

Vergleichende Untersuchung modifizierter Cilienstrukturen in den Dendriten mechano- und chemosensitiver Rezeptorzellen der Baumwollwanze *Dysdercus* und der Libelle *Agrion*¹

K.-P. GAFFAL und U. BASSEMIR

Fachbereich Biologie der Universität Regensburg, Bundesrepublik Deutschland
Lehrstuhl für Zellenlehre der Universität Heidelberg, Bundesrepublik Deutschland

Mit 8 Abbildungen

Eingegangen am 5. April 1974

Summary

Comparative Investigation of Modified Ciliary Structures in Dendrites of Mechano- and Chemosensitive Receptorcells of the Cotton Stainer *Dysdercus* and the Damselfly *Agrion*

Fine structure of distal dendrite parts in sensilla of the larval cotton stainer (*Dysdercus intermedius*, 2. instar) and nymphal damselfly (*Agrion spec.*, 8. instar) are described. The dendrite is subdivided into a proximal (I) and a distal (II) part. The latter consists of the ciliary shaft proper (II a) and the section distal to it (II b). In its most apical region part I contains two basal bodies (BK₁, BK₂), which are connected to rootlets running down the dendrite. Four different types of rootlets can be distinguished. Type 1 and 2 arise from the centre of BK₁ and BK₂ respectively. Type 3 and type 4 rootlets originate in the periphery of BK₁ and BK₂ respectively. In *Dysdercus* types 1, 2 and 3 occur, in *Agrion* only types 1 and 4. The transition from part I to part II is characterized by a narrow neck, transitional fibers and the reduction of tubules from triplets to doublets (termination of tubule C). Part II a of the dendrites displays the 9 × 2 + 0 pattern and in *Dysdercus* their length is correlated with modality. At the transition from II a to II b the diameter of the dendrite is enlarged by a factor of 1.5–2 in chemoreceptors and 2–3 in mechanoreceptors. This is the level of the first appearance of microtubules. The B tubules of the doublets terminate here. Microtubules also appear in the middle of the dendrite. These are not connected with the basal body. Results are discussed in comparison with other ciliary complexes.

¹ Den Herren Prof. Dr. K. HANSEN (Regensburg), Prof. Dr. E. SCHNEFF (Heidelberg) und Prof. Dr. H. ALTNER (Regensburg) sei für anregende Diskussionen und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für eine Sachbeihilfe gedankt.

Zusammenfassung

Der Feinbau der distalen Sinneszellausläufer (Dendriten) von Larven der Baumwollwanze (*Dysdercus intermedius*, zweites Larvenstadium) und von Nymphen der Azurjungfer (*Agrion spec.*, achtes Larvenstadium) wird beschrieben. Der Dendrit gliedert sich in den proximalen Dendritenabschnitt (I) und in den distalen Dendritenabschnitt (II), der wiederum in zwei Abschnitte zerlegt werden kann, den eigentlichen Cilienschaft (II a) und den distal davon liegenden Teil (II b). I enthält apikal zwei Basalkörper (BK₁, BK₂), die mit nach proximal ziehenden Wurzelfasern in Verbindung stehen. Vier verschiedene Ordnungen von Wurzelfasern werden unterschieden. Die Wurzelfasern 1. und 2. Ordnung entspringen im Zentrum der BK₁ bzw. BK₂, die 3. und 4. Ordnung setzen an der Peripherie der BK₁ bzw. BK₂ an. Bei *Dysdercus* sind Wurzelfasern 1., 2. und 3. Ordnung ausgebildet, bei *Agrion* nur solche 1. und 4. Ordnung. Der Übergang von I nach II ist durch eine halsartige Verengung des Dendriten, durch Übergangsfasern und durch die Reduzierung der Triplets zu Doppeltubuli (Tubulus C endet) gekennzeichnet. Der nach dem Cilienmuster $9 \times 2 + 0$ aufgebaute Abschnitt II a hat bei *Dysdercus* je nach Modalität der Rezeptorzellen unterschiedliche Länge. Den Übergang von II a nach II b charakterisieren: 1. Eine erneute Erweiterung des Dendriten (1,5- bis 2fach bei Chemorezeptoren; 2- bis 3fach bei Mechanorezeptoren). 2. Zentrale Mikrotubuli, die nicht mit dem Basalkörper in Verbindung stehen. 3. Der Übergang der peripheren Doppeltubuli in Mikrotubuli (Tubulus B endet). Die Ergebnisse werden vergleichend diskutiert.

1. Einleitung

Die Dendriten der Rezeptorzellen von Insektensensillen lassen eine Gliederung in einen proximalen und einen distalen Abschnitt erkennen. Für den Übergangsbereich zwischen den beiden Abschnitten sind, abgesehen von dem sich sprunghaft verringernden Durchmesser, Strukturen typisch, die Übergangsfasern genannt werden. Nach distal zieht eine gegenüber dem $9 \times 2 + 2$ -Muster der motorischen Cilien und Flagellen modifizierte Cilienstruktur; proximal finden sich centriolartige Basalkörper und die für diesen Dendritenabschnitt typischen kollagenartig quergestreiften Wurzelfasern.

Von der Verengungsstelle ab verlaufen die Dendriten innerhalb eines extrazellulären Raumes, der mit Flüssigkeit (Sensillenlymphe, ERNST 1969) gefüllt ist. In der Mehrzahl der bisher untersuchten Sensillen wird dieser Raum (Sensillenlymphraum 1) basal als Invagination der innersten Hüllzelle (1) von deren Membran und distal von der röhrenartigen Dendritenscheide — ebenfalls von der Hüllenzelle 1 gebildet (GNATZY und SCHMIDT 1971) — begrenzt. Die Dendritenscheide kann distal direkt bis zum Außenmedium reichen (Porus gustatorischer Sensillen, HANSEN und HEUMANN 1971; Häutungskanal mechanosensitiver Sensillen GNATZY und SCHMIDT 1971), oder aber sie endet unterhalb des Integuments (olfaktorische Sensillen von *Necrophorus*, ERNST 1969). Letzteres führt zu einer Vereinigung des Sensillenlymphraumes 1 mit dem benachbarten extrazellulären Raum (Sensillenlymphraum 2), der dadurch entsteht, daß sich die am Aufbau der Kutikula des Sensillum beteiligten Hüllzellen 2 und 3 nach Abscheidung der Kutikula zurückziehen. Die proximalen Dendritenabschnitte und die Zellkörper werden von der Hüllzelle 1, die Axone von dünnen Glia-scheiden umgeben.

Obwohl den distalen Dendritenabschnitten als Orten der Reiz-Erregungs-transformation eine zentrale physiologische Bedeutung zukommt, existieren bei Arthropoden nur wenige detaillierte Angaben über ihren Feinbau

(LAVERACK und ARDILL 1965, MOULINS 1967, ZACHARUK *et al.* 1971, CHU-WANG und AXTELL 1972 a, 1972 b, YOUNG 1973). Es erschien deshalb vom vergleichenden Aspekt her lohnend, die Untersuchungen auf phylogenetisch alte bzw. besonders eigenständige Pterygotengruppen auszudehnen. Die vorliegenden Untersuchungen an der Azurjungfer (*Palaeoptera*, *Odonata*) und der Baumwollwanze (*Paraneoptera*, *Heteroptera*) zeigen, daß die Cilienstrukturen ihrer Rezeptorzellen trotz der augenfälligen Modifikationen mehr Struktureigentümlichkeiten der motorischen Cilien aufweisen, als vielfach angenommen wurde.

2. Material und Methode

Untersucht wurden die antennalen Sensillen des zweiten Larvenstadiums der Baumwollwanze *Dysdercus intermedius* Dist. (*Pyrrocoridae*) und die maxillaren Sensillen des achten Larvenstadiums der Azurjungfer *Agrion spec.* (*Agrionidae*). Über die Haltung der Baumwollwanzen, die Behandlung und Verarbeitung ihrer äußersten Antennenglieder wurde bereits an anderer Stelle (GAFFAL und HANSEN 1972) berichtet.

Die Larven der Azurjungfer wurden in Tümpeln um Speyer gesammelt. Nach dem Abtrennen der Köpfe wurden die Maxillen rasch abpräpariert und sofort in 2,5% Glutaraldehydlösung (Cacodylat-Puffer pH = 7,4) eingebracht und 24 Stunden bei Zimmertemperatur vorfixiert. Anschließend erfolgte eine Nachfixierung in 1% OsO₄-Fixierungsgemisch (nach PALADE/CAULFIELD) bei 0°C ebenfalls über eine Zeitdauer von 24 Stunden. Alle weiteren Behandlungs- und Untersuchungsschritte erfolgten wie bei der Baumwollwanze.

3. Ergebnisse

Die Ergebnisse sind in den Abb. 7 und 8 zusammengefaßt.

3.1. Der Cilienschaft (II a)

Dieser basale Teil des distalen Dendritenabschnitts ist halsartig verjüngt (Abb. 1, 3, 4 und 6). Er enthält die in typischer Form angeordneten neun Doppeltubuli (Abb. 3 b, 4 b und 5 f). Er beginnt distal vom Basalkörper 1 und endet dort, wo der Durchmesser des distalen Dendritenabschnitts wieder zunimmt und die Cilientubuli sich aufzulösen beginnen (vgl. Schema Abb. 7 und 8). Wie die Tabelle zeigt, ist dieser Abschnitt bei den verschiedenen Rezeptorzellen von *Dysdercus* unterschiedlich lang.

Von den peripheren Doppeltubuli liegt Tubulus A (= subfiber A, GIBBONS und GRIMSTONE 1960) der Cilienachse stets näher als Tubulus B (Abb. 3 b, 4 b und 5 f). An der außenliegenden Verbindungsstelle der beiden Tubuli sitzen zur Peripherie zeigende dornartige Fortsätze (= ridge, DOOLIN und BIRGE 1966; Länge: 15—17 nm, Breite: 5—7 nm) aus dichtem Material, die sich in Form von weniger elektronendichten Strängen vergleichbarer Dicke bis zur Dendritenmembran fortsetzen. Die Ansatzstellen der sich teilweise aufgabelnden Stränge sind an der Innenseite der Zellmembran verdickt (Abb. 3 b und 4 b). Auf Längsschnitten sind diese 20—30 nm voneinander entfernten Brücken als Quermusterung zu erkennen (Abb. 3 a).

Im Cilienschaft von *Dysdercus* ist innerhalb des Doppeltubulikranzes eine röhrenartige Struktur (Durchmesser: 0,1 μm ; Wandstärke: 15 nm) erkennbar, auf deren Innenseite gegenüber den Kontaktstellen zu den Doppeltubuli Reihen von Grana (Durchmesser: 8 nm, Abstand: 20 nm) verlaufen (Abb. 3 b

Tabelle 1. Cilienschaftlängen von *Dysdercus*-Rezeptorzellen verschiedener Modalität

Cilienschaft	Länge (μm)	Anzahl der Messungen	Anzahl der untersuchten Tiere
olfaktorischer Rezeptorzellen	3,7 \pm 1,3	7	3
gustatorischer Rezeptorzellen	1,1 \pm 0,4	8	3
mechanosensitiver Rezeptorzellen	0,25 \pm 0,08	2	1

insgesamt 6 verschiedene Tiere

und 4 b). Ein derartig geschlossenes Rohr fehlt der Cilie von *Agrion*; jedoch sind oberhalb des Basalkörpers 1 Brücken zwischen den A- und B-Tubuli benachbarter Tubulipaare sichtbar; außerdem existieren spangenartige Brücken zwischen den A-Tubuli. An der Außenseite der Doppeltubuli sind in gleicher Höhe auch die dornartigen Fortsätze erkennbar, während die Grana-Reihen an der Innenseite fehlen (Abb. 5 f).

Die radspeichenartigen Brücken, die bei *Dysdercus* zwischen einem zentral liegenden, mehr oder weniger unterbrochenen Strang dichter Substanz (Durchmesser: 40—60 nm) und den Grana der Röhrenstruktur auftreten (Abb. 4 b), waren bei *Agrion* nur in einigen Fällen zu beobachten.

