. Sie bilden einen „inneren Sensillenring“ (iR, Abb. 1 a), der von zahlreichen campaniformen Sensillen (= „äußerer Sensillenring“) umgeben wird (äR, Abb. 1 a). Bei Imagines und Subimagines hat das Flagellum (Fl, Abb. 1 b) einen viel geringeren Durchmesser als der distal abgeflachte Pedicellus (P, Abb. 1 b), der in Aufsicht die Form einer Ananas-

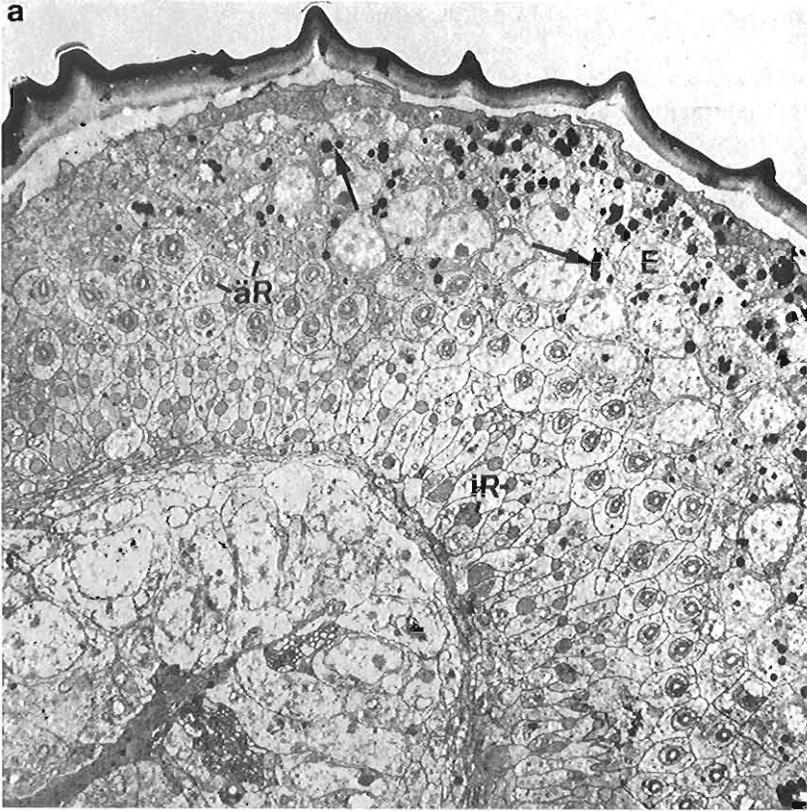


Abb. 1a u. b. Pedicellus von: a *Cloeon*-Subimago Apolysisstadium quer; b *Epeorus* längs. a Wenig unterhalb des Pedicellus-Flagellum-Gelenkes. Campaniforme Sensillen des äußeren Sensillentrings (*äR*); Kappenzellen der Scolopidien des inneren Sensillentrings (*iR*). In der Epidermis (*E*) Pigmentgrana (Pfeile). Vergr. 4700 \times . b Im Bereich des Pedicellus (*P*)-Flagellum (*Fl*)-Gelenkes ist die Cuticula dünn und wenig elektronendicht (Pfeile). Äußerer (*äR*) und innerer Sensillentrings (*iR*).

Vergr. 3600 \times

scheibe aufweist. Im Bereich des Pedicellus-Flagellum-Gelenkes ist die Cuticula dünn und wenig elektronendicht (Pfeile, Abb. 1b). Hier setzen nebeneinander die campaniformen Sensillen und die Kappenzellen der Scolopidien des inneren Sensillenringes an. Der innere Sensillenring besteht bei *Cloeon* aus 180—200 Scolopidien, die von den etwa 100—120 campaniformen Sensillen des äußeren Sensillenringes umgeben werden. Außerdem sind noch einige einzeln stehende campaniforme Sensillen vorhanden. Sie enden in verschiedener Höhe an den Seitenwänden des Pedicellus. In der Distalregion des Pedicellus habe ich bei *Cloeon* 4—6 einzelne campaniforme Sensillen festgestellt. Die am weitesten basalwärts stehenden campaniformen Sensillen befanden sich bei *Baetis* in Höhe der Sinneszellen des inneren Sensillenringes.

2. Bau der Scolopidien

Sinneszellen und Ciliarstrukturen. Zu jedem Scolopidium gehören in der Regel 2, bei den am weitesten im Innern liegenden Scolopidien häufig 3 Sinneszellen. Jede Sinneszelle entsendet distalwärts einen Sinnesfortsatz (SF, Abb. 3a, b und d), an dessen Spitze eine Ciliarstruktur wurzelt (C, Abb. 3a). Im Gegensatz zu den Sinnescilien der amphinematischen Scolopidien des Johnstonschen Organs sind die der mononematischen Scolopidien des inneren Sensillenringes untereinander nicht verschieden (vgl. Abb. 4b). Die Cilienbasis enthält wie bei Scolopidien üblich 2 zentriolartige Strukturen; ein kräftiger Wurzelfaden (W, Abb. 3a u. d) verankert das Cilium im Sinnesfortsatz. Die Wurzelfäden lassen eine Querstreifung mit einer Hauptperiode von etwa 680 Å erkennen (Pfeile, Abb. 3c), bestehen also wahrscheinlich aus einem Gerüsteweiß, das zur Gruppe der Kollagene gehört (vgl. Schmidt, 1969). Die Sinnescilien laufen in den fingerhutförmigen extrazellulären Stift (Si, Abb. 6a, c—e) hinein, dessen Spitze eine Öffnung aufweist (Pfeil, Abb. 6a u. e). Die Stifte liegen in verschiedener Höhe im Pedicellus (vgl. Abb. 4c); die innersten befinden sich am weitesten basalwärts. Im allgemeinen überragt der Stift die Spitze der Ciliarstrukturen (vgl. Abb. 4a und 6a, b u. e). Lediglich bei den Larven von *Ephemera* durchwachsen die Ciliarstrukturen den Stift und enden erst etwa 2 µm oberhalb der Stiftpitze (C, Abb. 6d). Imagines von *Ephemera* habe ich nicht untersucht.

Abb. 2. Diagramm eines mononematischen Scolopidium des inneren Sensillenringes von *Cloeon*. Die numerierten Strichmarken geben an, wo die entsprechenden Querschnitte geführt sind. Akzessorische Zelle (A); Sinnescilium (C), seine Erweiterung (CE) mit elektronendichterer Zentralstruktur; Kappenzelle (K) mit Mikrotubuli (M) und Stützstrukturen (StK); Stifzelle (S) mit Wandrippen (StS); Sinnesfortsatz (SF); Stift (Si); Sinneszelle (Sz); Wurzelfaden (W); Wurzelfibrillen (Wf)

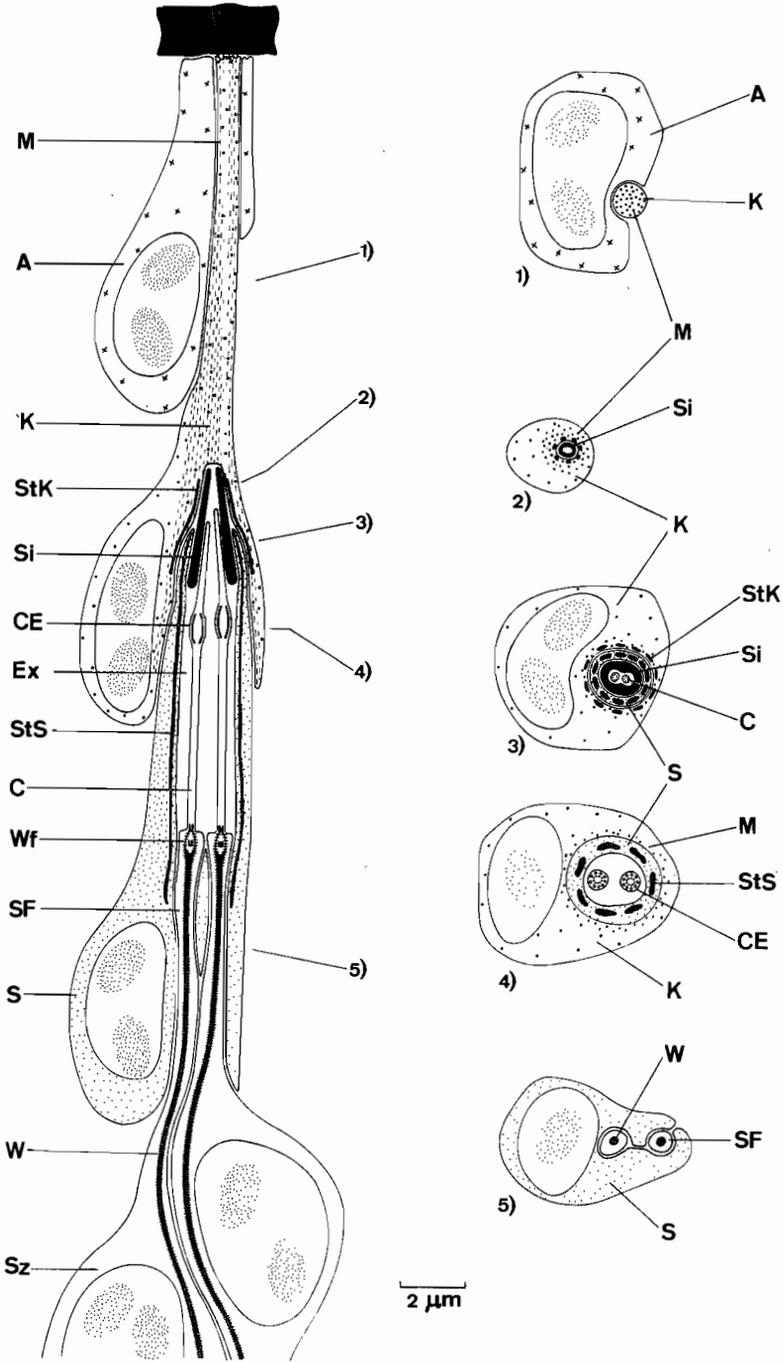


Abb. 2

Der Durchmesser der Sinnes Cilien wird zur Spitze hin immer kleiner, so daß schließlich nur noch wenige Doppeltubuli Platz finden (Pfeil, Abb. 4c). In der Spitzenregion der Stifte liegen die Sinnes Cilien der Stiftwand eng an (vgl. Abb. 4c und 6c u. e), und es hat den Anschein, als seien sie an der Stiftwand angeheftet. Unterhalb der Stiftbasis sind die Ciliarstrukturen verdickt, und hinter den Doppeltubuli und in der Cilienmitte liegen Stäbe aus elektronendichtem Material (Pfeile, Abb. 5a u. b). Die mögliche Funktion dieses elektronendichten Materials bei der Reizung der Scolopidien wurde von mir an anderer Stelle diskutiert (Schmidt, 1969, 1970).

Umhüllungszellen. Die Dendriten werden sehr wahrscheinlich von 3 Umhüllungszellen umgeben, wie dies auch bei den Scolopidien des Johnstonschen Organs die Regel ist. Am weitesten basal liegt die Stiftzelle mit ihrem Kern (S, Abb. 3a u. d). In der Stiftzelle sind Wandrippen ausgebildet (StS, Abb. 4b u. c), die auf Längsschnitten eine Querstreifung erkennen lassen (Pfeile, Abb. 4c, Inset). Dies spricht dafür, daß die Wandrippen aus einem Gerüsteiweiß bestehen. Ob diese Querbänderung wie bei den Wurzelfäden Haupt- und Nebenperioden aufweist, konnte ich nicht feststellen. Im Bereich des Stiftes liegt der Kern der Kappenzelle (K, Abb. 6b u. e und 7a), die vergleichend morphologisch der Hüllzelle amphinematischer Scolopidien entspricht. Die Kappenzelle bildet oberhalb des Stiftes einen Zellstrang (vgl. K, Abb. 7a—c), der mit seinem Distalende fest an der Cuticula des Pedicellus-Flagellum-Gelenkes angeheftet ist. Da die Stifte in verschiedener Höhe im Pedicellus liegen, sind die Kappenzellen unterschiedlich lang. Im Innern sind die Kappenzellen dicht mit parallel zur Längsachse verlaufenden Mikrotubuli angefüllt (vgl. Abb. 7b).

