

Morphologie, Larvalentwicklung und Haarsensillen des Tastbeinpaars der Geißelspinne *Heterophrynus longicornis* Butler (Arach., Amblypygi)*

Ludwig Beck, Rainer Foelix, Ernst Gödeke und Rüdiger Kaiser**

Lehrstuhl für Allgemeine Zoologie und Lehrstuhl für Zellphysiologie der Ruhr-Universität Bochum,
Postfach 102148, D-4630 Bochum, Bundesrepublik Deutschland

**Morphology, Larval Development, and Hair Sensilla of the Antenniform Legs
of the Whip Spider *Heterophrynus longicornis* Butler (Arach., Amblypygi)**

Summary. The whip spider *Heterophrynus longicornis* uses cuticular hair sensilla for orientation. Bristles and trichobothria occur mainly on the walking legs. The first pair of legs, which are modified appendages, bear five additional types of sensilla as well as three other sensory structures.

The hair sensilla of different developmental stages were studied by light- and scanning electron microscopy for quantitative evaluations. Transmission electron microscopy permitted to attribute the following tentative functions to certain sensilla: bristles – contact chemoreception and mechanoreception; trichobothria – mechanoreception ('touch-at-a-distance'); porous sensilla (2 types) – olfaction; club sensilla – chemoreception (hygroreception?); rod sensilla – chemoreceptors. The modified claws, the 'pit organ' and the 'plate organ' are supposedly also chemoreceptors (eventually humidity and/or thermoreceptors).

Based on the number of sensilla on the tarsus of a first leg we calculated a theoretical number of 2250 axons for the first tarsal segment and 21 500 axons for the level of the last tarsal segment. Actual counts done on EM-pictures yielded very similar numbers. This means that practically all nerve fibres (0.2 μm diameter) are afferent and that all of them proceed toward the CNS. Furthermore, each tarsal nerve contains one or several giant fibres (10–20 μm diameter) which receive synapses from small axons already in the distalmost segment 1. We interpret this findings as a fast conduction pathway to relate peripheral stimuli quickly to the CNS.

A comparison with the few studies on other Amblypygi renders it likely that their sensory equipment is rather similar, which corresponds to their similar life habits.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

** *Neue Adresse und Adresse für Sonderdruckanforderungen:* Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 4045, D-7500 Karlsruhe 1, Bundesrepublik Deutschland

Zusammenfassung. Die Geißelspinne *Heterophrynus longicornis* orientiert sich überwiegend mit Hilfe von cuticularen Haarsensillen. Borstenhaare und Trichobothrien treten besonders an den Beinen auf. Das zu einem Tastbein umgeformte, vielfach gegliederte 1. Beinpaar trägt außerdem 5 weitere Typen von Haarsensillen- und 3 anders gestaltete cuticulare Sinnesorgane.

Die Haarsensillen der verschiedenen Entwicklungsstadien der Geißelspinne wurden licht- und rasterelektronenmikroskopisch untersucht und ausgezählt. Anschließend elektronenmikroskopische Untersuchungen erlauben die Zuordnung folgender physiologischer Funktionen: Borstenhaare – Kontaktchemo- und Mechanorezeptoren; Trichobothrien – Mechanorezeptoren („Fernstastsinnesorgane“); Porenhaare (2 Typen) – olfaktorische Chemorezeptoren; Kölbchenhaare – Chemorezeptoren i.w.S. (auch hygrosensitiv?); Stäbchenhaare (2 Typen) – Chemorezeptoren i.w.S. Die umgeformten Krallen sowie das „Gruben“- und das „Plattenorgan“ sind vermutlich ebenfalls Chemorezeptoren i.w.S. (auch hygro-thermosensitiv?).

Aus der Anzahl der Sensillen des Tastbeintarsus ergibt sich eine theoretische Axonzahl von 2250 an der Spitze bzw. 21 500 an der Basis. Auszählungen von EM-Schnittbildern stimmen damit gut überein. Alle Fasern (ϕ um 0,2 μm) sind wahrscheinlich afferent und ziehen getrennt zum ZNS. Daneben finden sich in jedem Tarsalnerv eine oder mehrere Riesenfasern (ϕ 10–20 μm), auf die kleinere Axone bereits vom Glied 1 an aufgeschaltet werden. Wahrscheinlich handelt es sich hier um ein „Schnelleitsystem“, das periphere Reize möglichst rasch zum ZNS bringt.

Ein Vergleich mit Untersuchungen an anderen Arten macht wahrscheinlich, daß die Ausstattung mit Sinnesorganen innerhalb der Ordnung Amblypygi sehr ähnlich ist und damit der ähnlichen Lebensweise der Arten entspricht.

A. Einleitung

Die Arachniden besitzen keine Antennen; ihre Funktion wird bei den einzelnen Ordnungen in unterschiedlichem Maße vom 1. oder 2. Beinpaar übernommen. Bei den Amblypygi ist das 1. Beinpaar am weitesten der Rolle als Träger von Sinnesorganen angepaßt: Es ist extrem verlängert, Tibia und Tarsus sind in zahlreiche Glieder aufgeteilt und mit Haarsensillen reich bestückt.

B. Material und Methoden

1. Untersuchungstiere

Bei unseren bisherigen Untersuchungen an Geißelspinnen (Beck, 1972; Beck et al., 1974; Foelix et al., 1975) wurden Tiere verwendet, deren Artzugehörigkeit nur schwer feststellbar ist. Das rührt daher, daß die Nachzuchten von Tieren, die aus der Umgebung von Manaus im zentralen Amazonasgebiet stammen, mit Tieren ergänzt wurden, die Weygoldt im unteren Amazonasgebiet sammelte. Alle Tiere wurden ursprünglich als *Admetus pumilio* C.L. Koch bestimmt, bis genauere Untersuchungen

von Weygoldt (1974) ergaben, daß unter *Admetus pumilio* verschiedene Arten zusammengefaßt sind. Die Tiere vom mittleren Amazonas gehören danach der Art *Heterophrynus batesii* Butler, die vom unteren Amazonas der Art *Heterophrynus longicornis* Butler an. Die Freilandbeobachtungen von Beck u. Görke (1974) beziehen sich eindeutig auf Tiere der Art *H. batesii*.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich vor allem mit der Art *H. longicornis*. Die untersuchten Jungtiere entstammen einem Gelege, das im Mai 1974 schlüpfte. Als Adulte verwendeten wir Tiere aus früheren Zuchten, die mindestens 7–8 Häutungen hinter sich hatten. Nach Weygoldt (pers. Mitt.) ist *H. longicornis* im allgemeinen nach der 7. Häutung geschlechtsreif, durchläuft aber danach noch eine unbestimmte Anzahl von Häutungen. Die Tiere wachsen auch bei späteren Häutungen noch weiter, so daß sehr alte Tiere die für Adultstadien angegebenen Werte noch übertreffen.

2. Methoden

Zur licht- und rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung wurden Exuvien verwendet. Sie wurden in einem erwärmten Methanol-Chloroform-Gemisch (1:2) 5–6 h gereinigt, in absolutem Alkohol gewaschen und anschließend luftgetrocknet.