A = Tubulus A; *AF*₃ = distale Fortsätze der Wurzelfasern 3. Ordnung; *B* = Tubulus B; *BF* = spangenartige Verbindungen zwischen den Doppeltubuli; *BK*₁ = Basalkörper 1; *BK*₂ = Basalkörper 2; *BP* = Basalplatte; *C* = Tubulus C; *CA* = Cilienschaft; *CW* = Cilienwurzel; *D* = dornartige Fortsätze; *dD* = distaler Cilienabschnitt; *DT* = Doppeltubuli; *EM* = elektronendichte Verschlüsse der Mikrotubuli; *F*₂ = Fasern, die sich zur Wurzelfaser 2. Ordnung vereinigen; *FD* = Stränge zwischen den dornartigen Fortsätzen und der Cilienmembran; *KM* = Kegelmantel; *KS* = dichte Komponente der Matrix; *M* = Dendritenmembran; *MA* = Matrix; *Mi* = Mitochondrium; *MS* = Membransepten; *MT* = Mikrotubuli; *pD* = proximaler Dendritenabschnitt; *PR* = perlkettenartiger Zylinder; *SL*₁ = Sensillenlymphraum 1; *SK* = säulenförmiger Körper; *TT* = Tubulitriplets; *ÜF*₁ = Übergangsfasern des Basalkörpers 1; *ÜF*₂ = Übergangsfasern des Basalkörpers 2; *V* = Längsstränge innerhalb des Cilienschaftes; *VB* = Brücken zwischen den Doppeltubuli; *VR* = röhrenartige Struktur mit Granulabesatz; *WF*₁ = Wurzelfasern 1. Ordnung; *WF*₂ = Wurzelfasern 2. Ordnung; *WF*₃ = Wurzelfasern 3. Ordnung; *WF*₄ = Wurzelfasern 4. Ordnung; *WR* = Radspeichenstruktur; *Z* = Zentralstrang.

Abb. 1. Längsschnitte durch die Cilienschäfte (*CA*) von Rezeptorzellen antennaler Wanzen-Schmeckhaare: *a*, *b* Kontaktchemorezeptoren; *c* Mechanorezeptor, dessen Cilienschaft kürzer als bei *a* und *b* ist, dessen distaler Cilienabschnitt aber größeren Durchmesser hat. 37 000 : 1

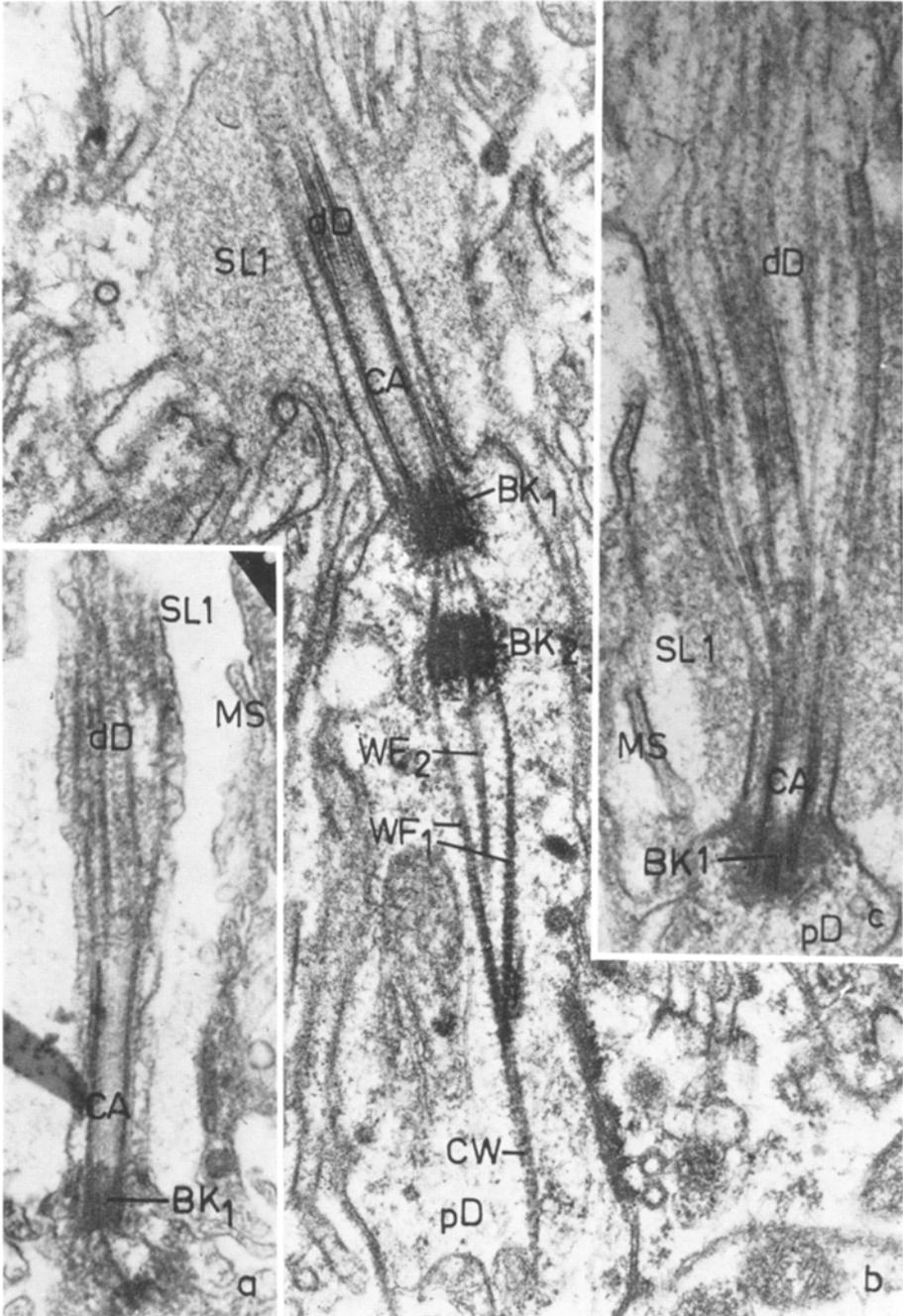


Abb. 1

3.2. Der distal des Cilienschaftes liegende Dendritenabschnitt II b

Oberhalb des Cilienschaftes nimmt der Durchmesser des Dendriten zu: um den Faktor 1,5 bis 2 bei Chemorezeptoren bzw. 2 bis 3 bei den Mechanorezeptoren (Abb. 1). Während diese Dendritenabschnitte II b der Mechanorezeptoren bis zur Spitze etwa gleich stark bleiben und dort in Verbindung mit einer Zunahme der Mikrotubulizahl pro Querschnittsfläche einen tubulären Körper ausbilden (GAFFAL und HANSEN 1972), verringern die der Chemorezeptoren nach distal stetig ihren Durchmesser (untere Grenze: $0,1 \mu\text{m}$) und die Mikrotubulizahl (zum Teil bis auf einen Tubulus).

Distal des Cilienschaftes sind zahlreiche Mikrotubuli über das ganze Innere des Dendriten verteilt. Serienschnitte ergaben, daß nur der A-Tubulus der Doppeltubuli weiter in den distalen Dendriten hineinzieht, während der B-Tubulus endet. Er öffnet sich zunächst innen an der Mittelwand des Doppeltubulus; im Querschnitt erscheint dann der Rest von Tubulus B als hakenförmiger Anhang am Tubulus A (Abb. 2, 5 a und b), der nach distal immer kürzer wird und schließlich ganz verschwindet. Bei *Dysdercus* wird dort, wo der B-Tubulus endet, zwischen Tubulus A und der Dendritenmembran eine dichte Substanz sichtbar (Abb. 2). Im Zentrum des Dendriten treten Mikrotubuli in Erscheinung, die weder mit dem Basalkörper noch mit den A-Tubuli in Verbindung stehen. Dichte Substanz bildet immer den Tubulusabschluß (Abb. 2 a—c, 5 a und c).

3.3. Basalkörper

Der proximale Dendritenabschnitt enthält apikal zwei Basalkörper (äußerer Durchmesser und Länge $0,2\text{--}0,25 \mu\text{m}$, einen distalen cilienbildenden (Basalkörper 1) und einen proximalen (Basalkörper 2), die $0,2\text{--}0,4 \mu\text{m}$ voneinander entfernt sind. Bei *Agrion* stehen sie immer in Tandemanordnung (Abb. 6). Bei *Dysdercus* dagegen sind die Dendriten im apikalen Teil des proximalen Dendritenabschnitts häufig abgelenkt; dementsprechend stehen die Basalkörper in einem stumpfen und gelegentlich sogar rechten Winkel zueinander.

Beide Basalkörper (Länge und Durchmesser ca. $0,35 \mu\text{m}$) haben dieselbe Grundstruktur; neun Tubulitriplets liegen in dichte Substanz (Matrix) eingebettet. Die Tubulitriplets sind so angeordnet, daß zwischen der durch die

Abb. 2. Aufeinanderfolgende Querschnitte aus drei verschiedenen Schnittserien durch Rezeptorzellen antennaler Wanzen-Riechhaare im Übergangsbereich: Cilienschaft — distaler Cilienabschnitt. 80 000 : 1

a—c: (distal; c proximal); nicht mit dem Basalkörper in Verbindung stehende Mikrotubuli (Pfeile); nach der Öffnung distalwärts fortschreitende Reduzierung der Wand des B-Tubulus (Pfeilspitzen). d—e: (d distal, e proximal). Das Öffnen des B-Tubulus wird von dem Auftreten dichter Substanz (Pfeile) zwischen dem A-Tubulus und der Cilienwand begleitet

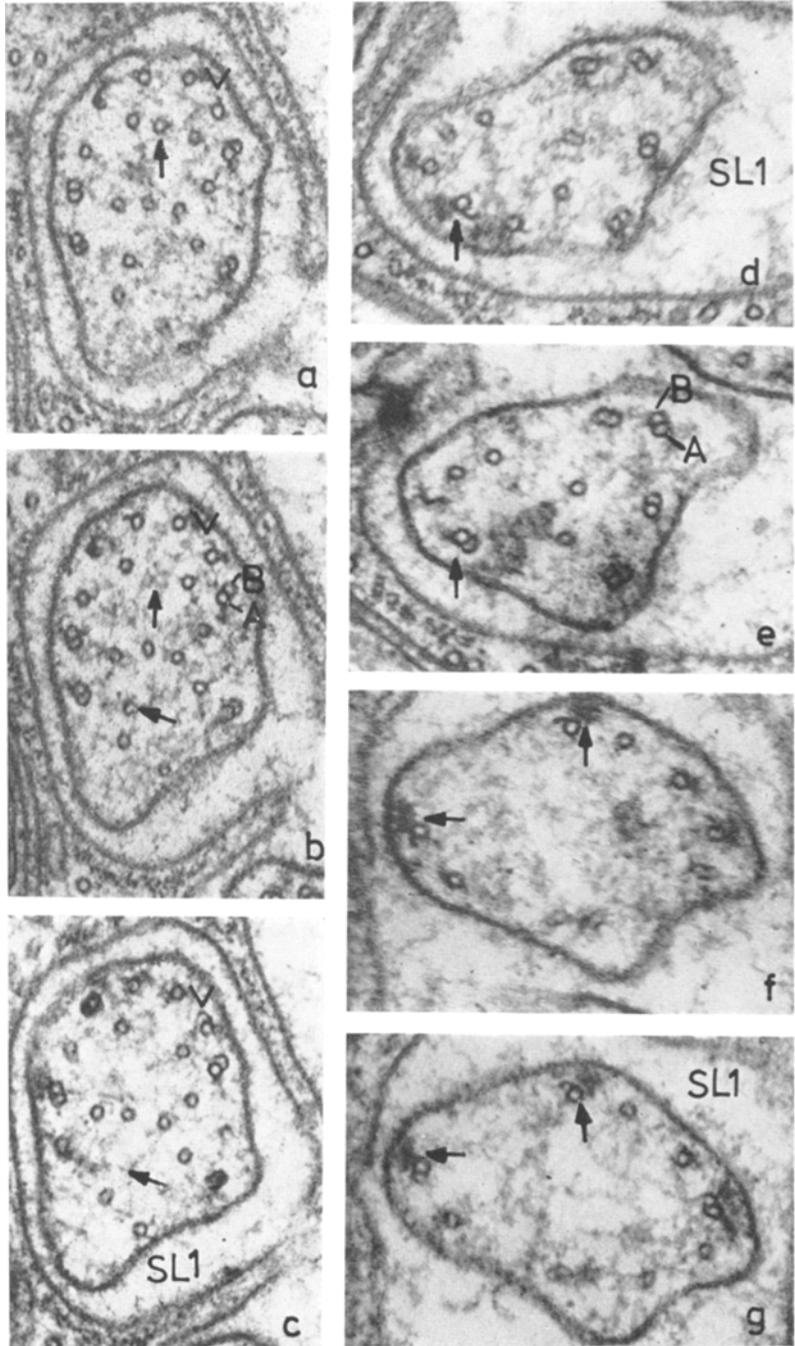


Abb. 2

Tubulimittelpunkte gelegten Linie und der in ihrem Schnittpunkt mit einem alle A-Tubuli berührenden Kreis angelegten Tangente ein Winkel von 30 bis 40° gebildet wird. Innerhalb des Basalkörpers 1 verringert sich dieser Winkel bis zum Beginn des eigentlichen Cilienschaftes um 15 bzw. 20°. Gleichzeitig enden auch die C-Tubuli der Triplets in analoger Weise wie die B-Tubuli beim Übergang Cilienschaft — distaler Dendritenabschnitt II b (Abb. 5 g).

