

Der Feinbau olfaktorischer Sensillen des Seidenspinners (Insecta, Lepidoptera)

Rezeptorfortsätze und reizleitender Apparat

Rudolf Alexander Steinbrecht *

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen

Eingegangen am 14. Februar 1973

The Fine Structure of Olfactory Sensilla in the Silk Moth (Insecta, Lepidoptera)

Receptor Processes and Stimulus Conduction Apparatus

Summary. The sensilla (s.) trichodea and s. basiconica on the antennae of the silk moth, *Bombyx mori*, were studied under the transmission electron microscope. Chemical fixation, freeze substitution and freeze etching methods were used. The following results have been obtained: Five sensillum types were distinguished, the olfactory function of which is known from electrophysiological recordings, except for the last one. The *long s. trichodea* and the *medium-sized s. trichodea I* are innervated by two sensory cells which have essentially unbranched receptor processes (dendrites). Commonly the *large s. basiconica* contain three sensory cells, the *small s. basiconica* only one; the dendrite of these receptor cells branch multiply when entering the hair lumen. For the first time an intermediate type has been described: the *medium-sized s. trichodea II*, which resemble the s. basiconica in their branching innervation, but must be classified as s. trichodea because of the form and size of the sense hair. For each type, the dimensions of the receptor processes, as well as the number and distribution of the stimulus conducting pores and pore tubules in the hair wall are noted.

On the male antenna the long s. trichodea are most abundant; they contain the highly sensitive sex pheromone receptors (mean number per antenna: 17 000 sensilla with 34 000 sense cells). In the female these sensilla are reduced in number to about 35% and supplied with receptor cells of different specificity and lower sensitivity. In both sexes, the two dendrites of the long s. trichodea differ markedly in their mean diameter, and the number of cytoplasmatic microtubules. In the male moth both receptor processes reach the hair tip, whereas in the female the thinner one invades only the proximal third of the sense hair. The cuticle of the hair wall is perforated by pores (σ : 2–7 pores per μ^2 ; ρ : 2–5 pores per μ^2), which mostly open to the outside near to characteristic steps in the hair surface. Each pore canal leads into about five pore tubules, which proceed towards the hair lumen, where they end, partly in contact with the receptor membrane of the dendrites. Distal parts of the sense hairs show such tubule-membrane contacts more frequently than proximal regions. The number of contacts counted on the thicker dendrite is about four times greater than on the thinner one. In these sensilla, the two receptor cells constitute functionally different reaction types, which may relate to the observed morphological differences.

The s. basiconica have about 20 pores per μ^2 of the hair surface, and 12–23 pore tubules per pore: thus, these sensilla have the same or even a greater number of pore tubules per

* Ich danke Frä. B. Müller für ihre stete, sorgfältige Hilfe, Prof. L. Bachmann und Dr. W. Schmitt von der TU München für die Benützungsmöglichkeit der Gefrierätzanlage und ihren erfahrenen Rat, Dr. G. Adam von der Universität Konstanz sowie meinen Seewiesener Kollegen, Dr. W. A. Kafka, Dr. K.-E. Kaissling und Dr. E. Priesner, für viele anregende Diskussionen und konstruktive Kritik.

sessillum than the much larger s. trichodea. In the s. trichodea the number of pores per unit surface increases steadily towards the hair tip, while the number of pores per unit length of the hairs soon reaches a constant value. A hypothesis about the morphogenesis of this distribution is given.

The functional significance of the epicuticular surface layers and of the pore tubule systems is discussed under the aspect of stimulus conduction. Starting from the site of impact anywhere on the sense hair, odour molecules may diffuse two-dimensionally along the hair surface to the pores, and then proceed by one-dimensional diffusion through pore canals and pore tubules until they eventually reach the receptor membrane at the end of a tubule. The calculated conduction times are shorter than the known receptor latencies; thus, the transport mechanism can be explained by diffusion and does not need a more complex hypothesis.

Key words: Olfaction — *Bombyx mori* — Insect pheromone receptor — Stimulus conduction, — Sensillum fine structure.

Zusammenfassung. Die Sensilla (S.) trichodea und S. basiconica auf den Antennen des Seidenspinners, *Bombyx mori*, wurden nach chemischer Fixierung, Gefriersubstitution und Gefrierätzung im Transmissionselektronenmikroskop untersucht. Es lassen sich fünf Typen von Sensillen unterscheiden, deren olfaktorische Funktion aus elektrophysiologischen Versuchen bekannt ist, mit Ausnahme des letzten Typs. Lange S. trichodea und halblange S. trichodea I sind jeweils von zwei Sinneszellen innerviert, deren Rezeptorfortsätze (Dendriten) im wesentlichen unverzweigt bleiben. Die großen S. basiconica haben meist drei, die kleinen S. basiconica nur eine Sinneszelle; die Dendriten dieser Rezeptorzellen verzweigen sich büschelförmig beim Eintritt in das Haarlumen. Erstmals wird ein Zwischentyp beschrieben: die halblangen S. trichodea II ähneln hinsichtlich der Innervation den S. basiconica, sind aber wegen der Form und Größe des Sinneshaars als S. trichodea zu klassifizieren. Für jeden Typ werden die Abmessungen der Rezeptorfortsätze sowie die Zahl und Verteilung der reizleitenden Poren und Porentubuli in der Haarwand angegeben.

Auf der männlichen Antenne sind die langen S. trichodea am zahlreichsten; sie enthalten hochempfindliche Sexuallockstoffrezeptoren (mittlere Anzahl pro Antenne: 17000 Sensillen mit 34000 Sinneszellen). Beim Weibchen sind diese Sensillen in der Zahl auf etwa 35% reduziert und mit Sinneszellen anderer Spezifität und geringerer Empfindlichkeit ausgerüstet. Die beiden Dendriten der langen S. trichodea unterscheiden sich bei beiden Geschlechtern stark im mittleren Durchmesser und der Anzahl der cytoplasmatischen Mikrotubuli; beim Männchen reichen beide bis zur Haarspitze, beim Weibchen endet der dünnere Fortsatz bereits im proximalen Haardrittel. Die Cuticula der Sinneshaare ist von Poren durchbrochen (σ : 2–7 Poren/ μ^2 ; φ : 2–5 Poren/ μ^2), die stets in der Nähe von charakteristischen Stufen in der Haaroberfläche münden. Jeder Porenkanal führt in ca. fünf Porentubuli, die bis ins Haarlumen reichen und dort enden, zum Teil in Kontakt mit der Rezeptormembran der Dendriten. Die Häufigkeit solcher Tubulus-Membrankontakte ist in distalen Haarabschnitten größer als in proximalen. Der dickere Dendrit weist etwa viermal so viel Kontakte auf wie der dünnere. Die beiden Rezeptorzellen dieser Sensillen stellen funktionell verschiedene Reaktionstypen dar, was mit den beobachteten morphologischen Unterschieden zusammenhängen dürfte.

Die S. basiconica haben ~ 20 Poren pro μ^2 ihrer Oberfläche und 12–23 Porentubuli pro Pore; dadurch erreichen oder übertreffen sie die viel größeren S. trichodea in der Gesamtzahl der Porentubuli pro Sinneshaar. Auf den S. trichodea steigt die Zahl der Poren pro Oberflächeneinheit zur Spitze hin stetig an, während die Zahl der Poren pro Haarlängeneinheit einen konstanten Wert annimmt. Eine Hypothese über die Morphogenese dieser Verteilung wird aufgestellt.

Die funktionelle Bedeutung der äußeren Epicuticulaschichten und der Porentubulus-systeme für die Reizleitung wird diskutiert. Ausgehend von beliebigen Orten ihres Auftreffens auf dem Sinneshaar können die Duftmoleküle zunächst durch zweidimensionale Diffusion entlang der Haaroberfläche zu den Poren gelangen und anschließend durch eindimensionale Diffusion über Porenkanäle und Porentubuli die Rezeptormembran erreichen. Die berechneten Diffusionszeiten sind kürzer als die bekannten Rezeptorlatenzen; die Reizleitung kann also durch Diffusion hinreichend erklärt werden und erfordert keine kompliziertere Hypothese.

A. Einleitung

Zwei Sensillentypen, die haarförmigen *S. trichodea* und die zapfenförmigen *S. basiconica*, stellen über 90% der antennalen Sinnesorgane des Seidenspinners, *Bombyx mori* (Schneider und Kaissling, 1957). Riechfunktion wurde für beide elektrophysiologisch nachgewiesen. Besonders eingehend untersucht sind die langen *S. trichodea* des männlichen Falters, die hochempfindliche Rezeptoren für den Sexuallockstoff des Weibchens enthalten (Zusf. bei Schneider, 1969, 1970).

Die vorliegende Arbeit setzt eine morphometrische Untersuchung der Seidenspinnerantenne fort (Steinbrecht, 1970). Dort wurden mit dem Licht- und Rasterelektronenmikroskop Repräsentativwerte für die Größe, Verteilung und Gesamtzahl der Riechsensillen erarbeitet und unter morphogenetischen (Entstehung von Sensillenverteilungsmustern) und physiologischen (Filterwirksamkeit der Antenne, Riechschwelle) Gesichtspunkten diskutiert.

Mit der höheren Auflösung des Transmissionselektronenmikroskops soll nun die Klassifizierung der Sensillentypen überprüft und ergänzt werden. Schnittserien liefern quantitative Daten über den Bau und die Dimensionen der Rezeptorfortsätze, die mit den Ergebnissen elektrophysiologischer Einzelzelleitungen in Beziehung gebracht werden können. Die Methode der Gefriersubstitution erleichtert dabei eine Abschätzung der Artefakte chemischer Fixierungen. Schließlich wird die Feinstruktur der Porensysteme in der Cuticula der Sinneshaare beschrieben, ihre Verteilung und Gesamtzahl erfaßt und ihre Bedeutung für die Zuleitung der Duftmoleküle zur Rezeptormembran diskutiert. In Verbindung mit Diffusionsexperimenten (Steinbrecht und Kasang, 1972) werden aus den vorliegenden morphologischen Daten Hypothesen über den Weg, die Dauer und den Mechanismus der Reizleitung entwickelt.

B. Material und Methoden

Antennen von adulten *Bombyx mori* L. wurden in verschiedenen Fixiergemischen durch Immersion fixiert, über Äthanolstufen entwässert und in Epoxyharz eingebettet. Standardfixierung war 2% OsO₄ in Zetterqvist-Puffer (pH 7,3; Puffertonizität 310 mosm). Verschiedene Glutaraldehydfixierungen hatten wechselnden Erfolg — wohl wegen der schlechten Benetz- und Durchdringbarkeit der Antennen —, ergaben aber oft eine bessere Erhaltung der Mikrotubuli in den Dendriten. Das Chrom-Osmium-Gemisch nach Dalton brachte die bisher beste Erhaltung der reizleitenden Porentubuli in der Sensillenwand, aber schlechte Fixierung im Cytoplasma (vgl. Steinbrecht und Müller, 1971). Die Ergebnisse der chemischen Fixierungen wurden mit der Methode der Gefriersubstitution insbesondere auf Schwellungs- und Schrumpfungsfaktoren überprüft. Hierzu wurden die Antennen durch Einwerfen in unterkühltes flüssiges Propan (—190°C) eingefroren, daraufhin in die Substitutionsflüssigkeit (2% OsO₄ in Aceton) gebracht, die durch ein Trockeneis-Äthanol-Gemisch mindestens 2 Tage lang auf —75 bis —80°C gehalten wurde. Danach erfolgte langsame Erwärmung auf Zimmertemperatur und über Aceton und Propylenoxyd Einbettung in Epoxyharz (vgl. van Harveld und Crowell, 1964; Frisch und Everingham, 1972). Dünnschnitte wurden auf einem Reichert OMU II Ultramikrotom oder auf einem LKB Ultratome I mit einem Diamantmesser hergestellt, auf großflächige Formvar-Kohlenstoff-Doppelfolien übertragen (s. Steinbrecht, 1969a) und mit Uranylacetat und Bleicitrat kontrastiert. Abdrücke von der Sensillenoberfläche gelangen mit der Gefrierätzmethode (Moor *et al.*, 1961) in einer Balzers Apparatur BA 360 M.

Mikroskopiert wurde mit einem Siemens Elmiskop IA bei 80 und 100 kV. Übersichtsaufnahmen bei 220facher Vergrößerung (40 kV, Zwischenlinse und Projektiv ausgeschaltet, Objektivaperturblenne 200 µ, Polschuh I) gaben wertvolle Orientierungshilfen. Mit Hilfe eines Kreuzstrichgitters (Fullam Inc., Schenectady, USA) konnten die Linsenströme auf maximale Ver-

zeichnungs-freiheit eingestellt und gleichzeitig die Vergrößerung geeicht werden. Vergrößerungsfehler infolge von Abweichungen im Objektabstand nach dem Präparatwechsel wurden aus der Foculdifferenz des Objektivstroms ermittelt und eliminiert. Aus Eichfehler und Restverzeichnung [maximal jeweils $\pm 1,5\%$ im zentralen Bildfeld (60% der Negativfläche)] sowie dem Ablesefehler ergibt sich damit ein relativer Fehler der elektronenmikroskopischen Längenmessungen von maximal $\pm 4\%$.

Die statistische Sicherung von Stichprobendifferenzen erfolgte, falls nicht anders angegeben, mit dem verteilungsfreien Wilcoxon-Test (Geigy-Tabellen, 1968, S. 124–127). Die Macht dieses Tests ist zwar geringer als die des *t*-Tests, dafür entfällt jedoch die Prüfung auf Normalverteilung der Grundgesamtheit und der Rechenaufwand ist kleiner. Als „signifikant“ werden hier alle Unterschiede bezeichnet, die mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $2\alpha \leq 1\%$ gesichert sind. Mit Hilfe tabellierter verteilungsfreier Toleranzgrenzen (Geigy-Tabellen, S. 128) läßt sich ferner eine wichtige Schätzgröße über die Grundgesamtheit ohne Rechnung aus dem Umfang und den Extremwerten einer Stichprobe ermitteln; dies ist der Anteil der Gesamtpopulation (b_p), der zwischen den beobachteten Extremwerten zu erwarten ist, bzw. — bei nur einem Extremwert — über dem Minimal- resp. unter dem Maximalwert liegt. Als Vertrauenswahrscheinlichkeit wurde hier einheitlich 95% vorgegeben.

Soweit nicht anders angegeben, stammen alle quantitativen Angaben dieser Arbeit aus einer bestimmten Region der Antenne („repräsentativer Antennenbereich“: 10.–20. Ast der hinteren Reihe, Astanfang und -ende ausgenommen). Diese Beschränkung war erforderlich, nachdem die lichtmikroskopische Untersuchung (Steinbrecht, 1970) ergeben hatte, daß zahlreiche Parameter ortsabhängig variieren, daß also für die gesamte Antenne gültige Mittelwerte nur bei sehr vielen, gleichmäßig verteilten Stichproben zu ermitteln sind, was mit dem Zeitaufwand elektronenmikroskopischer Untersuchungen unvereinbar ist. Mit Hilfe des lichtmikroskopischen Datenmaterials wurde der repräsentative Bereich so abgegrenzt, daß Stichprobenmittelwerte aus diesem Bereich („Repräsentativwerte“) sich nicht nennenswert vom Gesamtmittel unterscheiden. Für die elektronenmikroskopischen Daten ist das gleiche zu erwarten.

C. Befunde

I. Unterscheidung der Sensillentypen

Die *S. trichodea* und *S. basiconica* stehen dichtgedrängt im Haarschlauchverband auf der Innenseite des aus Antennenstamm und -ästen gebildeten Antennenkörbchens (Abb. 1). Ihr Verteilungsmuster ist auf allen Antennenästen gleichartig, jedoch bestehen quantitative Unterschiede in der Dichte des Sensillenbesatzes (Schneider und Kaissling, 1956, 1957; Steinbrecht, 1970).

Zur Korrelation der licht- und elektronenmikroskopischen Befunde wurden „Stufenquerschnittserien“ aus alternierenden Semidünn- und Ultradünnschnitten angefertigt (Schnittebene etwa rechtwinklig zur Längsachse der Sinneshaare). Dadurch konnten alle Sensillen des ausgewählten Astabschnittes erfaßt und von der Haarspitze bis in die Sinneszellregion verfolgt werden.

Die Schätzung der dritten Dimension (Haarlängen, Abstand der Schnittprofile von der Haarbasis) wurde durch die exakte Schnittdicke der Semidünnschnitte wesentlich erleichtert.

Abb. 2 zeigt, daß sich die *S. basiconica* von den *S. trichodea* in erster Linie durch ihre geringere *Wandstärke* und höhere *Porendichte* unterscheiden. Durchmesser und Wandstärke nehmen außerdem bei den *S. trichodea* zur Spitze hin stetig ab, während sie bei den *S. basiconica* über einen großen Teil der Haarlänge konstant bleiben. Aufgrund der Größe (*Haarlänge* und *-durchmesser*) können lange und halblange *S. trichodea* sowie große und kleine *S. basiconica* unterschieden werden (s. a. Schneider und Kaissling, 1957). Dies gelingt an Querschnitten jedoch nur dann eindeutig, wenn der Abstand der Schnittebene zur Haarbasis bekannt ist (vgl. Abb. 2b und c).