Für die Lichtmikroskopie mußten die Exuvien oft noch mehrere Tage (max. 4 Wochen) in Milchsäure mazeriert werden, um eine optimale Aufhellung der Präparate zu erreichen. Zur Zählung der Haarsensillen wurde das Bild der einzelnen Tastbeinglieder mit einem Spiegel auf die Tischplatte projiziert; die Durchfokussierung ohne Lageveränderung des Präparates erlaubte eine einwandfreie Markierung und Zählung der Haarsensillen auf Zeichenpapier.

Die Rasterelektronenmikroskopie wurde am Geologischen Institut der Ruhr-Universität Bochum an einem JEOL JSM-U3 durchgeführt. Die Präparate wurden mittels einer „Sputter“-Anlage mit Gold bedampft. Herrn Dr. G. Bijvank möchten wir für seine Hilfe bestens danken. Die präparativen Methoden für die Durchstrahlungselektronenmikroskopie sind bei Foelix et al. (1975) beschrieben.

3. Abkürzungen und Definitionen

Laufbeine = die Beinpaare II, III und IV der Amblypygi, die auch funktionell zum Laufen dienen.

Tastbeine = das Beinpaar I der Amblypygi, das nur Sinnesfunktion hat.

Praenymphen = Praeny; Nymphenstadien 1–6 = Ny 1–6; Adultus = Ad. Die Nummerierung der Glieder von Tibia und Tarsus des Tastbeines erfolgt von distal nach proximal (Tastbeinspitze = Glied 1).

C. Ergebnisse

1. Morphologie und Wachstum des Tastbeines

Das Tastbeinpaar ist beträchtlich schlanker gebaut als die Laufbeine. Die sekundäre Untergliederung erweist sich innerhalb einer Art, insbesondere bei der Tibia, als wenig

Tabelle 1. Körperlänge, Tastbeinlänge sowie Anzahl und Länge der Glieder von Tibia und Tarsus der Tastbeine von *Heterophrynus longicornis*. Angegeben sind die Mittelwerte von jeweils 6 Tieren bzw. 12 Tastbeinen. In Klammern: Streuung der Mittelwerte

	PraeNy	Ny1	Ny2	Ny3	Ny4	Ny5	Ad
Körperlänge (mm)	3,4 ($\pm 0,2$)	6,5 ($\pm 0,3$)	11,0 ($\pm 0,6$)	12,9 ($\pm 0,7$)	15,7 ($\pm 0,8$)	20,5 ($\pm 1,6$)	24,8 ($\pm 0,6$)
Tastbeinlänge (mm)	21,3 ($\pm 1,0$)	52,6 ($\pm 3,0$)	71,0 ($\pm 5,1$)	97,5 ($\pm 1,3$)	97,0 ($\pm 3,8$)	117,7 ($\pm 1,7$)	188,8 ($\pm 3,3$)
Segmente der Tibia							
Anzahl	43,7 ($\pm 0,7$)	43,2 ($\pm 1,0$)	43,5 ($\pm 1,2$)	44,0 ($\pm 0,0$)	42,9 ($\pm 0,7$)	43,2 ($\pm 0,4$)	42,2 ($\pm 0,5$)
Länge (μm)	156 (± 8)	271 (± 15)	524 (± 24)	692 (± 13)	802 (± 24)	991 (± 19)	1200 (± 35)
Segmente des Tarsus							
Anzahl	63,5 ($\pm 0,7$)	64,3 ($\pm 6,6$)	109,7 ($\pm 2,1$)	107,5 ($\pm 1,1$)	105,8 ($\pm 1,4$)	106,9 ($\pm 0,5$)	100,7 ($\pm 1,0$)
Länge (μm)	143 (± 11)	366 (± 11)	254 (± 10)	309 (± 3)	399 (± 18)	471 (± 22)	565 (± 50)

variabel. Die Coxa ist sehr klein und zwischen den mächtigen Coxen der Palpen und des zweiten Beinpaars nach oben verdrängt. Dadurch gewinnt das Tastbein bereits ab Coxa-Trochanter-Gelenk einen großen Bewegungsspielraum, mehr aber noch im Trochanter-Femur-Gelenk. Eine Geißelspinne kann jedes Tastbein nahezu um 360° in der Horizontalen und 180° in der Vertikalen bewegen. Sie kann damit also einen Raum überstreichen, dessen Durchmesser etwa der Summe beider Tastbeinlängen entspricht. Bei adulten *H. longicornis* beträgt die „Spannweite“ 40–50 cm.

Der Tarsus ist stark untergliedert (durchschnittlich 100 Glieder beim Ad); sein distaler Teil kann in alle Richtungen über 90° abgebogen werden. Die Muskulatur reicht nur bis in die proximalen Tarsalglieder und setzt sich dann in zwei einander gegenüberliegenden Sehnen fort, die bis zur Tarsusspitze ziehen. Die Tibia ist ebenfalls stark untergliedert (durchschnittlich 43 Glieder bei Ad); sie ist flexibel, kann aber nicht aktiv gekrümmt werden. Entsprechend ihrer extremen Länge wachsen die Tastbeine stark positiv allometrisch. Die Wachstumsraten von Tastbeinen und Körperlänge verhalten sich wie 6,9:1 (Tabelle 1). Abweichungen der Körperabmessungen sind bei unserem Material gering; dies mag daher rühren, daß wir Tiere eines Geleges verwenden konnte. Die Streuung der Mittelwerte für die Körperlänge und Tastbeinlänge liegt zwischen 4 und 16 %. Naturgemäß sind Trochanter und Patella am wenigsten, Femur und besonders Tibia und Tarsus am meisten an der extremen Verlängerung des Tastbeines beteiligt (Abb. 1).

Diese Verlängerung wird bei der Tibia nicht durch eine Vermehrung, sondern ausschließlich durch eine Streckung der Glieder erreicht. Das Längenwachstum des Tarsus beruht zwischen PraeNy und Ny1 sowie zwischen Ny2 und Ad ebenfalls auf

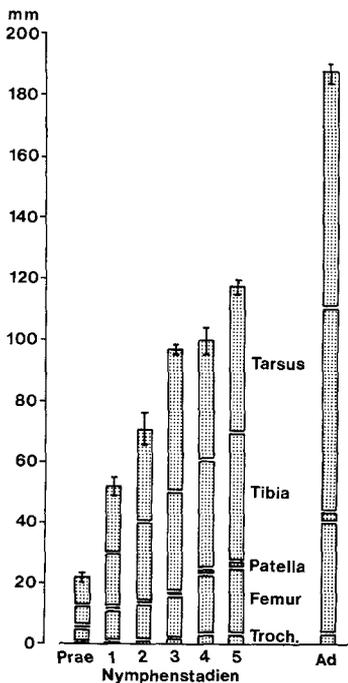


Abb. 1. *Heterophrynus longicornis*. Länge der Tastbeinglieder bei den einzelnen Entwicklungsstadien. Der jeweils eingezeichnete Bereich für die Streuung des Mittelwertes gilt für Gesamtlänge des Tastbeines

einer Zunahme der Länge, zwischen Ny1 und Ny2 dagegen auf einer Vermehrung der Anzahl der Glieder (Tab. 1).