Den Übergang Basalkörper — Cilie charakterisieren strahlenförmig von der Peripherie zur Dendritenmembran laufende Verbindungen, die Übergangsfasern (transitional fibers, GIBBONS und GRIMSTONE 1960). Bei *Dysdercus* setzen sie zum Teil auf den A-Tubuli an und zum Teil auf den Brücken zwischen den benachbarten Doppeltubuli (Abb. 4 c), bei *Agrion* — dort sind die Triplets bis zu den Übergangsfasern erhalten — inserieren sie noch zusätzlich mit Stegen an den peripheren Verbindungen der Tubuli B und C (Abb. 5 g). Im Gegensatz zu den sich zur Peripherie hin verjüngenden und leicht abgelenkten Übergangsfasern der *Dysdercus*-Cilie (Abb. 4 c) bleiben die der *Agrion*-Cilie gleich stark und gerade (Abb. 5 g). Ihre mit der Dendritenmembran in Kontakt tretenden Enden erscheinen jedoch in beiden Fällen verdickt. Nur bei *Agrion* bildet auch der Basalkörper 2 Übergangsfasern aus, die aber nicht bis zur Membran reichen.

Das Material um die Tubulitriplets zeigt keine einheitliche Dichte. Sowohl bei *Dysdercus* als auch bei *Agrion* bildet die dichtere Komponente am Innenrand des Basalkörpers einen Zylinder, dessen Wand neun starke Verdickungen (~ 22 nm) zeigt. Im Querschnitt resultiert ein perlkettenartiges Aussehen (Abb. 4 c und d und 5 h und k), wobei die Anschwellungen bei *Dysdercus* im Sektor zwischen den Triplets (Abb. 3 c und 4 c und d), bei *Agrion* auf den Radien durch die A-Tubuli (Abb. 5 h und k) liegen. An der Übergangsstelle Basalkörper 1 — Cilie ändern diese „Perlkettenzylinder“ ihre Form. Sie setzen sich bei *Dysdercus* nach distal in die röhrenartige Struktur innerhalb des Doppeltubulikranzes fort, während bei *Agrion* die bogenartigen Verbindungen zwischen den A-Tubuli die distalen Ausläufer davon zu sein scheinen. Die proximalen Verlängerungen der Anschwellungen werden unter Verlust der Verbindungen zueinander zu den Wurzelfasern 1. Ordnung (vgl. Abschnitt Wurzelfasern).

Den „Perlkettenzylindern“ der Basalkörper 2 fehlen distale Verlängerungen, es sei denn, sie setzen sich bis in die 50—70 nm über ihnen sitzenden

Abb. 3. a) Längsschnitt durch eine Rezeptorzelle eines antennalen Riechhaares am Übergang vom proximalen Dendritenabschnitt (pD) in den Cilienschaft (CA). Der Pfeil zeigt auf Fasern, die den säulenförmigen Körper (SK) mit den Wurzelfasern 1. Ordnung (WF₁) verbinden (vgl. mit 3 d). Linien geben die Lage der Querschnitte b, c und d an. 67 000 : 1; b) Querschnitt durch den Cilienschaft. 130 000 : 1; c) Querschnitt durch die Übergangszone: Cilienschaft-Basalkörper 1. 130 000 : 1; d) Querschnitt durch den säulenförmigen Körper (SK). 115 000 : 1

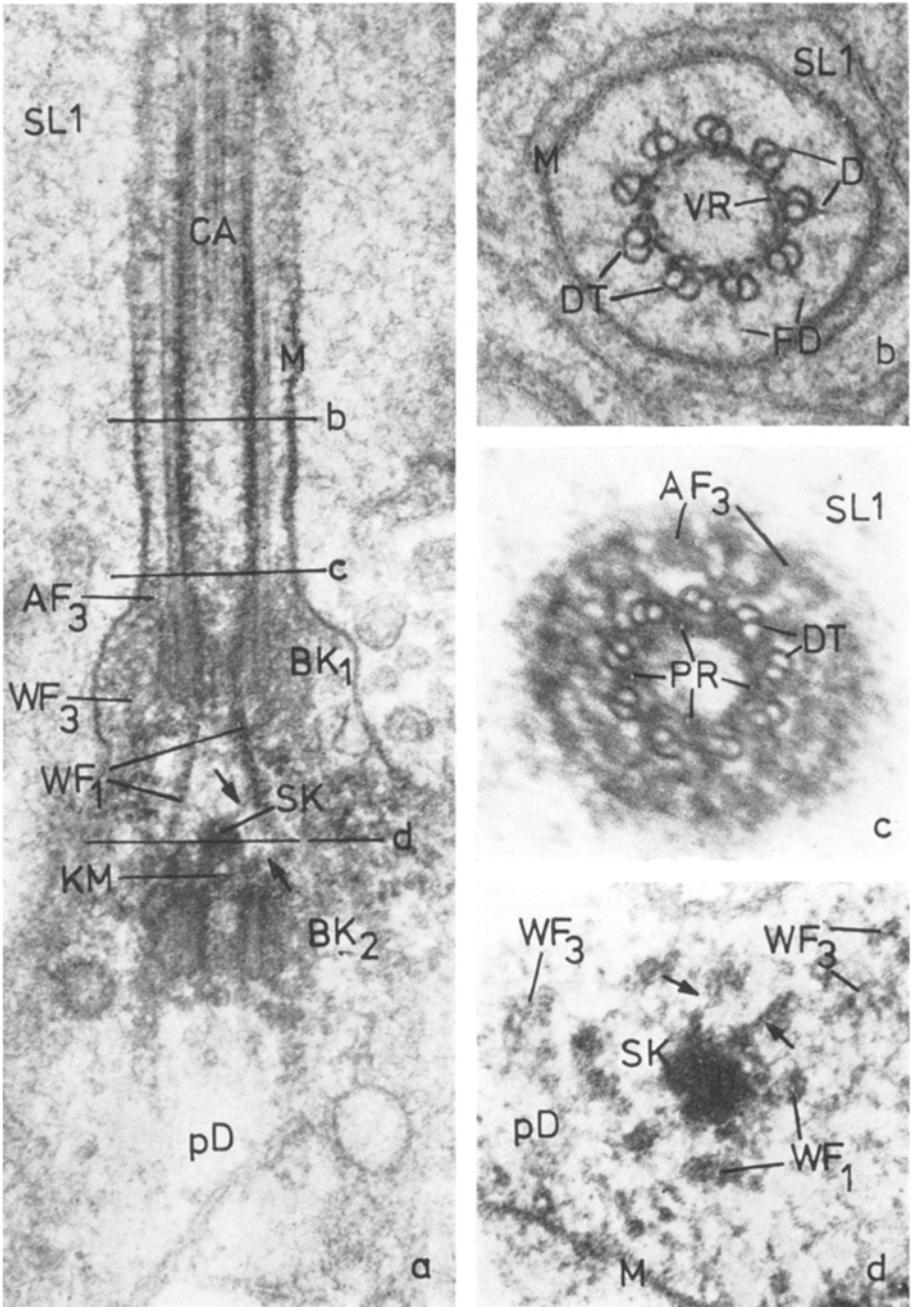


Abb. 3

säulenförmigen Körper (Durchmesser etwa 80 nm; Länge etwa 90 nm) fort, die mit den Innenrändern der Basalkörper 2 durch eine Struktur in Form eines Kegelmantels verbunden sind (Abb. 3 *a* und 6 *b*). Die säulenförmigen Körper sind seitlich mit 4—10 nm starken Fasern an den aus den Basalkörpern 1 entspringenden Wurzelfasern aufgehängt (Abb. 3 *a* und *d*). Proximale Verlängerungen der „Perlenkettenzylinder“ fehlen bei *Agrion* in den Basalkörpern 2 ganz, aber auch bei *Dysdercus* ließen sich keine eindeutigen Aussagen bezüglich ihrer Fortsetzung in die Wurzelfasern 2. Ordnung machen.

Der „Perlenkettenzylinder“ steht mit zwischen den Triplets verlaufenden Längselementen vergleichbarer Dichte in Verbindung, die bei beiden Objekten unterschiedlich ausgestaltet sind. Bei *Dysdercus* haben sie im Querschnitt etwa die Form von Keilen, deren Spitzen zu den Verdickungen des Zylinders zeigen (Abb. 4 *d*). Ihre distalen Enden formen sich im Basalkörper 1 zu den Übergangsfasern um. In den Basalkörpern der *Agrion*-Cilie haben diese Längselemente eine geringere Ausdehnung. Sie verbinden die A-Tubuli der einen mit den C- und teilweise auch B-Tubuli der benachbarten Dreiergruppe durch ca. 25—30 nm starke Brücken. Von diesen Verbindungen zweigen flügelartige Fortsätze ab, die den Triplets anliegen. Statt der zur Peripherie zeigenden Kanten (Höhe ca. 17 nm; Breite ca. 7 nm), die im Basalkörper 1 auf Höhe der A-Tubuli von dem Triplett-Belag abstehen (Abb. 5 *b*), sind die Enden des Belags im Basalkörper 2 mit an der Peripherie liegenden Längssträngen (Durchmesser ca. 18 nm) verbunden (Abb. 5 *k*).

In den zentralen Hohlräumen der Basalkörper sind stellenweise radspeichenartige Strukturen angedeutet. In der Regel aber tritt nur unstrukturiertes granuläres Material in Erscheinung, das gelegentlich in Zonen verschiedener Dichte angeordnet ist (Abb. 3 *a* und 6 *b*). Zum Teil wurden im distalen Innenraum des Basalkörpers 2 von *Agrion* 1—2 zentrale ca. 20 nm starke Granula beobachtet.

Im distalen Teil des Basalkörpers 1, etwa an der Stelle, an der die Doppel-tubuli in Triplets übergehen, werden in den *Dysdercus*-Cilien teilweise den Basalplatten anderer Cilien (GIBBONS und GRIMSTONE 1960, DOOLIN und BIRGE 1966, FLOCK und DUVAL 1965) entsprechende Strukturen (Stärke: 30 nm) vorgefunden (Abb. 4 *a*).

Alle anderen innerhalb der Basalkörper-Matrix dichter erscheinenden Strukturen können den Wurzelfasern zugeordnet werden.

