

Carsten Müller

**Vergleichend-ultrastrukturelle  
Untersuchungen an Augen ausgewählter  
Hundertfüßer (Mandibulata: Chilopoda) und  
zur Bedeutung von Augenmerkmalen für  
die phylogenetische Rekonstruktion der  
Euarthropoda**





**Universität Rostock**

**Carsten Müller**

**Vergleichend-ultrastrukturelle Untersuchungen an Augen ausgewählter  
Hundertfüßer (Mandibulata: Chilopoda) und zur Bedeutung von  
Augenmerkmalen für die phylogenetische Rekonstruktion der  
Euarthropoda**

**INAUGURAL-DISSERTATION  
zur  
Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften  
am Institut für Biowissenschaften der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Universität Rostock**

**Zusammenfassung wissenschaftlicher Veröffentlichungen**

**vorgelegt am 7. Mai 2007  
verteidigt am 15. Oktober 2007**

Gutachter: Prof. Dr. emer. Ragnar Kinzelbach (Universität Rostock)  
Prof. Dr. Dr. V. Benno Meyer-Rochow (Jacobs-University Bremen)  
Prof. Dr. Willi Xylander (Staatl. Museum f. Naturkunde Sachsen zu Görlitz)

---

### **Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek**

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

1. Aufl. - Göttingen : Cuvillier, 2008

Zugl.: Rostock, Univ., Diss., 2007

978-3-86727-484-5

© CUVILLIER VERLAG, Göttingen 2008

Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen

Telefon: 0551-54724-0

Telefax: 0551-54724-21

[www.cuvillier.de](http://www.cuvillier.de)

Alle Rechte vorbehalten. Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es nicht gestattet, das Buch oder Teile daraus auf fotomechanischem Weg (Fotokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

1. Auflage, 2008

Gedruckt auf säurefreiem Papier

978-3-86727-484-5

*Gewidmet dem Andenken an den großartigen Pionier  
der Forschung an Arthropodenaugen*



*Prof. Georg Hermann Grenacher  
(1843-1923)*

*in Rostock tätig von 1873-1882*

*„Ich glaube das Verdienst in Anspruch nehmen zu dürfen, in der Frage nach  
der morphologischen Zusammensetzung des einfachen wie des facettirten  
Arthropodenauges unter Anderm durch den Nachweis eines beiden  
Augenformen angehörigen constanten Elementes, der Retinazelle mit ihrem  
Stübchen, einen nicht unwesentlichen Fortschritt angebahnt zu haben.“*

*aus Grenacher (1880), Archiv für Mikroskopische Anatomie 18, S. 417*



## Danksagung

Allen Personen und Institutionen, die in den zurückliegenden Jahren meinen wissenschaftlichen Werdegang mit Rat und Tat unterstützt haben, gilt mein ausdrücklicher Dank. Insbesondere meinen beiden Doktorvätern, Herrn Prof. Dr. Ragnar Kinzelbach (Universität Rostock) und Herrn Prof. Dr. V. Benno Meyer-Rochow (International University Bremen, University Oulu, Finnland), fühle ich mich zu großem Dank verpflichtet. Beide haben meine Arbeit trotz der langen Promotionsdauer stets nachdrücklich unterstützt. Sie trugen auch die inhaltliche Wendung meiner Promotion von einer eher evolutionsökologisch ausgerichteten Studie über die Architektur der Komplexaugen infralitoraler Decapoda hin zu der morphologisch-phylogenetisch Analyse der Lateralaugen der Chilopoda mit und hatten stets ein offenes Ohr für Diskussionen. Herrn Prof. Kinzelbach ist hoch anzurechnen, daß er mich mit der Feinstrukturanalyse von Arthropodenaugen auch eine Thematik hat anpacken lassen, die nicht unbedingt im Fokus seiner aktuellen Forschungsinteressen stand. Dies ist umso schöner, als daß ich glaube, mit der vorliegenden Studie über die Lateralaugen der Hundertfüßer eine alte Forschungstradition der Rostocker Zoologie, namentlich die klassischen Untersuchungen von Prof. Dr. Hermann Grenacher (1873-1882) an den Photorezeptororganen der Myriapoda, wiederaufgegriffen und weiterentwickelt zu haben. Diesem hervorragenden Pionier der Augenforschung sei meine Arbeit gewidmet. Herr Prof. Meyer-Rochow war stets bereit, mit großer Geduld meine englischen Manuskriptentwürfe Korrektur zu lesen und stellte sich als „senior co-author“ gerne zur Verfügung. Die Endphase der Arbeit wurde ebenfalls von Herrn Prof. Dr. Stefan Richter (Universität Rostock) positiv begleitet, der trotz eines äußerst knappen Zeitbudgets nach der Übernahme des Kinzelbach'schen Lehrstuhls im März 2007 sofort bereit war, noch vorhandene Fehler aus der Arbeit zu beseitigen und damit qualitativ zu verbessern.