Oberhalb der Stifte liegen um die Kappenzellen herum Zellen, die sich bei *Cloeon*, *Baetis* und *Epeorus* nur selten eindeutig einem bestimmten Scolopidium zuordnen lassen (A, Abb. 7a u. b). Bei den Larven von *Ephemera* aber umschließt häufig je eine dieser Zellen eine Kappenzelle vollständig (A, Abb. 7c). Diese Zellen entsprechen höchstwahrscheinlich der dritten Umhüllungszelle amphinematischer Scolopidien, und ich habe sie deshalb ebenso wie bei amphinematischen Scolopidien als akzessorische Zellen bezeichnet.

Abb. 3a—d. Scolopidien von: a u. b *Baetis*; c *Cloeon*-Imago längs; d *Cloeon*-Subimago quer. a Sinnesfortsätze (SF) und Cilienbasis. Sinnes Cilium (C); Wurzelfaden (W); Stiftzelle (S) mit Kern. Vergr. 10000 ×. b Eine der 3 Sinneszellen (SZ) ist mit ihrem Sinnesfortsatz (SF) getroffen. Vergr. 8000 ×. c Wurzelfaden mit regelmäßiger Querstreifung. Die Abstände der Hauptperiode (Pfeile) betragen etwa 680 Å. Vergr. 35000 ×. d 2 Sinnesfortsätze mit massivem Wurzelfaden (W) umhüllt von der Stiftzelle (S). Vergr. 20000 ×

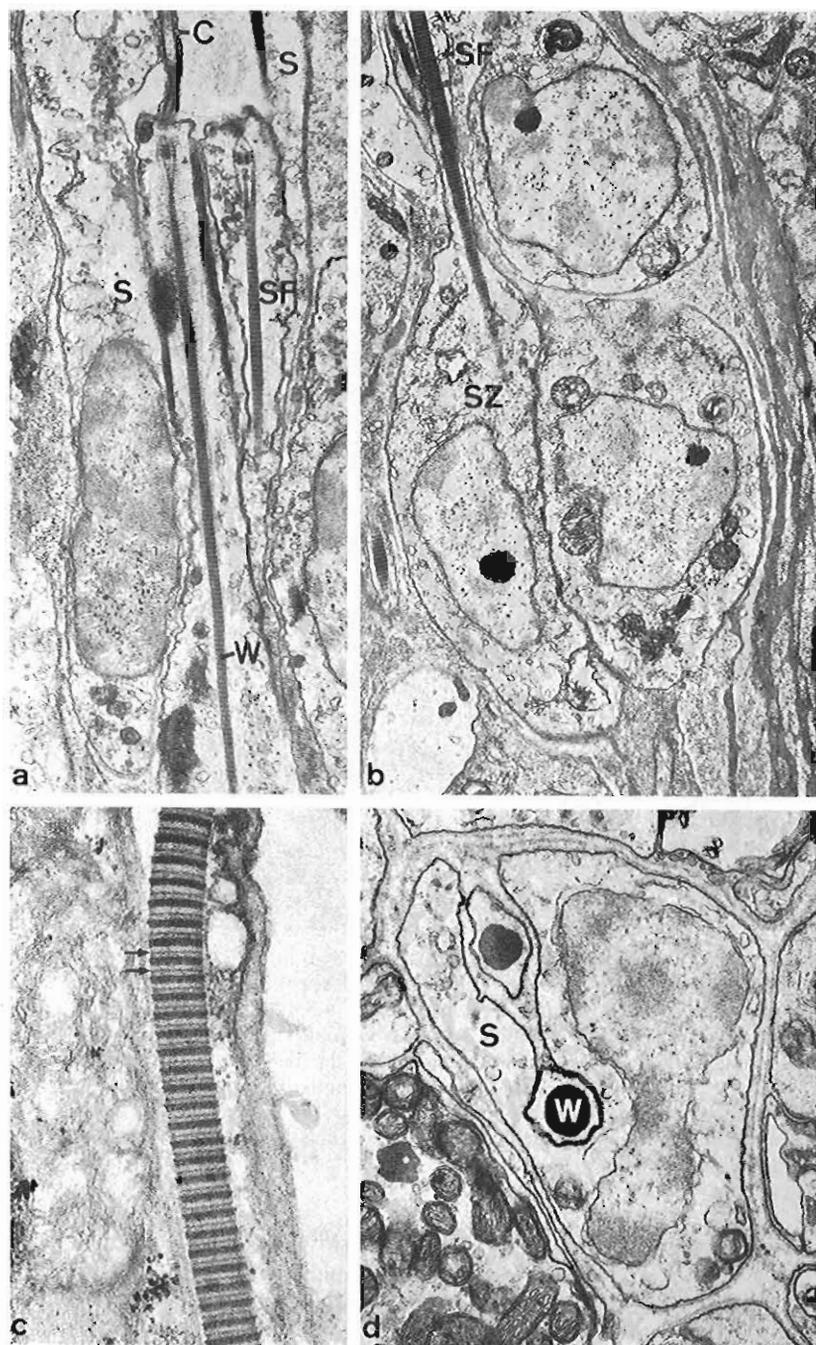


Abb. 3a—d

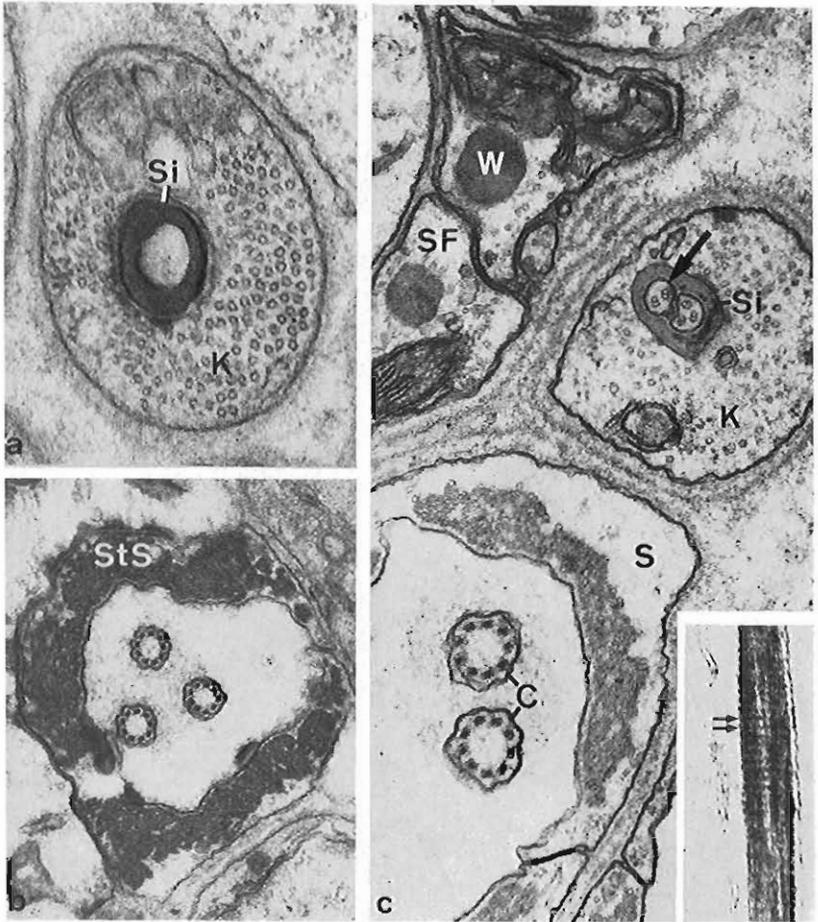


Abb. 4a—c. Scolopidien von: a—c *Cloeon*-Subimago quer; c Inset *Epeorus* längs. a Stiftspitze (Si) überragt die Sinnescilien. Kappenzelle (K) mit zahlreichen Mikrotubuli. Vergr. 54000 \times . b Scolopidium mit 3 Sinnescilien. Wandrippen (StS). Vergr. 26000 \times . c Die Scolopidien liegen in verschiedener Höhe, daher ist nebeneinander der Bereich der Sinnesfortsätze (SF), der der Sinnescilien (C) zwischen Cilienbasis und -erweiterung und der der Cilien Spitzen (Pfeil) getroffen. Kappenzelle (K); Stütz zelle (S); Stift (Si); Wurzelfaden (W). Vergr. 40000 \times . Inset: Die Wandrippen weisen eine regelmäßige Querstreifung auf (Pfeile). Vergr. 46000 \times

3. Erste Beobachtungen über die Häutung der Scolopidien

Über die Häutungsvorgänge bei Scolopidien ist erst sehr wenig bekannt (vgl. „Diskussion“); elektronenmikroskopische Beobachtungen liegen noch nicht vor.



Abb. 5a u. b. Scolopidien von *Epeorus*: a längs; b quer. a u. b Cilienerweiterung unterhalb des Stiftes. Hinter den Doppeltubuli und im Zentrum Stäbe aus elektronendichtem Material (Pfeile). Stützelle (S). a Vergr. 30000 \times ; b Vergr. 61000 \times

Ich konnte 2 Häutungsstadien untersuchen:

1. Tiere, bei denen die Apolysis (= Zurückweichen der Epidermis von der alten Cuticula) beendet, und die erste Lage der neuen Cuticula, die Cuticulinschicht, abgeschieden worden war;
2. Tiere, bei denen die Ecdysis (= Abstreifen der alten Cuticula) kurz bevorstand.

Bei der Apolysis ziehen sich die Kappenzellen (K, Abb. 8a) weniger weit von der alten Cuticula zurück als die übrigen Zellen der Epidermis. Sie bleiben durch Fibrillen, die durch den Exuvialraum laufen, mit der alten Cuticula fest verbunden (Tf, Abb. 8a). Auch die Kappenzellen werden wie die gesamte Körperoberfläche von einer ca. 120—180 Å dicken Cuticulinschicht überzogen (Ct, Abb. 8a).

Bei den Tieren, die kurz vor der Ecdysis standen, war die neue Cuticula schon weitgehend angelegt. Auch jetzt ragen die Kappenzellen (K, Abb. 8c u. d) noch aus dem Epidermiszellverband hervor. Die neu angelegte Cuticula (nCu, Abb. 8d) ist der Form der Kappenzelle entsprechend vorgewölbt. Durch eine gleichartige Vorwölbung ist die Stelle, an der die Kappenzelle an der alten Cuticula (aCu, Abb. 8d) ansetzte, gekennzeichnet (Pfeile, Abb. 8d). Später zieht sich die Kappenzelle auf das Niveau der Epidermiszellen zurück (vgl. Abb. 2 und 8d, Unterseite der alten Cuticula).