Abb. 4. *a*) Längsschnitt durch eine Rezeptorzelle eines antennalen Riechhaares am Übergang vom proximalen Dendritenabschnitt (*pD*) in den Cilienschaft (*CA*). Linien geben die Lage der Querschnitte *b*, *c* und *d* an. 67 000 : 1; *b*) Querschnitt durch den Cilienschaft mit getroffenem Zentralstrang (*Z*). 130 000 : 1; *c*) Querschnitt durch das apikale Ende von Basalkörper 1. 130 000 : 1; *d*) Querschnitt durch Basalkörper 1. 115 000 : 1

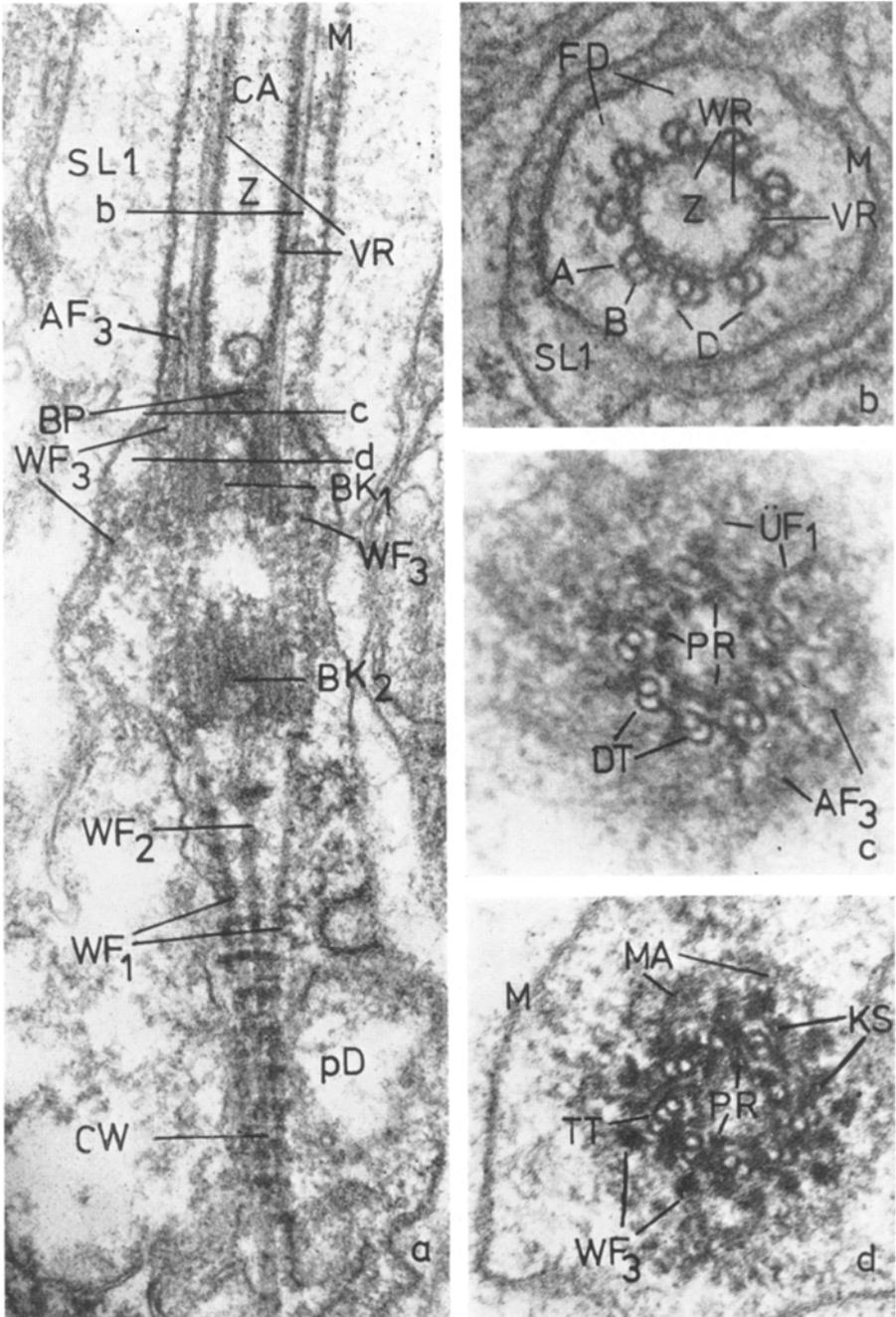


Abb. 4

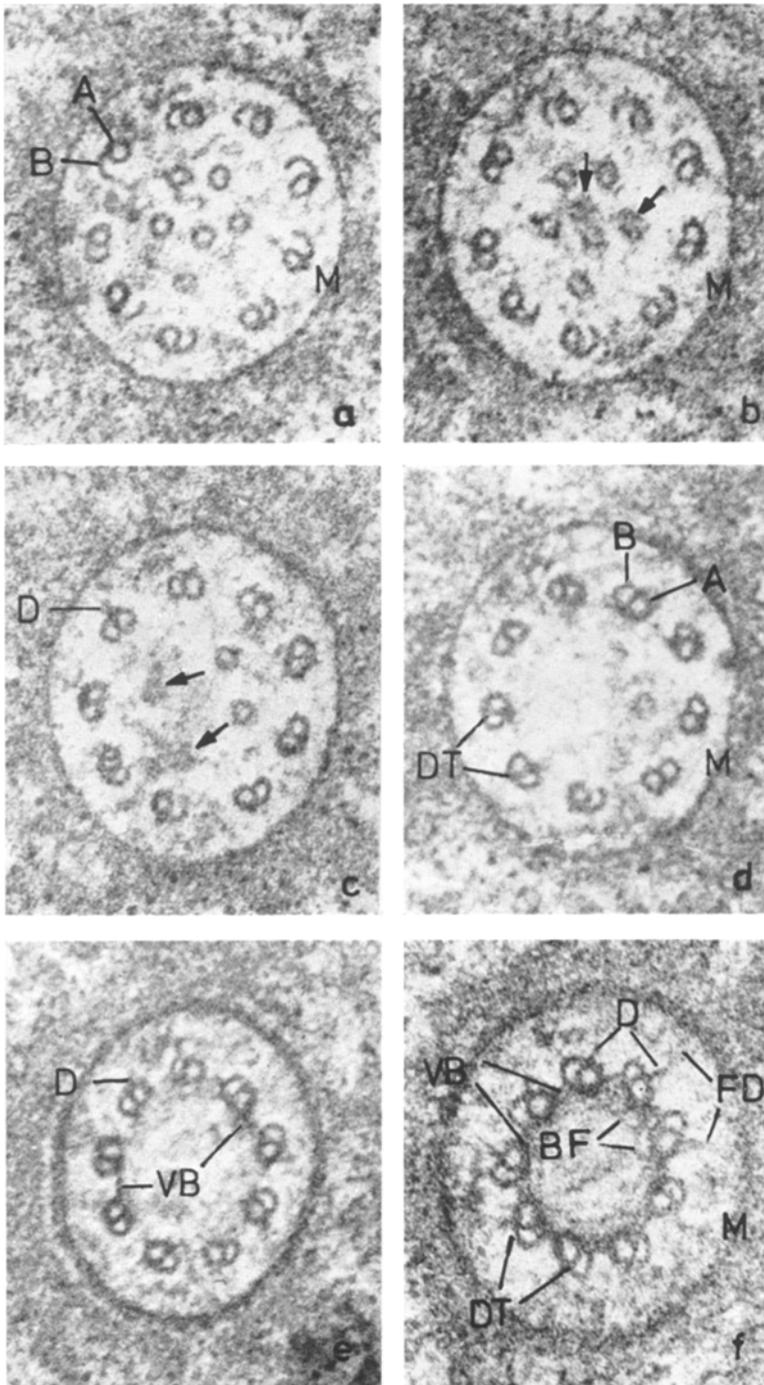


Abb. 5 a—f

Abb. 5. Aus vollständigen Schnittserien ausgewählte Querschnitte durch den Dendriten einer Schmeckrezeptorzelle der Libellenlarve.

a—f: (a distal; f proximal) Übergang vom distalen Cilienabschnitt (*dD*) in den Cilienchaft; im Zentrum erscheinende Mikrotubuli, die nicht mit dem Basalkörper 1 in Verbindung stehen, entspringen in dichter Substanz (Pfeile); *B*-Tubuli (*B*) öffnen sich nach distal in steigendem Maße; im Cilienchaft (*CA*) sind Brücken (*VB*) zwischen den Doppeltubuli und

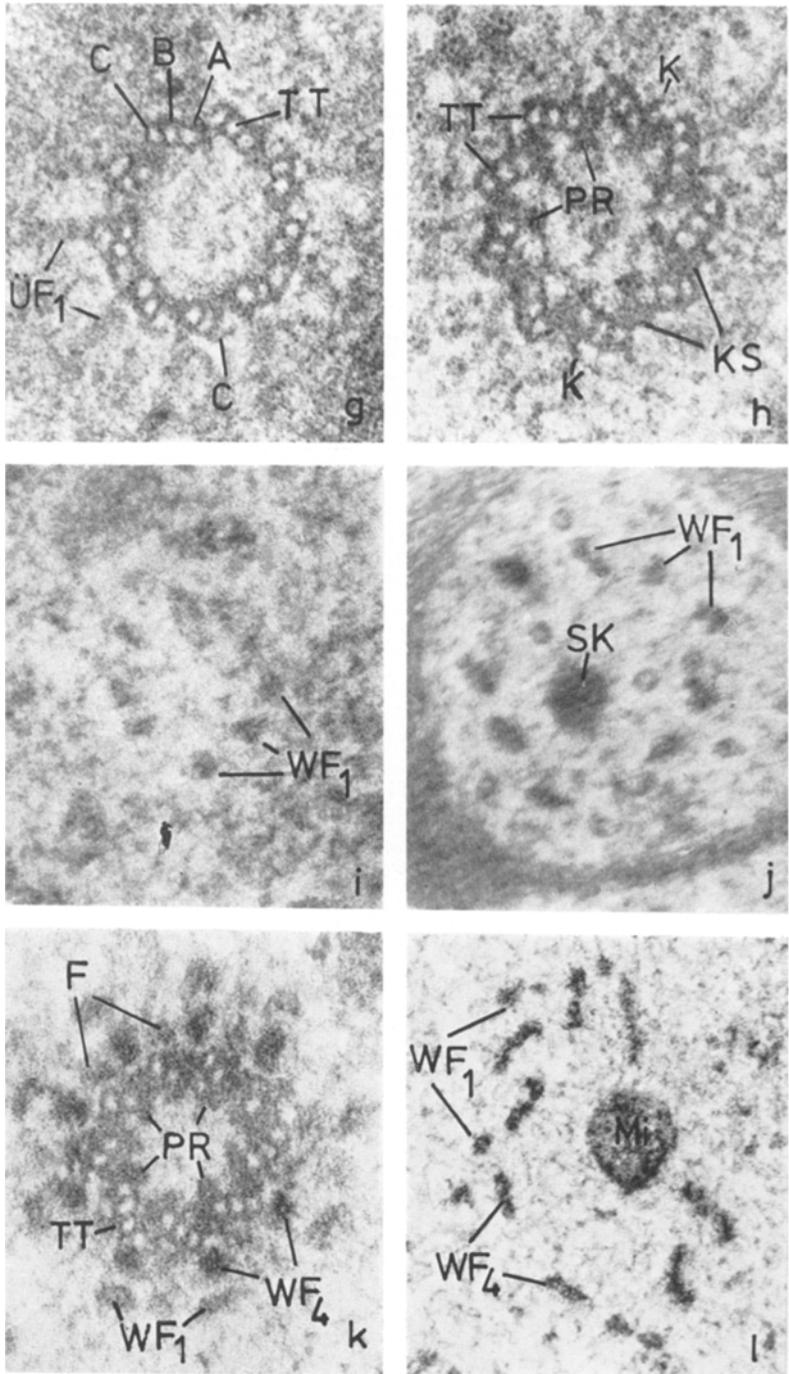


Abb. 5 g—l

spangenartige Verbindungen zwischen den *A*-Tubuli ausgebildet. 140 000 : 1. g) Apikaler Teil des Basalkörpers 1. Die *C*-Tubuli (*C*) der Triplets enden hier in analoger Weise wie die *B*-Tubuli in *a* und *b*. 140 000 : 1; h) Basalkörper 1. 160 000 : 1; i) Region proximal vom Basalkörper 1. 160 000 : 1; j) Region distal vom Basalkörper 2. 130 000 : 1; k) Basalkörper 2. 130 000 : 1; l) Region proximal vom Basalkörper 2. 90 000 : 1

3.4. Wurzelfasern

Die Wurzelfasern sind durch eine periodische Anordnung von Querbanden gekennzeichnet. Der Abstand der etwa 20 nm starken Hauptbanden beträgt von Mitte zu Mitte 75—80 nm bei *Dysdercus* und 55—60 nm bei *Agrion*. Dazwischen liegen bei *Dysdercus* zwei etwa 10 nm messende Nebenbanden in gleichem Abstand zueinander und zu den Hauptbanden (Abb. 4 a). Bei *Agrion* ist nur eine etwa 17 nm starke Nebenbande zu beobachten, die asymmetrisch zwischen den Hauptbanden liegt. Dabei ist der Abstand zur distalen Hauptbande größer als zur proximalen (Abb. 6 a und b).