2. Die Haarsensillen des Tastbeines

Die Tastbeine zeichnen sich nicht nur durch ihre Länge aus, sondern auch durch eine Fülle verschiedener Haarsensillen, die besonders auf der Tastbeinspitze (Glieder 1–21) konzentriert sind (Beck u. Görke, 1974; Beck et al., 1974) (Abb. 2.) Es handelt sich um Kölbchenhaare, Borstenhaare und je 2 Typen von Poren- und Stäbchenhaaren. Ihre

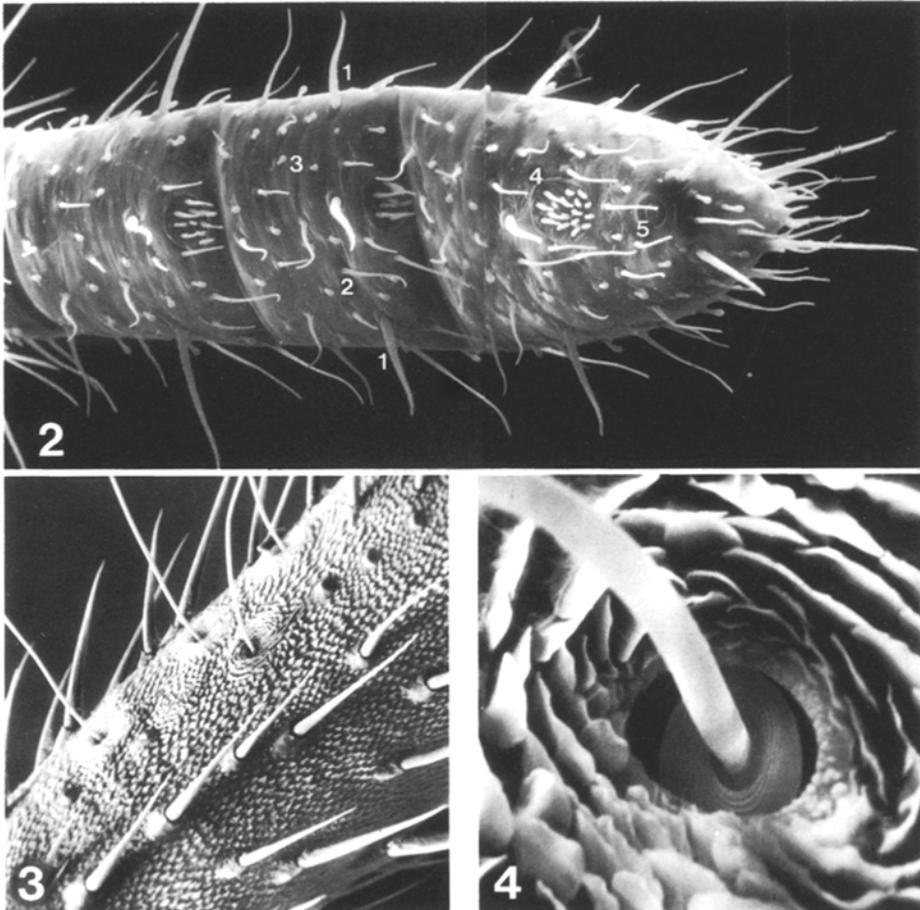


Abb. 2–4. *Heterophrynus longicornis*

Abb. 2. Die drei terminalen Glieder eines Tastbeines mit Borstenhaaren (1), Porenhaaren (2), Kölbchenhaaren (3), drei Gruppen von Stäbchenhaaren (4) und dem „Grubenorgan“ (5) (x150)

Abb. 3. Dorsalseite des Basitarsus eines Laufbeines mit 4 Trichobothrien und zahlreichen Borstenhaaren (x70)

Abb. 4. Trichobothriumbasis mit Becher und Gelenkmembran (x1100)

Ultrastruktur wurde bereits beschrieben (Foelix et al., 1975). Zusammen mit den Trichobothrien der Tibia trägt das Tastbein somit 7 strukturell unterscheidbare Typen von Haarsensillen. Hinzu kommen noch 3 Strukturen, die jeweils einzeln auf einem einzigen Tarsalglied auftreten und in denen wir ebenfalls Sinnesorgane vermuten: Die umgewandelten Krallen, das „Grubenorgan“ auf Glied 1 und das „Plattenorgan“ auf Glied 13.

Die Laufbeine tragen außer verschiedenen borstenartigen Cuticulafortsätzen nur 2 Arten von Haarsensillen, Borstenhaare und Trichobothrien (Abb. 3). Die Borstenhaare entsprechen in ihrem Feinbau denjenigen des Tastbeines. Die Trichobothrien finden sich in der von Weygoldt (1970) beschriebenen typischen Anordnung auf Patella, Tibia und Basitarsus (=Distitibia). Sie sind bei *Heterophrynus* mit über 2 mm Länge außerordentlich lang, prinzipiell aber nicht von denen der übrigen Arthropoden verschieden: Ein besonders feiner Haarschaft ist mittels einer dünnen Cuticulamembran in einen Becher eingelassen (Abb. 4). Trichobothrien sind als „Ferntastsinnesorgane“ zu betrachten, was durch Verhaltensexperimente bei *H. batesii* belegt werden konnte, bei denen diese Sensillen entfernt wurden (Görke, 1973; Beck u. Görke, 1974).

Trichobothrien stehen bei den Tastbeinen nur auf der Tibia und sind ebenso wie diejenigen der Laufbeine sehr konstant in Zahl und Anordnung:

Glied	1	2	3	4	14
Zahl der Trichobothrien	2	1	2	1	1

Bei PraeNy sind die Trichobothrien mit 25 μm noch außerordentlich klein und nur wenig eingesenkt. Sie erreichen aber auch bei Ad mit 250 μm nur etwa ein Zehntel der Länge der Laufbein-Trichobothrien.

Borstenhaare sind 200–600 μm lange, etwa 10 μm dicke, starkwandige Haare. Die Oberfläche des Haarschaftes ist kräftig gerieft und mit Cuticulahäkchen besetzt. Der Haarschaft wird von einem größeren Lumen durchzogen, von dem zentral ein kleiner Kanal abgetrennt ist; in diesem verlaufen durchschnittlich 9–12 Dendriten ohne Verzweigung bis zur Spitze. Sie enden dort frei an einer terminalen Öffnung, was für ihre Funktion als Kontaktchemorezeptor spricht. Hinweis auf eine zusätzliche mechanorezeptorische Funktion geben ihre bewegliche Einlenkung in einen Cuticula-wall (Abb. 6) und zwei Dendriten, die mit Tubularkörpern an der Haarbasis enden (Foelix et al., 1975). Auf dem Tarsus finden sich die Borstenhaare in regelhafter Anordnung (Tabelle 2): Bereits bei PraeNy trägt jedes Segment einen distalen Kranz von fünf Borstenhaaren; auf Segment 1 kommen noch vier Borsten hinzu, deren Insertionsstellen sich im Querschnitt zu einem Quadrat verbinden lassen. Bei Ny1 bleibt die Zahl etwa gleich. Die in Tabelle 2 erkennbare niedrigere Zahl bei PraeNy dürfte darauf zurückzuführen sein, daß bei den empfindlichen Exuvien zahlreiche Borstenhaare abgebrochen waren, deren Insertionsstellen nicht mehr sicher zu identifizieren waren. Auch bei Ny2 bleibt die Zahl der Borsten pro Segment gleich; die Erhöhung der Gesamtzahl der Borstenhaare auf dem Tarsus entspricht der Vermehrung der Gliederzahl. Erst ab Ny3 treten auf den proximalen Gliederabschnitten weitere Borsten hinzu, so daß ihre Zahl beim Tarsus des Ad bis zu 1200 erreichen kann. Die distalen Borstenhaare eines Gliedes erreichen mit 370 μm bei Ny3 ihre