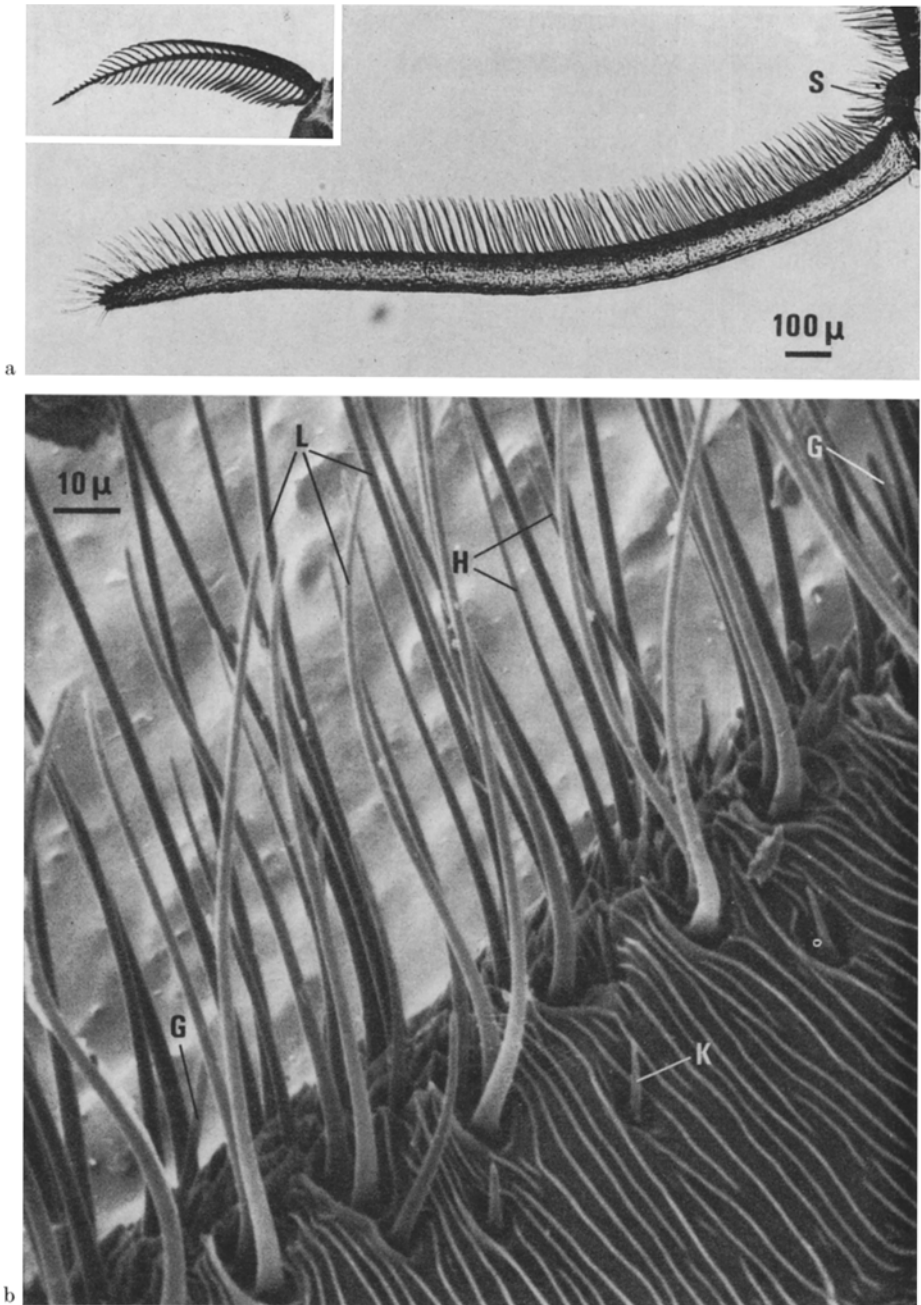


Abb. 1 a u. b. *Bombyx mori* ♂. a Einzelner Antennenast, einseitig besetzt mit den Sinneshaaren des „Haarschlauchverbandes“; Inset: ganze Antenne, Blick in das aus Stamm und seitlichen Ästen gebildete „Körbchen“; b Sensillen des Haarschlauchverbandes (rasterelektronenmikr. Aufnahme): am zahlreichsten sind die langen *S. trichodea* (*L*), dazwischen stehen einige halblange *S. trichodea* (*H*) und große *S. basiconica* (*G*); die kleinen *S. basiconica* (*K*) stehen hauptsächlich am Rand des Sensillenfeldes. *S* Stammsegment im Querschnitt.
a 60:1 (Inset 5:1), b 875:1

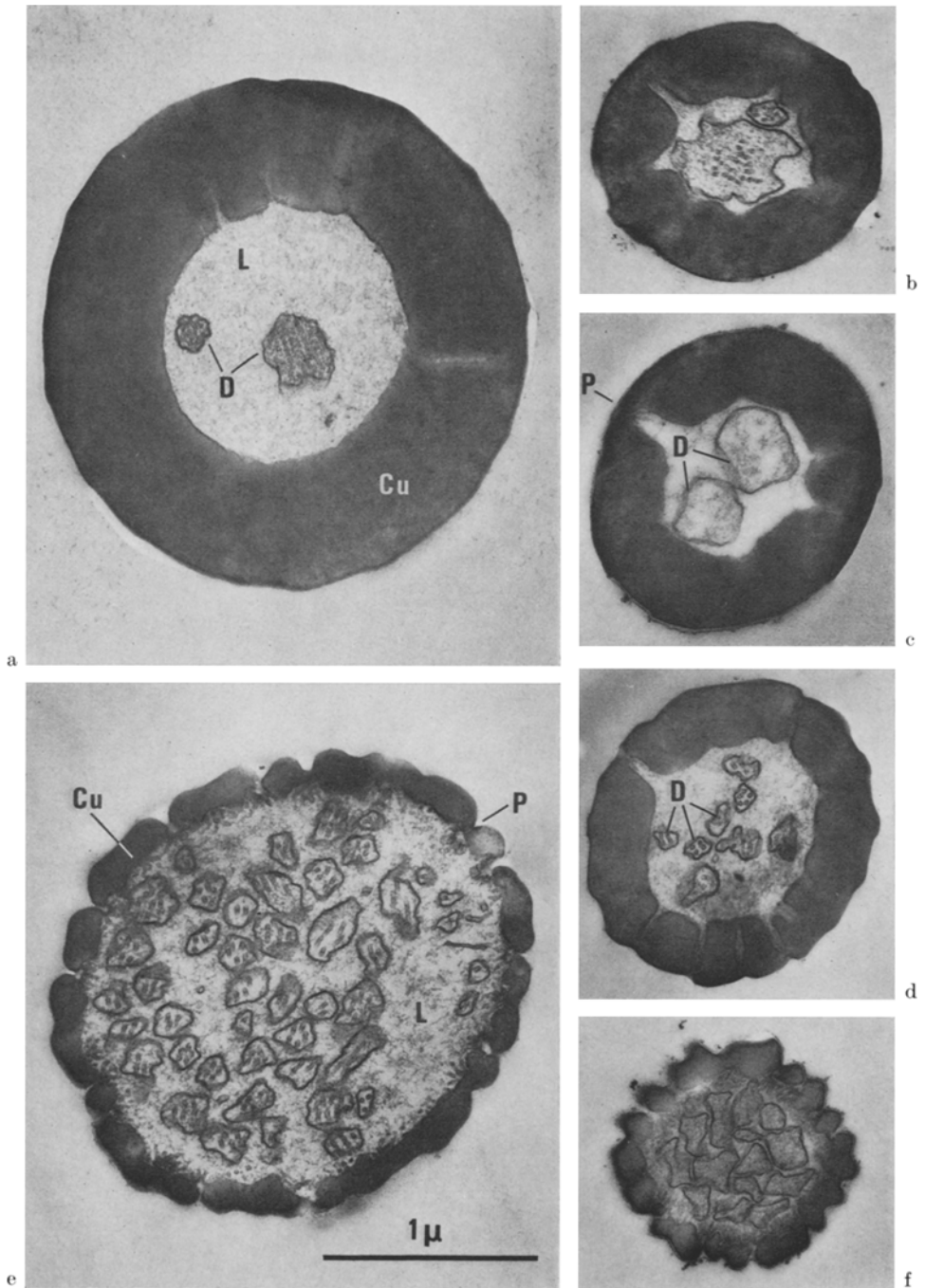


Abb. 2a—f. Die Sensillentypen im Haarschlauchverband des Seidenspinnermännchens. Querschnitte durch die Sinneshaare bei gleicher Vergrößerung; a, b langes *S. trichodeum*, c halblanges *S. trichodeum* I, d halblanges *S. trichodeum* II (Zwischentyp), e großes *S. basiconicum*, f kleines *S. basiconicum*. Die Schnittebene liegt etwa 10—15 μ über der Haarbasis,

Auch die Art der *Innervierung* fand bisher häufig als Unterscheidungskriterium Verwendung (Schneider und Steinbrecht, 1968): Bei den basiconischen Sensillen verzweigen sich die Rezeptorfortsätze (Dendriten) beim Eintritt in das Haarlumen in zahlreiche Dendritenäste, während die *S. trichodea* unverzweigte Dendriten haben (über Ausnahmen im Haarspitzenbereich s. S. 544, 547). Nun wurden aber bei beiden Geschlechtern regelmäßig Sensillen gefunden, die in Form und Größe des Sinneshaares den halblangen *S. trichodea* entsprechen, deren Dendriten sich aber an der Haarbasis büschelartig verzweigen (Abb. 2d). Dieser Zwischentyp stellt zahlenmäßig die geringste Fraktion des Haarschlauchverbandes dar, abgesehen von den *S. styloconica* (s.u.); er wird im folgenden den halblangen *S. trichodea* als Typ II zugeordnet (vgl. Abschnitt D, I).

Im Haarschlauchverband der Seidenspinnerantenne kommen demnach folgende Sensillentypen vor:

1. *lange S. trichodea* (dickwandig, unverzweigte Dendriten),
2. *halblange S. trichodea I* (dickwandig, unverzweigte Dendriten),
3. *halblange S. trichodea II* (dickwandig, verzweigte Dendriten),
4. *große S. basiconica* (dünnwandig, verzweigte Dendriten),
5. *kleine S. basiconica* (dünnwandig, verzweigte Dendriten).

S. styloconica stehen vor allem an den Astspitzen und nur ganz vereinzelt im Haarschlauchverband (Schneider und Kaissling, 1957). Dieser Typ wurde elektronenmikroskopisch noch nicht untersucht.

Abb. 3 zeigt im Histogramm die Abmessungen (Mittelwert und Variationsbreite) des cuticulären Apparats für die ersten fünf Typen (Porendichte s. Abschnitt C, III. 3). Allgemein gilt, daß die Typentrennung beim Weibchen weniger scharf ist als beim Männchen.

Zum Verteilungsmuster der Sensillen (Steinbrecht, 1970) ist nachzutragen, daß auch die halblangen *S. trichodea* vom Typ II nur im Medianfeld des Haarschlauchverbandes auftreten, zusammen mit Typ I. Dieses Medianfeld, das frei ist von laugen *S. trichodea*, enthält auch bevorzugt die großen *S. basiconica*. Die kleinen *S. basiconica* finden sich häufiger weiter lateral, besonders auf der zur Antennenspitze weisenden Astflanke (Abb. 1b).

II. Die Innervation der Sensillen

1. Allgemeiner Bauplan

Wie alle Insektensensillen werden auch die olfaktorischen Sensillen von *Bombyx* von einer oder mehreren bipolaren Sinneszellen innerviert. Die Axone dieser Zellen verlaufen ohne Fusion oder periphere Synapsen zum Deutocerebrum (mittlerer Axondurchmesser $0,3 \mu$; Steinbrecht, 1969a). Die rezeptorischen Fortsätze der Sinneszellen weisen die typische Gliederung in Innenglied, Cilienabschnitt und Außenglied auf (Abb. 4). Die Innenglieder unterscheiden sich im Organelleninventar nicht wesentlich von den Perikaryen und sind wie diese von den Hilfszellen des Sensillum umhüllt. Die Cilienabschnitte und Außenglieder haben dagegen eine andersartige Feinstruktur (s.u.) und werden von einer extrazellulären Flüssigkeit, dem Sensillenliquor (Ernst, 1969), umgeben (Abb. 5-7).

außer bei b ($\sim 90 \mu$ ü. d. Basis). Besonders zu beachten sind die Unterschiede im Haardurchmesser und in der Wandstärke (vgl. Abb. 3) sowie in der Zahl der innervierenden Rezeptorfortsätze (*D*) und der im Schnitt getroffenen Poren (*P*). *Cu* Cuticula; *L* Sensillenliquor. Fixierung bei a, b, d, e, Glutaraldehyd/OsO₄, bei c und f: OsO₄. — 30000:1

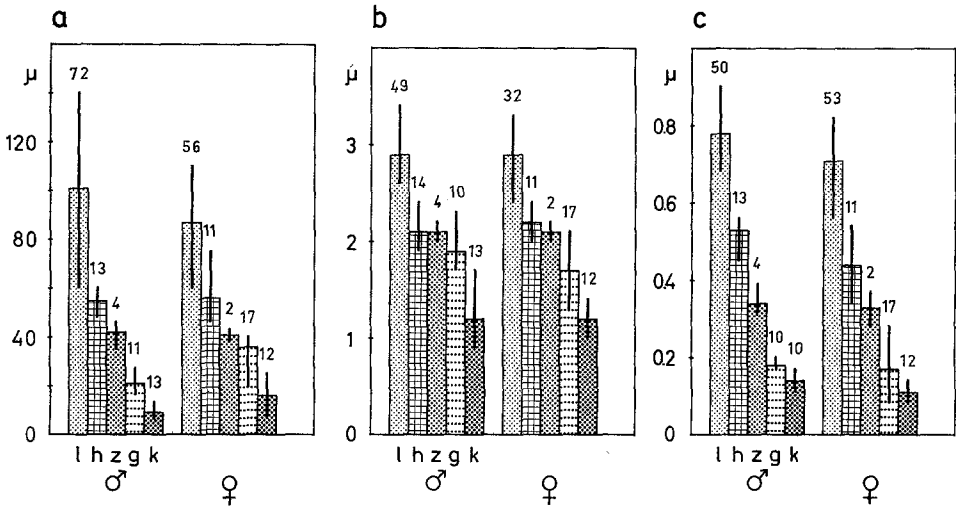


Abb. 3a—c. Quantitative Unterscheidungskriterien für die Sensillentypen des Haarschlauchverbandes. a Länge (z.T. lichtmikroskopisch gemessen), b Durchmesser, c Wandstärke des Sinneshaars (b und c etwa 6 μ über der Haarbasis elektronenmikroskopisch gemessen). Die Säulenhöhe gibt das arithmetische Mittel, die vertikale Strichmarke die gesamte Variationsbreite (nicht Streuung) bei n Messungen an; n steht über jeder Säule. Jeder Sensillentyp ist durch eine bestimmte Rasterung gekennzeichnet: *l* langes S. trichodeum; *h* halblanges S. trichodeum I; *z* halblanges S. trichodeum II (Zwischentyp); *g* großes S. basiconicum; *k* kleines S. basiconicum

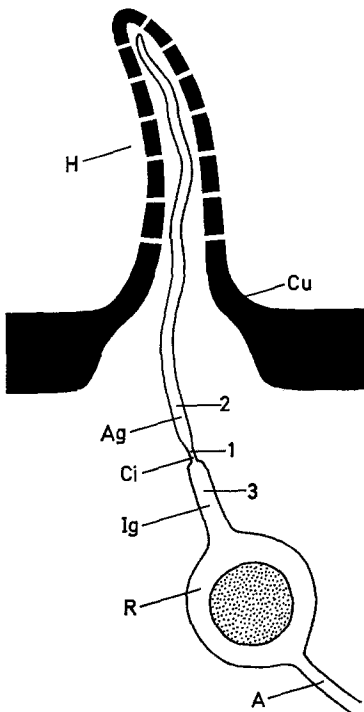


Abb. 4. Schema der Innervierung von Riechsensillen. Jedes Sinneshaar (*H*) wird von einer oder mehreren Rezeptorzellen (*R*) innerviert, deren Axone (*A*) ohne periphere Synapsenbildung zum Gehirn ziehen. Die Dendriten werden stets unterhalb der Haarbasis durch einen Cilienabschnitt (*Ci*) in ein Innenglied (*Ig*) und ein Außenglied (*Ag*) unterteilt. Rezeptorzelle und Innenglied werden von Hüllzellen (Hüllzellen und Abgrenzung des Liquorraums hier nicht gezeichnet). *Cu* Cuticula; *1* Schnittebene von Abb. 5 b; *2* dto. von Abb. 6 a, b; *3* dto. von Abb. 6 c, d