Die 9 Wurzelfasern 1. Ordnung, proximale Verlängerungen des „Perlenkettenzylinders“ von Basalkörper 1, umgeben den Basalkörper 2 im weiteren Verlauf käfigartig und vereinigen sich bei *Dysdercus* mit der im Innern des Basalkörpers 2 entspringenden Wurzelfaser 2. Ordnung zu einer einzigen großen Cilienwurzel (Abb. 1 b und 4 a). Sie kann durch den ganzen proximalen Dendritenabschnitt (Länge 5—10 μm) bis kurz vor den eigentlichen Sinneszellkörper verfolgt werden. Bei *Agrion* dagegen laufen die Wurzelfasern 1. Ordnung proximal vom Basalkörper 2 teilweise sogar tütenartig auseinander und enden dann einzeln in Nähe der Dendritenmembran (Abb. 6 b).

Nur bei *Dysdercus* waren, am proximalen Innenrand des Basalkörpers 2 entspringend, fünf bis sieben Fasern mit einem Durchmesser zwischen 10 und 15 nm zu beobachten, die sich nach 0,15 μm zur typischen Wurzelfaser 2. Ordnung vereinigen (Abb. 4 a). Die genaue Ursprungsstelle dieser Fasern konnte nicht festgestellt werden.

Die Wurzelfasern 3. Ordnung — nur bei *Dysdercus* vorhanden — reichen distal bis zu 0,3 μm weit in den Cilienschaft (Abb. 4 a). Dort und in der Übergangszone Cilie — Basalkörper nehmen sie durch seitliche Fortsätze unterschiedlicher Stärke Verbindung zu allen sie umgebenden Strukturen (Dendritenmembran; Doppeltubuli; Verbindungen zwischen den Doppeltubuli; Übergangsfasern) auf (Abb. 3 c und 4 c). Sie können entlang der Peripherie des Basalkörpers 1 bis zum Basalkörper 2 ziehen und sich dort entweder mit den Wurzelfasern 1. Ordnung vereinigen (Abb. 3 a) oder aber, zur Dendritenmembran hin abgebogen, frei enden (im Schema der Abb. 7 nicht dargestellt). Fast immer waren weniger als neun Wurzelfasern 3. Ordnung ausgebildet. Die Querstreifung war nicht so deutlich ausgeprägt wie bei den übrigen Wurzelfasern. Den Ansatzstellen der Wurzelfasern 3. Ordnung entsprechende Strukturen waren auch im Cilienschaft von *Agrion* anzutreffen; sie blieben jedoch alle ohne Verlängerung ins Innere des proximalen Dendritenabschnitts.

Neun Wurzelfasern 4. Ordnung — nur bei *Agrion* nachweisbar — entspringen an der Peripherie der Matrix von Basalkörper 2 (Abb. 5 k und 6 a). Sie laufen nach proximal aufeinander zu und vereinigen sich teilweise. Im Quer-

schnitt erscheinen sie zunächst kreisförmig (Durchmesser 37—50 nm), flachen aber mit zunehmender Länge ab (Breite: 130 nm; Stärke: 22 nm), wobei die seitlichen Enden der Wurzelfaserbänder etwas verdickt sind. An dem im

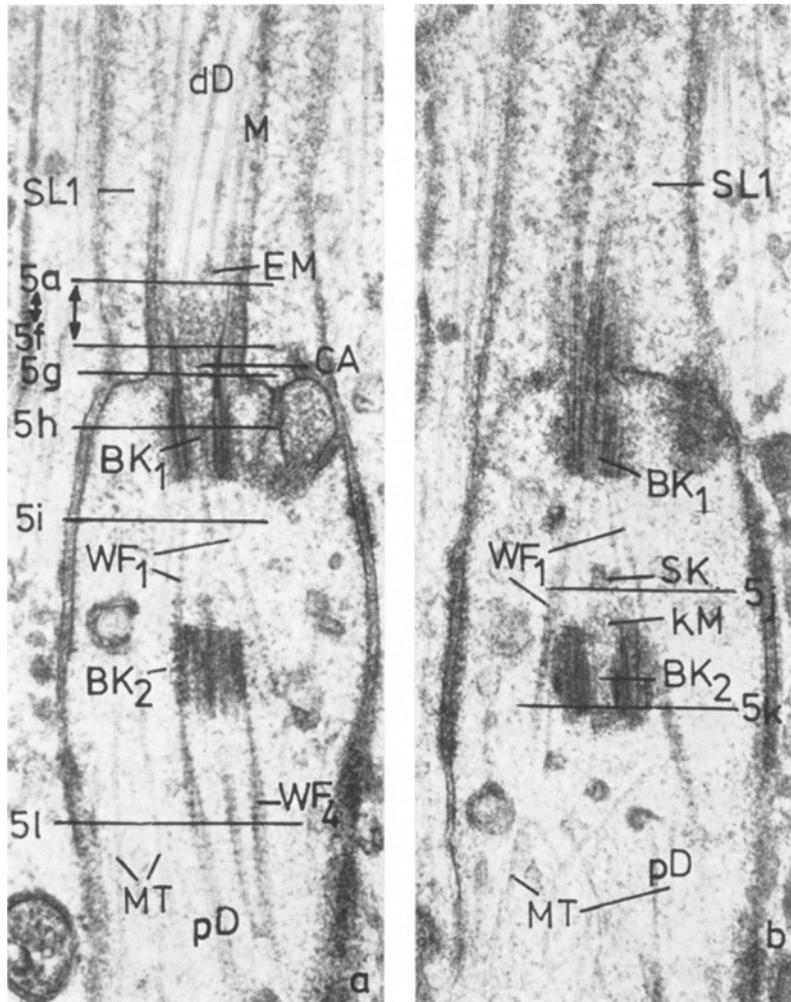


Abb. 6. Aus einer Serie ausgewählte Längsschnitte durch den Dendriten einer Mechanorezeptorzelle eines Sensillum der Libellenlarve. Linien geben die den Mechanorezeptoren entsprechende Lage der Querschnitte von Abb. 5 an; die den Abbildungen 5 a—f entsprechenden Querschnitte liegen in dem durch den Doppelpfeil gekennzeichneten Bereich. 46 000 : 1

Querschnitt hantelförmigen Aussehen lassen sie sich gut von den Wurzelfasern 1. Ordnung unterscheiden (Abb. 5 l). Kurz bevor sie enden, runden sie sich wieder ab.

4. Diskussion

4.1. Beziehungen zu anderen Cilienstrukturen

4.1.1. Verbindungen der Doppeltubuli untereinander

Beim Vergleich der Cilienstrukturen von *Dysdercus* und *Agrion* konnten zwei Typen von Verbindungen zwischen den Doppeltubuli unterschieden werden:

a) Die distal vom Basalkörper 1 den Doppeltubuli innen anliegende röhrenartige Struktur bei *Dysdercus* bzw. die damit vergleichbaren Spangen-Brücken bei *Agrion*.

Ihnen gleichzustellende Strukturen finden sich auch im „transitional segment“ eines Krebsseussillums („circular membrane“, LAVERACK und ARDILL 1965), in der „ciliary base“ eines Zikaden-Chordotonalorgans („ring of electrondense material“, YOUNG 1973), in der Cilienstruktur der Chemorezeptorzellen von *Limulus* (HAYES 1971) und in der Übergangszone der Geißel von Flagellaten (DINGLE und FULTON 1966, Abb. 5 c). Ob die 12—15 Ringe, die in der Cilienstruktur von Rezeptorzellen der Schabe (MOULINS 1967) an entsprechender Stelle liegen, und der durchbrochene Innenbelag des trichterförmigen Basalkörpers 1 einer Käferlarve (ciliary collar, SCOTT und ZACHARUK 1971) damit vergleichbar sind, bleibt offen.

b) Die die A- und B-Tubuli benachbarter Dubletts verbindenden Brücken, wie sie auch in der Cilienstruktur olfaktorischer Rezeptorzellen des Neunauges (THORNHILL 1967) vorliegen.

Die Beschränkung dieser Verbindungen auf den Cilienschaft und der in Verbindung damit reduzierte Durchmesser des Doppeltubuli-Kreises (vgl. Abb. 5 e und f) läßt eine durch sie bedingte Stabilisierung der Cilienstruktur plausibel erscheinen.

Die Existenz der Verbindung zwischen den Doppeltubuli und der röhrenartigen Struktur — der distalen Verlängerung der Wurzelfasern 1. Ordnung — scheint ganz im Sinne der Vermutung, wonach die Wurzelfasern im Johnstonschen Organ der Florfliege der Verankerung der Cilienbasis dienen sollen (SCHMIDT 1969 b).

4.2. Strukturen zwischen Doppeltubuli und Dendritenmembran

Verbindungen zwischen den Doppeltubuli und der Dendritenmembran sind ein Strukturmerkmal, das gleichermaßen in Schäften motorischer und sensorischer Cilien auftritt. Die Querstreifung der olfaktorischen Cilie von *Lygaeus* (SLIFER und SEKHON 1963) dürfte ebenfalls darauf zurückzuführen sein.

4.2.1. Mikrotubuli im apikalen Teil (II b) des distalen Dendritenabschnitts

Wie anhand von Serienschnitten festgestellt wurde, existieren im Dendritenabschnitt II b zweierlei Mikrotubuli, die sich lediglich hinsichtlich ihrer Be-

ziehung zu Basalkörper 1 voneinander unterscheiden: Neun von ihnen sind die distal verlängerten A-Tubuli, alle anderen stehen nicht mit Basalkörper 1 in Verbindung. Ähnliche Verhältnisse dürften auch in Erythroblasten von Wirbeltieren (BRETON-GORIUS und STRALIN 1967, Abb. 7) vorliegen. Damit fände auch die hohe Mikrotubulidichte in tubulären Körpern (GAFFAL und HANSEN 1972) ihre Erklärung in den zusätzlich eingesetzten Mikrotubuli.

Der von uns erhobene Befund bestätigt einerseits, was bereits AFZELIUS (1963) beim Vergleich aberranter Cilienstrukturen in einer Reihe von Zelltypen verschiedener Tierarten diskutiert — die Möglichkeit, daß in modifizierten Cilienstrukturen überzählige „Filamente“ unabhängig vom Basalkörper 1 innerhalb der Cilienmatrix gebildet werden können —, andererseits läßt dieser Befund zusammen mit der Tatsache, daß Doppeltubuli aus einem vollständigen Tubulus A und einem rinnenförmigen Tubulus B zusammengesetzt sind (PHILLIPS 1966, WOLFE 1968, 1970, HAUSMANN und HINSEN 1972, WARNER und SATIR 1973), die Annahme fragwürdig erscheinen, daß die Vielzahl von Mikrotubuli in den Cilienstrukturen von Insekten 1. auf eine Auftrennung der Doppeltubuli in zwei Mikrotubuli und 2. auf Verzweigungen der Mikrotubuli zurückzuführen ist (SLIFER und SEKHON 1964, 1969, ZACHARUK *et al.* 1971). Bisher ist ebenfalls in keinem Fall schlüssig gezeigt worden, daß sich Mikrotubuli aufgabeln. MORAN *et al.* (1971) sind der Ansicht, daß solche Erscheinungen auf elektronenoptischen Täuschungen beruhen, die durch in dicken Schnitten sich kreuzende, aber hintereinander liegende Mikrotubuli zustande kommen.