Tabelle 2. Anzahl und Länge der Borstenhaare der Tastbeine von *Heterophrysus longicornis*. Angegeben sind die Mittelwerte von jeweils 12 Tastbeinen und 10 Borstenhaaren. In Klammern: Streuung der Mittelwerte

	PraeNy	Ny1	Ny2	Ny3	Ny4	Ny5	Ad
Tarsus							
Anzahl	288 (± 13)	333 (± 5)	590 (± 37)	722 (± 27)	860 (± 30)	1023 (± 11)	1132 (± 69)
Länge der terminalen B. (μm)	81 (± 6)	143 (± 6)	141 (± 6)	172 (± 9)			223 (± 13)
Länge der distalen B. (μm)	73 (± 5)	202 (± 20)	357 (± 19)	362 (± 12)			320 (± 12)
Länge der proximalen B.	—	—	202 (± 39)	219 (± 11)			264 (± 33)
Tibia							
Anzahl	185 (± 10)	226 (± 6)	396 (± 16)	546 (± 17)	668 (± 40)	778 (± 32)	930 (± 87)
Länge der distalen B. (μm)	73 (± 10)	407 (± 13)	378 (± 16)	410 (± 15)			563 (± 40)
Länge der proximalen B. (μm)	22 (± 10)	131 (± 12)	131 (± 22)	140 (± 8)			233 (± 43)
Patella							
Anzahl	7 (± 1)	8 (± 0)	9 (± 1)	12 (± 2)	9 (± 1)	11 (± 2)	14 (± 2)
Länge (μm)	31 (± 8)	142 (± 7)	143 (± 18)	167 (± 8)			232 (± 15)
Femur							
Anzahl	98 (± 6)	143 (± 3)	162 (± 6)	259 (± 13)	280 (± 13)	345 (± 17)	412 (± 59)
Länge der distalen B. (μm)	20 (± 2)	145 (± 14)	154 (± 5)	172 (± 9)			225 (± 20)
Sockelhöhe der dist. B. (μm)	—	—	16 (± 2)	19 (± 2)			24 (± 4)
Länge der proximalen B. (μm)	16 (± 1)	122 (± 16)	150 (± 12)	170 (± 13)			212 (± 28)
Sockelhöhe der prox. B. (μm)	—	17 (± 1)	27 (± 4)	35 (± 5)			38 (± 11)

größte Länge, bei Ad sind sie durchschnittlich $320\ \mu\text{m}$ lang; die proximalen Borstenhaare bleiben mit $220\ \mu\text{m}$ bei Ny3 und $270\ \mu\text{m}$ bei Ad stets kürzer.

Auf der Tibia findet sich pro Glied ein distaler Kranz von 5 Borstenhaaren bei PraeNy und Ny1, zu dem ab Ny2 proximal auf jedem Glied weitere Borstenhaare hinzutreten: Bei Ad kann dadurch eine Gesamtzahl von annähernd 1000 erreicht werden. Auch hier sind die Borstenhaare des distalen Kranzes stets länger als die proximalen. Insgesamt nimmt die Länge der Borstenhaare von Glied 1 bis Glied 4 zu, um auf den folgenden Gliedern bis zur Patella hin kontinuierlich abzunehmen.

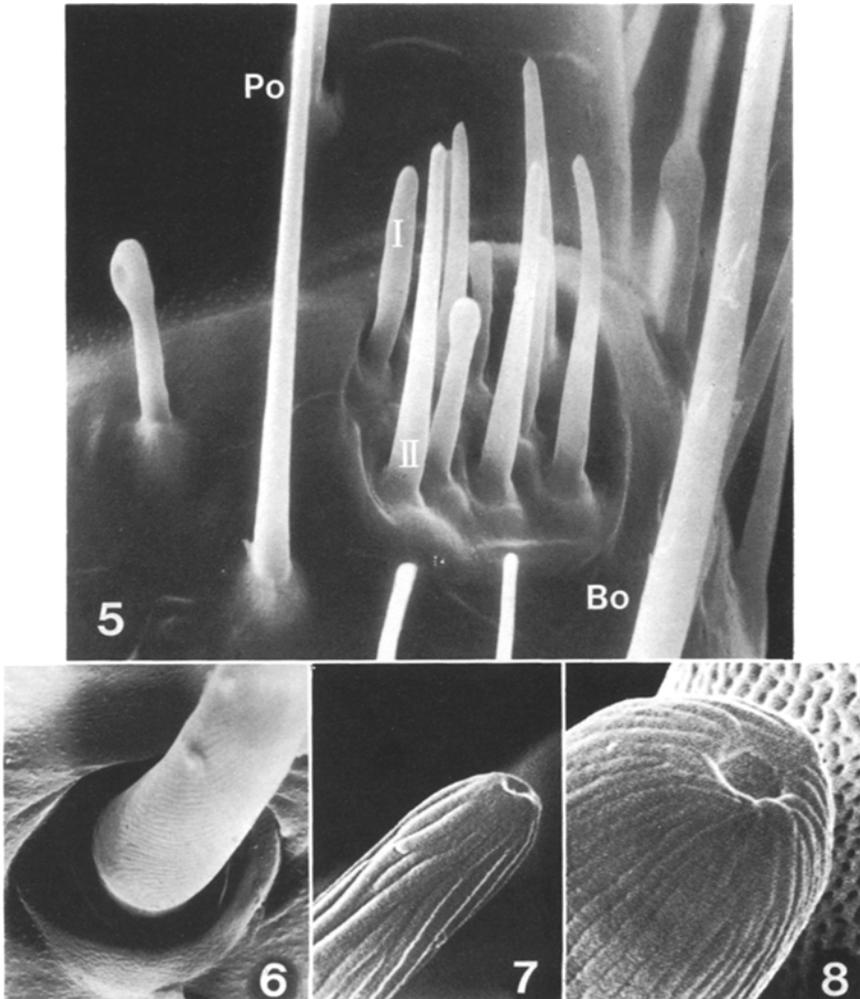


Abb. 5–8. *Heterophrynus longicornis*

Abb. 5. Gruppe mit Stäbchenhaaren von Typ I (I) und Typ II (II); daneben ein Porenhaar (Po), ein Borstenhaar (Bo) und Kölbchenhaare (x1150)

Abb. 6. Einlenkung eines Borstenhaares (x1750)

Abb. 7. Spitze eines Porenhaares vom Typ II, stark gerieft und mit terminalem Porus (x10500)

Abb. 8. Spitze eines Stäbchenhaares vom Typ I, mit Längsriefen und terminalem Porus; dahinter die Wandung eines Stäbchenhaares vom Typ II mit Wandporen (x12000)

Auf der Patella stehen nur wenige, relativ kurze Borstenhaare, nämlich 7 bei PraeNy und 14 bei Ad.