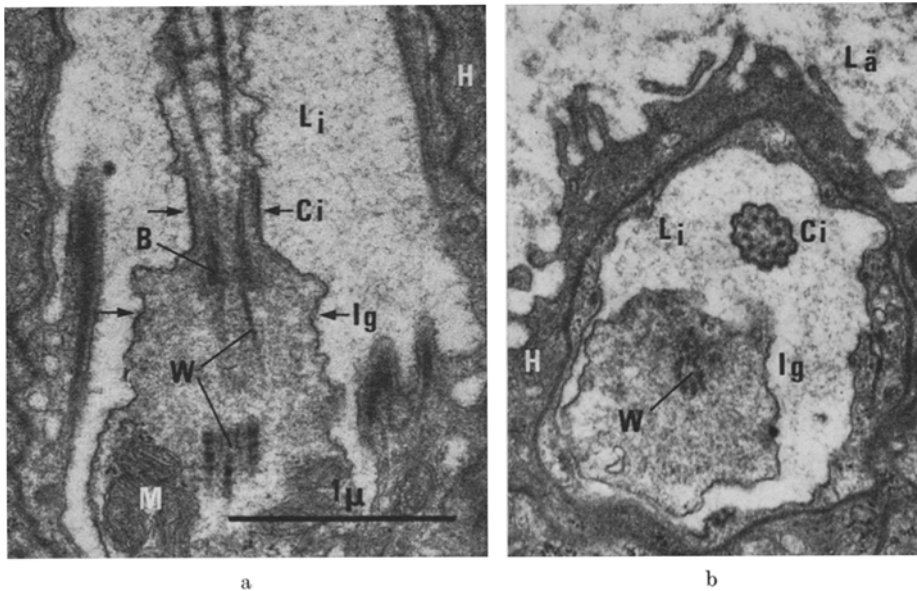


Abb. 5 a u. b. *S. trichodeum*, Cilienabschnitt; a Längsschnitt: die plötzliche Querschnittsverengung des Innengliedes im Bereich des distalen Basalkörpers (*B*) wird deutlich; b Querschnitt: nur einer der beiden Dendriten ist in der Höhe des Cilienabschnittes getroffen (*Ci*), der andere (*Ig*) etwas weiter proximal (die Schnittebenen von *Ci* und *Ig* sind in a durch Pfeile gekennzeichnet). Der innere Liquorraum (*Li*) wird vom äußeren (*Lä*) auf dieser Ebene durch Hüllzellausläufer (*H*) getrennt, weiter distal durch die Dendritenscheide (vgl. Abb. 6 a, b). *M* Mitochondrium; *W* Wurzelfasern. —30000:1

Der Übergang vom Innenglied zum Cilienabschnitt erfolgt in einer abrupten Querschnittsverengung, wogegen sich der Querschnitt der Cilie beim Übergang zum Außenglied nur allmählich und meist geringfügig erweitert (Abb. 5). Die typische Cilienstruktur kann nur in einem sehr kurzen Bereich bis knapp 1 μ über dem Cilienursprung beobachtet werden. Wie bei vielen sensorischen Cilienstrukturen fehlen jedoch zentrale Tubuli und die peripheren Doppel-tubuli tragen keine „Ärmchen“ (vgl. Thurm, 1969).

Die Außenglieder werden in ihrem proximalen Bereich von einer extrazellulären Dendritenscheide umgeben, die kurz unterhalb der Haarbasis endet (Abb. 6 a, b). Erst nach Verlassen dieser Scheide beginnt die Verzweigung der Dendriten bei den basicornischen Sensillen und beim Zwischentyp. Das Cytoplasma der Außenglieder zeigt bei guter Gewebserhaltung als einzige Differenzierung longitudinal verlaufende Mikrotubuli (Abb. 7 b, c).

2. Zahl der Sinneszellen

In der Regel haben die *S. trichodea* zwei, die kleinen *S. basicornica* eine und die großen *S. basicornica* drei Sinneszellen. Ausnahmen sind beim Männchen ziemlich selten, beim Weibchen etwas häufiger. Dort gibt es auch kleine dreizellige und große einzellige *S. basicornica*. Die halbblangen *S. trichodea* tendieren stärker zu Abweichungen von der Zweizelligkeit als die langen *S. trichodea* (Tabelle 1).

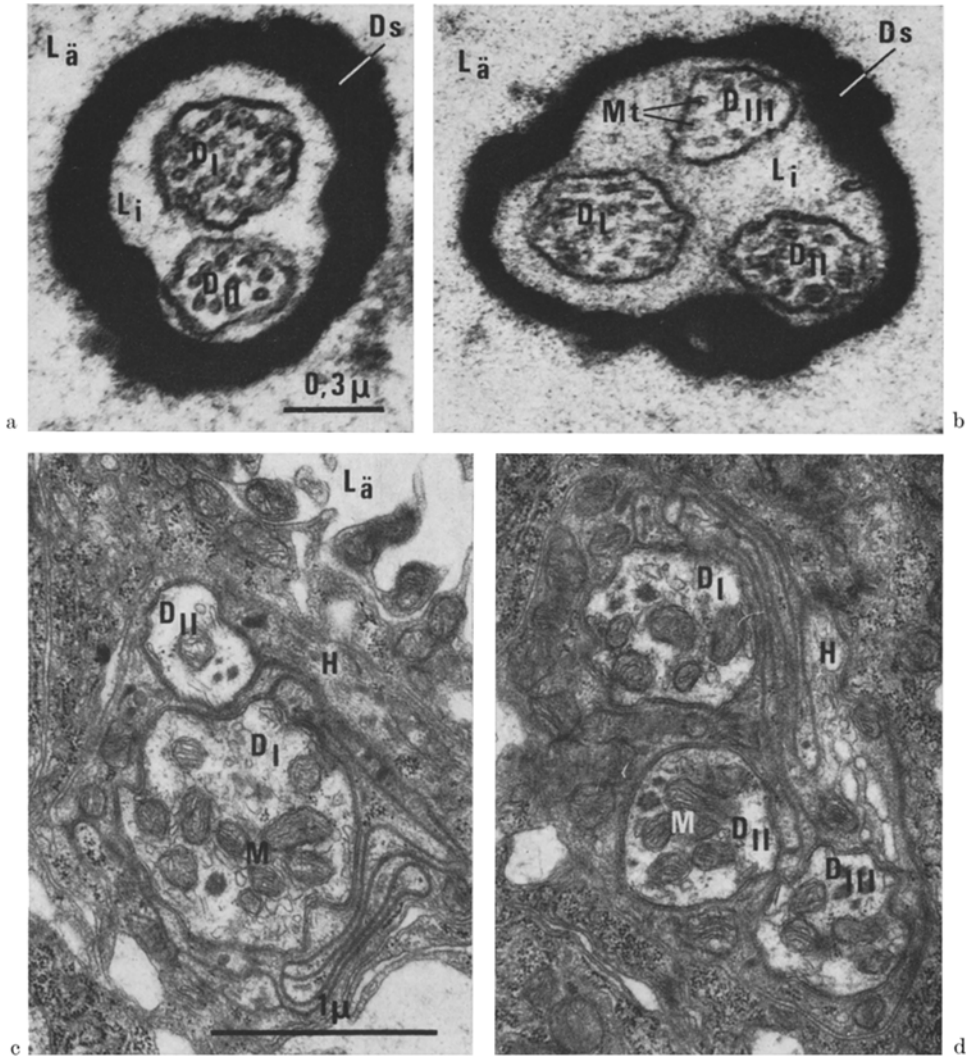


Abb. 6a u. b. Querschnitte durch Dendritenaußenglieder proximal von der Haarbasis; c und d Querschnitte durch Dendriteninnenglieder (vgl. Abb. 4); a und c langes *S. trichodeum*, stets besteht ein auffälliger Durchmesserunterschied zwischen den beiden Dendriten D_I und D_{II} ; b und d großes *S. basiconicum*, die Dendriten (D_{I-III}) der drei Sinneszellen haben häufig gleiche Durchmesser; die Verzweigung der Außenglieder der basiconischen Sensillen (vgl. Abb. 2e) setzt erst im Bereich der Haarbasis nach Verlassen der Dendritenscheide (D_s) ein. *Mt* Mikrotubuli; übrige Abkürzungen wie in Abb. 5. — Fixierung bei a, b: Glutaraldehyd/ OsO_4 ; bei c, d: OsO_4 . — a, b 45000:1; c, d 30000:1

Da die exakte Ermittlung der Sinneszellzahl der verschiedenen Sensillentypen im Haarschlauchverband nur durch Stufenserien (s.o.) möglich ist (proximal von der Haarbasis fehlen eindeutige Unterscheidungskriterien für die Typen), ist die Gesamtzahl der Daten notwendigerweise klein und es muß offenbleiben, wieweit diese Stichprobe bereits repräsentativ für die Gesamtantenne ist.

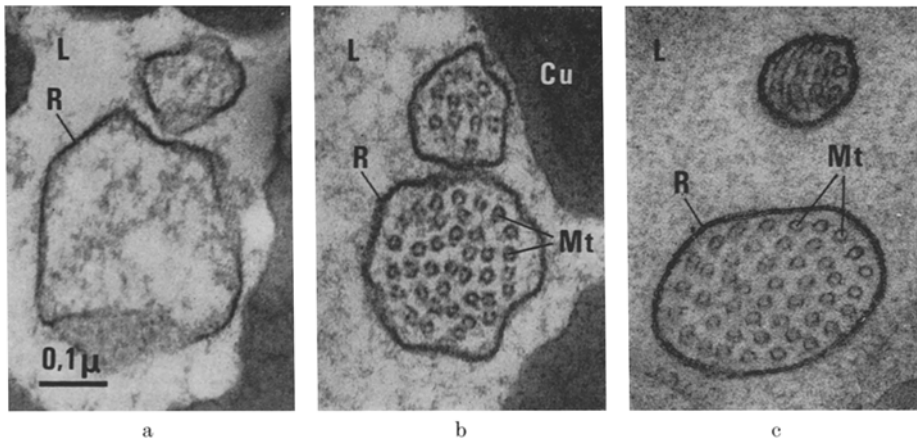


Abb. 7 a—c. Langes S. trichodeum des Männchens: Querschnitte durch die Außenglieder der Dendriten im Sinneshaar. a nach OsO_4 -Fixierung, b nach Glutaraldehyd/ OsO_4 -Fixierung, c nach Gefriersubstitution. Beide Dendriten unterscheiden sich stark im Durchmesser und in der Zahl der Mikrotubuli (*Mt*), soweit erhalten. Nach Gefriersubstitution ist die unit-membrane-Struktur der Rezeptormembran (*R*) am deutlichsten und der Querschnitt der Dendriten erscheint regelmäßiger als nach chemischer Fixierung. *Cu* Cuticula; *L* Sensillenliquor. — 90000:1

Tabelle 1. Die Zahl der Sinneszellen bei den Riechsensillen von *Bombyx mori*^a

Sensillentyp		N	davon		
			ein-zellig	zwei-zellig	drei-zellig
S. trichodea lang	♂	48	0	48	0
	♀	31	1	30	0
S. trichodea halblang	I ♂	16	0	15	1
	I ♀	11	1	6	4
	II ♂	4	2	0	2
	II ♀	2	0	0	2
S. basiconica groß	♂	11	0	0	11
	♀	17	6	0	11
S. basiconica klein	♂	10	10	0	0
	♀	13	11	0	2

^a Nach Stufenquerschnittserien in repräsentativen Antennenbereichen

Durch die Untersuchung zahlreicher Einzelschnitte aus allen Antennenregionen konnte das Aussagevermögen der Stufenserien in zwei Punkten verstärkt werden:

1. Es wurden bisher im Haarschlauchverband nie Sensillen mit vier oder mehr Sinneszellen beobachtet (Astspitzenregionen, wo *S. chaetica* oder *S. styloconica* zu Täuschungen führen könnten, wurden nicht untersucht).

2. Bei den langen *S. trichodea* des Männchens kann bereits aus *einem* Haarquerschnitt auf die Sinneszellzahl geschlossen werden, weil sich die Dendriten hier fast nie verzweigen. Unter 445 Haarquerschnitten von 29 Männchen fand sich keiner mit nur einem Dendriten

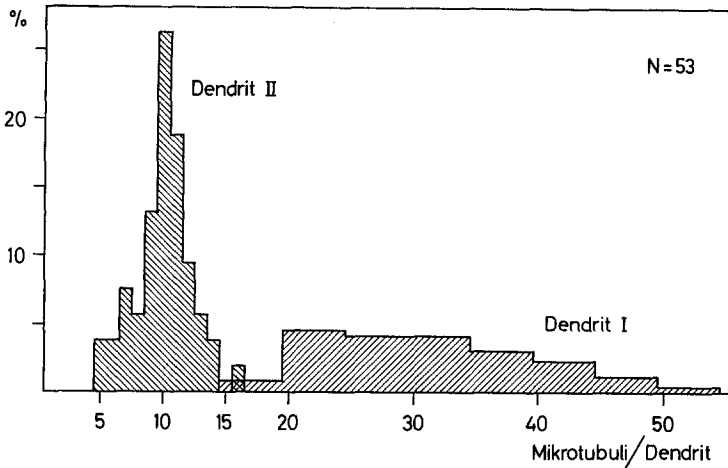


Abb. 8. Langes *S. trichodeum* des Männchens. Häufigkeitsverteilung der Mikrotubuluzahlen in den beiden Dendritenaußengliedern von 53 Sinneshaaren. Abszisse: Zahl der Mikrotubuli pro Dendritenquerschnitt, bei Dendrit I zusammengefaßt in Klassen von 15—19, 20—24 usw.; Ordinate: Besetzung der Klassen in Prozent der Gesamtzahl

und nur 46 mit mehr als zwei Dendriten. „Überzählige Dendriten“ enthielten meist keine Mikrotubuli und waren in der Regel besonders dünn; soweit ihr Verlauf in Stufenserien verfolgt werden konnte, erwiesen sie sich stets als Seitenzweige (s. u.).

Die langen *S. trichodea* des männlichen Seidenspinners sind daher sicher nahezu ausnahmslos zweizellig. Für diesen Typ konnte auch die Gesamtzahl der Sensillen pro Antenne statistisch abgeschätzt werden (17000 ± 3600 ; Steinbrecht, 1970). Daraus ergibt sich unmittelbar die Gesamtzahl der Bombykolrezeptorzellen pro Antenne: Bei einer vorgegebenen Vertrauenswahrscheinlichkeit von 95% liegt der Mittelwert der Gesamtpopulation zwischen 36800 und 41200. Einzelne Antennen können bei dieser Vertrauenswahrscheinlichkeit zwischen 18000 und 50000 Rezeptorzellen enthalten. Auf der weiblichen Antenne stehen dagegen nur etwa 6000 lange *S. trichodea* mit rund 12000 Sinneszellen.

3. Struktur und Größe der Dendriten

a) *Lange S. trichodea*. Beim *Männchen* durchziehen beide Dendriten das Sinneshaar bis zur Haarspitze. Sie verlaufen dabei häufig wendelartig; die dadurch bewirkte Längenzunahme ist jedoch gering ($< 5\%$). Seitenzweige wurden nur selten und dann meist in der Haarspitzenregion beobachtet. Diese sind in der Regel extrem dünn ($0,03-0,05 \mu$) und enthalten keine Mikrotubuli; ihre Länge beträgt nur wenige Mikrometer.

Die Anzahl der *Mikrotubuli* in den beiden Dendriten eines Haares ist sehr unterschiedlich (Abb. 7b, c, 8): Dendrit I (DI) enthielt 15—53 ($b_p \geq 91\%$, s. Methodik), Dendrit II (DII) dagegen nur 5—16 ($b_p \geq 91\%$) Mikrotubuli. Die Differenz der Mikrotubuli von DI und DII war trotz der geringfügigen Überschneidung der Verteilungen stets ≥ 9 ($b_p \geq 94\%$). Innerhalb der Dendriten bleibt die Zahl der Mikrotubuli über den größten Teil der Haarlänge konstant und verringert sich erst in der Haarspitzenregion.