4.2.2. Die Mikrotubuli und das Häutungsgeschehen

Während des Häutungsvorgangs verlängern sich die Dendriten der Sensillen hemimetaboler Insekten (SCHMIDT und GNATZY 1971, GNATZY und SCHMIDT 1972). Dabei bleiben die intrazellulären Strukturen unverändert (SCHMIDT und GNATZY 1971, ALTNER und THIES 1972). Im speziellen Fall der Cilienstrukturen mechanosensitiver Rezeptorzellen, die einen tubulären Körper an der Spitze ausgebildet haben, erscheint ein Spitzenwachstum wie bei den Flagellen von Protozoen (ROSENBAUM und CHILD 1967, ROSENBAUM *et al.* 1969) ohne Veränderungen an den tubulären Körpern unwahrscheinlich.

Die vom Basalkörper unabhängigen Mikrotubuli der hier untersuchten Dendriten besitzen an beiden Enden gleichartige Verschlüsse. Diese Bereiche dichter Substanz lassen sich mit den „precursor bodies“ vergleichen, die in Verbindung mit sich entwickelnden Cilienstrukturen (vgl. „Diskussion“ KOLNBERGER und ALTNER 1971) auftreten. Es liegt nahe, diesen Enden gleiche Eigenschaften zuzuschreiben; demnach könnte das Dendritenwachstum auf eine nach proximal gerichtete Verlängerung dieser Mikrotubuli zurückzuführen sein, die ihr proximales Ende im Übergangsbereich Cilienschaft — distaler Dendritenabschnitt haben. Dort vermutet auch ERNST (1972) die Wachstumszone. Unter diesem Aspekt wäre es vorstellbar, daß die starken Abweichungen

vom üblichen Cilienmuster an dieser Stelle Anpassungen der Rezeptorzellen von Insektensensillen an das Häutungsgeschehen sind.

4.3. Übergangsfasern

Die Übergangsfasern scheinen besonders variable Strukturelemente zu sein, wie nicht nur ihre unterschiedliche Ausprägung bei *Dysdercus* und *Agrion*, sondern auch anderswo zeigt (vgl. „Diskussion“ RINGO 1967). Sie scheinen im „Satellitenkomplex“ am Centriol von Hydromedusen-Spermatiden (SZOLLOSI 1964), in den „pericentriolar bodies“ an den Centriolen der Teilungsspindel (MURRAY *et al.* 1965) sowie in den „alar sheets“ an den Basalkörpern von motorischen Cilien des Affenoviducts (ANDERSON 1972) ihre Parallelen zu haben.

Durch das Auftreten von Übergangsfasern am Basalkörper 2 der *Agrion*-Cilie wird die Ansicht von REESE (1965) bestätigt, nach der Übergangsfasern nicht an die unmittelbare Nähe der Zellmembran gebunden sind. Damit dürfte die Annahme, daß sie den cilienbildenden Basalkörper in seiner Lage halten (TOKUYASU und YAMADA 1959, DOOLIN und BIRGE 1966) in Frage gestellt sein.

4.4. Basalkörper

4.4.1. Aufbau der Tubulitriplets

Mikrotubuli, Doppeltubuli und Triplets sind aus globulären Protein-Untereinheiten (Tubulin, Durchmesser ca. 4 nm) aufgebaut. Diese Tubulinmoleküle aggregieren zu perlkettenartigen Strängen; 13 solcher Stränge bilden dann den Mikrotubulus, 23 den Doppeltubulus, wobei 13 Stränge dem A-Tubulus und 10 dem B-Tubulus zufallen; 3 der 13 Stränge des A-Tubulus bilden die gemeinsame Mittelwand (ANDRÉ und THIÉRY 1963, PHILLIPS 1966, HAUSMANN und HINSEN 1972, WARNER und SATIR 1973). Angaben zur Zahl der Stränge der C-Tubuli fehlen bislang. Aus der Beobachtung, daß die im Querschnitt hakenförmigen Enden der B- und C-Tubuli in den Cilienstrukturen von *Dysdercus* und *Agrion* nach distal immer kürzer werden, ist zu schließen, daß die Stränge in aufsteigender Folge enden. Dieser Vorgang ist offensichtlich auf den Bildungsmodus der Tubuli zurückzuführen. Bei der Basalkörperentwicklung von Ciliaten (DIPPELL 1968, GRIMES 1973) und im Ovidukt des Rhesus-Affen (ANDERSON und BRENNER 1971) sowie bei der Ciliogenese im trachealen Epithel des Huhns (KALNINS und PORTER 1969, Abb. 32) sind Anhänge (im Aufbau begriffene B- und C-Tubuli) an den A- bzw. B-Tubuli zu sehen, die sich im Laufe der Entwicklung verlängern, umbiegen und dann schließen. In vergleichbarer Weise entwickeln sich die akzessorischen Tubuli während der Spermio-genese von Fruchtfliegen (KIEFER 1970) und Schnaken (BEHNKE und FORER 1967). Dabei treten bei der Fruchtfliege ähnliche Areale dichter Substanz neben den „Haken“ auf wie an den B-Tubulien der

Dysdercus-Cilie. Auch die A-Tubuli in den Basalkörperanlagen des Rhesusaffen-Ovidukts beginnen zunächst als Halbzylinder, die sich allmählich schließen.

Einschränkend sei bemerkt, daß Tubuli nicht grundsätzlich so enden. In den Basalkörpern der Flagellen von *Polymastiginae* (GIBBONS und GRIMSTONE 1960) enden die C-Tubuli als geschlossener Ring. Die „sichelförmigen“ Strukturen in terminalen Basalkörperbereichen der Cilien von *Paramecium* (HAUSMANN und HINSEN 1972) dürften ebenfalls die Enden der C-Tubuli darstellen. Dort haben sich beide Verbindungen zum B-Tubulus gelöst.

4.4.2. Der säulenförmige Körper

Während der dichte „sphärische Körper“ der Wanze *Lygaeus* (SLIFER und SEKHON 1963) am ehesten den hier beschriebenen säulenförmigen Körpern gleicht, unterscheiden sich die an entsprechender Stelle in Sinnes Cilien bei Vertretern anderer Insektenordnungen gefundenen Strukturen erheblich davon. Sie werden bei der Schabe (MOULINS 1967) als „granule multivésiculé proximal“, bei der Heuschrecke (BLANEY *et al.* 1971) „group of granules within a membrane“ und bei Fliegen „dense material“ (SLIFER und SEKHON 1964) bzw. „multivesicular bodies“ (CHU und AXTELL 1971) bezeichnet. Das in olfaktorischen Dendriten von *Calliphora* (KAIB 1973) beschriebene Material wurde als Ansatzstelle der durch den Basalkörper 2 laufenden Wurzelfasern identifiziert.

4.5. Wurzelfasern

Bei den *Dysdercus*- und *Agrion*-Dendriten setzen die Wurzelfasern entweder im Innern der Basalkörper (Wurzelfasern 1. und 2. Ordnung) oder an der Peripherie (Wurzelfasern 3. und 4. Ordnung) an. Über die Ansatzstellen der Wurzelfasern an den Basalkörpern anderer Sinnes Cilien gibt es sonst nur wenige präzise Angaben. In den Rezeptorfortsätzen des Tentakelepithels von *Dugesia* (MACRAE 1967) und des Zikaden-Chordotonalorgans (YOUNG 1973) entspringen die Wurzeln (1. Ordnung) in dem dichten Material, das sich innen den Tubulitriplets anlegt und das damit dem „perlenkettenartigen Ring“ vergleichbar ist. Die Wurzelfasern in den Dendriten von Insekten-Sensillen (ZACHARUK *et al.* 1971, SCOTT und ZACHARUK 1971, CHU-WANG und AXTELL 1972 a, 1972 b) werden als basale Verlängerungen der Tubuli angesehen. Die durch den Basalkörper 2 ziehenden Wurzelfasern in Dendriten der Kontaktchemorezeptoren von *Phormia* (HANSEN und HEUMANN 1971) und *Blabera* (MOULINS 1967) entsprechen offensichtlich den Wurzelfasern 2. Ordnung. Sie entspringen entweder zusammen mit den im weiteren Verlauf den Basalkörper 2 käfigartig umgebenden Wurzelfasern (vermutlich 1. Ordnung) im Basalkörper 1 (*Phormia*), oder sie gehen aus Verzweigungen der Wurzelfasern 1. Ordnung hervor (*Blabera*). Zu den Wurzelfasern 3. und 4. Ordnung fehlt jede Vergleichsmöglichkeit.

4.6. Funktionelle Aspekte

Den Vorstellungen, die eine Beteiligung der Cilientubuli an der Reiz-Erregungstransformation in Betracht ziehen (MORAN und VARELA 1971, ATEMA 1973), steht die Vermutung PORTERS (1966) gegenüber, nach der die Cilientubuli gestaltbildende und formerhaltende Funktion haben. Es ist daher naheliegend, die Bedeutung der ciliären Sinneszellfortsätze wie die der Mikrovilli und Stereocilien in der Oberflächenvergrößerung zu sehen (TRUJILLO-CENÓZ 1961, BARBER und DILLY 1969, REESE und BRIGHTMAN 1970, GRAZIADEI und TUCKER 1970). In den Dendriten olfaktorischer Sinneszellen von *Necrophorus* (ERNST 1969) wird eine morphogenetische Funktion der Cilientubuli (Neurotubuli) diskutiert.

Im Hinblick auf das Fehlen der Cilienstrukturen in den Rezeptorzellen der Vomeronasalorgane von Vertebraten (ALTNER und MÜLLER 1968, BANNISTER 1968, ALTNER *et al.* 1970, GRAZIADEI und TUCKER 1970) und des Riechepithels von *Neoceratodus* (THEISEN 1972) scheint der Vorschlag von ALTNER *et al.* (1970) plausibel, die Modifikationen in den äußeren Ciliensegmenten olfaktorischer Rezeptorzellen von Vertebraten (REESE 1965, ANDRES 1966, 1969, SEIFERT und ULE 1967, DE LORENZO 1970, REESE und BRIGHTMAN 1970) als Zeichen der Reduktion und nicht der Spezialisierung zu betrachten.

Diese Vorstellung ist jedoch nicht ohne weiteres übertragbar. Die ciliären Dendritenabschnitte der Insektensensillen weisen eine Reihe von komplexen Strukturen auf, die nicht als Reduktionserscheinungen gedeutet werden können und die zum Teil nur in Rezeptorzellen bestimmter Modalität (modalitätsspezifische Strukturen, THURM 1964) auftreten. Beispiele dafür sind die tubulären Körper an der Spitze aller mechanosensitiven Rezeptorzellen, die Verzweigungen in den ciliären Abschnitten vieler olfaktorischer Rezeptorzellen (ERNST 1969, STEINBRECHT 1973) und die in Lamellen gefalteten Dendritenspitzen von Rezeptorzellen unbekannter Modalität (CORBIÈRE-TICHANÉ 1971 a, 1971 b, CORBIÈRE-TICHANÉ und BERMOND 1972, MCIVER 1973, BASSEMIR unveröffentlicht).