Die Borstenhaare des Femur unterschieden sich in ihrer Form von den bisher behandelten. Bei Ad inserieren sie jeweils auf einem Cuticulasockel; diese Sockel werden proximal größer und erreichen eine Höhe bis zu $40\ \mu\text{m}$. Die Borstenhaare selbst sind unterschiedlich differenziert und verändern sich während der Entwicklung von PraeNy zu Ad. Bei PraeNy sind alle der rund 100 Borstenhaare des Femur noch ohne Sockel und sehr klein ($16\text{--}20\ \mu\text{m}$ lang). Ihre Zahl nimmt kontinuierlich bis 410 bei Ad zu und ist viel variabler als auf den übrigen Beinabschnitten (Streuung 28 %). Die Borstenhaare erreichen eine Länge von $210\text{--}230\ \mu\text{m}$ und je weiter proximal sie stehen, desto deutlicher wird eine konische Verdickung der Spitze und desto stärker krümmen sie sich körperwärts. Sie gleichen damit den „Sockelhaaren“ auf dem Pro-soma.

Porenhare sind dünnwandig, $100\text{--}120\ \mu\text{m}$ lang und messen nur $3\text{--}4\ \mu\text{m}$ im Durchmesser. Elektronenmikroskopisch konnten wir zwei Typen unterscheiden (Foelix et al., 1975): Typ I ist schwach gerieft und von zahlreichen Poren ($20/\mu\text{m}^2$) durchbrochen. Das relativ große Haarlumen wird von $40\text{--}45$ unverzweigten Dendriten ausgefüllt. Typ II ist stark gerieft und mit $0,2\text{--}0,3\ \mu\text{m}$ Wandstärke noch dünnwandiger als Typ I mit $0,4\ \mu\text{m}$. Die Poren ($7/\mu\text{m}^2$) sind etwas kleiner und besitzen Porentubuli, die lumenwärts gegen $20\text{--}30$ unverzweigte Dendriten gerichtet sind, diese erhalten durch eine Öffnung an der Spitze möglicherweise eine Verbindung mit der Außenwelt (Abb. 7). Die Basis der Porenhare geht unmittelbar in die Cuticula über, d.h. die Porenhare sind nicht beweglich eingelenkt (Abb. 5).

Die Porenhare verteilen sich auf die ersten $20\text{--}21$ Glieder des Tarsus. Ihre Gesamtzahl liegt von PraeNy bis Ad zwischen 400 und 500 und ist nur geringen Schwankungen unterworfen (Tabelle 3). Sie stehen am dichtesten auf Glied 1 und nehmen dann bis Glied 21 stetig ab. Die durchschnittliche Länge von $128\ \mu\text{m}$ bei Ad wird bereits bei Ny1 annähernd erreicht; lediglich bei PraeNy sind die Porenhare mit $37\ \mu\text{m}$ wesentlich kürzer.

Kölbchenhaare. Hierbei handelt es sich um $30\ \mu\text{m}$ lange, an der Basis $3\text{--}4\ \mu\text{m}$ dicke Haare, die an ihrer Spitze kolbenartig bis $8\ \mu\text{m}$ verdickt und schwach gerieft sind (Abb. 5). Der glatte Stiel geht – wie bei den Porenharen – direkt in die Cuticula des Tarsus über. Ein Hohlkanal im Haarlumen wird von $4\text{--}6$ Dendriten durchzogen, die zusammen an einer terminalen Öffnung enden (Foelix et al., 1975).

Bei PraeNy sind noch keine Haare mit den typischen kolbenartigen Verdickungen zu finden. Wir konnten jedoch anhand eines Lagevergleichs feine, glatte Härchen von rund $10\ \mu\text{m}$ Länge bei PraeNy mit den Kölbchenhaaren homologisieren: Die Lagebeziehung auf einer PraeNy-Exuvie und auf der bei der Häutung darin steckengebliebenen Tastbeinspitze von Ny1 weist diese Härchen eindeutig als Vorstadien der Kölbchenhaare aus, ebenso wie die bei PraeNy wesentlich kürzeren Porenhare als Vorstadien der späteren Porenhare (Gödeke u. Kaiser, 1975). Die Zahl der Kölbchenhaare ist meist niedriger als die der Porenhare (Tabelle 3); ihre Verteilung auf den ersten $20\text{--}21$ Gliedern ist aber mit derjenigen der Porenhare nahezu identisch.

Tabelle 3. Anzahl und Länge der Poren-, Kölbchen- und Stäbchenhaare des Tastbeintarsus von *Heterophrynus longicornis*. Angegeben sind die Mittelwerte von jeweils 12 Tastbeinen und 10 Haaren. In Klammern: Streuung der Mittelwerte

	PraeNy	Ny1	Ny2	Ny3	Ny4	Ny5	Ad
Porenhaare							
Anzahl	432 (± 21)	496 (± 29)	439 (± 36)	414 (± 24)	442 (± 26)	450 (± 36)	420 (± 29)
Länge (μm)	37 (± 2)	107 (± 6)	99 (± 6)	101 (± 7)			128 (± 17)
Kölbchenhaare							
Anzahl	334 (± 25)	396 (± 23)	385 (± 26)	437 (± 18)	402 (± 27)	415 (± 17)	370 (± 36)
Länge (μm)	10 (± 1)	26 (± 2)	23 (± 1)	25 (± 2)			25 (± 1)
Stäbchenhaare							
Anzahl	76 (± 4)	74 (± 8)	78 (± 7)	80 (± 6)	81 (± 4)	79 (± 4)	65 (± 6)
Länge Typ I (μm)		37 (± 2)	34 (± 2)	34 (± 4)			42 (± 5)
Länge Typ II (μm)		19 (± 1)	19 (± 1)	24 (± 3)			24 (± 3)

Stäbchenhaare sind kurze, sehr dünnwandige Haare, die jeweils nur in einer Gruppe pro Glied auftreten (Abb. 2 u. 5). Wir können zwei Typen unterscheiden: Typ I ist nur 19–24 μm lang, hat eine mit 0,1 μm extrem dünne Wandung mit äußeren Längsriefen. Poren sind bei diesem Typ nicht vorhanden, stattdessen findet sich eine Terminalöffnung (Abb. 8). Typ II ist etwa 40 μm lang, läuft konisch zu und besitzt eine relativ dicke Wand (0,45 μm) mit zahlreichen Poren (Abb. 8).

Die Gesamtzahl der Stäbchenhaare bleibt von PraeNy bis Ad etwa gleich (Tabelle 3). Sie kommen nur auf den ersten 16 Gliedern vor. Auf Glied 13 fehlt die Gruppe der Stäbchenhaare, stattdessen findet sich dort das „Plattenorgan“ (s.u.). Anzahl und Verteilung der Stäbchenhaare auf den einzelnen Segmenten ändern sich etwas im Laufe der Entwicklung.

Weitere Rezeptoren. Das vorderste Tarsenglied trägt an seinem Ende zwei laterale, 120–140 μm lange *Krallen*, die einen den Borstenhaaren vergleichbaren Feinbau haben und von 4–5 Dendriten durchzogen werden. Eine kleinere Mittelkralle ist prinzipiell ähnlich gebaut, besitzt aber 3 getrennte Hohlkanäle, in denen jeweils mehrere Dendriten verlaufen. Die Dendriten enden bei allen drei Krallen in einem subterminalen Porus. Entsprechend ihrer strukturellen Ähnlichkeit mit den Borstenhaaren kann man für die Krallen ebenfalls eine chemorezeptorische Funktion vermuten (Foelix et al., 1975).

Gleiches gilt für das „*Grubenorgan*“, einer Ansammlung von fünf bis sechs Papillen, die von einem kreisförmigen Cuticulawall umgeben sind. Dieses Organ liegt distal der Stäbchengruppe nur auf Glied 1 (Abb. 2). Die Papillen besitzen jeweils eine zentrale Öffnung und sind von 2–5 Dendriten innerviert (Foelix et al., 1975).