Herrn Dr. Jörg Rosenberg (Universität Duisburg-Essen) verdanke ich die gewinnbringende Idee, die Augen der Chilopoda zu untersuchen. Herr Dr. Rosenberg ist im Laufe der letzten Jahre zu einem väterlichen Kollegen und Freund geworden und fungierte im Rahmen der kritisch-wissenschaftlichen Rückkopplung schon einige Male als Co-Autor. Seine dauernde Bereitschaft, meine im berüchtigten „Barockstil“ abgefassten Manuskripte zu korrigieren, nötigt mir allergrößten Respekt ab und ich möchte auch in Zukunft seinen Rat nicht missen. Herr PD Dr. Steffen Harzsch (Max-Planck Institut für Chemische Ökologie, Jena) ließ sich dankenswerterweise von mir animieren, die postembryonale Augenentwicklung der Lateralzellen diverser Myriapoda im Rahmen eines Kooperationsprojektes experimentell zu untersuchen. Des Gleichen danke ich Herrn Dr. Magnus Lindström (University of Helsinki, Zoological Station Tvärminne, Finland) sehr für sein Interesse, die Photorezeptorsensitivität von *Scutigera coleoptrata* und *Lithobius forficatus* experimentell zu erfassen. Seine Begeisterung für das Thema und seine Gastfreundschaft in Tvärminne im November 2003 sind mir in sehr angenehmer Erinnerung geblieben. Alle weiteren Co-Autoren, darunter Prof. Dr. Stefan Richter (Universität Rostock), PD Dr. Steffen Harzsch, PD Dr. Roland Melzer (Universität München), Dr. Magnus Lindström beglückwünsche ich für eine fruchtbare Zusammenarbeit.

Weiterhin möchte ich den folgenden Kollegen und Freunden für organisatorische, technische wie mentale Unterstützung danken: Dr. habil. Hans Wilhelm Pohl (Universität Jena), Dr. Robert S. Sommer (Museum für Tierkunde, Dresden), Dipl. Biol. Andy Sombke (Max-Planck Institut für Chemische Ökologie, Jena), Dr. Sandra Blömacher (Universität Rostock). Herr Dr. Christian Wirkner (Universität Rostock) gab wertvolle Hilfestellung, die Zusammenfassung in eine ästhetische Endform zu bringen.

Folgenden Kollegen gilt mein besonderer Dank für die Bereitstellung von Tiermaterial, ihre Zuarbeit beim Transport des Materials nach Deutschland und eventuelle Bestimmungshilfen:



Prof. Dr. Marzio Zapparoli (University della Tuscia, Viterbo, Italy), Prof. Dr. Noel Tait (Macquarie University, Sydney, Australia), Dr. Greg Edgecombe (Natural History Museum, London, UK), Drs. Robert Mesibov and T. Moule (Queen Victoria Museum and Art Gallery, Penguin, Tasmania), Dr. Karin Voigtländer (Naturkundemuseum Görlitz), Dr. Markus Koch (Freie Universität zu Berlin). Herr PD Dr. Gero Hilken (Universität Duisburg-Essen) ermöglichte mir einige Male die Benutzung des Transmissionselektronenmikroskops des Universitätsklinikums Essen. Für die Möglichkeit der intensiven Laborbenutzung (vor allem des Ultramikrotoms) sowie der Transmissions- und Rasterelektronenmikroskope danke ich Herrn Prof. Dr. Ludwig Jonas und seinem kompetenten wie stets hilfsbereiten Team (Ute Schulz, Tatjana Bartz, Wolfgang Labs, Gerd Fulda).