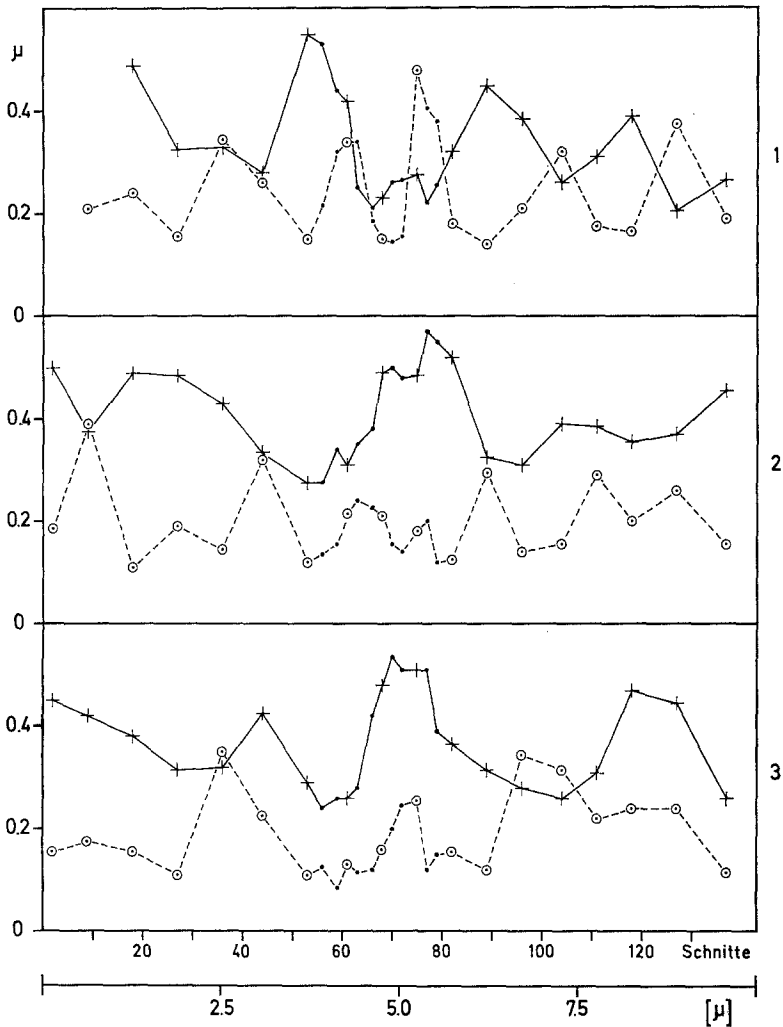


Abb. 9. Dendritendurchmesser nach Gefriersubstitution. Auswertung einer lückenlosen Querschnittserie durch drei (1, 2, 3) lange S. trichodea (β) etwa auf halber Haarlänge. Jeder neunte Schnitt wurde vermessen (Kreuze und Kreise). Durch Einfügen von zwei weiteren Messungen pro Intervall zwischen dem 53. und 82. Schnitt (Punkte) wird gezeigt, daß auch die größeren Meßintervalle die Durchmesserschwankungen der Dendriten hinreichend genau wiedergeben (vgl. Text); -+-----+- Dendrit I; -○---○- Dendrit II

Der Durchmesser der beiden Dendriten schwankt stark und unregelmäßig; die relativen Querschnittsveränderungen sind bei DII größer als bei DI, außerdem folgen hier die Anschwellungen in kürzeren Abständen (Abb. 9). Trotzdem ist Dendrit I, der ja auch mehr Mikrotubuli enthält, im Mittel signifikant dicker als Dendrit II. Dies gilt für jede angewandte Methode der Fixierung. Nur an wenigen Stellen im Haar ist der Durchmesser von DII größer als der von DI (in 10,5% der beobachteten Querschnittsprofile von 7 Sinneshaaren aus

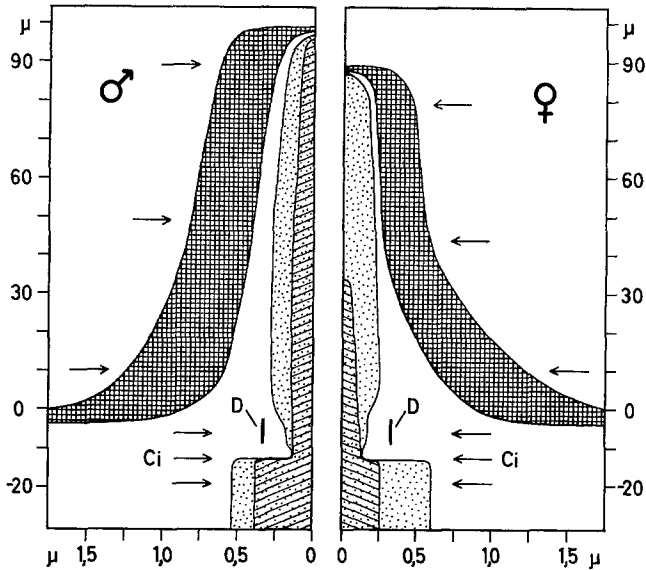


Abb. 10. Abmessungen des Sinneshaars und der Rezeptorfortsätze bei den langen *S. trichodea* beider Geschlechter nach OsO_4 -Fixierung. In Höhe der Pfeile wurden bei 10–15 Sensillen Messungen des Haaraußen- und innendurchmessers sowie des Durchmessers der Dendriten vorgenommen. Aufgetragen sind die Halbmessermittelwerte (Abszisse). Die Variationsbreite war stets sehr hoch (ca. $\pm 25\%$ bei 15 Messungen), der Durchmesserunterschied der beiden Dendriten I (gepunktet) und II (schraffiert) ist jedoch, außer im Cilienabschnitt (*Ci*) stets signifikant. Kariert: Cuticula des Sinneshaars; *D* Dendritenscheide (Halbmesser und Länge maßstabsgetreu)

einer lückenlosen Serie von 138 Schnitten einer gefriersubstituierten Antenne; s. Abb. 9). Die Auswertung der Stufenquerschnittserien (OsO_4 -Fixierung) ergab markante Durchmesserunterschiede zwischen den beiden Rezeptorfortsätzen der langen *S. trichodea* in vier verschiedenen Bereichen der Außenglieder und auch im Bereich der Innenglieder (Abb. 10). Nur im Cilienabschnitt haben alle Dendriten gleiches Kaliber ($0,25\text{--}0,30\ \mu$).

Die Durchmesserwerte für DI waren nach Gefriersubstitution bei verschiedenen Haaren nicht signifikant verschieden (Kruskal und Wallis-Test, Weber, 1967, S. 505ff.). Das gleiche gilt für DII. Nach OsO_4 -Fixierung sind jedoch sowohl DI wie DII signifikant dicker als nach Gefriersubstitution, und zwar nahezu um den gleichen Faktor (DI: 1,35; DII: 1,38). Dabei ist berücksichtigt, daß hier wegen der schlechten Erhaltung der Mikrotubuli die Dendriten DI und DII nur am Durchmesser unterschieden und damit wohl in ca. 10% der Fälle verwechselt wurden. Bei Chromosmiumfixierung nach Dalton erscheinen die Dendriten generell noch stärker aufgebläht als nach OsO_4 . Gute Glutaraldehydfixierungen sind dagegen in ihrem Ergebnis der Gefriersubstitution ziemlich ähnlich (Abb. 7).

Obwohl individuelle Schwankungen im Zustand der Tiere nicht ausgeschlossen werden können, liegt es nahe, die beobachteten Unterschiede der Methodik zuzuschreiben. Die Ergebnisse der Gefriersubstitution dürften am vertrauenswürdigsten sein, da hier infolge der hohen Gefriereschwindigkeit starke supravitale Flüssigkeitsbewegungen durch die Zellmembran nicht auftreten können. Diese sind bei chemischer Fixierung nicht auszuschließen und können zu beträchtlichen Querschnittsveränderungen führen, insbesondere bei isolierten, von Flüssigkeitsräumen umgebenen Zellausläufern (vgl. van Harreveld *et al.*, 1965).

Beim *Weibchen* erreicht nur der dickere Dendrit DI die Haarspitze, Dendrit II endet dagegen schon 35—45 μ über der Haarbasis, seltener sogar dicht darüber. Der Durchmesserunterschied zwischen DI und DII ist in allen Bereichen stärker ausgeprägt (Abb. 10). Dendrit I enthält — ähnlich wie beim Männchen — 20—60 Mikrotubuli, Dendrit II dagegen meistens nur 7. Die Innervation der langen *S. trichodea* läßt also einen Sexualdimorphismus erkennen, der noch deutlicher wird, wenn man die Oberflächen der Rezeptorfortsätze vergleicht (Tabelle 2).

Tabelle 2. Repräsentativwerte für die Dimensionen der exponierten^a Rezeptoraußenglieder bei Riechsensillen von *Bombyx mori*

Sensillentyp	Sex	Rezeptorfortsatz	Länge ^a (μ)	Durch- ^b messer (μ)	Quer- schnitt (μ^2)	Ober- fläche (μ^2)	Mikro- tubuli
<i>S. trichodea</i> lang	♂	Dendrit I	90	0,4	0,12	110	35
<i>S. trichodea</i> lang	♂	Dendrit II	90	0,2	0,04	60	10
<i>S. trichodea</i> lang	♀	Dendrit I	80	0,35	0,09	85	35
<i>S. trichodea</i> lang	♀	Dendrit II	30	0,15	0,02	15	7
<i>S. basiconica</i> groß	♂	einzelner Dendritenast 14 Äste (= 1 Dendrit)	15	0,12	0,01	5,5	3
						80	40

^a Dendriten im Sinneshaar; der porenlose Bereich an der Haarbasis (s. Abschnitt III.3) wurde nicht mit eingerechnet.

^b Gemessen auf halber Länge des Dendriten im Sinneshaar; Mittelwert aus 10—20 Messungen an ebensovielen Haarquerschnitten (außer bei den *S. basiconica*: 5 Haare) nach Glutaraldehydfixierung. Bei den langen *S. trichodea* des Männchens wurde außerdem die Gefriersubstitutionsserie ausgewertet (Abb. 9); sie ergab keine signifikanten Unterschiede.

b) Halbblange S. trichodea I. Die Innervierung zeigt hier eine stärkere Variabilität; ein Sexualdimorphismus war nicht feststellbar. Häufig haben die beiden Dendriten eines Haares stark unterschiedliches Kaliber, wobei der dünnere sich distal immer mehr verjüngen kann und oft schon auf halber Haarlänge endet — auch beim Männchen. Der dickere Dendrit (\varnothing 0,3—0,4 μ) enthält meist 20—30 Mikrotubuli und füllt im Haarspitzenbereich nahezu das ganze Lumen des Sinneshaares aus. Im Gegensatz zu den langen *S. trichodea* werden aber auch Sensillen mit Dendriten gleichen Durchmessers beobachtet, die etwa gleiche Anzahlen von Mikrotubuli enthalten und sich distal bisweilen in maximal 6 Äste pro Haar aufspalten.

c) Halbblange S. trichodea II, große und kleine S. basiconica. Diesen Typen ist die bereits an der Haarbasis einsetzende starke Verzweigung der Rezeptorfortsätze gemeinsam. Konstante Unterschiede zwischen den Dendriten eines Haartyps oder ein Sexualdimorphismus der Innervierung wurden nicht beobachtet. Im Bereich der Haarmitte enthalten die halbblangen *S. trichodea* II (Zwischentyp) 7—28 Dendritenäste ($b_p \geq 63\%$), die großen *S. basiconica* 16—76 ($b_p \geq 72\%$) und die kleinen 8—15 Äste ($b_p \geq 65\%$). Abgesehen von einigen kurzen, extrem

dünnen Seitenzweigen ($\varnothing \sim 0,03 \mu$, vgl. Absatz 3a) verfügt jeder Dendrit über mindestens einen Mikrotubulus und hat einen Minimaldurchmesser von $0,05 \mu$ (vgl. Ernst, 1969). Meist liegt der Durchmesser zwischen $0,1$ und $0,15 \mu$ und die Zahl der Mikrotubuli zwischen eins und fünf (Abb. 2d—f, 15). Dendritenäste mit mehr als acht Mikrotubuli und über $0,2 \mu$ Durchmesser sind sehr selten und vielleicht noch nicht vollständig aufgezeigt. Infolge der Verzweigung ist die Dendritenoberfläche der *S. basiconica* kaum kleiner als die der *S. trichodea* trotz der erheblich kürzeren Sinneshaare (Tabelle 2). Die Dendritenäste verlaufen so, daß jeder wenigstens für einen Teil seiner Länge in unmittelbare Nähe der Haarwand kommt.

Proximal von der Haarbasis messen die noch unverzweigten Außenglieder $0,14$ – $0,40 \mu$ im Durchmesser und enthalten 10 – 26 Mikrotubuli ($b_p \geq 72\%$). Bei den großen *S. basiconica* des Männchens entspricht die Summe der Mikrotubuli der proximalen, unverzweigten Abschnitte der Außenglieder (44 – 60 ; $b_p \geq 30\%$) etwa der Zahl der Dendritenäste (s.o.), wird aber weit übertroffen von der Summe der Mikrotubuli auf Querschnitten durch das Sinneshaar (68 – 140 ; $b_p \geq 30\%$). Zumindest bei diesem Typ werden demnach distal von der Verzweigungsstelle zusätzliche Mikrotubuli eingelagert. Daraus ergibt sich jedoch kein grundsätzlicher Widerspruch zur morphogenetischen Funktion der Mikrotubuli bei der Dendritenverzweigung (Ernst, 1969).

III. Sensillencuticula und reizleitende Systeme

1. Haaroberfläche und Schichtung der Cuticula

Sowohl aus Dünnschnitten wie aus Oberflächenabdrücken geht hervor, daß die Oberfläche der *S. trichodea* — besonders im Haarspitzenbereich — eine typische Stufung aufweist. Die Stufen verlaufen in Kreis- oder Schraubenbahn um das Haar herum in einem Abstand von $\sim 0,3 \mu$. Ihre Höhe beträgt etwa 300 \AA , der Steilabfall weist stets distad, wo meist in unmittelbarer Nähe die Poren münden, die die Wand der Sinneshaare durchbrechen (Abb. 11). Zur Haarbasis hin vergrößert sich der Abstand der Stufen und sie sind weniger ausgeprägt. Bei den *S. basiconica* gibt es keine Oberflächenstufen. Hier grenzen infolge der großen Porendichte (s.u.) die Porentrichter unmittelbar aneinander und lassen die Oberfläche genarbt erscheinen (Abb. 12).

Auf allen Sensillentypen werden von außen nach innen folgende Schichten der Cuticula beobachtet (Abb. 13—15, 17):

1. ein zartes Häutchen mäßiger Dichte, $\sim 25 \text{ \AA}$ dick: L1;
2. eine $\sim 75 \text{ \AA}$ dicke Zwischenschicht von extrem geringer Dichte (auch bei kontrastierten Präparaten): L2;
3. eine Schicht hoher Dichte, die manchmal eine hellere Mittelzone aufweist und insgesamt $\sim 85 \text{ \AA}$ mißt: L3;
4. die restliche Cuticula, die auch bei den dickwandigen Haaren sehr homogen erscheint und etwa die gleiche Dichte aufweist wie die Cuticula der Antennenäste. Die Grenze der Cuticula zum Sensillenliquor ist häufig durch eine dichte Kontur von etwa 25 – 30 \AA Dicke hervorgehoben.