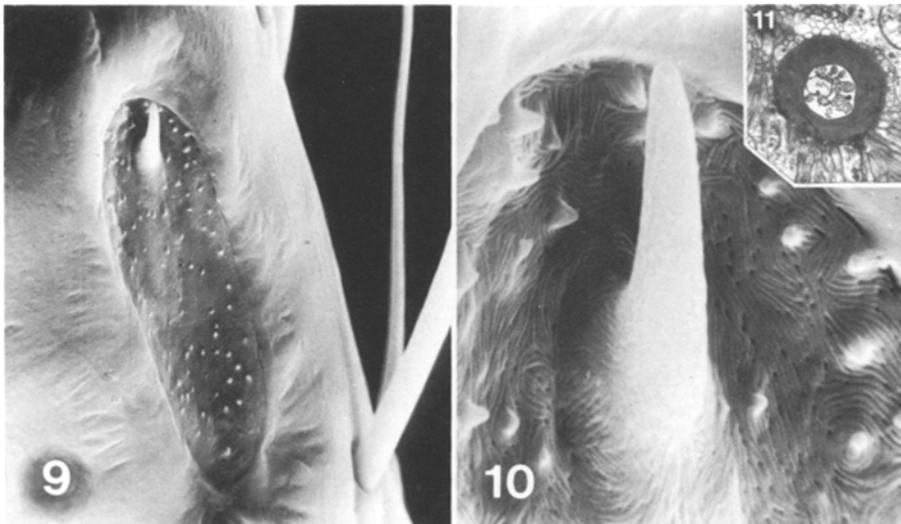


Abb. 9–11. *Heterophrynus longicornis*. „Plattenorgan“ auf Glied 13 des Tastbeintarsus
 Abb. 9. Die Platte besteht aus sehr dünner Cuticula mit einem distalen Zapfen ($\times 700$)
 Abb. 10. Der Zapfen mit angedeutetem terminalem Porus ($\times 4000$)
 Abb. 11. Innervation des Zapfens durch 12 Dendriten ($\times 9000$)

Tabelle 4. Fortlaufende Summierung der Anzahl der verschiedenen Haarsensillen und ihrer zugehörigen Axone des Tastbeintarsus von *Heterophrynus longicornis*, Stadium Nymphe 1. Die angegebenen Zahlen sind Schätzwerte, Nähere Erläuterung s. Text

	Borstenhaare		Porenhaare		Kölbchenhaare		Stäbchenhaare		Summe aller Haarsensillen	
	Haare	Axone	Haare	Axone	Haare	Axone	Haare	Axone	Haare	Axone
Segment 1	9	108	59	1.888	49	245	15	15	132	2.256
Segment 4	24	288	160	5.120	150	750	38	38	372	6.196
Segment 8	45	540	265	8.480	240	1.200	50	50	600	10.270
Segment 11	60	720	340	10.880	295	1.475	60	60	755	13.135
Segment 15	80	960	435	13.920	350	1.750	70	70	935	16.700
Segment 18	95	1.140	470	15.040	380	1.900	70	70	1.015	18.150
Segment 25	130	1.560	490	15.680	390	1.950	70	70	1.080	19.260
Segment 40	210	2.520	490	15.680	390	1.950	70	70	1.160	20.220
Segment 64	330	3.960	490	15.680	390	1.950	70	70	1.280	21.660

Auf Glied 13 wird die Stäbchengruppe durch das „*Plattenorgan*“ ersetzt, das eine ovale, dünne Cuticulaplatte darstellt. Bei starker Vergrößerung erscheint ihre Oberfläche gefurcht und mit punktförmigen Vertiefungen. Besonders auffällig ist ein distad geneigter Zapfen innerhalb der Cuticulaplatte mit einem deutlich sichtbaren terminalen Porus. Die Ultrastruktur dieses Organs ist noch wenig untersucht, doch läßt sich auf Grund der mehrfachen Innervation des Zapfens eine sensorische Funktion postulieren (Abb. 9, 10 u. 11).

3. Die Innervation der Haarsensillen

Die Haarsensillen sind vor allem auf dem Tarsus des Tastbeines konzentriert. An der Tarsusspitze stehen die Sensillen am dichtesten und nehmen dann proximal bis Glied 20–21 stetig ab. Auf Glied 22–100 stehen nur noch Borstenhaare. Die Dendriten der Haarsensillen sind, mit Ausnahme der Stäbchenhaare, unverzweigt, und man kann annehmen, daß ihnen eine gleich große Anzahl von Somata bzw. Axonen entspricht. Wir haben anhand der bekannten Gesamtzahlen der verschiedenen Haarsensillen (Tabellen 2 u. 3) und ihrer Verteilung auf den einzelnen Gliedern die Sensillenzahl pro Glied für das Stadium Ny1 extrapoliert und proximal fortlaufend addiert (Tabelle 4). Zur Abschätzung der Axonzahl in einem bestimmten Glied nehmen wir auf Grund der elektronenmikroskopischen Befunde folgende durchschnittliche Dendritenzahlen pro Sensillum an: Borstenhaar 12, Porenhaar 32, Kölbchenhaar 5, Stäbchenhaar 1. Auf diese Weise erhalten wir für Ny1 bei fortlaufender Summierung die in Tabelle 4 angegebenen Werte. Wir haben weiter an Tarsusquerschnitten der Glieder 4, 8, 11, 18, 25 und 40 die Anzahl der Axone ausgezählt. Trägt man die Schätzwerte und die Werte der Auszählung graphisch auf, so ergibt sich eine gute Übereinstimmung beider Kurvenverläufe (Abb. 12). Die beiden Kurven sind zwar leicht gegeneinander versetzt, wobei die Schätzwerte etwas über den gezählten Werten liegen, doch dürfte sich die Differenz durch verschiedene Unsicherheitsfaktoren wie relativ grobe Schätzwerte für Dendritenzahl/Sensillum erklären lassen. Jedenfalls kann man aus der guten Übereinstimmung beider Kurven schließen, daß 1. alle Fasern der Tarsalnerven afferent sind und 2. alle afferenten Fasern getrennt zum ZNS ziehen. Ein weiterer Hinweis darauf, daß die beiden Tarsalnerven mit ihren über 20 000 Axonen rein afferent sein müssen, ist darin zu sehen, daß im Tarsusbereich keine Muskeln liegen und somit auch keine efferenten Nervenfasern zu erwarten sind.

Entsprechend der hohen Axonzahl sind die beiden Tarsalnerven sehr mächtig entwickelt: Flächenmäßig nehmen sie über die Hälfte eines Tarsusquerschnitts ein. Jeder Einzelner besteht aus enggepackten, kleinkalibrigen Fasern, die durchschnittlich $0,2\ \mu\text{m}$ dünn sind. Bei einer Tastbeinlänge von über 20 cm sind auf Grund der geringen Leitungsgeschwindigkeit kleinkalibriger Fasern erhebliche Verzögerungen zwischen Reizaufnahme und Reizverarbeitung zu erwarten. Dem stehen aber außerordentlich rasche, gerichtete Bewegungen der Geißelspinne auf mechanische und chemische Reize beispielsweise bei Beutefang oder Fluchtreaktionen gegenüber. Sie erfordern eine rasche Informationsübertragung.