Dem Land Mecklenburg-Vorpommern und der Universität Rostock ist für die insgesamt dreijährige Förderung als Landesgraduierten-Stipendiat Dank abzustatten. Ohne die Großzügigkeit des Vergabekomitees, den maximalen Förderungszeitraum zu bewilligen, wäre diese Promotionsarbeit in der vorliegenden Breite und Intensität nicht möglich gewesen. Zu guter Letzt danke ich meiner Familie, insbesondere aber meinen Eltern Bernhard Müller und Brigitte Döhler (inklusive meines Stiefvaters Norbert Döhler), für ihre jahrelange Unterstützung, im finanziellen wie psychologischen Sinne. Man kann als Biologe angesichts der mehr als kritischen Arbeitsmarktsituation niemals garantieren, daß die eigenen Anstrengungen in Forschung und Lehre einmal für eine gesicherte bürgerliche Existenz ausreichen werden. Aber in meinem Fall hat anscheinend das Herz über die ökonomische Vernunft gesiegt und mich hat mittlerweile das Gefühl ereilt, daß bei Euch Verständnis und Zuversicht überwiegen.

## **Inhaltsverzeichnis**

Danksagung	<b>3</b>
Zusammenfassung der Dissertationsergebnisse	<b>7</b>
Die Phylogenie der Euarthropoda	<b>7</b>
Die Tracheata-Hypothese	9
Die Labiophora-Hypothese	10
Die Tetraconata-Hypothese	11
Die Myriochelata-Hypothese	13
Phylogenetische Beziehungen der Myriapoda, Chilopoda und Diplopoda	<b>14</b>
Die Pleurostigmophora-Hypothese	17
Die Anomorpha-Hypothese	19
Die Heteroterga-Hypothese	21
Molekulare Systeme	22
Die Augen der Euarthropoda – strukturelle Diversität und Funktionsmorphologie	<b>22</b>
Die Augen der Myriapoda – Studien zur Histologie, Ultrastruktur und Physiologie	<b>23</b>
Diplopoda	24
Chilopoda – Scutigeromorpha	28
Chilopoda – Lithobiomorpha	31
Chilopoda – Scolopendromorpha	33
Chilopoda – Craterostigmomorpha	35
Bedeutung von Lateral- und Medianaugen für die phylogenetische Rekonstruktion der Arthropoda – Zielsetzung der Dissertationsarbeit	<b>36</b>
Neue Befunde zur Histologie, Ultrastruktur, Physiologie und Entwicklung der Lateralaugen und interommatidialen Organe der Chilopoda	<b>40</b>
Chilopoda – Scutigeromorpha	41
Chilopoda – Lithobiomorpha	44
Chilopoda – Scolopendromorpha	48
Chilopoda – Craterostigmomorpha	51
Interommatidiale Organe der Chilopoda	54
Postembryonale Entwicklung von Myriapodenaugen	56
Photorezeptorsensitivität von Chilopodenaugen	58
Phylogenetische (kladistische) Analyse	<b>59</b>
Kommentierte Merkmalsmatrix und Homologiediskussion	60
Neu codierte Augenmerkmale (11., 12.)	60
Korrigierte Merkmale (7., 59.)	61
Eliminierte Merkmale (194., 200.)	62
Neue Augenmerkmale (221.-249.)	62
Ergebnisse der kladistischen Analyse	81



Schlußbetrachtungen zur Phylogenie und Augenevolution innerhalb der Euarthropoda	<b>94</b>
Grundmuster der Lateralaugen der Mandibulata	96
Grundmuster der Lateralaugen der Myriapoda	98
Grundmuster der (Lateral)-Augen der Chilopoda	101
Grundmuster der (Lateral-)Augen der Progoneata	107
Grundmuster der Lateralaugen der Tetraconata	110
Literaturverzeichnis	<b>112</b>
Kurzzusammenfassungen (deutsch/englisch)	<b>136</b>
Anhang mit einbezogenen Veröffentlichungen (in der Reihenfolge ihrer Abhandlung im Text)	<b>138</b>

Paper I.

Müller CHG, Rosenberg J, Richter S & Meyer-Rochow VB. 2003.  
Zoomorphology 122: 191-209.

Paper II.

Müller CHG & Rosenberg J. 2006.  
Norwegian Journal of Entomology 53: 165-186.

Paper III.

Müller CHG & Meyer-Rochow VB. 2006a.  
Zoomorphology 125: 13-26.

Paper IV.

Müller CHG & Meyer-Rochow VB. 2006b.  
Journal of Morphology 267: 850-865.