Anheftung der Kappenzellen an die Cuticula. Muskeln setzen in den meisten Fällen nicht direkt an der Cuticula an, sondern es sind Epidermiszellen dazwischengelagert, die einerseits mit den Muskeln und an-

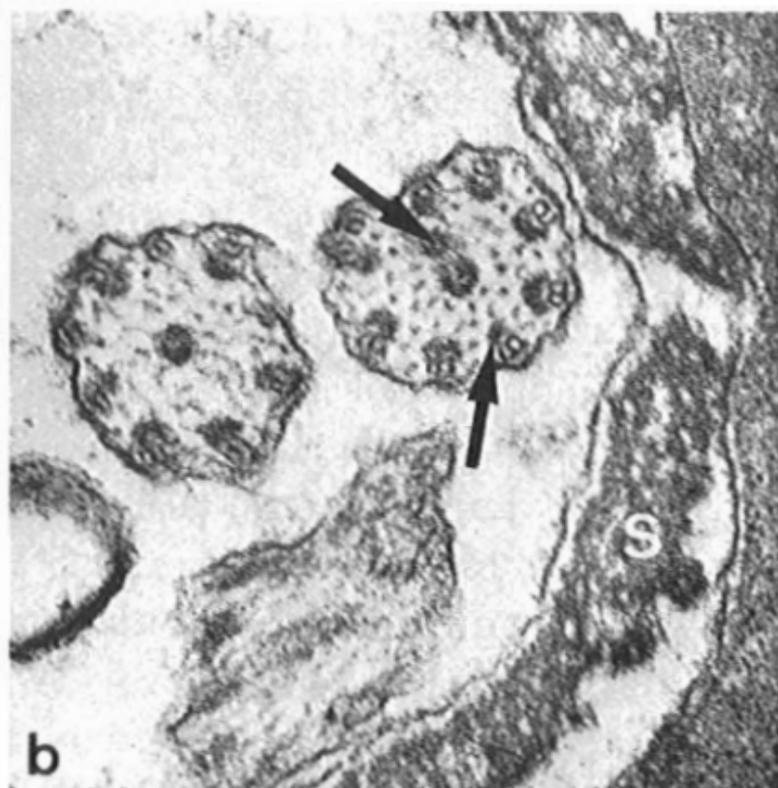
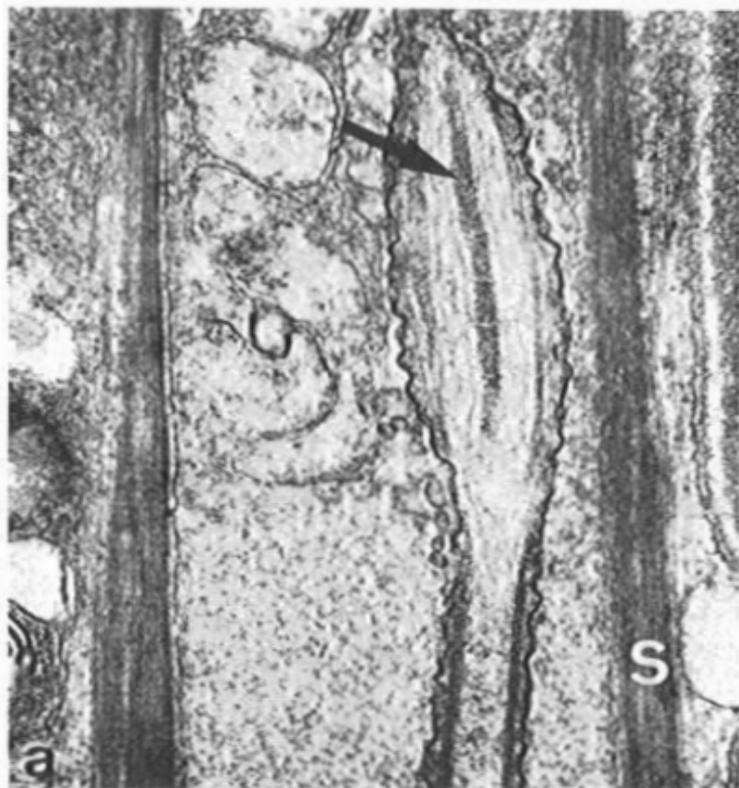


Abb. 5a u. b. Scolopidien von *Epeorus*: a längs; b quer. a u. b Cilienerweiterung unterhalb des Stiftes. Hinter den Doppeltubuli und im Zentrum Stäbe aus elektronendichtem Material (Pfeile). Stiftzelle (S). a Vergr. 30000 \times ; b Vergr. 61000 \times

dererseits mit der Cuticula fest verbunden sind. Die Anheftung der Kappenzellen (K, Abb. 8a—d) an der Cuticula entspricht genau der solcher Epidermiszellen. Dies wird bei Häutungstieren besonders deutlich. In die Kappenzellen hinein ragen strangförmige extrazelluläre Bildungen, die Tonofibrillen (Tf, Abb. 8b u. c), die bis zur Epicuticula durchlaufen (Pfeil, Abb. 8a). Bei der Apolysis halten die Tonofibrillen die Verbindung zwischen alter Cuticula und Kappenzelle aufrecht. Ihre chemische Natur ist noch unbekannt. Die Anlage der neuen Cuticula erfolgt um die Tonofibrillen herum, die dadurch in der neuen Cuticula verankert werden. Der Verlauf der Tonofibrillen in der Cuticula und ihre Verbindung mit der Epicuticula sind manchmal noch in der alten Cuticula deutlich zu erkennen (vgl. Abb. 8d). Die Kappenzellen sind mit den Tonofibrillen durch elektronendichte Strukturen „not unlike hemidesmosomes“ (Lai-Fook, 1967) verbunden (Pfeil, Abb. 8b). An diese „Hemidesmosomen“ sind zahlreiche Mikrotubuli der Kappenzellen angeheftet. Alle hier beschriebenen Beobachtungen stimmen mit den Befunden von Lai-Fook (1967) und Caveney (1969) an Muskelansatzstellen genau überein.

Bei Tieren, die vor der Ecdysis standen, war die neue Cuticula über den Kappenzellen noch viel dünner als über den Epidermiszellen (vgl. Abb. 8c u. d). Eine Verbindung zwischen Kappenzellen und alter Cuticula durch Tonofibrillen konnte ich nicht mehr feststellen.

4. Bau der campaniformen Sensillen

Wie bei allen bisher beschriebenen campaniformen Sensillen ist nur eine Sinneszelle pro Sensillum vorhanden (Sz, Abb. 9). Ihr Sinnesfortsatz ist bei *Cloeon* distal verdickt (SF, Abb. 10b). Diese Auftreibung fehlt dagegen bei *Epeorus* (SF, Abb. 10c). Das Sinnescilium durchquert den inneren Liquorraum (iL, Abb. 10b u. c), der von der inneren Hüllzelle umgrenzt wird (D, Abb. 10b u. c). Distalwärts wird das Sinnescilium dicker und enthält zusätzliche Mikrotubuli (Ca, Abb. 10c und 11a—d). In der Spitze der umgewandelten Ciliarstruktur ist ein Tubularkörper ausgebildet (T, Abb. 11b). Der distale Teil des Sinnescilium wird von einer dünnen Dendritenscheide (= sog. cuticulare Scheide) umhüllt (DS, Abb. 10c und 11d).

Abb. 6a—e. Scolopidien von: a *Baetis*; d *Ephemera* letztes Larvenstadium; e *Epeorus* längs; b *Cloeon*-Subimago; c *Epeorus* quer. a Der Stift (Si) ist an der Spitze offen (Pfeil). Cilienerweiterung (CE); Stützelle (S); Kappenzelle (K) mit Kern. Vergr. 12000 ×. b Stiftspitze (Si) überragt die Sinnescilien. Vergr. 20000 ×. c Stift (Si) mit Sinnescilien. Kappenzelle mit Stützstrukturen (StK). Vergr. 60000 ×. d Bei der *Ephemera*-Larve durchwachsen die Sinnescilien (C) den Stift (Si) und ragen in eine kegelförmige Aussparung von K hinein. Vergr. 15000 ×. e Stift mit distaler Öffnung (Pfeil). Die Stützelle (S) überragt die Stiftbasis. Vergr. 24000 ×

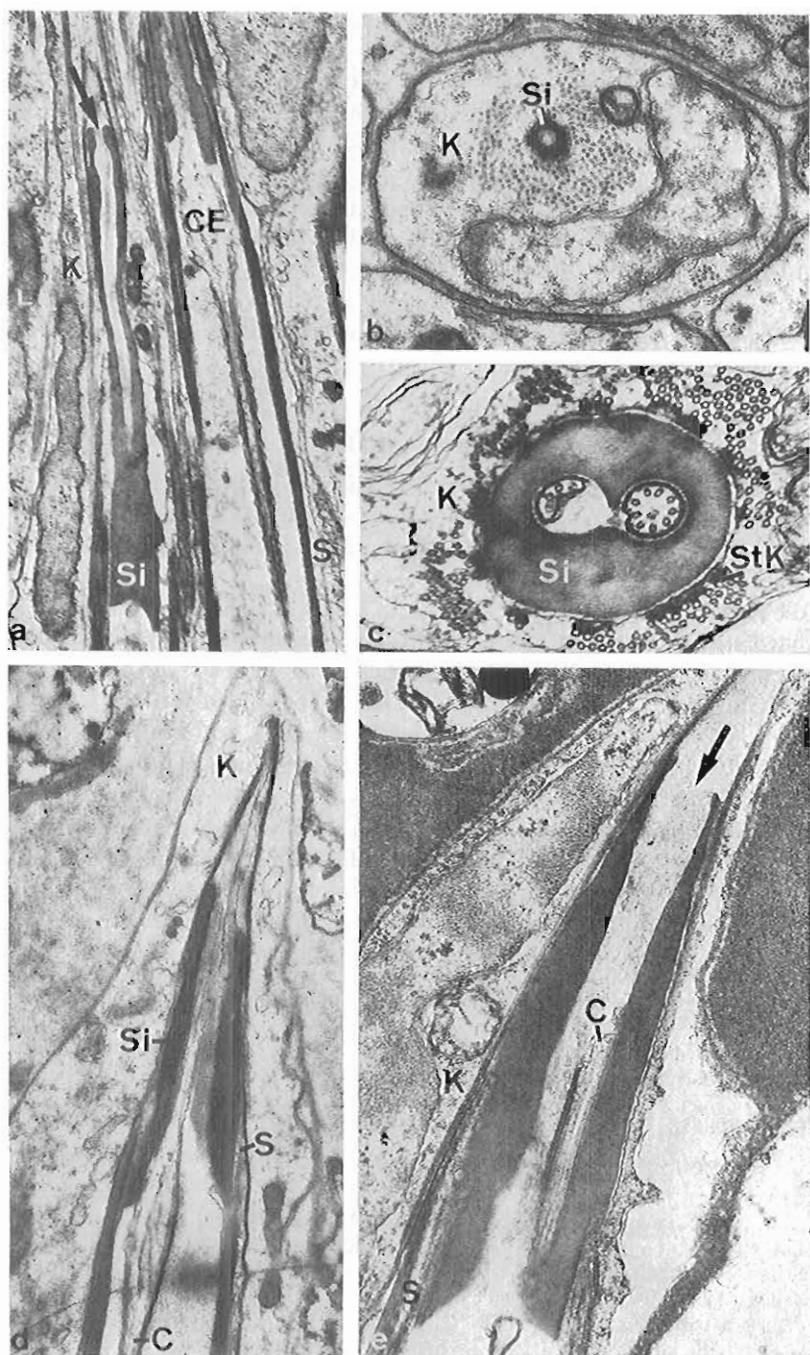


Abb. 6a—e

Zu jedem campaniformen Sensillum gehören 3 Umhüllungszellen. Am weitesten basal und innen liegt die innere Hüllzelle (= Dendritenscheidenzelle¹) (D, Abb. 10a—c), die das Sinnescilium bis hin zur Basis der Dendritenscheide umhüllt. Darum herum legt sich die mittlere Hüllzelle (= trichogene Zelle) (Tr, Abb. 10a—c und 11a u. c), deren distaler Teil Mikrovilli ausbildet, die in den nur schwach ausgeprägten äußeren Liquorraum (äL, Abb. 11a u. c) hineinragen. Die mittlere Hüllzelle wird ihrerseits von der äußeren Hüllzelle (= tormogene Zelle) (To, Abb. 10a u. b und 11a u. c) umkleidet. Letztere reicht bis an die Cuticula heran und bildet die seitliche Begrenzung des äußeren Liquorraumes. Auch von ihr aus können einzelne Mikrovilli in den äußeren Liquorraum hineinragen (Pfeil, Abb. 10a).

5. Häutung der campaniformen Sensillen

Einzelne Stadien des Häutungsgeschehens campaniformer Sensillen wurden lichtmikroskopisch von Slifer *et al.* (1959), elektronenmikroskopisch von Moran (1971) untersucht. Bei *Gryllus* hatten Schmidt u. Gnatzy (1971) zwei Häutungsstadien bearbeitet: 1. Tiere, bei denen die Apolysis gerade eingesetzt hatte; 2. Tiere, bei denen die Ecdysis kurz bevorstand. Bei *Cloeon* und *Ephemera* konnte ich außerdem Tiere untersuchen, bei denen die Apolysis beendet war und die erste Lage der neuen Cuticula, die Cuticulinschicht, schon abgeschieden war.

Die Cuticulinschicht grenzt die Epidermiszellen und die mittlere und äußere Hüllzelle des campaniformen Sensillum gegen den Exuvialraum ab (vgl. Ct, Abb. 8a) und schützt sie vor den Fermenten der Exuvialflüssigkeit. Der äußere Liquorraum ist zu diesem Zeitpunkt völlig zurückgebildet. Da sich die mittlere und äußere Hüllzelle mit den Epidermiszellen von der alten Cuticula zurückgezogen haben, zieht die Dendritenscheide — bei *Cloeon* etwa 5 μm weit — frei durch den Exuvialraum (DS, Abb. 8a). Elektronenoptisch ist die Dendritenscheide

¹ Die Bezeichnung „Dendritenscheidenzelle“ für die innere Hüllzelle wird von Gnatzy (in Vorb.) vorgeschlagen. Die von mir (Schmidt, 1973) in Anlehnung an das angelsächsische Schrifttum gebrauchte Bezeichnung „Neurilemmzelle“ könnte zu Verwechslungen Anlaß geben, da ich übersehen hatte, daß Gnatzy u. Schmidt (1971) Zellen, die das Axon der Sinneszelle umhüllen, ebenfalls „Neurilemmzellen“ genannt hatten.