Die Schichten L1 bis L3 entsprechen in Struktur und Dimension weitgehend dem bisher bekannten Bild vom Feinbau der Insektenepicuticula (vgl. z.B. Locke, 1966), über ihre stoffliche Zusammensetzung kann jedoch wenig ausgesagt werden. Ein etwa 100 \AA dicker Oberflächenbelag, der höchstwahrscheinlich aus den Schichten L1 und L2 besteht, konnte auch

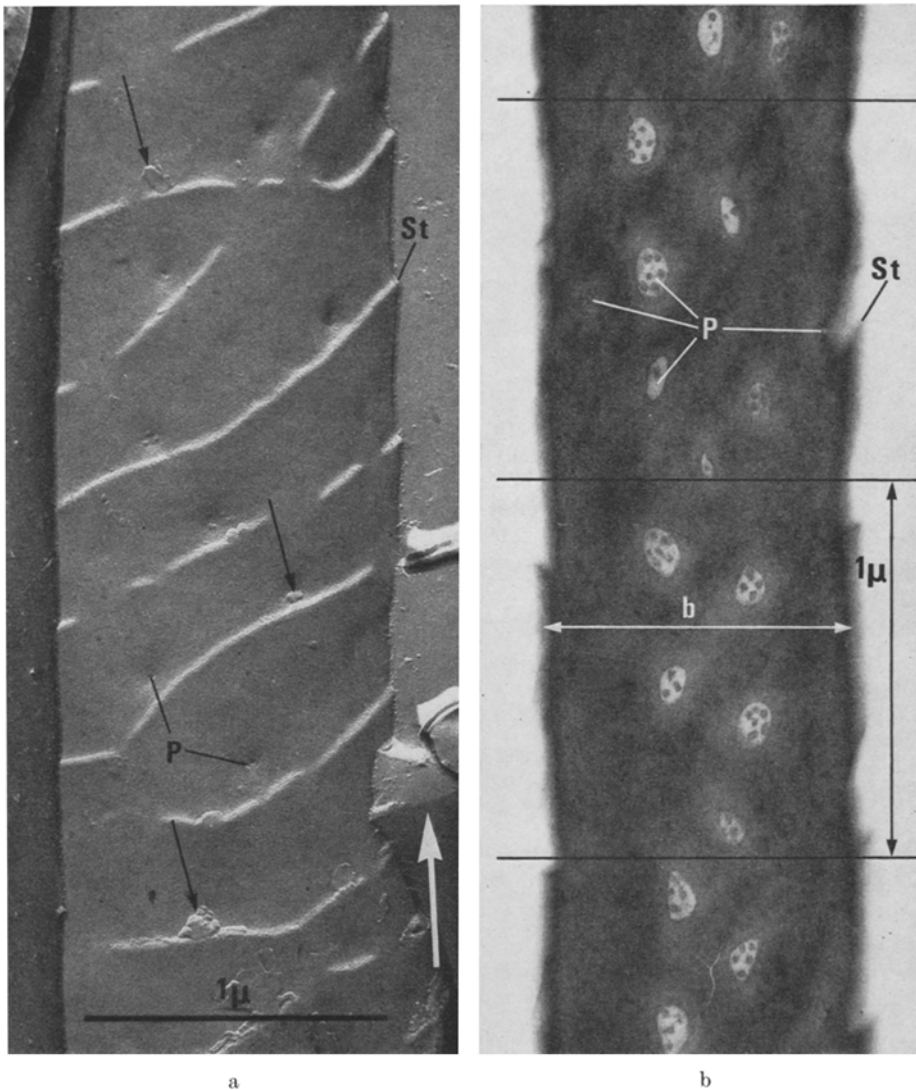


Abb. 11 a u. b. Langes S. trichodeum des Männchens: a Oberfläche des Sinneshaars (Abdruck eines Gefrierbruchs); die Pfeile deuten auf Reste einer dünnen Außenschicht hin, die beim Brechen der Probe größtenteils zusammen mit dem Umgebungseis abgeplatzt ist (vgl. Text); weißer Pfeil: Beschattungsrichtung; b tangentialer Längsschnitt durch die Haarwand zur Ermittlung der Porendichte (vgl. Text); die Geraden teilen den Schnitt in Zählfelder von $1\ \mu$ Länge; b Breite eines Zählfeldes; P Porensysteme in Aufsicht, bzw. Querschnitt; St Oberflächenstufen. — a 40000:1; b 50000:1

mit der Gefrierätzmethode auf den Sensillen nachgewiesen werden (Abb. 11 a). Der Belag ist resistent gegenüber Äthanol und Chloroform-Methanol (1:1), es kann sich also nicht um eine Wachs-schicht handeln (Steinbrecht und Kasang, 1972; vgl. auch Noirot und Noirot-Thimothée, 1969; Filshie, 1970).

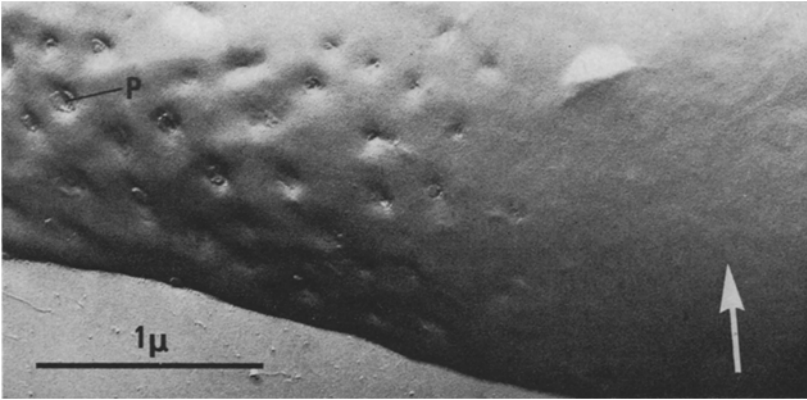


Abb. 12. Oberfläche des Sinneshaares bei einem großen *S. basiconicum* (Abdruck eines Gefrierbruchs). Die Poren (*P*) liegen sehr dicht und sind auch hier meist mit einem Rest der sonst abgeplatzten äußersten Epicuticula bedeckt (vgl. Abb. 11 a). Rechts im Bild ein Teil der porenfreien Haaroberfläche dicht über der Haarbasis; weißer Pfeil: Beschattungsrichtung. — 30000:1

2. Feinstruktur der Porensysteme

In der Reihenfolge von außen nach innen können folgende Elemente unterschieden werden (Abb. 13, 17):

Ein flacher *Porentrichter* führt in einen engen *Porenkanal*. Dieser erweitert sich nach 150–300 Å zu dem *Porenkessel*, dessen Boden durch die Stirnflächen mehrerer eng zusammengelagerter *Porentubuli* gebildet wird. Diese Tubuli verlaufen in einem weiten *Liquorkanal*, welcher in das Haarlumen mündet. Bei geeigneter Fixierung können die Porentubuli ebenfalls bis dorthin verfolgt werden, wo sie zum Teil in Kontakt mit der Plasmamembran der Dendriten endigen (Abb. 14, 15).

Die Wand des Porenkanals, nicht aber die des Liquorkanals, wird von der dichten Epicuticulaschicht L3 gebildet. Die Schichten L1 und L2 überdecken die Poren (Abb. 13–15), was auch aus den Gefrierätzabdrücken hervorgeht (Abb. 11 a). Die helle Schicht L2 füllt das Lumen der Porenkanäle aus und reicht bis zum Ansatzpunkt der Porentubuli. Möglicherweise setzt sie sich im Lumen der Porentubuli fort, da dieses eine ähnlich geringe Dichte und keine Abgrenzung zum Porenkanal aufweist. Allerdings ist das Erscheinungsbild der Porentubuli sehr von der Fixierung abhängig. Eine klare Tubulusstruktur ist in der Regel nur nach OsO_4 -Fixierung und auch da nur bis zu einer Entfernung von ~ 1000 Å vom äußeren Ansatzpunkt zu beobachten. Nach Glutaraldehydfixierung — gelegentlich aber auch nach OsO_4 — erscheinen anstelle der Porentubuli relativ diffuse Stränge (vgl. auch: Slifer and Sekhon, 1964: “pore filaments”, Hawke and Farley, 1971 a: “pore strands”). Während die Porentubuli der *S. basiconica* meist bereits nach Osmiumtetroxyd auf ihrer ganzen Länge erhalten bleiben (Abb. 15), gelingt dies bei den wesentlich längeren Porentubuli der *S. trichodea* (Abb. 14) in der Regel nur mit der Chromosmiumfixierung nach Dalton (Steinbrecht und Müller, 1971). Dies bedeutet nicht notwendigerweise, daß die stoffliche Zusammensetzung der Porentubuli von einem Sensillentyp zum anderen verschieden ist, sondern kann durch die unterschiedlichen räumlichen Verhältnisse bedingt sein.

Die Weite der Porenkanäle ist bei allen *S. trichodea* gleich (Durchmesser der engsten Stelle im Mittel ~ 85 Å, Extremwerte: 60–190 Å, $b_p \geq 83\%$), bei den basiconischen Sensillen ist sie größer (Mittel ~ 200 Å, Extrema: 80 bis

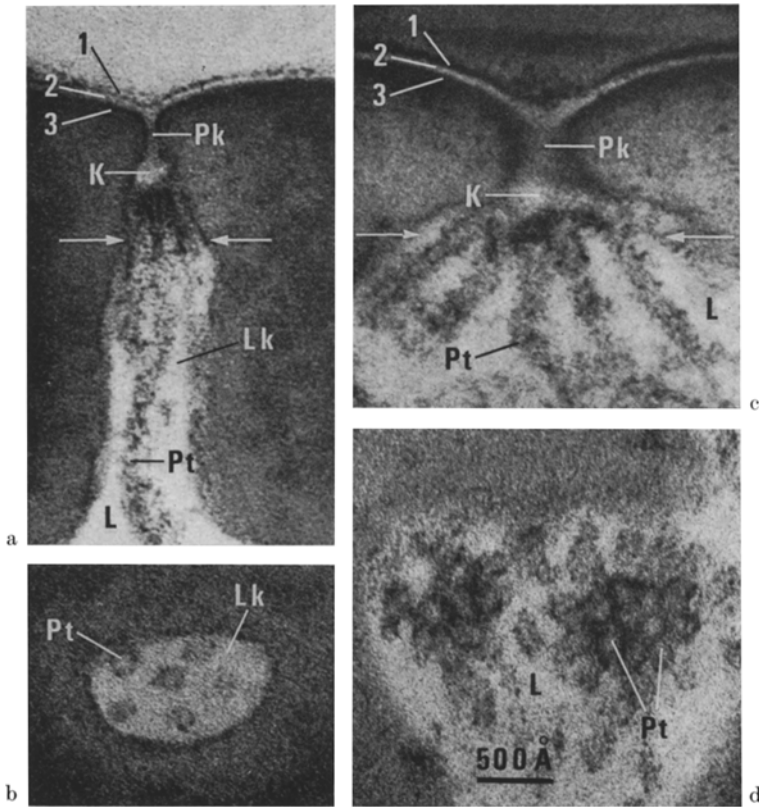


Abb. 13a—d. Die Porentubulussysteme der *S. trichodea* und *S. basiconica*. a Längsschnitt durch eine Pore (langes *S. trichodeum*); b Querschnitt durch den Liquorkanal einer Pore (langes *S. trichodeum*); c Längsschnitt durch eine Pore (großes *S. basiconicum*); d Querschnitt durch die Porentubuli zweier benachbarter Poren (großes *S. basiconicum*). Die Lage der Querschnitte b und d ist in a und c durch Pfeile angedeutet. Bei beiden Sensillentypen können die Oberflächenschichten L1, L2, L3 (1, 2, 3) der Epicuticula unterschieden werden. Die Porenkanäle (*Pk*) erweitern sich innen zu einem Porenkessel (*K*), dessen Boden durch die eng zusammenrückenden Porentubuli (*Pt*) gebildet wird. Bei den *S. trichodea* verlaufen diese in einem Liquorkanal (*Lk*), während sie bei den *S. basiconica* infolge der geringen Wandstärke der Sinneshaare sofort in das Haarlumen eintreten. *L* Sensillenliquor. — 200000:1

600 Å; $b_p \cong 82\%$). Der Liquorkanal mißt meist 500—1000 Å im Durchmesser, seine Länge hängt ab von der Wandstärke des Sinneshaars; bei den dünnwandigen *S. basiconica* verbleibt nur ein kurzer *Liquortrichter* (Abb. 17). Bei guter Erhaltung ist die Länge der Porentubuli bei den *S. basiconica* 0,07—0,1 μ , bei den halblangen *S. trichodea* I und II 0,1—0,5 μ und bei den langen *S. trichodea* 0,1 bis > 0,5 μ . Auch bei den besten Fixierungen ragten die Porentubuli nie weiter als 0,15 μ (im Mittel nur 0,05—0,08 μ) über den inneren Rand des Liquorkanals, bzw. -trichters in das Haarlumen hinein. Artefakte sind allerdings nicht auszuschließen.

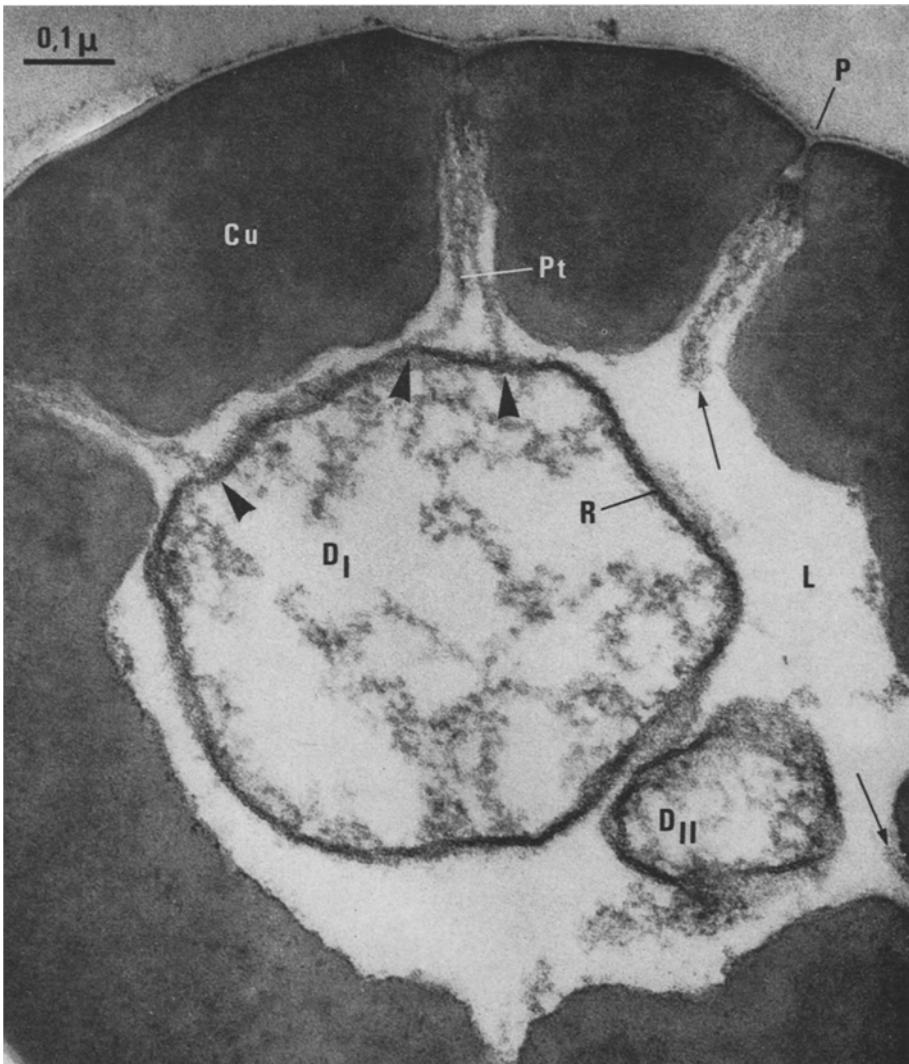


Abb. 14. Querschnitt durch den Spitzenbereich eines langen *S. trichodeum* nach Dalton-Fixierung. Nur mit dieser Fixierung konnten die Porentubuli (*Pt*) bei diesem Sensillentyp bis zur Kontaktstelle mit der Rezeptormembran (*R*) der Dendriten verfolgt werden (Pfeilspitzen). Andere Porentubuli endigen auch hier frei im Liquor (Pfeile) (vgl. Text). Der große Dendrit *D_I* erhält in der Regel weit mehr Tubuluskontakte als der kleine Dendrit *D_{II}*. *Cu* Cuticula; *L* Sensillenliquor; *P* Pore. — 120000:1

3. Zahl und Verteilung der Poren

Aus Schnittserien parallel zur Haarlängsachse wurden Tangentialschnitte durch die Haarwand (Abb. 11 b) ausgewählt und quer zur Haarlängsachse in Zählabschnitte von $s = 1 \mu$ Länge aufgeteilt. Der Abstand a der einzelnen Zählabschnitte zur Haarbasis wurde in Übersichtsaufnahmen ermittelt. Die Zahl der Poren pro Einheit der Haaroberfläche im Abstand a zur Haarbasis wird im folgenden als *Porendichte* P_a bezeichnet. Sie wird berechnet aus der

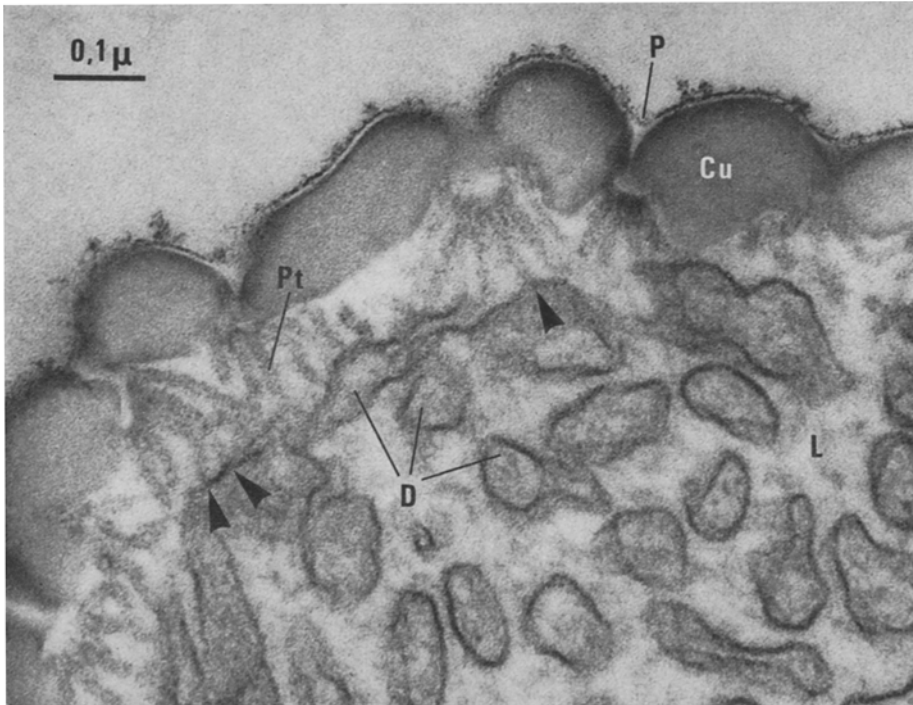


Abb. 15. Poren und Porentubuli bei einem großen *S. basiconicum*. Hier können auch nach normaler OsO_4 -Fixierung Kontakte zwischen Porentubuli (*Pt*) und der Membran der Dendritenäste (*D*) beobachtet werden (Pfeilspitzen). Die Porentubuli einer Pore strahlen quastenförmig in das Haarlumen ein und können auf verschiedene Dendritenäste treffen. Abkürzungen wie in Abb. 14. — 120000:1

Zahl der Poren-, bzw. Liquorkanalschnitte Z_a , der Länge s und mittleren Breite b_a des Zählfeldes sowie dem zugehörigen Haardurchmesser d_a nach der leicht abzuleitenden Formel:

$$P_a = \frac{Z_a}{s \cdot d_a \cdot \arcsin\left(\frac{b_a}{d_a}\right)} [\mu^{-2}]. \quad (1)$$

Hierbei ist berücksichtigt, daß der zu einem Zählfeld gehörende Teil der Haaroberfläche wegen deren Krümmung stets größer als das Zählfeld selbst ist, und zwar bei großer Wandstärke (*S. trichodea*!) je nach Schnitttiefe und Haardurchmesser bis zu 25%.