Paper V.

Müller CHG, Rosenberg J & Meyer-Rochow VB. 2003.  
African Invertebrates 44: 185-197.

Paper VIa.

Harzsch S, Melzer RR & Müller CHG. 2006.  
Norwegian Journal of Entomology 53: 187-190.

Paper VIb.

Harzsch S, Melzer RR & Müller CHG. 2007.  
Organisms, Diversity & Evolution 7: 20-32.

Paper VII.

Meyer-Rochow VB, Müller CHG & Lindström M. 2006.  
Applied Entomology and Zoology 41: 117-122.

Paper VIII.

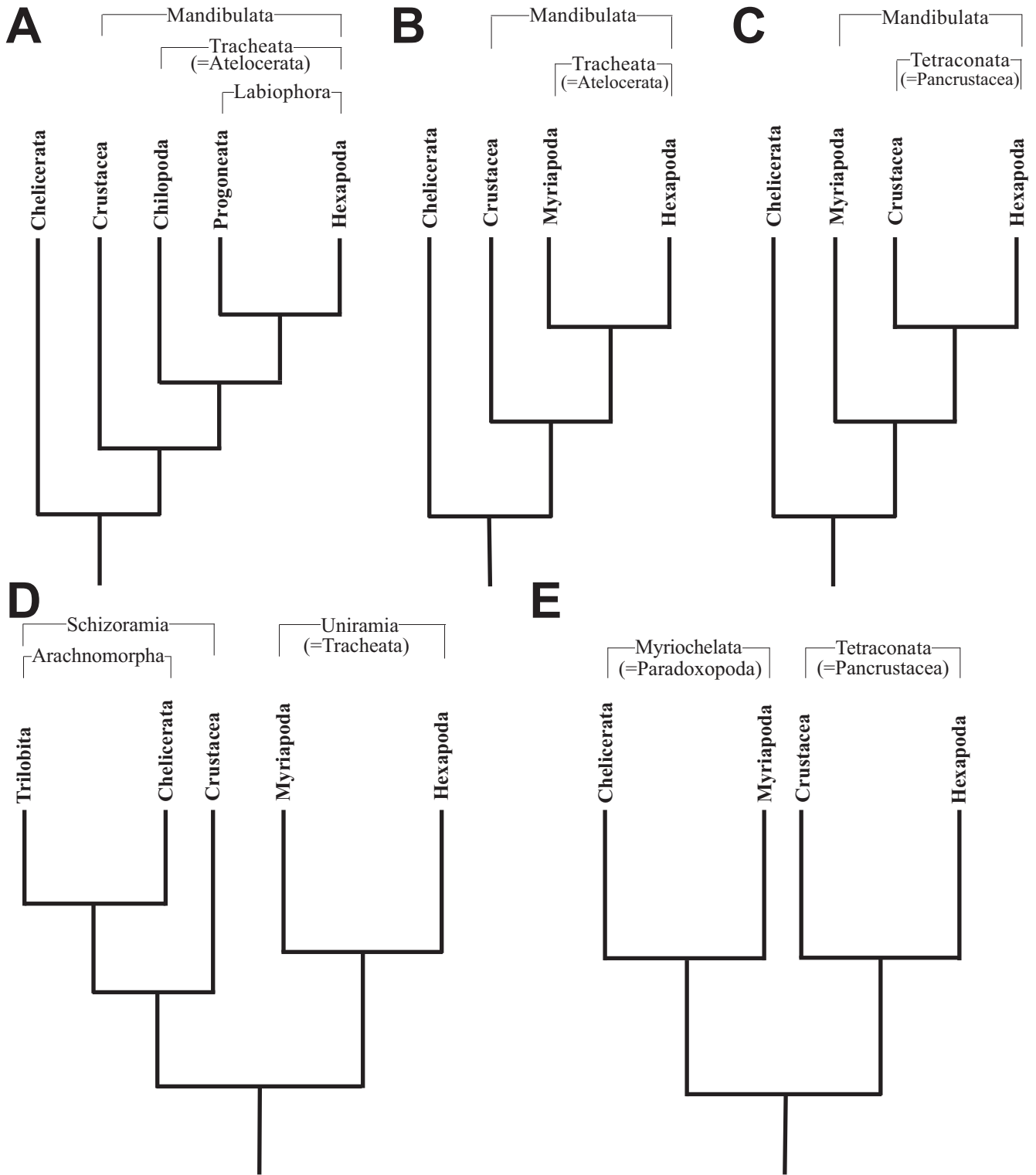
Harzsch S, Müller CHG & Wolf H. 2005.  
Development, Genes & Evolution 215: 53-68.