Abb. 7a—c. Scolopidien von: a *Baetis* längs; b *Cloeon*-Imago; c *Ephemera* letztes Larvenstadium quer. a Die langgestreckte Kappenzelle (K) mit Kern (Stern). Stift (Si); akzessorische Zelle (A); Cuticula (Cu). Vergr. 9000 \times . b Akzessorische Zellen (A) distalwärts von ihren Kernen getroffen. Sie lassen sich hier nicht eindeutig bestimmten Kappenzellen (K) zuordnen. Vergr. 26500 \times . c Kappenzellen (K) umhüllt von je einer akzessorischen Zelle (A). Multivesikulärer Körper (Mv). Vergr. 13500 \times

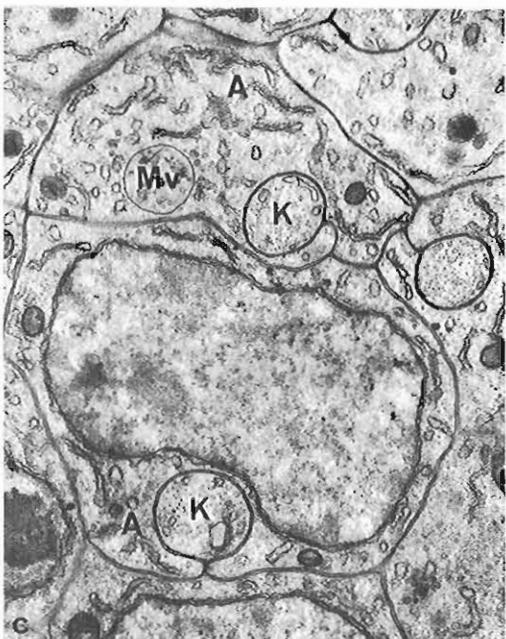
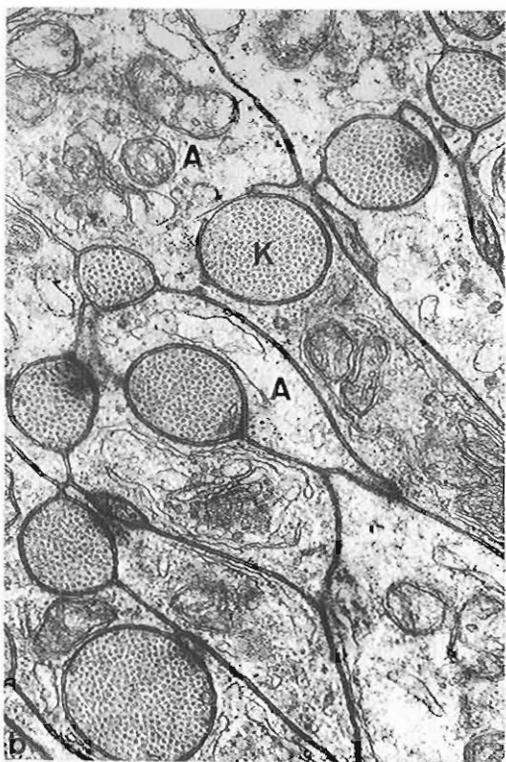
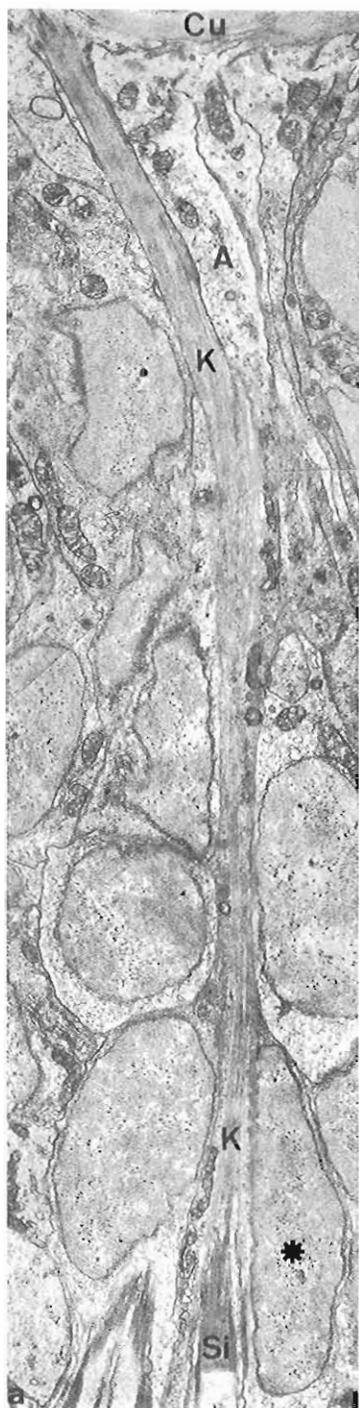


Abb. 7a—c

von der Cuticulinschicht nicht verschieden (DS, Ct, Abb. 8a). Die Dendritenscheide wird wie bei *Gryllus* (Schmidt u. Gnatzy, 1971) von der Dendritenscheidenzelle (D, Abb. 12, vgl. Abb. 13b u. c) abgeschieden und proximalwärts verlängert, wobei sich die innere Hüllzelle basalwärts zurückzieht. Die Sinneszelle bleibt über das Sinnescilium mit dem Tubularkörper unter der alten Cuticula verbunden. Ein neuer Tubularkörper ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht angelegt.

Die Beobachtungen an Tieren, die kurz vor der Ecdysis standen, bestätigen die bei *Gryllus* gewonnenen Ergebnisse. Auch zu diesem Zeitpunkt noch ist die Sinneszelle über die Ciliarstruktur mit dem Tubularkörper (aT, Abb. 13a) in der alten Cuticula verbunden. Der neue Tubularkörper (T, Abb. 13b) unterhalb der neuen Cuticula ist bereits angelegt. Der äußere Liquorraum fehlt noch vollständig. Die Dendritenscheide ist unterhalb der neuen Cuticula erst etwa $2\ \mu\text{m}$ lang (DS, Abb. 13c u. d). Die neue Cuticula wird vom Häutungskanal durchquert (Pfeile, Abb. 13b—d); hier reißen die Dendritenscheide und das Sinnescilium bei der Ecdysis ab (vgl. Schmidt u. Gnatzy, 1971). Der „alte“ Häutungskanal, der von der vorhergehenden Häutung stammt, ist in der alten Cuticula noch zu erkennen (Pfeil, Abb. 13a).

D. Diskussion

1. Ist der Scolopidienring im Pedicellus der Ephemeropteren ein Homologon des Johnstonschen Organs?

In der Distalregion des Pedicellus der Insekten wurden bisher folgende Sensillentypen beobachtet: Kontaktchemorezeptorische und mechanorezeptorische Sinneshaare, campaniforme Sensillen, amphinematische (= Johnstonsches Organ) und mononematische Scolopidien (= Zentralorgan) (vgl. Schmidt, 1972). Bei *Cloeon*-Imagines wurden davon nur campaniforme Sensillen (des äußeren Sensillenringes und einige einzeln stehende) und mononematische Scolopidien (des inneren Sen-

Abb. 8a—d. Häutungsvorgänge bei mononematischen Scolopidien. *Cloeon*-Subimago. a Nach der Abscheidung der Cuticulinschicht; c u. d kurz vor der Ecdysis längs; b kurz vor der Ecdysis quer. a Kappenzelle (*K*) durch Tonofibrillen (*Tf*), die bis zur Epicuticula (Pfeil) durchlaufen, mit der alten Cuticula (*aCu*) verbunden. Cuticulinschicht (*Ct*); Dendritenscheide (*DS*) eines campaniformen Sensillum; Exuvialraum (*Ex*). Vergr. 9000 \times . b Anheftung einer Kappenzelle (*K*) an der neuen Cuticula (*nCu*). Die Tonofibrillen (*Tf*) sind mit *K* durch hemidesmosomenartige elektronendichte Strukturen (Pfeile) verbunden. Vergr. 21500 \times . c Distalende einer Kappenzelle (*K*) mit Mikrotubuli; Tonofibrillen (*Tf*). Vergr. 20000 \times . d Das Distalende von *K* ragt über die Epidermis (*E*) hinaus. Eine entsprechende Vorwölbung (Pfeile) auch in *aCu*. Über *K* ist *nCu* noch sehr dünn. Basis des Flageslum (*Fl*); campaniformes Sensillum (*äR*). Vergr. 12000 \times

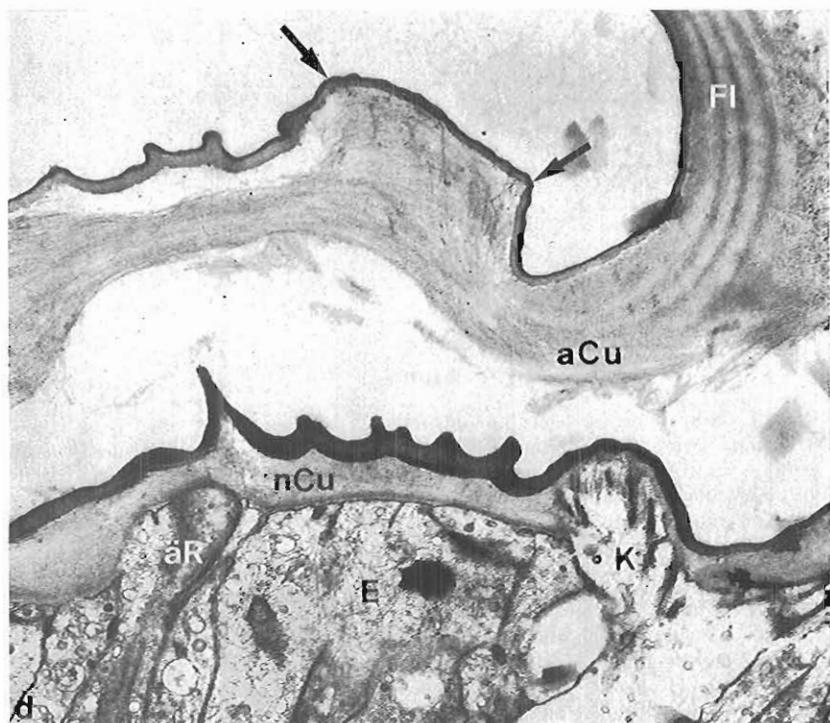
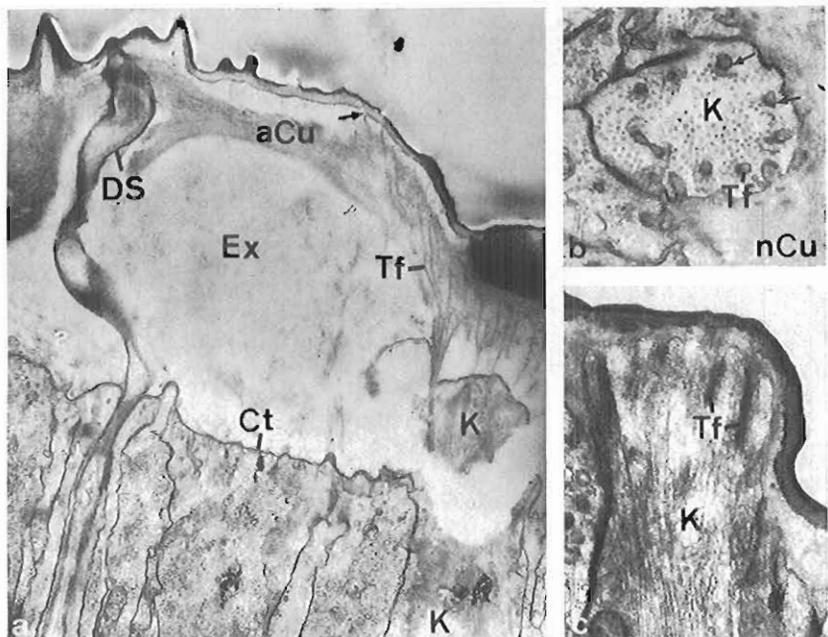