Bei der Fehlerabschätzung kann davon ausgegangen werden, daß die Ermittlung von Z_a bei hoher Vergrößerung praktisch fehlerfrei erfolgt und daß der hier besonders hohe Fehler der Durchmesserbestimmung (± 12 –25% ; Längsschnittserien!) nur geringfügig in das Endergebnis eingeht, da in erster Näherung gilt:

$$d \cdot \arcsin\left(\frac{b}{d}\right) \approx b \quad (2)$$

$\frac{4s}{s}$ wurde zu maximal $\pm 4\%$ abgeschätzt (s. Methodik), $\frac{\Delta b_a}{b_a}$ zu $\pm 12\%$ (wegen der unregelmäßigen Kanten der Anschnittprofile). Der relative Fehler der Porendichte $\frac{\Delta P_a}{P_a}$ liegt dann zwischen $\pm 16\%$ und $\pm 27\%$; im Mittel beträgt er $\pm 20\%$. Die Methode ist hinreichend genau, denn die Streuung der Einzelwerte in Abb. 16 ist wesentlich größer als der Meßfehler.

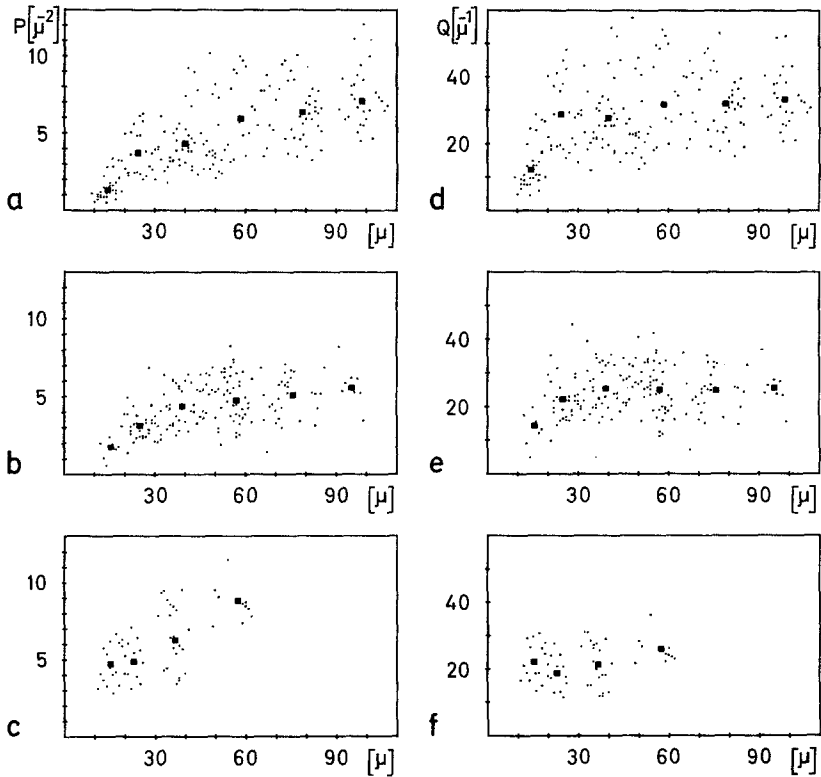


Abb. 16a—f. Verteilung der Poren auf den *S. trichodea*. a, d Lange *S. trichodea* des Männchens (205 Werte von 15 Sensillen und 4 Tieren); b, e lange *S. trichodea* des Weibchens (176 Werte, 9 Sensillen, 2 Tiere); c, f halblange *S. trichodea* I des Männchens (61 Werte, 4 Sensillen, 2 Tiere). Die *Abszisse* gibt in allen Diagrammen den Abstand a zur Haarbasis an. Die *Ordinate* ist in a, b, c die Porendichte (P Poren pro μ^2 Haaroberfläche), in d, e, f die Zahl der Poren pro Haarlängeneinheit (Q Porendichte \cdot Haarumfang). Die Quadrate stellen die Klassenmittel der Einzelwerte (Punkte) dar, die Klassenbreite ist anfangs 10μ , später 20μ . Während P mit steigendem Basisabstand bei allen Typen ansteigt, stellt Q auf weite Strecken einen konstanten Wert dar (s. Diskussion, IV)

a) *S. trichodea*. Abb. 16a—c zeigt die Abhängigkeit der Porendichte vom Abstand a zur Haarbasis für die langen *S. trichodea* beider Geschlechter und für die halblangen *S. trichodea* I des Männchens. Stichproben ergaben, daß die halblangen *S. trichodea* I des Weibchens von denen des Männchens nicht wesentlich verschieden sind. Auch bei den langen *S. trichodea* sind die Unterschiede zwischen den Geschlechtern nur im äußeren Drittel der Sinneshaare signifikant. Alle untersuchten *S. trichodea* haben einen porenlosen Basalbereich, die erste Pore liegt im Mittel 10μ von der Haarbasis entfernt. Weiter distal steigt die Porendichte erst schnell, dann langsamer an. Bei den halblangen *S. trichodea* ist der erste Anstieg wesentlich abrupter als bei den langen und die Porendichte erreicht wesentlich höhere Werte.

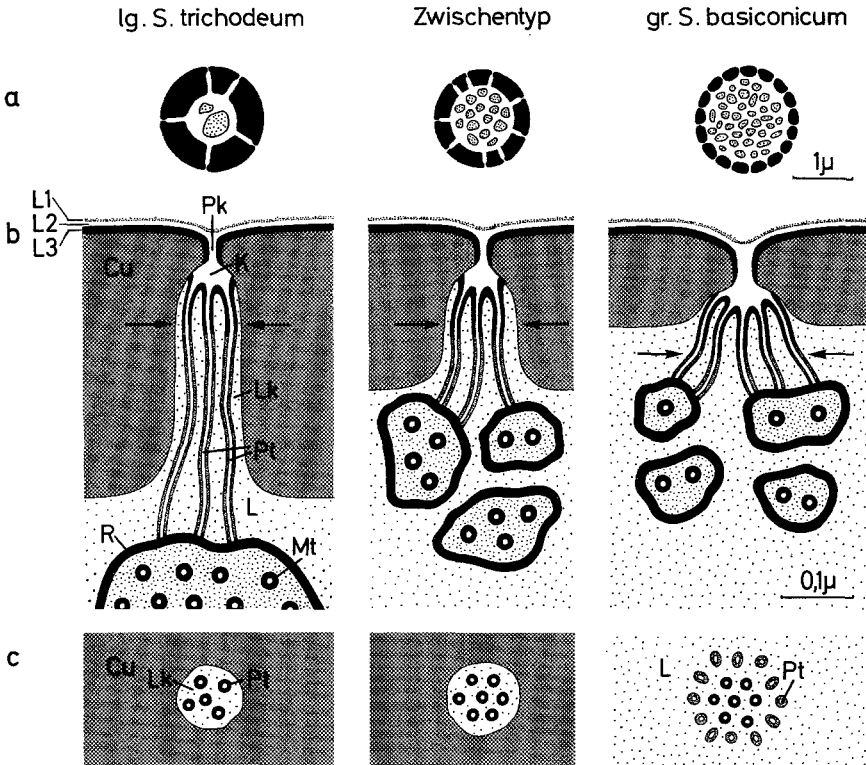


Abb. 17a—c. Schema der reizleitenden Systeme bei drei Sensillentypen des Seidenspinnermännchens (maßstabsgetreu nach Mittelwerten). a Querschnitt durch die Sinneshaare auf halber Haarlänge; schwarz: Cuticula; punktiert: Dendriten. b Längsschnitte und c Querschnitte durch die Porentubulussysteme. Die Schnittebene von c ist in b durch Pfeile angegeben. *Cu* Cuticula; *K* Porenkessel; *L1*, *L2*, *L3* Schichten der Epicuticula (s. Text); *L* Sensillenliquor; *Lk* Liquorkanal; *Mt* cytoplasmatische Mikrotubuli der Dendriten; *Pt* Porentubuli; *R* Rezeptormembran der Dendriten

Errechnet man aus Porendichte und zugehörigem Haarumfang die Zahl der Poren Q auf einer 1μ langen Haarzone (Abb. 16d—f), so zeigt sich, daß dieser Wert nach kurzem Anstieg konstant bleibt [der Regressionskoeffizient ist dann von Null nicht signifikant verschieden ($2\alpha > 10\%$, Gültigkeitsbereich s.u.)]. Mit anderen Worten: Die Zunahme der Porendichte geht hier nur auf die Abnahme des Haardurchmessers zurück. Der Mittelwert von Q im konstanten Bereich ist zudem bei allen drei untersuchten Haartypen sehr ähnlich im Vergleich zu den hohen Werten der *S. basiconica* und des Zwischentyps (s. Abschnitt 3b):

- ♂ lange *S. trichodea* ($a > 35 \mu$): $\bar{Q} = 32$ Poren/ μ
- ♀ lange *S. trichodea* ($a > 20 \mu$): $\bar{Q} = 25$ Poren/ μ
- ♂ halblange *S. trichodea* I ($a > 20 \mu$): $\bar{Q} = 22$ Poren/ μ

Aus Haaroberfläche und Porendichte, im konstanten Bereich auch aus Haarlänge und \bar{Q} , ergibt sich die Zahl der Poren pro Sensillum (Tabelle 3).

Tabelle 3. Repräsentativwerte für die Packungsdichte und Gesamtzahl der reizleitenden Strukturen auf den verschiedenen Sensillentypen von *Bombyx mori*

	S. trichodea				S. basiconica	
	lang		halb- lang I	halb- lang II	groß	klein
	♂	♀	♂	♂	♂	♂
Länge des Sinneshaars (μ)	100	90	50	40	20	10
Oberfläche des Haares (μ^2) (soweit mit Poren besetzt)	550	400	170	130	60	20
Poren/ μ^2	2—7	2—5	4—9	13	20	20
Poren pro Sensillum	2600	1800	900	1700	1200	400
Querschnittsfläche eines Porenkanals	$6,5 \cdot 10^{-5} \mu^2$		$6,5 \cdot 10^{-5} \mu^2$		$30 \cdot 10^{-5} \mu^2$	
Querschnittsfläche aller Porenkanäle in % der Haaroberfläche	0,03	0,03	0,04	0,08	0,6	
Porentubuli pro Pore	5	5	5	7	17	17
Porentubuli pro Sensillum	13000	9000	4500	12000	20500	7000
Sinneszellen pro Sensillum	2	2	2	1—3	3	1

b) Halblänge *S. trichodea II* und *S. basiconica*. Wegen der geringen Häufigkeit des Zwischentyps erhielt ich nur einen tangentialen Längsschnitt beim Männchen (a : 17–31 μ): Die mittlere Porendichte betrug ~ 13 Poren/ μ^2 (Extremwerte 9,8–16,4) und der Wert $Q \sim 65$ Poren/ μ . Derartige hohe Werte werden sonst nur von *S. basiconica* erreicht.

Bei den *S. basiconica* sind tangentiale Längsschnitte infolge der extrem geringen Wandstärke, der Kleinheit der Sensillen und ihrer gekrümmten Form nie zustande gekommen. Auf Schrägschnitten und Oberflächenabdrücken wurden Porendichtewerte von 12–30 (Mittelwert ~ 20) Poren/ μ^2 gefunden. Dies ergibt bei den großen *S. basiconica* ~ 110 und bei den kleinen ~ 75 Poren pro Haarlängeneinheit, also drei- bis viermal so viel wie bei den *S. trichodea* (s. o.) Auch hier ist stets ein basaler Haarabschnitt von 5–10 μ Länge porenlos. Der Übergang zum porenbesetzten Teil der Haaroberfläche ist ziemlich scharf (Abb. 12).

4. Zahl der Porentubuli und Tubuluskontakte

Bei den *S. trichodea* (mit Ausnahme des Zwischentyps) werden weitaus am häufigsten 5 Porentubuli pro Pore gezählt (in 42–49% aller Fälle), unabhängig von der Lage auf dem Sensillum, dem Untertyp oder dem Geschlecht. Weniger als 4 und mehr als 6 Porentubuli pro Pore treten selten auf (z. B. bei den langen *S. trichodea* des Männchens in nur 11% der untersuchten Fälle).

Bei den halblangen *S. trichodea II* fanden sich fast immer 7 oder 8 Porentubuli pro Pore. Bei den *S. basiconica* ist die Variationsbreite wesentlich größer; sie reicht von 12–23 Porentubuli pro Pore. Hier deutet sich eine zweigipflige Verteilung an mit den Maxima bei ~ 13 und ~ 20 Porentubuli pro Pore, die Zahlen sind jedoch wegen der geringen Länge der Tubuli und ihres quastenartigen Ausstrahlens vom Porenkessel auf Dünnschnitten nur sehr ungenau zu ermitteln.

Repräsentativwerte für die Gesamtzahl der Poren und Porentubuli auf den verschiedenen Typen der Riechsensillen von *Bombyx* finden sich in Tabelle 3. Trotz ihrer geringen Oberfläche haben die *S. basiconica* gleich viel oder sogar

mehr Porentubuli als die *S. trichodea*. Es fällt ferner auf, daß die Zahl der Porentubuli bei den großen *S. basiconica* ungefähr dreimal so groß ist wie bei den kleinen; das heißt, die mittlere Zahl der Porentubuli pro Sinneszelle ist etwa gleich ($\sigma \sim 7000$, $\varphi \sim 13000$).

Wichtiger als die Gesamtzahl ist der Anteil der Porentubuli, der auf den Dendriten endigt, und die Verteilung dieser *Tubuluskontakte* innerhalb des Sensillums. Da die Rezeptorfortsätze mit den Porentubuli während der Ontogenese erst sekundär in Kontakt treten können (Steinbrecht und Müller, 1971; Ernst, 1972), sind frei im Liquor endende Tubuli zu erwarten. Deren Anteil kann allerdings auf den vorliegenden Aufnahmen durch artefiziell gelöste Kontakte stark erhöht sein und eine quantitative Auswertung ist vorerst nicht sinnvoll. Sofern auf diesen Bildern die Tubuli nicht außerdem artefiziell verkürzt sind, sondern wirklich nur eine kurze Strecke in das Haarlumen hineinragen (s.S. 551 und Abb. 14), kann man jedoch voraussagen, daß nur da viele Tubuluskontakte auftreten, wo die Dendriten in der Nähe der Haarwand liegen. Das ist bei den *S. basiconica* infolge der Dendritenverzweigung fast überall der Fall, bei den *S. trichodea* aber nur im englumigen Haarspitzenbereich; in basalen Haarabschnitten liegt dagegen nur selten ein Dendrit in „Reichweite“ der Porentubuli (Abb. 2).

Mit den vorliegenden Daten von Tubuluslänge, Dendriten- und Haarlumendurchmesser wurden Modellversuche angestellt zur Ermittlung der Wahrscheinlichkeit von Tubuluskontakten in verschiedenen Haarbereichen. Demnach kann bei zufallsverteilter Lage der Dendriten in einem langen *S. trichodeum* 20 μ über der Haarbasis Dendrit I nur mit 7,7 % aller Porentubuli in Kontakt treten, Dendrit II sogar nur mit 4,3 %. Im Haarspitzenbereich erreicht Dendrit I dagegen 40 % und Dendrit II 13 % der Tubuli.