## Zusammenfassung der Dissertationsergebnisse

### Die Phylogenie der Euarthropoda

Die Euarthropoda, welche mit über 1,3 Millionen wissenschaftlich beschriebener Arten etwa drei Viertel aller rezenten Metazoa stellen, repräsentieren eine gut begründete, einheitliche Abstammungsgemeinschaft, eine monophyletische Gruppe (u. a. Ax 1999). Zu den Euarthropoda gehören alle Spinnentiere (Chelicerata), die fossilen Trilobita, Tausendfüßerartigen (Myriapoda), Krebstiere (Crustacea) und Insekten (Hexapoda). Für die Monophylie der Euarthropoda sprechen unter anderem die folgenden morphologischen Argumente: (a) die Bildung distinkter Funktionsabschnitte im ursprünglich homonom segmentierten Körper (Tagmosis), (b) die Bildung eines Kopfes mit Mundextremitäten (Cephalisation), (c) Körpersegmente mit gegliederten Extremitätenpaaren (vermutlich spaltästige Arthropodien mit Exo- und Endopoditen), (d) der Besitz lateraler Komplexaugen und vergleichsweise einfach strukturierter Medianaugen und (e) die vollständige Sklerotisierung des Exoskelettes (Arthrodisierung) (u. a. Lankester 1904, Snodgrass 1938, Boudreaux 1979, Paulus 1979, Weygoldt 1986, Brusca & Brusca 1990, Ax 1999, Richter & Wirkner 2004, Grimaldi & Engel 2005). Gegen die Monophylie der Arthropoda sprachen sich die Anhänger der sogenannten „Uniramia-Hypothese“ aus, welche basierend auf der Annahme der Nichthomologie der Mandibeln der Crustacea (gnathobasische Mandibel) und der Myriapoda/Hexapoda (Ganzbeinmandibel) eine paraphyletische Beziehung der Myriapoda, Hexapoda und Onychophora („Uniramia“) einerseits mit den †Trilobita, Chelicerata und Crustacea („Schizoramia“) andererseits konstruierten (u. a. Tiegs 1947, Bergström 1979 1980). Auf Grund einer vorgeblich hohen Neigung von Arthropodengliedmaßen zu evolutiven Umformungen wurde in der Weiterentwicklung dieses Konzeptes auch eine Polyphyly der „Schizoramia“ in Erwägung gezogen (Tiegs & Manton 1958, Manton 1964 1973 1977 1979, Anderson 1979, Fryer 1996, 1998). Alle neontologischen Daten überhaupt widersprechen der Existenz eines Taxons Schizoramia, da die phylogenetische Eigenständigkeit der †Trilobita durch die Magnesiumcalcit-Kutikula, mineralisierten Cornealinsen und zirkumzellären Suturen gut belegt ist (Scholtz & Edgecombe 2005). Die „Uniramia/Schizoramia-Hypothese“ (wenn verknüpft mit einer Polyphyly der Euarthropoda) und das ihr zugrunde liegende funktionelle Theorem ließen sich nur unter konsequenter Missachtung der oben aufgelisteten Merkmalskomplexe formulieren (siehe Abb. 1D). Zudem stellten nachfolgend Kristensen (1975), Ax (1984) und Weygoldt (1986) klar, daß ein funktioneller Ansatz für die phylogenetische Rekonstruktion von Taxa nicht tauglich ist. Entwicklungsgenetische Untersuchungen der Expressionsmuster des Gens *Distal-less* zeigen, daß die Mandibeln des Tausendfüßers *Glomeris marginata* im frühen embryonalen Stadium eine den Crustacea sehr ähnliche Palpusanlage aufweisen, was impliziert, daß die Myriapoda keine Ganzbeinmandibeln aufweisen (Scholtz et al. 1998). Die „Uniramia/Schizoramia-Hypothese“ gilt heute als definitiv widerlegt und wird oftmals nur noch in wissenschaftshistorischem Zusammenhang behandelt.