Abb. 8a—d

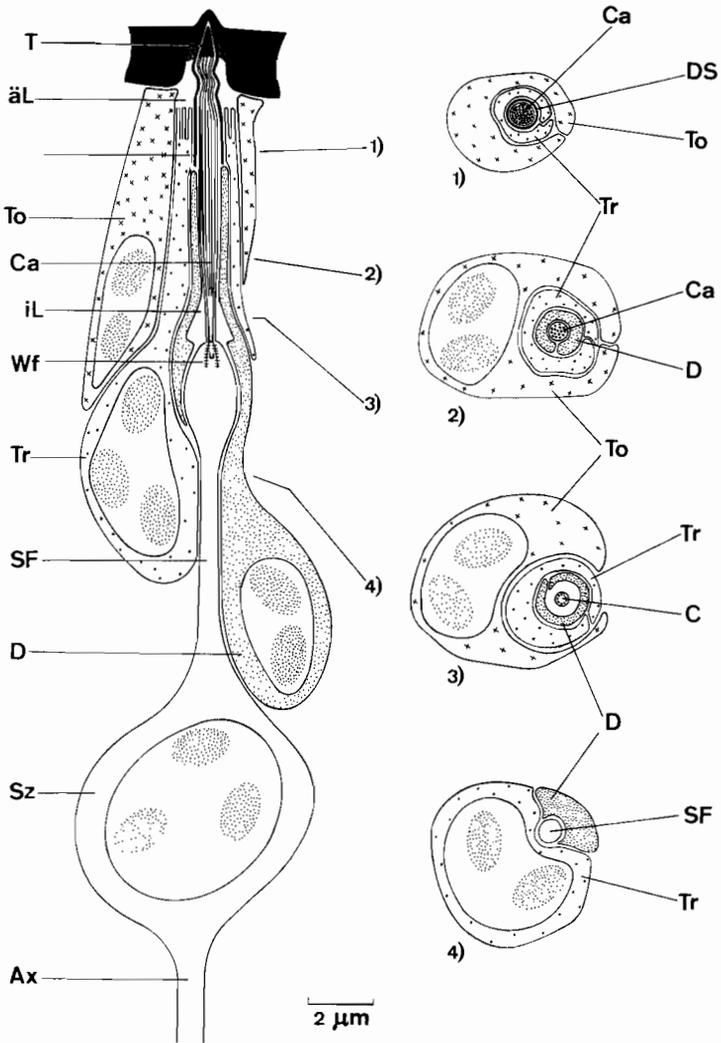


Abb. 9. Campaniformes Sensillum des äußeren Sensillenringes von *Cloeon* längs. Die numerierten Strichmarken geben an, wo die entsprechenden Querschnitte geführt sind. Axon (*Ax*); Sinnescilium (*C*, *Ca*); Dendritenscheidenzelle (*D*); Dendritenscheide (*DS*); äußerer (*äL*), innerer Liquorraum (*iL*); Sinnesfortsatz (*SF*); Sinneszelle (*Sz*); tormogene (*To*), trichogene Zelle (*Tr*); Wurzelfibrillen (*Wf*)

Abb. 10a—c. Campaniforme Sensillen von: a *Baetis*; b *Cloeon*-Subimago; c *Epeorus* längs. a Sinnescilium (*Ca*) umhüllt von der Dendritenscheidenzelle (*D*), der trichogenen (*Tr*) und der tormogenen Zelle (*To*), die mit ihrem Kern getroffen ist. Auch von *To* können einzelne Mikrovilli (Pfeil) in den äußeren Liquorraum (*äL*) hineinragen. Dendritenscheide (*DS*). Vergr. 12500 ×. b Sinnesfortsatz (*SF*) mit Sinnescilium umhüllt von *D*, *Tr* und *To*. Innerer Liquorraum (Pfeil). Vergr. 14000 ×. c Sinnescilium (*Ca*) an der Basis mit 2 zentriolartigen Strukturen (*Zb*, *Zd*). In *Ca* Vesikel (Pfeil) und der Tubularkörper (*T*); innerer Liquorraum (*iL*); Epidermis (*E*) mit Pigmentgrana (*P*). Vergr. 24000 ×

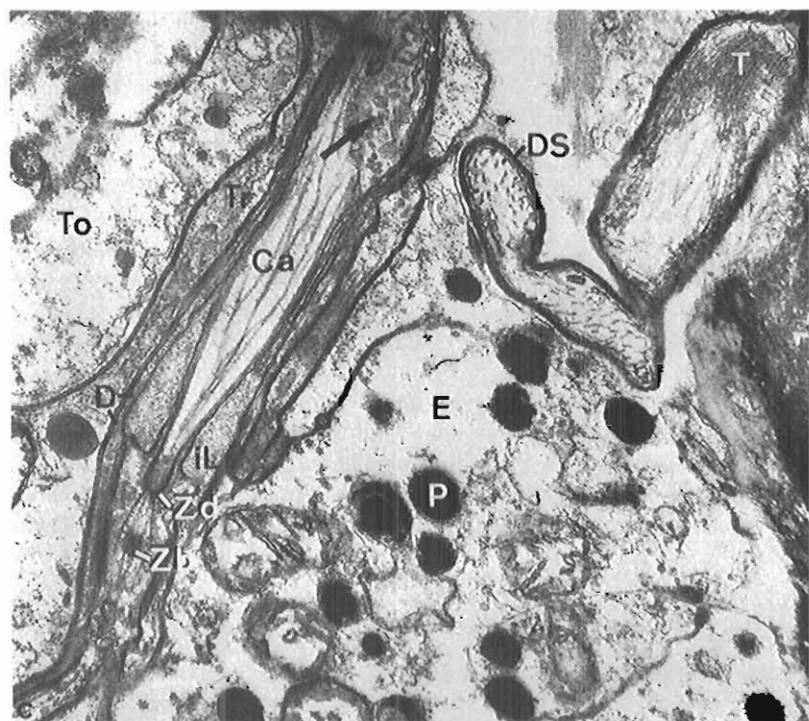
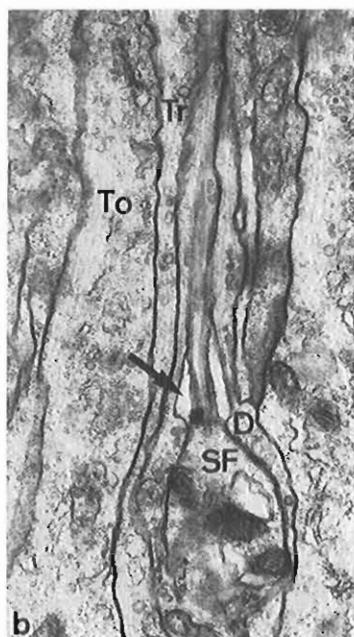
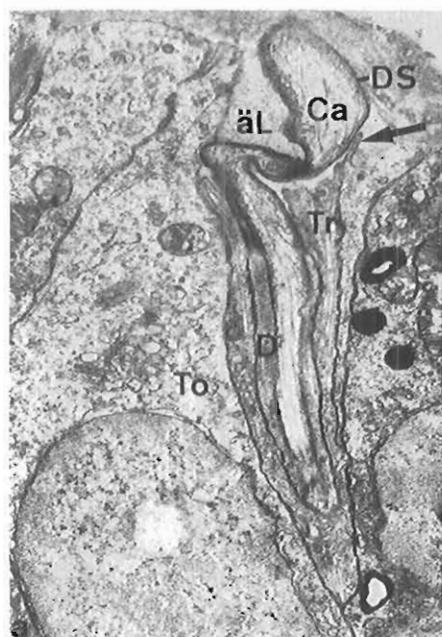


Abb. 10a—c

sillenringes) beobachtet. Auffällig und einmalig unter allen bisher untersuchten ektognathen Insekten ist das Fehlen amphinematischer Scolopidien, wie sie für das Johnstonsche Organ charakteristisch sind. Es stellt sich die Frage: Ist das Johnstonsche Organ bei Ephemeropteren völlig reduziert, oder kommt einer der beiden Sensillenringe als Homologon in Frage?

Die campaniformen Sensillen weisen einen kleinen aber deutlich ausgeprägten Rezeptorlymphraum auf (äL, Abb. 14a), der bei Scolopidien nie vorkommt. Sie scheiden daher als mögliches Homologon des Johnstonschen Organs sehr wahrscheinlich aus. Unter dieser Voraussetzung kommen für die Herkunft des inneren Sensillenringes folgende Möglichkeiten in Betracht:

1. Der innere Sensillenring hat weder mit dem Johnstonschen Organ noch mit dem Zentralorgan etwa zu tun.

2. Der innere Sensillenring ist ein Homologon des Zentralorgans der Neoptera.

3. Der innere Sensillenring ist ein Homologon des Johnstonschen Organs.

Zu 1. Die Möglichkeit, daß bei den Ephemeropteren ein völlig neues stiftführendes Sinnesorgan im Pedicellus entstanden ist bei gleichzeitiger vollständiger Reduktion des Johnstonschen Organs, ist nicht auszuschließen. Da das Johnstonsche Organ offensichtlich zum ursprünglichen Besitz der ectognathen Insekten gehört, erscheint mir dies aber wenig plausibel. Die Ephemeropteren wären dann die einzigen bisher bekannten Ectognatha, denen das Johnstonsche Organ bzw. ein Abkömmling desselben fehlt. Das Fehlen eines Zentralorgans bei den Ephemeropteren überrascht nicht, denn ich habe es auch bei den übrigen ursprünglichen Ectognatha — *Machilis*, *Dilta* (Archaeognatha), *Lepisma* (*Zygentoma*) und *Sympetrum* (Odonata) — nicht beobachtet.

Zu 2. Sowohl der innere Sensillenring als auch das Zentralorgan bestehen aus mononematischen Scolopidien. Dennoch sprechen folgende Befunde gegen eine Homologie des inneren Sensillenringes mit dem Zentralorgan: a) Ephemeropteren und Odonaten werden als Palaeoptera zusammengefaßt und stehen wahrscheinlich in einem Schwestergruppenverhältnis zu den übrigen pterygoten Insekten, den Neoptera (Hennig, 1969). Bei *Sympetrum* (Odonata) ist ein wohlentwickeltes Johnstonsches

Abb. 11a—d. Campaniforme Sensillen von *Cloeon*: a u. c Imago längs; b Subimago, d Imago quer. a Distalenden der Sinnes Cilien (*Ca*) mit Tubularkörper. Dendritenscheide (*DS*); tormogene (*To*), trichogene Zelle (*Tr*). Vergr. 11000 ×. b Tubularkörper (*T*). Vergr. 27000 ×. c *Tr* mit Mikrovilli, die in den äußeren Liquorraum (*äL*) hineinragen. Seitlich wird *äL* durch *To* begrenzt. Dendritenscheidenzelle (*D*); cuticularer Dom (*CD*). Vergr. 12500 ×. d In seinem basalen Teil wird *äL* nur von *Tr* umgrenzt. Vergr. 26000 ×