4.7. Vergleich zwischen motorischen und sensorischen Cilienstrukturen

Bei den hier untersuchten Cilienschäften und in der motorischen Cilie von *Anodonta* (GIBBONS 1961) werden radspeichenartige Verbindungen (radial links) zwischen den Doppeltubuli und dem Zentralstrang bzw. dem zentralen Tubulipaar beschrieben. Aus dem alternativen Auftreten von Strangmaterial und Mikrotubuli in der *Dysdercus*-Cilienstruktur und in der von vestibulären Haarzellen von Säugern (HAMILTON 1969) — die vestibulären Cilienstrukturen aller anderen Vertebraten zeigen das typische $9 \times 2 + 2$ -Muster — läßt sich ableiten, daß das Strangmaterial in enger Beziehung zu den beiden zentralen Mikrotubuli steht. Gelegentlich werden auch in den Cilienstrukturen von Insekten-Sensillen in Ein- oder Zweizahl vorliegende zentrale Tubuli

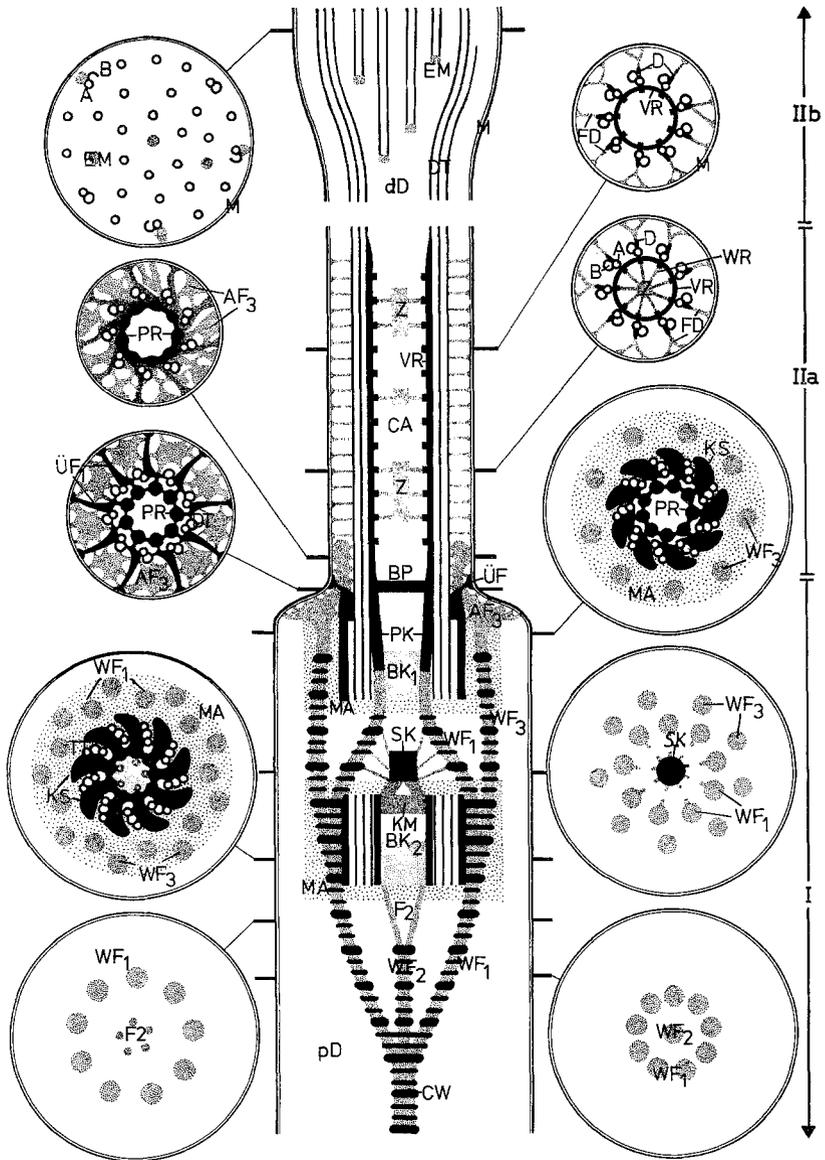


Abb. 7. Aus Längs- und Querschnitten rekonstruierte schematische Darstellung des Dendriten einer olfaktorischen Sinneszelle am Übergang vom proximalen in den distalen Dendritenabschnitt. Die die Schnittebenen andeutenden horizontalen Striche sind durch Linien mit den diesen Niveaus entsprechenden Querschnittsdarstellungen verbunden. Alle Querschnitte entsprechen einer Blickrichtung von proximal nach distal. Der Klarheit halber wurde in dieser Abbildung die dichte Komponente der Basalkörper-Matrix nicht punktiert dargestellt. Etwa 70 000 : 1

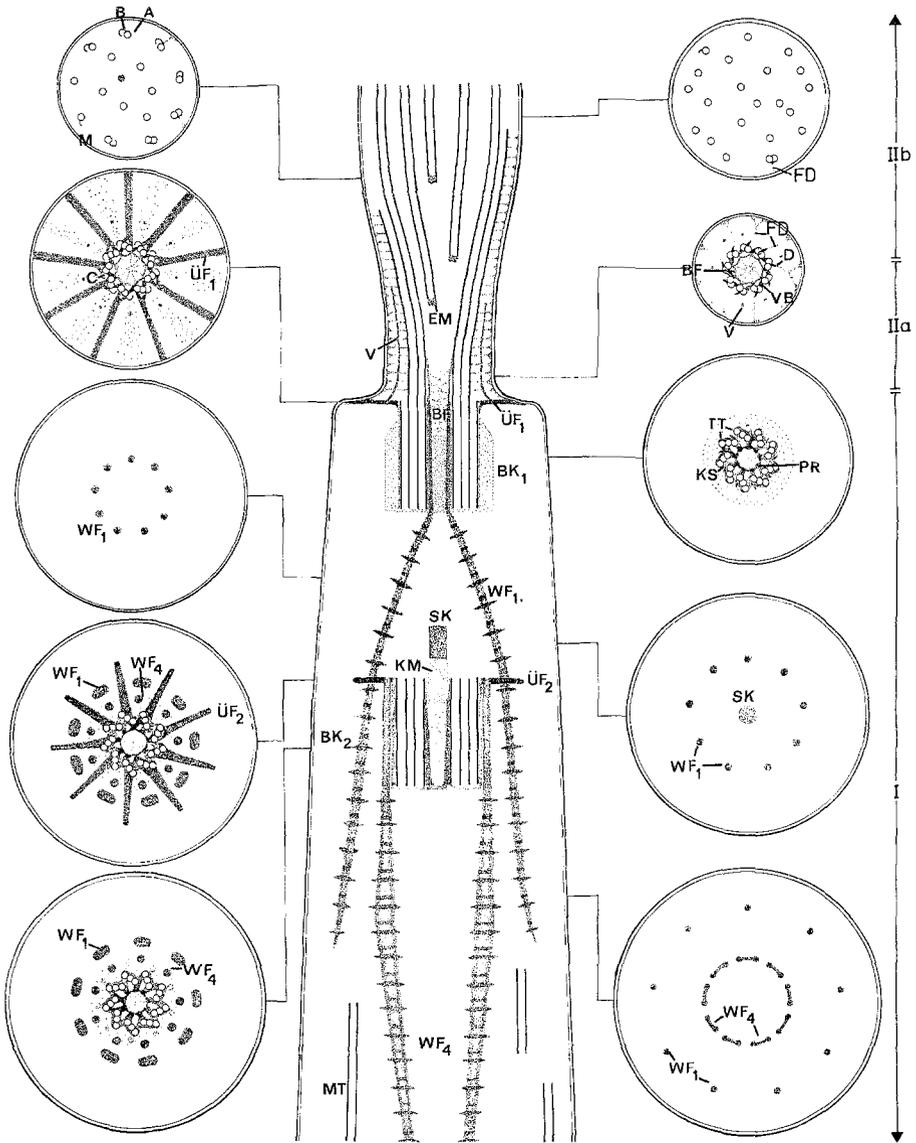


Abb. 8. Eine der Abbildung 7 entsprechende Rekonstruktion des Dendriten von Sinneszellen der Libellenlarve. Etwa 60 000 : 1

beschrieben (SLIFER und SEKHON 1961, 1964, ERNST 1969, LEWIS und MARSHALL 1970); in einer späteren Arbeit (SLIFER 1967) wird allerdings die Existenz eines zentralen Tubulipaares verneint. Von einem gelegentlichen Fehlen der beiden Zentralen bzw. dem Auftreten nur eines einzigen zentralen Mikrotubulus wird auch in den Cilienstrukturen von Rezeptorzellen bei

Octopus (GRAZIADEI 1964) und dem Oligochaeten *Dendrobaena* (AROS *et al.* 1971) berichtet. Deshalb ist es wahrscheinlicher, daß der gesamte distale Dendritenabschnitt in Insekten-Sensillen dem beweglichen Teil motorischer Cilien entspricht und nicht nur, wie THURM (1969) annimmt, der stark modifizierte terminale Teil. Die häufig vertretene Auffassung, daß die $9 \times 2 + 2$ - und $9 \times 2 + 0$ -Cilien ganz verschiedene Systeme darstellen, erscheint demnach nicht gerechtfertigt.

Literatur

- AFZELIUS, B. A., 1963: Cilia and flagella that do not conform to the $9 + 2$ pattern. I. Aberrant members within normal populations. *J. Ultrastruct. Res.* **9**, 381—392.
- ALTNER, H., und W. MÜLLER, 1968: Elektrophysiologische und elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Riechschleimhaut des Jakobson'schen Organs von Eidechsen (*Lacerta*). *Z. vergl. Physiol.* **60**, 151—155.
- — and I. BRACHNER, 1970: The ultrastructure of the vomero-nasal organ in Reptilia. *Z. Zellforsch.* **105**, 107—122.
- und G. THIES, 1972: Reizleitende Strukturen und Ablauf der Häutung an Sensillen einer euedaphischen Collembolenart. *Z. Zellforsch.* **129**, 196—216.
- ANDERSON, R. G. W., 1972: The three-dimensional structure of the basal body from Rhesus monkey oviduct. *J. Cell Biol.* **54**, 246—265.
- and R. M. BRENNER, 1971: The formation of basal bodies (centrioles) in the Rhesus monkey oviduct. *J. Cell Biol.* **50**, 10—34.
- ANDRÉ, J., et J. P. THIÉRY, 1963: Mise en évidence d'une sous-structure fibrillaire dans les filaments axonématiques des flagelles. *J. Microscopie* **2**, 71—80.
- ANDRES, K. H., 1966: Der Feinbau der Regio olfactoria von Makrosmatikern. *Z. Zellforsch.* **69**, 140—154.
- 1969: Der olfaktorische Saum der Katze. *Z. Zellforsch.* **96**, 250—274.
- AROS, B., P. RÖHLICH, and B. VIGH, 1971: Fine structure of the peripheral sensory cells in the earthworm *Dendrobaena octaedra*. II. *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **22**, 443—456.
- ATEMA, J., 1973: Microtubule theory of sensory transduction. *J. theor. Biol.* **38**, 181—190.
- BANNISTER, L. H., 1968: Fine structure of the sensory endings in the vomero-nasal organ of the slow-worm *Anquis fragilis*. *Nature (Lond.)* **217**, 275—276.
- BARBER, V. C., and P. N. DILLY, 1969: Some aspects of the fine structure of the statocysts of the molluscs *Pecten* and *Pterotrachea*. *Z. Zellforsch.* **94**, 462—478.
- BEHNKE, O., and A. FORER, 1967: Evidence for four classes of microtubules in individual cells. *J. Cell Sci.* **2**, 169—192.
- BLANEY, W. M., R. F. CHAPMAN, and A. G. COOK, 1971: The structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of *Locusta migratoria* (L.), and changes associated with moulting. *Z. Zellforsch.* **121**, 48—68.
- BRETON-GORIUS, J., et H. STRALIN, 1967: Formation de cils rudimentaires dans les cellules sanguines primitives du sac vitellin d'embryons de rat et de poulet. *Nouv. Rev. franc. Hémat.* **7**, 69—94.
- CORBIÈRE-TICHANÉ, G., 1971 a: Structure nerveuse énigmatique dans l'antenne de la larve du *Speophyes lucidulus* Delar. (Coléoptère cavernicole de la sous-famille des *Bathysciinae*). Étude au microscope électronique. *J. Microscopie* **10**, 191—202.
- 1971 b: Ultrastructure du système sensoriel de la maxille chez la larve du Coléoptère cavernicole *Speophyes lucidulus* Delar. (*Bathysciinae*). *J. Ultrastruct. Res.* **36**, 318—341.