Die Verteilung der Tubuluskontakte auf die beiden Rezeptorfortsätze der langen *S. trichodea* wurde nach Dalton-Fixierung quantitativ ausgewertet, da das Verteilungsverhältnis sich durch artefiziell getrennte Kontakte nicht notwendigerweise verschieben muß. Von 139 Tubuluskontakten auf 86 Querschnitten in vornehmlich distalen Haarregionen wurden 102 (73 %) auf der Membran des dickeren Dendriten I und nur 37 (27 %) auf Dendrit II beobachtet. Die Verteilung der Kontakte auf die beiden Rezeptorfortsätze entspricht demnach nicht deren Oberflächenverhältnis ($\sim 2:1$), sondern begünstigt in noch stärkerem Maße den dickeren Dendriten, was auch die Modellversuche (s. o.) ergeben hatten.

D. Diskussion

I. Sensillentypen und Nomenclatur

Obwohl der hier neubeschriebene Zwischentyp sowohl Eigenschaften der *S. trichodea* wie der *S. basiconica* hat, sprechen einige Gründe gegen die Einführung einer neuen Typenbezeichnung. Die *S. trichodea* und *S. basiconica* weisen ohnehin nur geringfügige Unterschiede auf; eine Zusammenlegung in einen gemeinsamen Typ wäre aufgrund der Feinstruktur der Reizleitungssysteme naheliegender als die Einführung eines dritten ähnlichen Typs. Ferner geht die bisherige Klassifizierung der Sensillen im wesentlichen von der Form der Organe aus und dies ist auch bei der elektrophysiologischen Funktionsaufklärung von Vorteil, wo man auf lichtmikroskopisch erkennbare, äußere Merkmale angewiesen ist, wie Lage, Bau und Größe der Sinneshaare. Die Art der Innervierung kann nur elektronenmikroskopisch eindeutig festgestellt werden und liefert dann in vielen Fällen ein brauchbares Hilfskriterium. Bereits bei den *S. trichodea* von *Bombyx* zeigt sich jedoch eine Tendenz zu stärkerer Verzweigung der Dendriten mit abnehmender Haarlänge, was möglicherweise den Zweck einer Angleichung der Kabel-

eigenschaften der Dendriten an das kürzere Sinneshaar hat (Kaissling, 1971). Andererseits wurden bei *S. basiconica* der Bettwanze, *Cimex lectularius*, Sensillen gefunden, die von sehr vielen Sinneszellen mit unverzweigten Dendriten innerviert werden (Levinson, Müller und Steinbrecht, unveröff.). Über die Porendichte liegen noch zu wenig Vergleichsdaten vor, daß sie als Einteilungskriterium dienen könnte. Ich möchte deshalb den Zwischentyp unter höherer Wertung der Form und Größe des Sinneshaares (schlanke Haarform, zur Spitze hin sich ständig verjüngend bei gleichzeitiger Abnahme der Wandstärke) den *S. trichodea* zuordnen und von den *S. basiconica* (gedrungen und mehr zylindrische Haarform mit stumpfer Spitze, Wandstärke überall gering) absetzen, trotz der Verzweigung der Dendriten und der relativ hohen Porendichte.

II. Struktur und Funktion der *Sensilla trichodea*

Nur die langen *S. trichodea* sind elektrophysiologisch eingehend untersucht. Beim Seidenspinnermännchen antworten die Sinneszellen dieser Sensillen stets und mit hoher Selektivität auf Bombykol, das weibliche Sexualpheromon. Priesner (unveröff.) unterschied nach dem Reaktionsverlauf auf Bombykol mehrere „Reaktionstypen“ mit unterschiedlichem quantitativen Arbeitsbereich. Besonders häufig sind ein hochempfindlicher Typ A mit mehr tonischer und ein weniger empfindlicher Typ B mit mehr phasischer Reaktionsweise. Typ B hat — unabhängig von der Lage der extrazellulär ableitenden Elektroden — gegenüber A stets kürzere Reaktionszeiten und wesentlich geringere Amplituden der Nervenimpulse.

Ursprünglich wurde für Typ A eine wesentlich größere Häufigkeit (80%) angenommen als für Typ B (Kaissling und Priesner, 1970). Mehrere Punkte sprechen jedoch dafür, daß in jedem langen *S. trichodeum* des Männchens in der Regel je eine Zelle vom Typ A und Typ B vorkommt. Einerseits konnte morphologisch gezeigt werden, daß diese Sensillen praktisch ausschließlich zweizellig sind. Andererseits lassen sich elektrophysiologisch die Zellen vom Typ B erfahrungsgemäß viel schlechter erfassen, da ihre Impulsamplitude verschwindend klein sein kann; wenn sie jedoch auftreten, dann überwiegend in Kombination mit Reaktionstyp A (Priesner, pers. Mitt.). Die relativ häufigen Ableitungen, bei denen nur ein Typ beobachtet wurde, stammen demnach wahrscheinlich nicht von einzelligen Sensillen, sondern von solchen, bei denen die zweite Zelle nicht erfaßt wurde.

Inwieweit können nun die beiden Rezeptorfortsätze in den langen *S. trichodea* aufgrund ihrer morphologischen Unterschiede den physiologischen Reaktionstypen zugeordnet werden? Die unterschiedlichen Dendritendurchmesser bedingen unterschiedliche Kabeleigenschaften (vgl. Lewis, 1970; Kaissling, 1971); wie sich diese auf die Empfindlichkeit und den Reaktionsverlauf der Rezeptoren auswirken, kann jedoch ohne Kenntnis der Widerstandsverhältnisse der Membranen, des Cytoplasmas und des Liquors nicht vorausgesagt werden. Die feste Beziehung zwischen Impulsamplitude und Funktion der beiden Rezeptorzellen („Ableitcharakteristik“, Waldow, 1970) könnte ihr morphologisches Korrelat in der Durchmesserdifferenz der beiden Dendriten, vornehmlich der Innenglieder, haben, da die Höhe extrazellulär abgeleiteter Nervenimpulse nach Bullock und Horridge (1965, S. 145) systematisch mit dem Faserdurchmesser variiert (vgl. auch Young, 1970). Auch die starke Assymetrie der Reizzuleitung (s.S. 557) spricht dafür, daß Dendrit I zur empfindlichen Zelle A und Dendrit II zur weniger empfindlichen Zelle B gehört.

Während den *Weibchen* vieler Saturnidenarten die langen *S. trichodea* mit den Lockstoffrezeptoren völlig fehlen (Boeckh *et al.*, 1960; Schneider *et al.*, 1964), ist der Sexualdimorphismus bei *Bombyx* weniger ausgeprägt (Steinbrecht, 1970). In der Funktion bestehen jedoch tiefgreifende Unterschiede: Beim Seidenspinnerweibchen reagieren die Rezeptorzellen der langen *S. trichodea* auf Bombykol nur bei unphysiologisch hoher Reizstärke und mit geringerer Selektivität (keine Unterscheidung der Isomeren). Von einer großen Zahl getesteter Verbindungen wirken Linalool am besten auf Zelle A, Benzoesäure u. a. auf Zelle B. Die Schwellenkonzentration liegt jedoch in beiden Fällen mehrere Größenordnungen über der von Bombykol bei den Lockstoffrezeptoren des Männchens. Die beiden Zelltypen kommen meist gemeinsam in einem Sensillum vor; Zelle B hat stets eine kleinere Amplitude und eine fünf- bis zehnmals größere Reaktionszeit der Nervenimpulse als Zelle A. Dieser Unterschied der Reaktionszeiten ist wesentlich ausgeprägter als der gegenseitige beim Männchen (Priesner, in Vorb.).

Wenn die Ableitcharakteristik der beiden Rezeptorzellen auf dem Durchmesserunterschied der Dendriten beruht (s. o.), darf auch beim Weibchen Dendrit I der Zelle A und Dendrit II der Zelle B zugeordnet werden. Sofern das Rezeptorpotential der Zelle B eine ähnlich große Reaktionszeit wie die Nervenimpulse haben, könnte dies mit der besonders ungünstigen Reizleitung zu dem kurzen Dendriten II zusammenhängen. Für die unterschiedliche Spezifität männlicher und weiblicher *S. trichodea* gibt es erwartungsgemäß kein morphologisch erkennbares Korrelat.

In Vorversuchen wurden Reaktionen auf Bombykol auch bei halblangen *S. trichodea* des *Bombyx*-Männchens registriert, eine Unterscheidung der beiden Untertypen I und II bei der Lokalisation der Elektrodenlage ist allerdings derzeit nicht möglich.

III. Porentubuli und epicuticuläre Filamente

Porentubuli und verwandte Strukturen beschränken sich nicht auf die Riechorgane der Insekten. Tubuli oder Filamente ähnlichen Durchmessers und ähnlicher Kontrasteigenschaften («filaments épicuticulaires», Noirot und Noirot-Thimothée, 1969; «epicuticular filaments», Filshie, 1970) scheinen in der Insektenepicuticula weit verbreitet zu sein. Sie wurden zunächst in der Cuticula verschiedener Drüsenepithelien beobachtet, wo sie meist besonders zahlreich auftreten und vermutlich bei der Extrusion von Wachsen (Locke, 1960, 1961), wachsähnlichen Pheromonen (Lockstoffdrüse des Seidenspinnerweibchens, Steinbrecht, 1964), oder Chinonen (Eisner *et al.*, 1964) eine Rolle spielen. Auch für die Enddarmcuticula von Insekten ist die große Häufigkeit epicuticulärer Filamente typisch (Noirot und Noirot-Thimothée, 1969); hier ist an einen Zusammenhang mit der Resorption von Stoffen zu denken. Vereinzelt finden sich schließlich auch in der Epicuticula der nicht spezialisierten Körperdecke, wo Brück und Komnick (1971) das Eindringen von anorganischem Phosphat entlang dieser Strukturen demonstrieren konnten.

Zwar ist die Diskussion um die stoffliche Zusammensetzung und die funktionelle Bedeutung der epicuticulären Filamente noch nicht abgeschlossen (Noirot und Noirot-Thimothée, 1969; Filshie, 1970; Locke und Krishnan, 1971), doch erscheint es ziemlich naheliegend, daß auch die Porentubuli der Riechsensillen

auf solche im allgemeinen Bauplan der Insekten cuticula bereits vorgesehenen Penetrationsbahnen zurückgehen (vgl. Locke, 1965). In diesem Zusammenhang muß auf das Vorkommen epicuticulärer Filamente in nicht innervierten Setae und verschiedenen kontaktchemo- und mechanorezeptorischen *S. chaetica* hingewiesen werden (Blaney und Chapman, 1969; Gnatzy und Schmidt, 1972; Zacharuk und Blue, 1971). Dort stehen jedoch die Filamente in keinem Fall in einer engen räumlichen Beziehung zu den Rezeptorfortsätzen. Das gleiche gilt für die olfaktorischen *S. coeloconica*, die andersartige Reizleitungsstrukturen besitzen (Steinbrecht, 1969 b; Meinecke, in Vorb.). Bei den meisten olfaktorischen Sensillen (*S. trichodea*, *basiconica*, *placodea*) endigen dagegen die Porentubuli in der Nähe der Rezeptormembran oder berühren diese sogar, so daß sie früher irrtümlicherweise als feinste Ausläufer der Rezeptoren gedeutet wurden (s. Diskussion bei Ernst, 1969). Die Reizleitungsfunktion der Porentubuli wird weiter gestützt durch Tracerversuche, bei denen das Eindringen außen applizierter Substanzen in die Porentubulussysteme demonstriert werden konnte (Ernst, 1969). Dabei ist offensichtlich nicht nur die Partikelgröße, sondern auch die stoffliche Natur (Lipidlöslichkeit) der Tracersubstanz von Bedeutung (Hawke und Farley, 1971 b).

IV. Porenverteilung und Morphogenese

Aus der Ontogenese der basiconischen Sensillen des Aaskäfers, *Necrophorus* (Ernst, 1969, 1972), ist bekannt, daß die Porensysteme zusammen mit der Cuticula der Sinneshaare von der trichogenen Zelle angelegt werden. Bereits bei der Abscheidung der ersten im Elektronenmikroskop erkennbaren Cuticulaschicht, der sog. Cuticulinschicht (Locke, 1966), werden auch Lage, Größe und Form der Poren festgelegt. Der porenlose Sockel dieser Sensillen wird dagegen von der tormogenen Zelle gebildet.

Es liegt nahe, daß die Entwicklung der Riechsinnshaare von *Bombyx* im wesentlichen analog verläuft. Die Form der *S. trichodea* läßt auf ein apikales Wachstum der trichogenen Zelle mit anschließender Formstabilisation schließen (Lees und Picken, 1945; Steinbrecht, 1970). Da diese Formstabilisation wohl auch hier auf der Abscheidung der Cuticulinschicht beruht (vgl. Locke, 1966), müßte somit die Poreninduktion ebenfalls succedan in apikaler Richtung erfolgen. Die Zunahme der Porendichte zur Haarspitze hin zeigt, daß dieser Prozeß weitgehend unabhängig von der Größe der zu versorgenden Haaroberfläche ist. Es hat vielmehr den Anschein, als ob primär die Anzahl der Poren pro *Haarlängeneinheit* festgelegt wird und die Poren sich dann ohne regelmäßige Ordnung je nach Oberfläche des Abschnitts mehr oder weniger dicht verteilen. Dafür spricht, daß diese Anzahl bei den *S. trichodea* stets bald einen konstanten Endwert erreicht, der selbst bei den halblangen *S. trichodea* I von dem der langen *S. trichodea* nicht wesentlich abweicht, trotz der starken Größenunterschiede (s. S. 555).

Erst bei Sensillen mit extrem hohen Porendichten bilden die Poren ein regelmäßiges Muster auf der Oberfläche des Sinneshaars [triagonale Anordnung auf den *S. basiconica* von *Necrophorus*, Porendichte: $100 \mu^{-2}$ (Ernst, 1969)]; äquidistante Reihung auf den porentragenden Teilen der *S. placodea* der Honigbiene, Porendichte: $125 \mu^{-2}$ (Steinbrecht, unveröff., zit. bei Kaissling, 1971). Weder bei

diesen noch bei Sensillen mit unregelmäßiger Porenverteilung wird ein Mindestabstand von 0,05—0,1 μ zwischen benachbarten Poren unterschritten. Die regelmäßigen Porenmuster dürften demnach das Ergebnis maximaler Packungsdichte bei vorgegebenem Mindestabstand der Elemente sein.

V. Weg, Geschwindigkeit und Mechanismus der Reizleitung

Der erste Schritt der Reizleitung besteht in der Adsorption der Duftmoleküle auf der Oberfläche der Sinneshaare. Die langen S. trichodea des Seidenspinners sind dabei besonders begünstigt, denn sie erhalten über 80% des von der Antenne adsorbierten Bombykols (Steinbrecht und Kasang, 1972). Nach Kaissling und Priesner (1970) gelangt bei schwachen Reizen die Mehrzahl dieser Moleküle zu einer Wirkung auf die Rezeptorzellen. Die Summe aller Porenquerschnitte beträgt jedoch nicht einmal ein Tausendstel der Gesamtoberfläche dieser Sensillen (Tabelle 3). Daraus folgt eindeutig, daß auch Moleküle, die zwischen den Poren auf das Sinneshaar aufgetroffen sind, der Rezeptormembran zugeleitet werden.

Als Transportmechanismus kann Diffusion angenommen werden, solange die Diffusionszeiten kürzer sind als die experimentell gefundenen Reaktionszeiten der Rezeptorzellen. Adam und Delbrück (1968) haben Formeln zur Berechnung der Diffusionszeit zu einem Ziel, dessen Ausdehnung relativ zum Diffusionsraum klein ist, abgeleitet. Sie konnten zeigen, wie stark diese Zeit verkürzt wird, wenn statt dreidimensionaler eine zwei- oder eindimensionale Diffusion erfolgt. Die Feinstruktur der Sensillencuticula kann in diesem Sinne gedeutet werden. Die sehr dünnen äußeren Schichten der Epicuticula bieten sich an als Diffusionsraum für eine zweidimensionale Diffusion der Reizmoleküle vom Ort ihres Auftreffens bis zu einer Pore, die Strukturen der Porentubulussysteme für eine anschließende eindimensionale Diffusion von der äußeren Porenöffnung zur Rezeptormembran. Für die Dimensionalität der Diffusion ist es dabei gleichgültig, ob diese auf einer Oberfläche oder innerhalb einer dünnen Schicht (2-D-Diffusion), bzw. ob sie bei einem engen Tubulus in dessen Lumen, Wand oder entlang der Grenzfläche zwischen beiden verläuft (1-D-Diffusion). Schicht L2, die sich im Lumen der Porenkanäle und vielleicht auch noch im Lumen der Porentubuli fortsetzt, könnte als Diffusionsraum für beide Abschnitte der Reizleitung in Frage kommen.