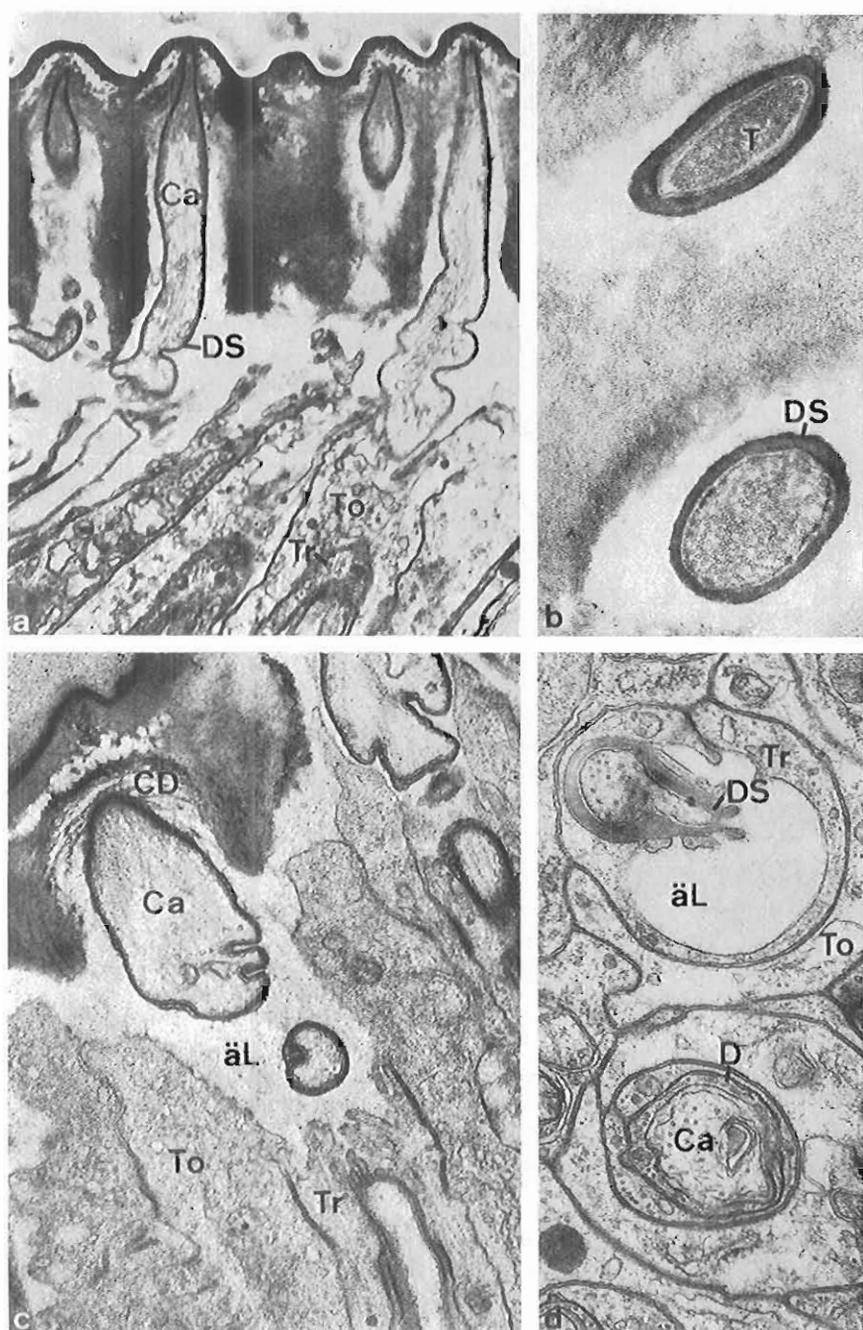


Abb. 11a—d

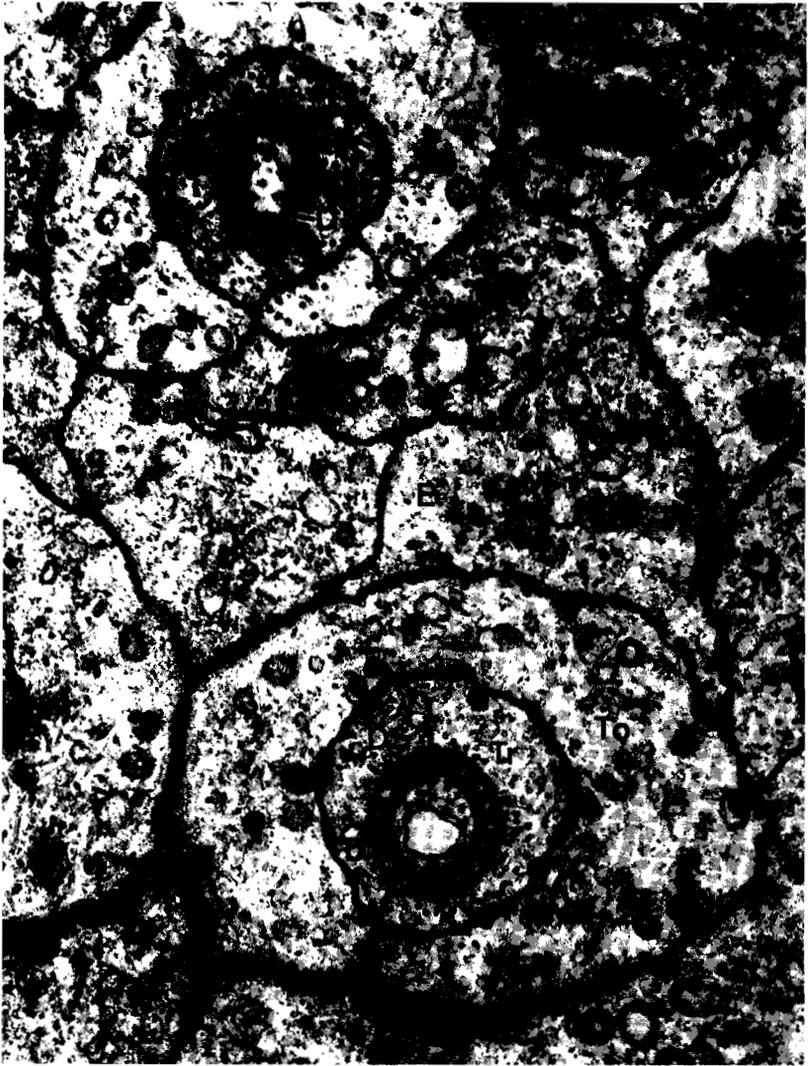


Abb. 12. *Cloeon*-Subimago Apolysisstadium; campaniforme Sensillen quer. Die Dendritenscheide (*DS*) wird von der distal zipfelförmig auslaufenden Dendritenscheidenzelle (*D*) abgeschieden. Trichogene (*Tr*) und tormogene Zelle (*To*). Epidermis (*E*). Vergr. 30000 ×

Abb. 13a—d. Häutungsvorgänge bei campaniformen Sensillen. *Cloeon*-Subimago kurz vor der Ecdysis längs. a Dendritenscheide (*DS*) im Exuvialraum (*Ex*) zwischen alter (*aCu*) und neuer Cuticula. Alter Tubularkörper (*aT*); Sinnescilium (*Ca*); „alter“ Häutungskanal (Pfeil). Vergr. 16000 ×. b Sinnesfortsatz (*SF*) mit Sinnescilium, das unterhalb der neuen Cuticula (*nCu*) den neuen Tubularkörper (*T*) enthält. Innerer Liquorraum (*iL*); Dendritenscheidenzelle (*D*); trichogene (*Tr*), tormogene Zelle (*To*); Häutungskanal (Pfeil). Vergr. 8500 ×. c u. d Die neue Cuticula wird vom Häutungskanal (Pfeil) durchquert. *DS* ist unter der neuen Cuticula noch sehr kurz. Vergr. c 28500 ×. d 27000 ×

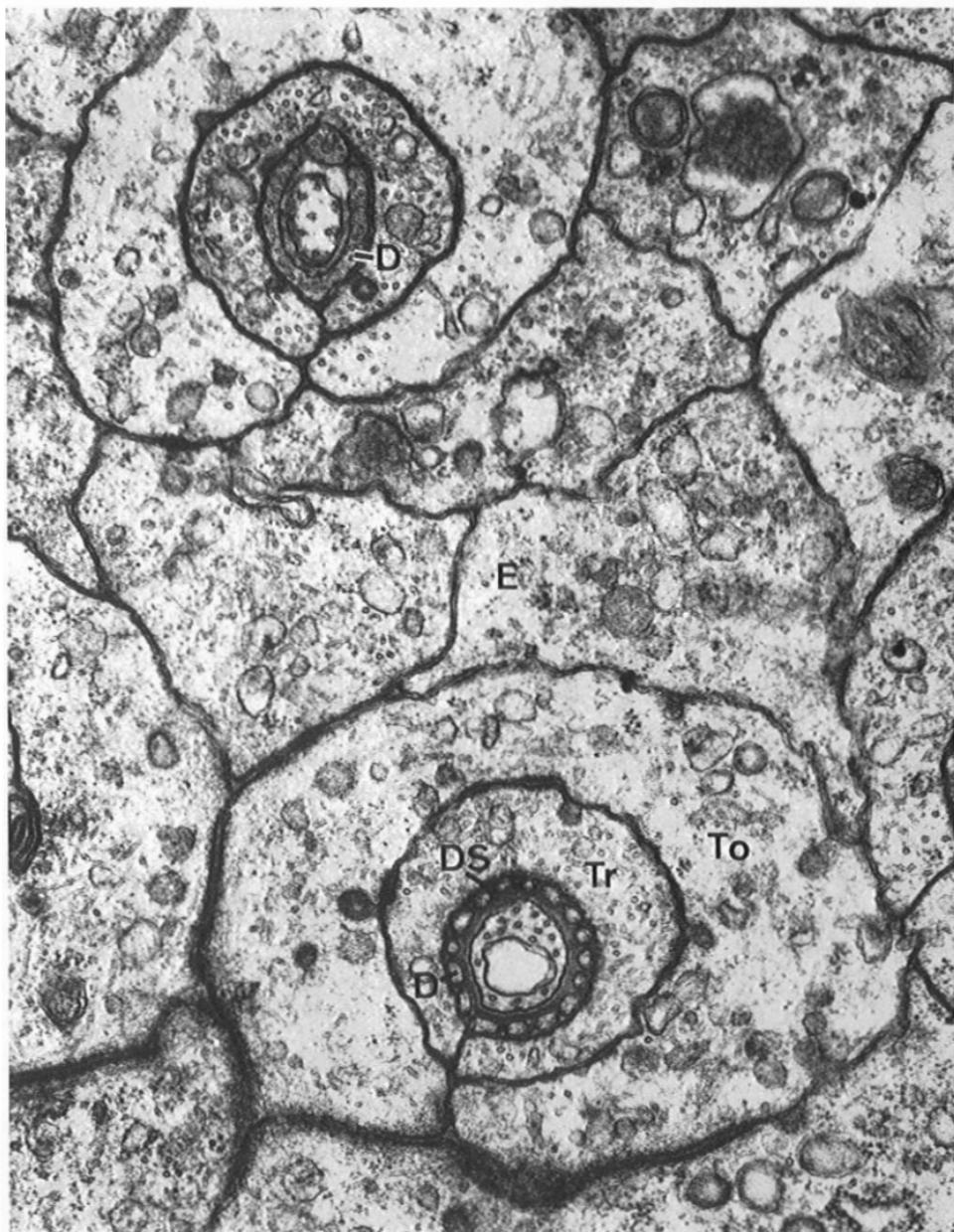


Abb. 12. *Cloeon*-Subimago Apolysisstadium; campaniforme Sensillen quer. Die Dendritenscheide (DS) wird von der distal zipfelförmig auslaufenden Dendritenscheidenzelle (D) abgeschieden. Trichogene (Tr) und tormogene Zelle (To). Epidermis (E). Vergr. 30000 \times