- CARBIÈRE-TICHANÉ, G., et N. BERMOND, 1972: Sensilles énigmatiques de l'antenne de certains Coléoptères. Étude comparative au microscope électronique Z. Zellforsch. **127**, 9—33.
- CHU, I-WU, and R. C. AXTELL, 1971: Fine structure of the dorsal organ of the house fly larva, *Musca domestica* (L.). Z. Zellforsch. **117**, 17—34.
- CHU-WANG, I-WU, and R. C. AXTELL, 1972 a: Fine structure of the terminal organ of the house fly larva, *Musca domestica* (L.). Z. Zellforsch. **127**, 287—305.
- — 1972 b: Fine structure of the ventral organ of the house fly larva, *Musca domestica* (L.). Z. Zellforsch. **130**, 489—495.
- DE LORENZO, A. J. D., 1970: The olfactory neuron and the blood-brain barrier. In: Taste and smell in vertebrates, pp. 151—176. (G. E. WOLSTENHOLME and J. KNIGHT, eds.).
- DINGLE, A. D., and C. FULTON, 1966: Development of the flagellar apparatus of *Naegleria*. J. Cell Biol. **31**, 43—54.
- DIPPELL, R. V., 1968: The development of basal bodies in *Paramecium*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **61**, 461—468.
- DOOLIN, P. F., and W. J. BIRGE, 1966: Ultrastructural organization of cilia and basal bodies of the epithelium of the choroid plexus in the chick embryo. J. Cell Biol. **29**, 333—345.
- ERNST, K.-D., 1969: Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne von *Necrophorus* (*Coleoptera*). Z. Zellforsch. **94**, 72—102.
- 1972: Die Ontogenie der basiconischen Riechsensillen auf der Antenne von *Necrophorus* (*Coleoptera*). Z. Zellforsch. **129**, 217—236.
- FLOCK, A., and A. J. DUVAL, 1965: The ultrastructure of the kinocilium of the sensory cells in the inner ear and lateral line organs. J. Cell Biol. **25**, 1—8.
- GAFFAL, K.-P., und K. HANSEN, 1972: Mechanorezeptive Strukturen der antennalen Haar-sensillen der Baumwollwanze *Dysdercus intermedius* Dist. Z. Zellforsch. **132**, 79—94.
- GIBBONS, I. R., 1961: The relationship between the fine structure and direction of beat in gill cilia of a lamellibranch mollusc. J. biophys. biochem. Cytol. **11**, 179—205.
- and A. V. GRIMSTONE, 1960: On flagellar structure in certain flagellates. J. biophys. biochem. Cytol. **7**, 697—716.
- GNATZY, W., und K. SCHMIDT, 1971: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (*Saltatoria*, *Gryllidae*). I. Faden- und Keulenhaare. Z. Zellforsch. **122**, 190—209.
- — 1972: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (*Saltatoria*, *Gryllidae*). IV. Die Häutung der kurzen Borstenhaare. Z. Zellforsch. **126**, 223—239.
- GRAZIADEI, P., 1964: Electron microscopy of some primary receptors in the sucker of *Octopus vulgaris*. Z. Zellforsch. **64**, 510—522.
- and D. TUCKER, 1970: Vomeronasal receptors in turtles. Z. Zellforsch. **105**, 498—514.
- GRIMES, G. W., 1973: Origin and development of kinetosomes in *Oxytricha fallax*. J. Cell Sci. **13**, 43—53.
- HAMILTON, D. W., 1969: The cilium on mammalian vestibular hair cells. Anat. Rec. **164**, 253—258.
- HANSEN, K., und H.-G. HEUMANN, 1971: Die Feinstruktur der tarsalen Schmeckhaare der Fliege *Phormia terraenovae* Rob.-Desv. Z. Zellforsch. **117**, 419—442.
- HAUSMANN, K., und H. HINSEN, 1972: Zur Feinstruktur der Cilientubuli von *Paramecium caudatum* nach Negativ-Staining. J. Microscopie **15**, 107—110.
- HAYES, W. F., 1971: Fine structure of the chemoreceptor sensillum in *Limulus*. J. Morph. **133**, 205—240.
- KAIB, M., 1973: Elektronenmikroskopische und elektrophysiologische Untersuchungen an Geruchsrezeptoren auf der Antenne der Schmeißfliege *Calliphora vicina* (Rob.-Desvoid). Doct.-Diss. Naturwissenschaftliche Fakultät, Universität Regensburg.

- KALNINS, V. I., and K. P. PORTER, 1969: Centriol replication during ciliogenesis in the chick tracheal epithelium. *Z. Zellforsch.* **100**, 1—30.
- KIEFER, B. I., 1970: Development, organisation, and degeneration of the *Drosophila* sperm flagellum. *J. Cell Sci.* **6**, 177—194.
- KOLNBERGER, I., and H. ALTNER, 1971: Ciliary-structure precursor bodies as stable constituents in the sensory cells of the vomero-nasal organ of reptiles and mammals. *Z. Zellforsch.* **118**, 254—262.
- LAVERACK, M. S., and D. J. ARDILL, 1965: The innervation of the aesthetasc hairs of *Panulirus argus*. *Quart. J. micr. Sci.* **106**, 45—60.
- LEWIS, C. T., and A. T. MARSHALL, 1970: The ultrastructure of the sensory plaque organs of the antennae of the Chinese lantern fly, *Pyrops candelaria* L. (*Homoptera, Fulgoridae*). *Tissue & Cell* **2**, 375—385.
- MACRAE, E. K., 1967: The fine structure of sensory receptor processes in the auricular epithelium of the Planarian, *Dugesia tigrina*. *Z. Zellforsch.* **82**, 479—494.
- MCIVER, S. B., 1973: Fine structure of antennal sensilla coeloconica of culicine mosquitoes. *Tissue & Cell* **5**, 105—112.
- MORAN, D. T., and F. G. VARELA, 1971: Microtubules and sensory transduction. *Proc. nat. Acad. Sci.* **68**, 757—760.
- K. M. CHAPMAN, and R. A. ELLIS, 1971: The fine structure of cockroach campaniform sensilla. *J. Cell Biol.* **48**, 155—173.
- MOULINS, M., 1967: Les cellules sensorielles de l'organe hypopharyngien de *Blabera craniifer* Burm. (*Insecta, Dictyoptera*). Étude du segment ciliaire et des structures associées. *C. R. Acad. Sci. (Paris) Sér. D. Biol.* **265**, 44—47.
- MURRAY, R. G., A. S. MURRAY, and A. PIZZO, 1965: The fine structure of mitosis in rat thymic lymphocytes. *J. Cell Biol.* **26**, 601—619.
- PHILLIPS, D. M., 1966: Substructure of flagellar tubules. *J. Cell Biol.* **31**, 635—638.
- PORTER, K. R., 1966: Cytoplasmic microtubules and their functions. In: *Principles of biomolecular organization*, pp. 308—334. (G. E. W. WOLSTENHOLME and M. O'CONNOR, eds.). London: Churchill.
- REESE, T. S., 1965: Olfactory cilia in the frog. *J. Cell Biol.* **25**, 209—230.
- and M. W. BRIGHTMAN, 1970: Olfactory surface and central olfactory connexions in some vertebrates. In: *Taste and smell in vertebrates*, pp. 115—149. (G. E. WOLSTENHOLME and J. KNIGHT, eds.). London: Churchill.
- RINGO, D. L., 1967: Flagellar motion and fine structure of the flagellar apparatus in *Chlamydomonas*. *J. Cell Biol.* **33**, 543—571.
- ROSENBAUM, J. L., and F. M. CHILD, 1967: Flagellar regeneration in protozoan flagellates. *J. Cell Biol.* **34**, 345—364.
- J. E. MOULDER, and D. L. RINGO, 1969: Flagellar elongation and shortening in *Chlamydomonas*. *J. Cell Biol.* **41**, 600—619.
- SCHMIDT, K., 1969 b: Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege *Chrysopa* Leach (*Chrysopidae, Planipennia*). *Z. Zellforsch.* **99**, 357—388.
- und W. GNATZY, 1971: 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.
- SCOTT, D. A., and R. Y. ZACHARUK, 1971: Fine structure of the dendritic junction body region of the antennal sensory cone in a larval elaterid (*Coleoptera*). *Canad. J. Zool.* **49**, 817—821.
- SEIFERT, K., und G. ULE, 1967: Die Ultrastruktur der Rienschleimhaut der neugeborenen und jugendlichen weißen Maus. *Z. Zellforsch.* **76**, 147—169.

- SLIFER, E. H., 1967: The thin-walled olfactory sense organs on insect antennae. In: *Insects and physiology*, pp. 233—245. (J. W. L. BEAMENT and J. E. TREHERNE, eds.). Edinburgh: Oliver & Boyd.
- and S. S. SEKHON, 1961: Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honey bee, *Apis mellifera* L. *J. Morph.* **109**, 351—381.
- — 1963: Sense organs on the antennal flagellum of the small milkweed bug, *Lygaeus kalmii* Stal. (*Hemiptera, Lygaeidae*). *J. Morph.* **112**, 165—193.
- — 1964: Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of a flesh fly, *Sarcophaga argyrostoma* R.-D. (*Diptera, Sarcophagidae*). *J. Morph.* **114**, 185—207.
- — 1969: Some evidence for the continuity of ciliary fibrils and microtubules in the insect sensory dendrite. *J. Cell Sci.* **4**, 527—540.
- STEINBRECHT, R. F., 1973: Der Feinbau olfaktorischer Sensillen des Seidenspinners (*Insecta, Lepidoptera*). Rezeptorfortsätze und reizleitender Apparat. *Z. Zellforsch.* **139**, 533—565.
- SZOLLOSI, D., 1964: The structure and function of centrioles and their satellites in the jellyfish *Phialidium gregarium*. *J. Cell Biol.* **21**, 465—479.
- THEISEN, B., 1972: Ultrastructure of the olfactory epithelium in the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri*. *Acta zool. (Stockh.)* **53**, 205—218.
- THORNHILL, R. A., 1967: The ultrastructure of the olfactory epithelium of the lamprey *Lampetra fluviatilis*. *J. Cell Sci.* **2**, 591—602.
- THURM, U., 1964: Mechanoreceptors in the cuticle of the honey bee. Fine structure and stimulus mechanism. *Science* **145**, 1063—1065.
- 1969: General organisation of sensory receptors. *Rc. Scu. intern. Fis. "Enrico Fermi"* (Rev.) **43**—68.
- TOKUYASU, K., and E. YAMADA, 1959: The fine structure of the retina studied with the electron microscope. IV. Morphogenesis of outer segments of retina rods. *J. biophys. biochem. Cytol.* **6**, 225—230.
- TRUJILLO-CENÓZ, O., 1961: Electron microscope observations on chemo- and mechanoreceptor cells of fishes. *Z. Zellforsch.* **54**, 654—676.
- WARNER, F. D., and P. SATIR, 1973: The substructure of ciliary microtubules. *J. Cell Sci.* **12**, 313—326.
- WOLFE, J., 1968: Ultrastructure analysis of the triplet microtubules of isolated basal bodies. *J. Cell Biol.* **39**, (part 2) 143.
- 1970: Structural analysis of basal bodies of the isolated oral apparatus of *Tetrahymena*. *J. Cell Sci.* **6**, 679—700.
- YOUNG, D., 1973: Fine structure of the sensory cilium of an insect auditory receptor. *J. Neurocytol.* **2**, 47—58.
- ZACHARUK, R. Y., L. R. YIN, and S. G. BLUE, 1971: Fine structure of the antenna and its sensory cone in larvae of *Aedes aegypti* (L.). *J. Morph.* **135**, 273—298.

Anschrift der Verfasser: Dr. K.-P. GAFFAL, Fachbereich Biologie der Universität, Universitätsstraße 31, D-8400 Regensburg, Bundesrepublik Deutschland, U. BASSEMIR, Lehrstuhl für Zellenlehre der Universität, Im Neuenheimer Feld 230, D-6900 Heidelberg, Bundesrepublik Deutschland.