Ein rasches Leitungssystem liegt wahrscheinlich in den Riesenfäsern vor, von denen jeder Tarsalnerv mindestens eine enthält. Eine Reihe dünner Nervenfasern wird synap-

tisch auf dendritische Fortsätze eines Riesenneurons aufgeschaltet, dessen Riesenaxon vermutlich eine rasche Erregungsleitung bis zum ZNS gewährleistet (Foelix, 1975). Bisher wissen wir nicht, ob Fasern aller Sensillentypen oder nur bestimmter Sensillen auf die Riesenfasern aufgeschaltet werden. Von der Reaktion der Tiere beim Beutefang her sollte man dies vor allem von Mechanorezeptoren und olfaktorischen Sensillen erwarten, d.h. von Borsten- und Porenhaaren. Für die Aufschaltung von Axonen der Borstenhaare spricht, daß Synapsen und Riesenneurone auch proximal des Gliedes 21 zu finden sind, wo nur noch Borstenhaare vorkommen.

D. Diskussion

1. Die Funktionen der Haarsensillen

Den Borstenhaaren kann man zweierlei Funktionen zuschreiben: Kontaktchemorezeptoren in Analogie zu entsprechenden Rezeptoren bei Insekten und Araneae (Foelix u. Chu-Wang, 1973) und Mechanorezeption auf Grund der zwei Dendriten, die in Tubularkörpern an der Haarbasis endigen. Ihre Innervation entspricht damit allgemein derjenigen anderer Arachniden (Foelix, 1976).

Porenhaare wurden bei Spinnentieren bislang nur bei Zecken (Ixodidae) und Cyphophthalmi (Opiliones) gefunden (Foelix, 1976); dagegen sind sie bei Insekten ausgesprochen häufig (Slifer, 1970). Ihre chemorezeptorische Funktion ist mehrfach nachgewiesen worden (Kaissling, 1971). Der einzige wesentliche Unterschied der Porenhaare der Geißelspinne gegenüber denen der Insekten ist die mehrfach höhere Dendritenzahl pro Sensillum.

Die Oberfläche eines Porenhaares beträgt $1400 \mu\text{m}^2$, und die Oberfläche aller Porenhaare pro Tastbein etwa $0,6 \text{ mm}^2$. Dieser Wert liegt um den Faktor 8 unter

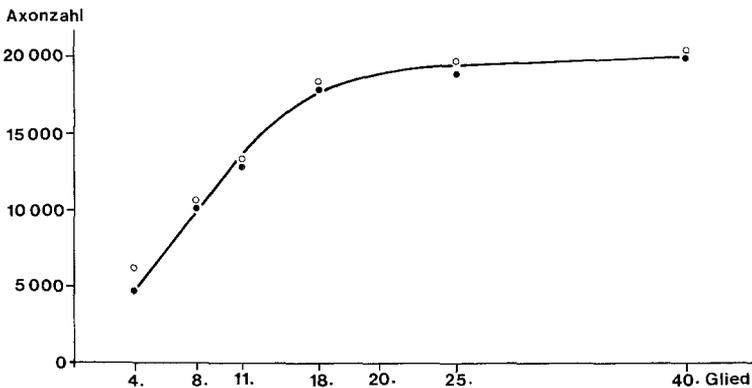


Abb. 12. *Heterophrynus longicornis*. Fortlaufende Summierung der Anzahl der Nervenfasern im Tastbeintarsus. Die Glieder sind von der Spitze her nummeriert. Ausgefüllte Kreise und durchgezogene Linie = in Schnittbildern ausgezählte Werte; offene Kreise = extrapolierte Werte. Näheres s. Text

demjenigen für die Antenne des ♀ von *Bombyx mori* und um den Faktor 20 unter demjenigen des ♂ dieser Art (Steinbrecht, 1970). Für die Reaktion auf Duftstoffe ist jedoch nicht nur die Oberfläche, sondern wohl auch die Zahl der Sinneszellen von Belang und hier könnte die Bedeutung der großen Zahl von Dendriten pro Sensillum liegen. Unter den auf S. 272 geschilderten Annahmen kommt man auf einen Schätzwert von über 16 000 Sinneszellen allein für die Porenhaare eines adulten *H. longicornis*. Dieser Wert liegt in der gleichen Größenordnung wie die Rezeptorenzahl der Antenne eines *Bombyx mori* – ♂, dessen hervorragende olfaktorische Leistung bekannt ist (Schneider et al., 1968).

Die Kölbchenhaare könnten in Analogie zu vergleichbar gebauten Sensillen bei *Locusta migratoria* eine hygrosensitive Funktion haben (Steinbrecht, 1969; Waldow, 1970). Mit hoher Wahrscheinlichkeit gehören sie zu den Chemorezeptoren im weiteren Sinne.

Die Struktur der Stäbchenhaare ist am schwierigsten funktionell zu interpretieren. Zwar deuten zahlreiche Wandporen bei Typ II bzw. ein terminaler Porus bei Typ I auf eine chemosensitive Funktion hin, doch sind die Dendritenäste durchgehend von einer dendritischen Scheide umhüllt, über deren Permeabilität nichts bekannt ist.

Auch die Krallen sowie „Gruben-“ und „Plattenorgan“ sind nicht ohne weiteres mit bekannten Sensillentypen zu korrelieren. Die in allen drei Fällen vorhandenen Porenöffnungen zur Außenwelt lassen außer Chemo- bzw. Hygrorezeption auch Thermorezeption als mögliche Sinnesleistung zu.

2. Vergleich mit anderen *Amblypygi*-Arten

Anhand eigenen Materials konnten wir die nahverwandte Art *H. batesii* mit den Ergebnissen bei *H. longicornis* vergleichen. Die Haarsensillen beider Arten gleichen sich ab Ny1 völlig in ihrem äußeren Bau. Es ist anzunehmen, daß sich auch ihr innerer Aufbau nicht wesentlich unterscheidet; es liegen jedoch noch keine Ultrastruktur-Untersuchungen vor. Die PraeNy von *H. batesii* erscheint weiter entwickelt als die von *H. longicornis*: Ihre Glieder sind bereits deutlich von einander abgesetzt und die Kölbchenhaare voll entwickelt. Die Anzahl der Borsten pro Glied ist etwa gleich groß wie bei *H. longicornis*; daraus ergibt sich für den Tarsus des Tastbeines der PraeNy von *H. batesii* insgesamt eine wesentlich niedrigere Sensillenzahl entsprechend der kleineren Gliederzahl (Abb. 13). Während bei *H. longicornis* nur die Anzahl der Borstenhaare

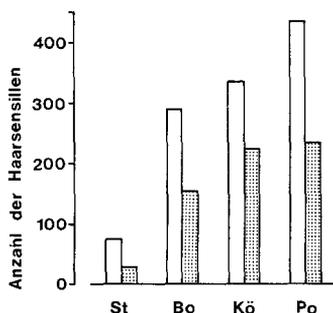


Abb. 13. Vergleich der Anzahl der einzelnen Typen von Haarsensillen bei der Praenympe von *Heterophrynus longicornis* (weiße Säulen) und *H. batesii* (punktierte Säulen). St Stäbchenhaare, Bo Borstenhaare, Kö Kölbchenhaare, Po Porenhaare

von PraeNy zu Ad signifikant zunimmt, steigt bei *H. batesii* die Anzahl aller Haarsensillen im Verlauf der Entwicklung, sodaß Ad annähernd gleich viele Haarsensillen aufweist wie bei *H. longicornis*. Andere Arbeiten über Sinnesorgane der Amblypygi sind selten (Trichobothrien: Weygoldt, 1970, 1972; Spaltsinnesorgane: Barth u. Stagl, 1976).