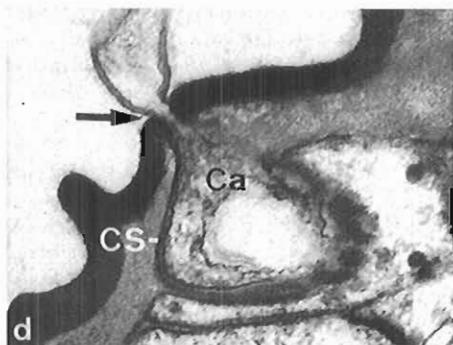
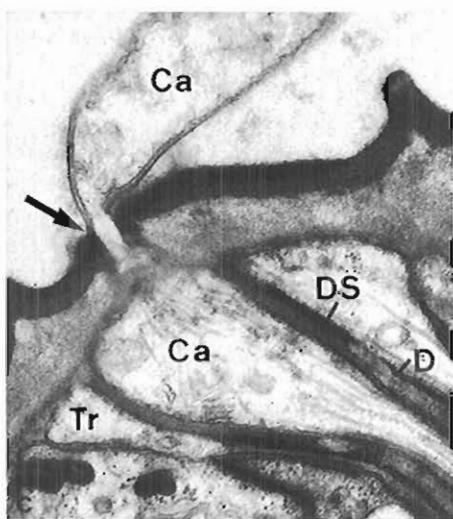
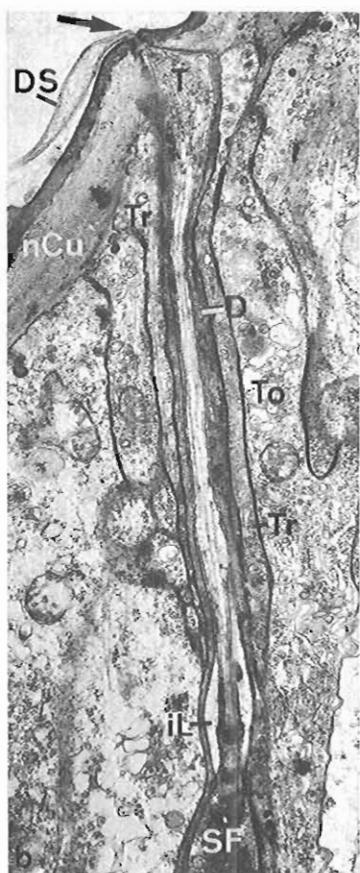
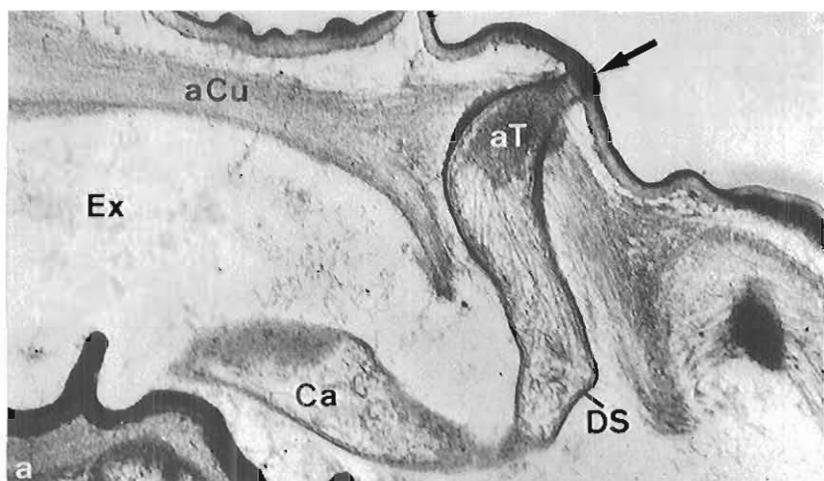


Abb. 13a—d

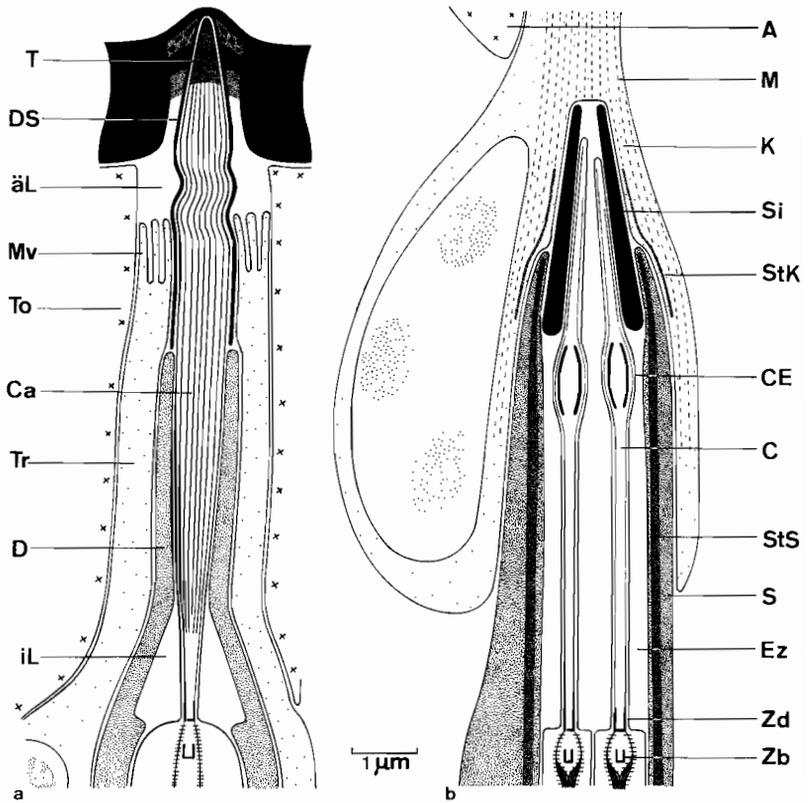


Abb. 14. a Distaler Teil eines campaniformen Sensillum, b Stiftregion eines mononeurischen Scolopidium von *Cloeon* längs. Tormogene bzw. akzessorische Zelle (*To*, *A*); trichogene bzw. Kappenzelle (*Tr*, *K*); Dendritenscheidenzelle bzw. Stiftzelle (*D*, *S*); Dendritenscheide bzw. Stift (*DS*, *Si*); innerer Liquorraum bzw. Extrazellularräum (*iL*, *Ez*); Sinnescilium (*C*, *Ca*) mit basaler (*Zb*) und distaler zentriolartiger Struktur (*Zd*). — Cilienverweiterung (*CE*) mit elektronendichten Stäben; äußerer Liquorraum (*äL*); Mikrotubuli (*M*); Mikrovilli (*Mv*); Stützstrukturen in *K* (*StK*); Wandrippen (*StS*); Tubularkörper (*T*)

Abb. 15. Scolopidien des Johnstonschen Organs von *Lepisma* (Zygentoma) (*1a-c*) und *Sympetrum* (Odonata) (2). Mononeurisches Scolopidium aus dem Pedicellus der Ephemeropteren (3), das möglicherweise von den amphinematischen Scolopidien des Johnstonschen Organs abzuleiten ist. (*1a*) und (*1c*) sind seltener auftretende Abweichungen und daher eingeklammert. Cilienverweiterung (*CE*) mit stabförmiger bzw. massiver elektronendichter Struktur; Kappenzellen (*K*); Stiftzelle (*S*) mit Wandrippen (*StS*); Sinnesfortsatz (*SF*); Stift (*Si*). Ob der in (*1c*) massive Endfaden des Stiftes bis zur Gelenkhaut reicht ist nicht sicher; ich konnte ihn nur bis etwa in Höhe des Pfeiles distalwärts verfolgen

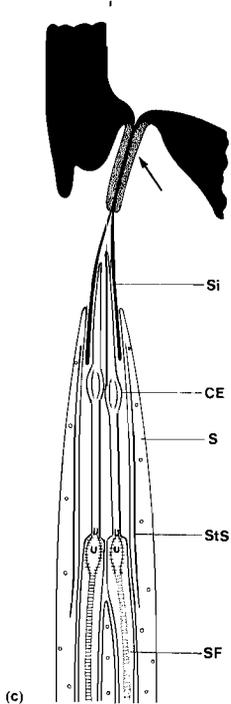
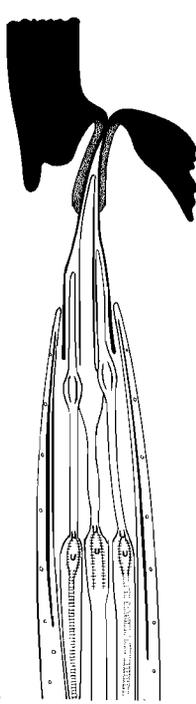
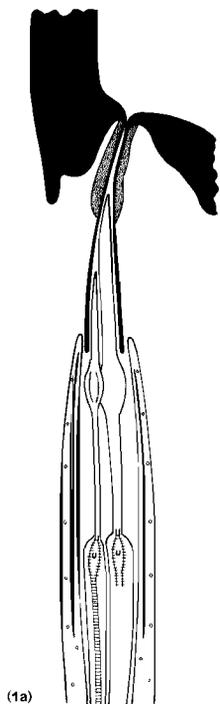
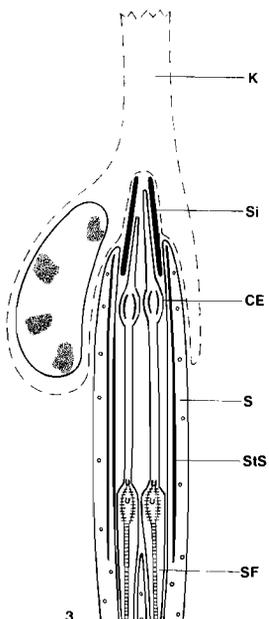
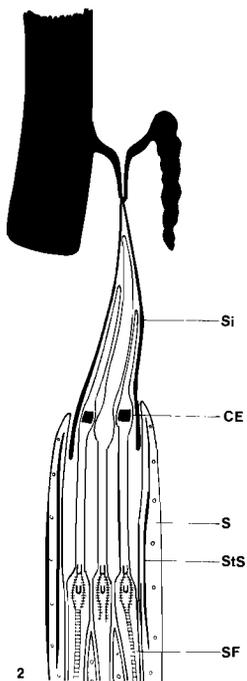


Abb. 15

Organ, das aus sehr zahlreichen (280—300) amphinematischen Scolopidien besteht, aber kein Zentralorgan vorhanden. Sicher nachgewiesen ist ein aus mononematischen Scolopidien bestehendes Chordotonalorgan im Pedicellus (=Zentralorgan) bisher nur bei Vertretern der Neoptera.

b) Das Zentralorgan der Neoptera ist nie ringförmig ausgebildet; es besteht bei ursprünglichen Neoptera nur aus einem eng geschlossenen Scoloparium: Plecoptera: *Perla*, *Nemoura* (Rupprecht, 1969; Schmidt, 1972); Paurometabola: Dermaptera — *Forficula* (Millara, 1948); Blattaria — *Blattella* (Millara, 1948); Isoptera — *Calotermes*, *Zootermopsis* (Richard, 1957, 1958; Howse, 1965); Caelifera — *Melanoplus*, *Chorthippus*, *Schistocerca*, *Locusta* (McFarlane, 1953; Debauche, 1938; Gewecke, 1972; Schmidt, 1972). Bei einigen weiteren Vertretern der Paurometabola sind zwei Scoloparien ausgebildet, die dicht nebeneinander an der Basis des Flagellum ansetzen: Ensifera — *Meconema* (Debauche, 1936); Phasmatodea — *Carausius*, *Sipyloidea* (Debauche, 1936; Urvoy, 1958).

c) Die Stifte der Scolopidien des Zentralorgans sind nicht fingerhutförmig, sondern fast stets kurz gedrunken und massiv oder schwammartig durchbrochen (vgl. Schmidt, 1969, 1972). Eine Ausnahme machen die geflügelten Stifte des Zentralorgans der Larve von *Aneurus* (Heteroptera). Der Bau der Stifte der Imago ist hier noch nicht bekannt.

In seiner ausgezeichneten Untersuchung der Scolopidialorgane im Pedicellus verschiedener Insekten stellte Debauche (1936) fest, daß ein Teil der weiter basal und im Innern stehenden Scolopidien bei *Ephemera danica* Müller von 3 Sinneszellen innerviert wird. Da er nur die zugehörigen etwas größeren Stifte als mononematisch erkannte, hielt er sie für das Zentralorgan. Die übrigen Scolopidien mit 2 Sinneszellen sah er als amphinematisch an und hielt sie daher für das Johnstonsche Organ. Die Scolopidien der von mir untersuchten *Cloeon*, *Baetis* und *Epeorus* sind außer der Innervierung durch 2 bzw. 3 Sinneszellen völlig gleichartig. Dies und das Auftreten von 3 Sinneszellen beim angeblichen Zentralorgan sprechen gegen Debauche's Auffassung. Denn die Scolopidien des Zentralorgans der bisher elektronenmikroskopisch untersuchten Neoptera werden in der Regel von 2 seltener nur von 1, nie aber von 3 Sinneszellen versorgt.

Zu 3. Für die dritte Möglichkeit einer Homologie des inneren Sensillenringes mit dem Johnstonschen Organ spricht die ringförmige Anordnung der Scolopidien und die fingerhutförmige Gestalt der Stifte, die denen amphinematischer Scolopidien, nicht aber den Stiften der mononematischen Scolopidien des Zentralorgans ähnelt. Nach Berlese (1909) und Eggers (1928) lassen sich die mononematischen Scolopidien durch Reduktion des Endfadens von amphinematischen ableiten.