Für die mittlere Diffusionszeit $\tau^{(i)}$ in den beiden Diffusionsteilräumen $b^{(i)}$ mit (i) als Dimensionalität und $D^{(i)}$ als Diffusionskoeffizient gilt nach Adam und Delbrück (1968)

$$\tau^{(2)} = \frac{(b^{(2)})^2}{D^{(2)}} \cdot \frac{1}{y^2} \quad (3)$$

und

$$\tau^{(1)} = \frac{(b^{(1)})^2}{D^{(1)}} \cdot \frac{1}{3}. \quad (4)$$

Für den Zielfindungsfaktor $1/y^2$ der zweidimensionalen Diffusion gilt nach den zit. Autoren die Näherung

$$\frac{1}{y^2} \approx 1,15 \log_{10} \left(\frac{b^{(2)}}{a} \right) - 0,25, \quad (5)$$

sofern die Ausdehnung a des Ziels (hier Porenradius) klein ist gegenüber $b^{(2)}$. Die Größe der Diffusionsräume $b^{(1)}$ ergibt sich aus den morphologischen Daten. Aus der Porendichte P erhält man

$$b^{(2)} = \sqrt{\frac{1}{P \cdot \pi}}. \quad (6)$$

$b^{(1)}$ setzt sich additiv aus der Länge von Porenkanal und Porentubulus zusammen. Wie im folgenden erläutert, gestatten Diffusionsexperimente eine erste Abschätzung des Diffusionskoeffizienten $D^{(1)}$:

$$D^{(1)} \geq 5 \cdot 10^{-7} \text{ [cm}^2 \text{ sec}^{-1}\text{]}.$$

Ausgehend von der Beobachtung, daß bereits 40 sec nach Reizende die Hälfte der auf den Sinneshaaren adsorbierten, radioaktiven Bombykolmoleküle auf die Antennenäste gelangt sind, wurde ein eindimensionaler, mittlerer Diffusionskoeffizient entlang der Haarlängsachse errechnet:

$$\bar{D}^{(1)} = 5 \cdot 10^{-7} \text{ [cm}^2 \text{ sec}^{-1}\text{]}.$$

Dieser Wert kann als untere Grenze für $D^{(2)}$ von Bombykol auf der Sensillenoberfläche gelten, sofern die Moleküle in dem beschriebenen Versuch entlang der Haaroberfläche auf die Antennenäste diffundiert sind. Für diese Annahme spricht, daß Diffusionsversuche mit toten, ausgetrockneten Antennen keine wesentlich verschiedenen Ergebnisse brachten. Ferner lagen die Reizintensitäten ($\sim 10^{11}$ Moleküle pro Antenne und sec) bereits im Sättigungsbereich der Rezeptorantwort (Kaissling, 1972). Es ist vorstellbar, daß ein großer Teil der Moleküle nicht gewirkt hat und auf der Haaroberfläche abdiffundiert ist. Zwischen den Porentubuli und den äußeren Epicuticulaschichten besteht nicht nur eine enge räumliche Beziehung, sondern vermutlich auch eine morphogenetische und stoffliche Verwandtschaft (vgl. Locke, 1965; Locke und Krishnan, 1971). Deshalb soll näherungsweise

$$D^{(1)} \approx D^{(2)}$$

gesetzt werden, zumal es sich um Minimalwerte handelt, welche im Vergleich zu bekannten Diffusionskoeffizienten sehr niedrig sind (Steinbrecht und Kasang, 1972; Kasang, 1973).

Die nach den oben genannten Formeln berechneten Diffusionszeiten sind in Abb. 18 graphisch dargestellt. Der große Einfluß von Porendichte und Wandstärke eines Sensillum auf die Reizleitungszeit geht daraus anschaulich hervor. Bei anderen Diffusionskoeffizienten würden sich nur die Absolutzeiten, nicht aber der Kurvenverlauf ändern. Eine Berechnung der Gesamtdiffusionszeit $\tau^{(2,1)}$ ist schwierig, weil an der Grenze zwischen zwei- und eindimensionaler Diffusion, d.h. im Bereich der äußeren Porenmündung, eine zeitabhängige Randbedingung vorläge. Aber selbst bei Durchrechnung dieses Falles würde sich $\tau^{(2,1)}$ in der Größenordnung der Summe von $\tau^{(2)}$ und $\tau^{(1)}$ ergeben (Adam, pers. Mitteilung). Unter Annahme eines passiven Transports durch Diffusion ist demnach die Reizleitungszeit bei den langen S. trichodea des Seidenspinnermännchens kürzer als die Reaktionszeit des Rezeptorpotentials, die auch bei starken Reizen nicht unter 10 msec sinkt (Priesner, pers. Mitt.).

Viele Fragen im Zusammenhang mit den Reizleitungsstrukturen stehen jedoch noch offen und bedürfen vor allem neuer experimenteller Daten zu ihrer Beantwortung:

1. Haben die Oberflächenstufen der S. trichodea, in deren Nähe die Poren liegen, einen kanalisierenden und damit beschleunigenden Effekt auf den ersten Abschnitt der Reizleitung durch Reduktion der zweidimensionalen auf eine eindimensionale Diffusion?

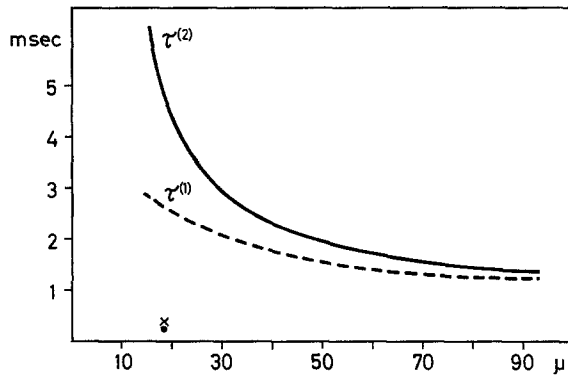


Abb. 18. Diffusionszeiten der Reizleitung bei Riechsensillen des Seidenspinnermännchens, berechnet aus Porendichte und Porentubuluslänge unter Zugrundelegung eines einheitlichen Diffusionskoeffizienten $D^{(1)} = 5 \cdot 10^{-7} / \text{cm}^2 \text{sec}^{-1}$ (vgl. Text). Abszisse: Abstand von der Haarbasis; Kurvenzüge: lange *S. trichodea*. $\tau^{(2)}$ gibt die mittlere Diffusionszeit vom Auftreffen des Duftmoleküls bis zur äußeren Öffnung einer Pore an, $\tau^{(1)}$ von dort bis zur Rezeptormembran. Bei den *S. basiconica* sind die Werte für $\tau^{(2)}$ (Punkt) und $\tau^{(1)}$ (Kreuz) infolge der hohen Porendichte und geringen Wandstärke dieser Sensillen wesentlich niedriger und bleiben relativ konstant

2. Liegen die Orte der Reiz-Erregungstransduktion (Acceptoren) in unmittelbarer Nähe der Tubuluskontakte und müssen die Duftmoleküle noch auf der Rezeptormembran zu den Acceptoren diffundieren?

3. Was geschieht mit den Reizmolekeln, die in frei endende Porentubuli eindringen? Müssen diese in den Liquor übertreten, um die Dendriten in dreidimensionaler Diffusion zu erreichen? Oder kehren sie an die Oberfläche zurück, um in einen anderen Tubulus einzudringen? Beides würde die effektive Reizleitungszeit erheblich verlängern. Möglicherweise gehen diese Moleküle für die Rezeptorerregung verloren.

4. Welche Folgerungen ergeben sich aus der Zunahme der Reizleitungszeit von der Haarspitze zur Haarbasis bei den *S. trichodea*, welche wahrscheinlich durch eine abnehmende Häufigkeit der Tubuluskontakte noch sehr verstärkt wird? Der Zeitverlauf der effektiven Reizintensität am Dendriten muß jedenfalls in den verschiedenen Haarregionen ganz unterschiedlich sein. Dies könnte eine höhere Empfindlichkeit der Dendriten im Haarspitzenbereich vortäuschen.

5. Worin besteht die funktionelle Bedeutung der hohen Poren- und Porentubulusdichten der *S. basiconica*? Kaissling (1971) nimmt an, daß eine bestimmte Mindestzahl von Porentubuli pro Sinneszelle erforderlich ist, um eine gute Unterschiedsempfindlichkeit für Duftkonzentrationen zu garantieren. Damit wird ein begrenzender Einfluß der Reizleitung auf den quantitativen Arbeitsbereich der Rezeptorzellen impliziert.

Wie aus der Diskussion hervorgeht, sind Antworten auf derartige Fragen nur aus einer engen Verknüpfung morphologischer, physiologischer und biochemischer Arbeitsmethoden zu erwarten.

Literatur

- Adam, G., Delbrück, M.: Reduction of dimensionality in biological diffusion processes. In: Structural chemistry and molecular biology: a volume dedicated to Linus Pauling by his students, colleagues, and friends (A. Rich and N. Davidson, eds.), p. 198—215. San Francisco: Freeman 1968.
- Blaney, W. M., Chapman, R. F.: The fine structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera, Acrididae). *Z. Zellforsch.* **99**, 74—97 (1969).

- Boeckh, J., Kaissling, K.-E., Schneider, D.: Sensillen und Bau der Antennengeißel von *Telea polyphemus* (Vergleiche mit weiteren Saturniden: *Antheraea*, *Platysamia*, *Philosamia*). Zool. Jb. Abt. Anat. **78**, 559—584 (1960).
- Brück, E., Komnick, H.: Histochemischer Nachweis der Penetrationswege von Salzlösungen durch die isolierte Insektencuticula. J. Insect. Physiol. **17**, 2027—2034 (1971).
- Bullock, Th. H., Horridge, G. A.: Structure and function in the nervous systems of invertebrates. San Francisco-London: W. H. Freeman & Co. 1965.
- Eisner, T., McHenry, F., Salpeter, M. M.: Defense mechanisms of arthropods XV. Morphology of the quinone-producing glands of a tenebrionid beetle (*Eleodes longicollis* Lee). J. Morph. **115**, 355—399 (1964).
- Ernst, K.-D.: Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera). Z. Zellforsch. **94**, 72—102 (1969).
- Ernst, K.-D.: Die Ontogenie der basicionischen Riechsensillen auf der Antenne von *Necrophorus* (Coleoptera). Z. Zellforsch. **129**, 217—236 (1972).
- Filshie, B. K.: The resistance of epicuticular components of an insect to extraction with lipid solvents. Tissue and Cell **2**, 181—190 (1970).
- Frisch, D., Everingham, J. W.: Fine structure of crab olfactory cilia: non-chemical fixation; environmental effects. In: Olfaction and taste IV (D. Schneider, ed.), p. 5—12. Stuttgart: Wiss. Verlagsges. 1972.
- Geigy, J. R., ed.: Wissenschaftliche Tabellen, 7. Aufl. Basel: J. R. Geigy A. G. (1968).
- Gnatzy, W., Schmidt, K.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). V. Die Häutung der langen Borstenhaare an der Cercusbasis. J. Microscopie **14**, 75—84 (1972).
- Harrevel, A. van, Crowell, J.: Electron microscopy after rapid freezing on a metal surface and substitution fixation. Anat. Rec. **149**, 381—385 (1964).
- Harrevel, A. van, Crowell, J., Malhotra, S. K.: A study of extracellular space in central nervous tissue by freeze substitution. J. Cell Biol. **25**, 117—137 (1965).
- Hawke, S. D., Farley, R. D.: Antennal chemoreceptors of the desert burrowing cockroach, *Arenivaga* sp. Tissue and Cell **3**, 649—664 (1971a).
- Hawke, S. D., Farley, R. D.: The role of pore structures in the selective permeability of antennal sensilla of the desert burrowing cockroach *Arenivaga* sp. Tissue and Cell **3**, 665—674 (1971b).
- Kaissling, K.-E.: Insect olfaction. In: Handbook of sensory physiology, vol. VI/1 (L. M. Beidler, ed.), p. 351—431. Berlin-Heidelberg-New-York: Springer 1971.
- Kaissling, K.-E.: Kinetic studies of transduction in olfactory receptors of *Bombyx mori*. In: Olfaction and taste IV. (D. Schneider, ed.), p. 207—213. Stuttgart: Wiss. Verlagsges. 1972.
- Kaissling, K.-E., Priesner, E.: Die Riechschwelle des Seidenspinners. Naturwissenschaften **57**, 23—28 (1970).
- Kasang, G.: Physikochemische Vorgänge beim Riechen des Seidenspinners. Naturwissenschaften **60**, 95—101 (1973).
- Lees, A. D., Picken, L. E. R.: Shape in relation to fine structure in the bristles of *Drosophila melanogaster*. Proc. roy. Soc. B **132**, 396—423 (1945).
- Lewis, C. T.: Structure and function in some external receptors. In: Insect ultrastructure (A. C. Neville ed.), p. 59—76. Oxford-Edinburgh: Blackwell Scientific Publications 1970.
- Locke, M.: Cuticle and wax secretion in *Calpodes*. Quart. J. micr. Sci. **101**, 333—338 (1960).
- Locke, M.: Pore canals and related structures in insect cuticle. J. biophys. biochem. Cytol. **10**, 589—618 (1961).
- Locke, M.: Permeability of insect cuticle to water and lipids. Science **147**, 295—298 (1965).
- Locke, M.: The structure and formation of the cuticulin layer in the epicuticle of an insect, *Calpodes ethlius* (Lepidoptera, Hesperidae). J. Morph. **118**, 461—494 (1966).
- Locke, M., Krishnan, N.: The distribution of phenoloxidasen and polyphenols during cuticle formation. Tissue and Cell **3**, 103—126 (1971).
- Moor, H., Mühlethaler, K., Waldner, H., Frey-Wyssling, A.: A new freezing-ultramicrotome. J. biophys. biochem. Cytol. **10**, 1—13 (1961).
- Noirot, Ch., Noirot-Thimotheé, C.: La cuticule proctodéale des insectes. I. Ultrastructure comparée. Z. Zellforsch. **101**, 477—509 (1969).

- Schneider, D.: Insect olfaction: Deciphering system for chemical messages. *Science* **163**, 1031—1037 (1969).
- Schneider, D.: Olfactory receptors for the sexual attractant (Bombykol) of the silk moth. In: *The neurosciences: second study program* (F. O. Schmitt, ed.), p. 511—518. New York: Rockefeller Univ. Press 1970.
- Schneider, D., Kaissling, K.-E.: Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. I. Architektur und Bewegungsapparat der Antenne sowie Struktur der Cuticula. *Zool. Jb. Abt. Anat.* **75**, 287—310 (1956).
- Schneider, D., Kaissling, K.-E.: Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. II. Sensillen, cuticulare Bildungen und innerer Bau. *Zool. Jb. Abt. Anat.* **76**, 223—250 (1957).
- Schneider, D., Lacher, V., Kaissling, K.-E.: Die Reaktionsweise und das Reaktionsspektrum von Riechzellen bei *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturniidae). *Z. vergl. Physiol.* **48**, 632—662 (1964).
- Schneider, D., Steinbrecht, R. A.: Checklist of insect olfactory sensilla. *Symp. zool. Soc. Lond.* **23**, 279—297 (1968).
- Slifer, E. H., Sekhon, S. S.: The dendrites of the thin-walled olfactory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). *J. Morph.* **114**, 393—410 (1964).
- Steinbrecht, R. A.: Feinstruktur und Histochemie der Sexualduftdrüse des Seidenspinners *Bombyx mori* L. *Z. Zellforsch.* **64**, 227—261 (1964).
- Steinbrecht, R. A.: On the question of nervous syncytia: Lack of axon fusion in two insect sensory nerves. *J. Cell Sci.* **4**, 39—53 (1969a).
- Steinbrecht, R. A.: Comparative morphology of olfactory receptors. In: *Olfaction and taste III* (C. Pfaffmann, ed.), p. 3—21. New York: Rockefeller Univ. Press 1969b.
- 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).
- Steinbrecht, R. A., Kasang, G.: Capture and conveyance of odour molecules in an insect olfactory receptor. In: *Olfaction and taste IV* (D. Schneider, ed.), p. 193—199. Stuttgart: Wiss. Verlagsges. 1972.
- Steinbrecht, R. A., Müller, B.: On the stimulus conducting structures in insect olfactory receptors. *Z. Zellforsch.* **117**, 570—575 (1971).
- Thurm, U.: General organization of sensory receptors. *Rendiconti della Scuola Int. di Fisica "E. Fermi"* **43**, 44—68 (1969).
- Waldow, U.: Elektrophysiologische Untersuchungen an Feuchte-, Trocken- und Kälterezeptoren auf der Antenne der Wanderheuschrecke *Locusta*. *Z. vergl. Physiol.* **69**, 249—283 (1970).
- Weber, E.: *Grundriß der biologischen Statistik*, 6. Aufl. Stuttgart: Gustav Fischer 1967.
- Young, D.: The structure and function of a connective chordotonal organ in the cockroach leg. *Phil. Trans. B* **265**, 401—428 (1970).
- Zacharuk, R. Y., Blue, S. G.: Ultrastructure of the peg and hair sensilla on the antenna of larval *Aedes aegypti* (L.). *J. Morph.* **135**, 433—456 (1971).

Dr. R. A. Steinbrecht
MPI für Verhaltensphysiologie
D-8131 Seewiesen
Bundesrepublik Deutschland