Ein Vergleich mit 2 Publikationen über Haarsensillen verschiedener Amblypygi-Arten (Delle Cave, 1975; Quintero, 1975) ergibt, daß Borsten-, Poren- und Kölbchenhaare wohl bei allen Arten in ähnlicher Struktur, Anzahl und Verteilung vorkommen. Stäbchenhaare dürften ebenfalls weit verbreitet sein, wahrscheinlich auch in den bei *Heterophrynus* gefundenen 2 Typen, sich aber in Anzahl, Lage und Verteilung bei den einzelnen Arten deutlich unterscheiden. Krallen scheinen bei allen Arten in sehr ähnlicher Weise für die Sinnesfunktion umgewandelt zu sein. Ein dem „Grubenorgan“ sehr wahrscheinlich homologes Organ beschreibt Quintero (1975) als „pyramidal receptor“ bei *Charinus* und nach Delle Cave (1975) trägt *Damon diadema* ein „Plattenorgan“ auf dem 11. Tarsalglied; sonst ist über das Vorkommen dieser Organe nichts bekannt. Bei *Damon diadema* fand Delle Cave (1975) noch blattartige Haare, die bei *Heterophrynus* nicht vorkommen; möglicherweise sind sie für Damoninae typisch, da auch Quintero (1975) über solche Haare nur bei Vertretern dieser Unterfamilie berichtet. Die überraschende Ähnlichkeit in der reichhaltigen Ausstattung der Amblypygen mit verschiedenen Haarsensillen wird verständlich, wenn man die Lebensweise aller Geißelspinnen berücksichtigt. Sie sind — soweit bekannt — alle nachtaktiv oder Höhlenbewohner, jagen andere Arthropoden, denen sie auflauern, und haben eine komplizierte Paarungsbiologie. Sie müssen sich in dunklem, unwegsamem Gelände orientieren, müssen einen Geschlechtspartner finden und erkennen und müssen rasch vor Feinden fliehen können. Die Ausstattung mit Haarsensillen entspricht diesen Anforderungen in hohem Maße.

Literatur

- Barth, F.G., Stagl, J.: The slit sense organs of Arachnids. A comparative study to their topography on the walking legs (Chelicerata, Arachnida). *Zoomorphologie* **86**, 1–23 (1976)
- Beck, L.: Zur Tagesperiodik der Laufaktivität von *Admetus pumilio* C. Koch (Arach., Amblypygi) aus dem neotropischen Regenwald. II. *Oecologia (Berl.)* **9**, 65–102 (1972)
- Beck, L., Foelix, R., Gödeke, E., Kaiser, R.: Über die Haarsensillen der Geißelspinne *Admetus pumilio* (Arach., Amblypygi). *Naturwissenschaften* **61**, 327–328 (1974)
- Beck, L., Görke, K.: Tagesperiodik, Revierverhalten und Beutefang der Geißelspinne *Admetus pumilio* C.L. Koch im Freiland. *Z. Tierpsychol.* **35**, 173–186 (1974)
- Delle Cave, L.: On some sense organs on the first pair of legs of *Damon diadema* Simon 1876 (Amblypygi, Arachnida). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* **9**, 203–211 (1975)
- Foelix, R.F.: Occurrence of synapses in peripheral sensory nerves of arachnids. *Nature* **254**, 146–148 (1975)
- Foelix, R.F.: Rezeptoren und periphere synaptische Verschaltungen bei verschiedenen Arachnida. *Ent. Germ.* **3**, 83–87 (1976)

- Foelix, R.F., Axtell, R.C.: Ultrastructure of Haller's organ in the tick *Amblyomma americanum* (L.). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **124**, 275–292 (1972)
- Foelix, R.F., Chu-Wang, I.W.: The morphology of spider sensilla. I. Mechanoreceptors. *Tissue Cell* **5**, 451–460 (1973)
- Foelix, R.F., Chu-Wang, I.W.: The morphology of spider sensilla. II. Chemoreceptors. *Tissue Cell* **5**, 461–478 (1973)
- Foelix, R.F., Chu-Wang, I.W., Beck, L.: Fine structure of tarsal sensory organs in the whip spider *Admetus pumilio* (Amblypygi, Arachnida). *Tissue Cell* **7**, 331–346 (1975)
- Gödeke, E., Kaiser, R.: Verteilung und Entwicklung der Haarsensillen des Tastbeinpaars der Geißelspinne *Admetus pumilio* C.L. Koch (Arachnida, Amblypygi) und Übersicht über den Bau ihres Zentralnervensystems. Diplomarbeit, Bochum (1975)
- Görke, K.: Freilandbeobachtungen und verhaltensphysiologische Untersuchungen zur Biologie der Geißelspinne *Admetus pumilio* C.L. Koch. Diplomarbeit, Bochum (1973)
- Kaissling, K.-E.: Handbook of sensory physiology, Vol. 4, Chemical senses, Part 1, Olfaction (L.M. Beidler, ed.), pp 451–431. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1971
- Quintero, D.: Scanning electron microscope observations on the tarsi of the legs of Amblypygids (Arachnida Amblypygi). Proc. 6th. Int. Arachnol. Congress 1974, pp. 161–163 (1975)
- Schneider, D., Kasang, G., Kaissling, K.-E.: Bestimmung der Riechschwelle von *Bombyx mori* mit Tritium-markiertem Bombykol. *Naturwissenschaften* **55**, 395 (1968)
- Slifer, E.H.: The structure of arthropod chemoreceptors. *Ann. Rev. Ent.* **15**, 121–142 (1970)
- Steinbrecht, R.A.: Comparative morphology of olfactory receptors. In: Olfaction and taste (C. Pfaffmann, ed.), pp. 3–21. New York: Rockefeller University Press 1969
- Steinbrecht, R.A.: Zur Morphometrie der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L.: Zahl und Verteilung der Riechsensillen (Insecta, Lepidoptera). *Z. Morph. Tiere* **68**, 93–126 (1970)
- Waldow, U.: Elektrophysiologische Untersuchungen an Feuchte-, Trocken- und Kälterezeptoren auf der Antenne der Wanderheuschrecke *Locusta*. *Z. vergl. Physiol.* **69**, 249–283 (1970)
- Weygoldt, P.: Lebenszyklus und postembryonale Entwicklung der Geißelspinne *Tarantula marginemaculata* C.L. Koch (Chelicerata, Amblypygi) im Laboratorium. *Z. Morph. Tiere* **67**, 58–85 (1970)
- Weygoldt, P.: Geißelskorpione und Geißelspinnen (Uropygi und Amblypygi). *Z. Kölner Zoo* **15**, 95–107 (1972)
- Weygoldt, P.: Vergleichende Untersuchungen an zwei *Heterophrynus*-(*Admetus*)-Arten, *H. longicornis* Butler und *H. batesii* Butler (Arachnida, Amblypygi, Tarantulidae). *Zool. Anz. Jena* **192**, 175–191 (1974)