Für die amphinematischen Scolopidien des Johnstonschen Organs ist die Ausbildung eines langen dicken äußeren Dendritensegmentes

charakteristisch, das nur in einem kurzen Abschnitt Cilienstruktur aufweist. Sie enthalten außerdem 2 (selten 1) dünne Ciliarstrukturen, wie sie auch in den Scolopidien des inneren Sensillenringes der Ephemeropteren vorhanden sind (Howse u. Claridge, 1970; Schmidt, 1969, 1970, 1973). [Die Rekonstruktionen bei Vande Berg (1971) — 1 statt richtig 3 Sinneszellen pro Scolopidium — und Masson u. Gabouriaut (1973) — 3 statt richtig 1 Endfaden pro Scolopidium — sind falsch.] Eine Ausnahme hiervon machen bisher nur einige Dipteren, deren Scolopidien nur die beiden dünnen Ciliarstrukturen enthalten (*Drosophila*, *Aedes* — Uga u. Kuwabara, 1965; Risler u. Schmidt, 1967). Die Ausbildung mononematischer Stifte bei Ephemeropteren anstelle der amphinematischen könnte mit dem Fehlen dieses langen dicken Sinnescilium zusammenhängen (vgl. Abb. 15/1c und 15/3).

Der Endfaden derjenigen Scolopidien des Johnstonschen Organs von *Lepisma* (*Zygentoma*), die nur die beiden dünnen Cilien enthalten (Abb. 15/1c), wird zu einem dünnen massiven Strang, dessen Verlust zu Scolopidien führen würde, die denen der Ephemeropteren weitgehend gleichen. Die Funktion des Endfadens erfüllt bei mononematischen Scolopidien die dicht mit Mikrotubuli bepakte Kappenzelle, die der Hüllzelle amphinematischer Scolopidien homolog ist.

2. Häutungsvorgänge bei Insektenmechanorezeptoren

Haarsensillen und campaniforme Sensillen. Allgemeine Übereinstimmung besteht darüber, daß die Dendritenscheide, soweit sie über die neue Cuticula hinausragt, bei der Ecdysis verlorenght. Über das Schicksal des distalen Teiles des Sinnescilium gibt es 3 Ansichten.

1. Die distalen Teile der Dendriten werden vor der Ecdysis zurückgezogen und innervieren auch das neue Sensillum (z.B. Sihler, 1924; Zacharuk, 1962).

2. Die distalen Teile der Dendriten degenerieren vor der Ecdysis und werden durch Regenerate ersetzt, die das neue Haar innervieren (Blaney *et al.*, 1971).

3. Der distale Teil der Sinnescilien bricht bei der Ecdysis an der Eintrittsstelle der Dendritenscheide in das neu angelegte Sensillum ab (Richard, 1952; Wensler u. Filshie, 1969; Schmidt u. Gnatzy, 1971; Gnatzy u. Schmidt, 1972a, b).

Die hier dargestellten Befunde an *Cloeon* und neue ausführliche Untersuchungen an den Sensillen des Grillencercus (Gnatzy, in Vorb.) sprechen dafür, daß der distale Teil der Dendriten, soweit er die neue Cuticula überragt, bei der Ecdysis verlorenght. Bei Collembolen (Entognatha) konnten Altner u. Thies (1972) zwei Häutungstypen beobachten. Danach häuten sich Sensillen, bei denen eine Dendritenscheide ausge-

bildet ist, ebenfalls nach dem unter 3 beschriebenen Modus. Für das Postantennalorgan wurde die Beobachtung von Karuhize (1971) bestätigt, wonach hier der distale Teil des Dendriten degeneriert und das neue Sensillum durch Regenerate innerviert wird. Der abweichende Häutungsmodus könnte dadurch bedingt sein, daß dem Postantennalorgan eine Dendritenscheide fehlt, die die Dendritenenden während des Häutungsgeschehens vor den Enzymen der Exuvialflüssigkeit schützt. Ausdrücklich betont sei, daß es fraglich ist, ob das Postantennalorgan eine den Haarsensillen homologe Bildung darstellt.

Scolopidien. Über die Häutung amphinematischer Scolopidien liegen bisher nur die lichtmikroskopischen Untersuchungen von Richard (1957, 1958) am Johnstonschen Organ von *Calotermes* (Isoptera) vor. Richard beobachtete, daß die Endfäden und Stiftköpfe der Scolopidien (= „filaments terminaux des clous“, Richard, 1957) bei der Häutung an der alten Cuticula hängenbleiben und abgestoßen werden (vgl. Abb. 1 bei Richard, 1958). Richard betont die weitgehende Übereinstimmung des Häutungsablaufes mit dem der Haar- und campaniformen Sensillen, bei denen anstelle des Endfadens und Stiftkopfes die Dendritenscheide mitgehäutet wird. Auch dies spricht dafür, daß die amphinematischen Stifte den Dendritenscheiden homologe Bildungen sind (Schmidt, 1969, 1973).

Richard (1957, 1958) untersuchte auch die Häutungsvorgänge am Zentralorgan im Pedicellus von *Calotermes* (Isoptera). Im Gegensatz zu den amphinematischen Scolopidien werden bei den mononematischen die Stifte, die ja hier keine Verbindung mit der Cuticula haben, bei der Ecdysis nicht abgestoßen. Dies stimmt mit meinen elektronenmikroskopischen Befunden bei *Cloeon* (Ephemeroptera) überein. Obwohl ich nur 2 Häutungsstadien untersucht habe, lassen sich die größeren Zusammenhänge schon überblicken (vgl. S. 201).

Die Übereinstimmungen im Feinbau von Sinneshaaren, campaniformen Sensillen und Scolopidien (vgl. Abb. 2, 9 und 14a u. b) lassen sich am besten verstehen, wenn man annimmt, daß es sich dabei um homologe Bildungen handelt (Schmidt, 1973). Eine ausführliche Diskussion findet sich in meiner Habilitationsschrift (Schmidt, 1972) und soll an anderer Stelle publiziert werden.

Literatur

- Altner, H., Thies, G.: Reizleitende Strukturen und Ablauf der Häutung an Sensillen einer euedaphischen Collembolenart. *Z. Zellforsch.* **129**, 196—216 (1972)
- Berlese, A.: *Gli Insetti*, Vol. 1, Embriologia e Morfologia. Milano: Societa editrice libraria 1909
- Blaney, W. M., Chapman, R. F., Cook, A. G.: The structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of *Locusta migratoria* (L.), and changes associated with moulting. *Z. Zellforsch.* **121**, 48—68 (1971)

- Caveney, S.: Muscle attachment related to cuticle architecture in Apterygota. *J. Cell Sci.* **4**, 541—559 (1969)
- Debauche, H.: Étude cytologique et comparée de l'organe de Johnston des insectes. *II. Cellule* **45**, 75—148 (1936)
- Debauche, H.: Étude cytologique et comparée de l'organe de Johnston des insectes. *III. Les principaux organes sensoriels de l'antenne chez *Schistocerca gregaria* Forsk.* C. R. 5me Conf. Int. Rech. Antiacrid. Bruxelles, 1938, p.p. 417—433 (1938)
- Eggers, F.: Die stiftführenden Sinnesorgane, Morphologie und Physiologie der chordotonalen und der tympanalen Sinnesapparate der Insekten. *Zool. Bau- steine* **2**, 1—353 (1928)
- Gewecke, M.: Bewegungsmechanismus und Gelenkrezeptoren der Antennen von *Locusta migratoria* L. (Insecta, Orthoptera). *Z. Morph. Tiere* **71**, 128—149 (1972)
- Gnatzy, W., Schmidt, K.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). I. Die Faden- und Keulenhaare. *Z. Zellforsch.* **122**, 190—209 (1971)
- Gnatzy, W., Schmidt, K.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). IV. Die Häutung der kurzen Borstenhaare. *Z. Zellforsch.* **126**, 223—239 (1972a)
- Gnatzy, W., Schmidt, K.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). V. Die Häutung der langen Borstenhaare an der Cercusbasis. *J. Microscopie* **14**, 75—84 (1972b)
- Hennig, W.: Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt a.M.: Kramer 1969
- Howse, P. E.: The structure of the subgenital organ and certain other mechanoreceptors of the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Proc. roy. ent. Soc. Lond. A* **40**, 137—146 (1965)
- Howse, P. E., Claridge, M. F.: The fine structure of Johnston's organ of the leaf-hopper, *Oncopsis flavicollis*. *J. Insect Physiol.* **16**, 1665—1675 (1970)
- Karuhize, G. R.: The structure of the postantennal organ in *Onychiurus* sp. (Insecta, Collembola) and its connection to the central nervous system. *Z. Zellforsch.* **118**, 263—282 (1971)
- Lai-Fook, J.: The fine structure of developing muscle insertions in insects. *J. Morph.* **123**, 503—528 (1967)
- Masson, C., Gabouriaux, D.: Ultrastructure de l'organe de Johnston de la fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera, Formicidae). *Z. Zellforsch.* **140**, 39—75 (1973)
- McFarlane, J. E.: The morphology of the chordotonal organs of the antenna, mouthparts and legs of the lesser migratory grasshopper, *Melanoplus mexicanus mexicanus* (Saussure). *Canad. Ent.* **85**, 81—103 (1953)
- Millara, P.: Recherches sur les organes scolopidiens de la base des antennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* **38**, 32—44 (1948)
- Moran, D. T.: Lose of the sensory process of an insect receptor at ecdysis. *Nature (Lond.)* **234**, 476—477 (1971)
- Richard, G.: L'innervation sensorielle pendant les mues chez les insectes. *Bull. Soc. Zool. France* **77**, 99—106 (1952)
- Richard, G.: L'ontogénèse des organes chordotonaux antennaires de *Calotermes flavicollis* (Fab.). *Insectes Sociaux* **4**, 106—111 (1957)
- Richard, G.: Ontogénèse de l'organe de Johnston chez divers insectes. *Proc. 10th Intern. Cong. Ent. Montreal, 1956*, vol. 1, p. 521—524 (1958)
- Risler, H., Schmidt, K.: Der Feinbau der Scolopidien im Johnstonischen Organ von *Aedes aegypti* L. *Z. Naturforsch.* **22b**, 759—762 (1967)
- Rupprecht, R.: Die Antennen und Cerci von *Perla marginata* Panzer (Plecoptera). *Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog.* **85**, 278—288 (1969)

- Schmidt, K.: Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege *Chrysopa* Leach (Chrysopidae, Planipennia). Z. Zellforsch. **99**, 357—388 (1969)
- Schmidt, K.: Vergleichend morphologische Untersuchungen über den Feinbau der Ciliarstrukturen in den Scolopidien des Johnstonschen Organs holometaboler Insekten. Verh. dtsh. zool. Ges. **64**, 88—92 (1970)
- Schmidt, K.: Vergleichend morphologische Untersuchungen am Johnstonschen Organ der Insekten. Habilitationsschrift, Mainz (1972)
- Schmidt, K.: Vergleichende morphologische Untersuchungen an Mechanorezeptoren der Insekten. Verh. dtsh. zool. Ges. **66**, 15—25 (1973)
- Schmidt, K., Gnatzy, W.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). II. Die Häutung der Faden- und Keulenhaare. Z. Zellforsch. **122**, 210—226 (1971)
- Sihler, H.: Die Sinnesorgane an den Cerci der Insekten. Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog. **45**, 519—580 (1924)
- Slifer, E. H., Prestage, J. J., Beams, H. W.: The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper (Orthoptera; Acrididae). J. Morph. **105**, 145—191 (1959)
- Uga, S., Kuwabara, M.: On the fine structure of the chordotonal sensillum in antenna of *Drosophila melanogaster*. J. Electron Micr. **14**, 173—181 (1965)
- Urvoy, J.: Ontogénèse de l'organe de Johnston chez les Phasmides. Ann. Sci. Nat. Zool., 11e Sér. **20**, 183—195 (1958)
- Vande Berg, J. S.: Fine structural studies of Johnston's organ in the tobacco hornworm moth, *Manduca sexta* (Johannson). J. Morph. **133**, 439—456 (1971)
- Wensler, R. J., Filshie, B. K.: Gustatory sense organs in the food canal of Aphids. J. Morph. **129**, 437—492 (1969)
- Zacharuk, R. Y.: Exuvial sheaths of sensory neurons in the larva of *Ctenicera destructor* (Brown)(Coleoptera, Elateridae). J. Morph. **111**, 35—47 (1962)

Prof. Dr. Konrad Schmidt
Institut für Zoologie der Universität
D-6500 Mainz
Saarstr. 21
Bundesrepublik Deutschland