Neben den morphologischen Argumenten unterstützt auch eine Vielzahl molekulargenetischer Sequenzanalysen die Monophylie der Euarthropoda (u. a. Field et al. 1988, Turbeville et al. 1991, Wheeler et al. 1993, Giribet & Ribera 1998, Giribet & Wheeler 1999, Regier & Shultz 2001a, Regier et al. 2005). Werden morphologische und molekulare Datensätze miteinander kombiniert und im Rahmen einer kladistischen Merkmalsanalyse verwertet, erhält man ebenfalls eindeutig monophyletische Stammbaumsysteme für die Euarthropoda (u. a. Wheeler et al. 1993, Giribet et al. 2005).



**Abb. 1A-E.** Konkurrierende phylogenetische Systeme innerhalb der Euarthropoda (verändert nach Richter & Wirkner 2004). **A.** „Tracheata-Labiophora-Konzept“ (Dohle 1980, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1998, 2001). **B.** „Tracheata-Myriapoda-Konzept“ (Henning 1969 1981, Boudreaux 1979, Ax 1999, Koch 2003). **C.** „Mandibulata-Tetraconata-Konzept“ (u. a. Zrzavý & Štys 1997, Giribet et al. 2001, 2002, 2005) **D.** „Schizoramia-Uniramia-Konzept“ (u. a. Bergström 1992, Bergström & Hou 1998). **E.** „Myriochelata/Paradoxopoda-Tetraconata-Konzept“ (u. a. Friedrich & Tautz 1995, Hwang et al. 2001, Mallatt et al. 2004, Pisani et al. 2004).

Der allgemeinen Akzeptanz des Taxons Euarthropoda steht eine intensive Debatte über die wechselseitigen stammesgeschichtlichen Beziehungen der vier großen Subtaxa Chelicerata, Myriapoda (Chilopoda + Progoneata), Crustacea und Hexapoda gegenüber (Abb. 1). Mit der Etablierung molekulargenetischer Methoden für phylogenetische Analysen seit Anfang der 1990er Jahre hat sich das Angebot von Verwandtschaftshypothesen bezüglich der Euarthropoda noch erweitert. Im Wesentlichen lassen sich fünf verschiedene Konzepte voneinander unterscheiden, die methodisch oftmals nur einseitig begründet wurden und deswegen kombinierten Analysen kaum standhalten.

#### *Die Tracheata-Hypothese (Abb. 1B)*

Die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Myriapoda und Hexapoda spiegelt die traditionelle Vorstellung der Phylogenie der Euarthropoda wider. Dabei wird von einem einmaligen „Landgang“ aller Röhrentracheen tragenden Mandibulata ausgegangen („Tracheata“). Synonyme der Tracheata sind die Monantennata und die bereits auf Heymons (1901) zurückgehenden Atelocerata. Beide Begriffe reflektieren das Nichtvorhandensein postantennaler Extremitäten. Die Schwestergruppe der Tracheata sind unbestrittenerweise die Crustacea. Die interne Phylogenie der Tracheata ist dagegen sehr unsicher und war bzw. ist noch heute Gegenstand kontroverser Debatten. Einerseits wird von einer gemeinsamen Abstammung der Chilopoda und Progoneata (Symphyla + Dignatha) ausgegangen, vereinigt unter dem Taxon Myriapoda (u. a. Henning 1969, Ax 1999, Richter & Wirkner 2004, Giribet et al. 2005, Edgecombe & Giribet 2002, Giribet & Edgecombe 2006). Für eine Monophylie der Myriapoda wurden neben „Negativmerkmalen“ wie dem Fehlen medianer Ozellen, echter lateraler Komplexaugen, eines Perforatoriums im akrosomalen Komplex der Spermien und von Skolopidien auch einige „Positivmerkmale“ vorgeschlagen, wie akzessorische Transversalleisten im Bereich der Apodeme der Mandibeladduktormuskulatur, ein beweglich aufgehängtes Tentorium („swinging Tentorium“), mobile und mit kammförmigen Lamellen ausgestattete *partes molaris* der Mandibeln (Bacetti & Dallai 1978, Boudreaux 1979, Ax 1999, Edgecombe & Giribet 2002, Koch 2003, Richter & Wirkner 2004). Alternativ wurde diskutiert, ob die Chilopoda, Symphyla, Pauropoda und Diplopoda gegenüber den Hexapoda als paraphyletische Restgruppe zu betrachten sind. Als Schwestergruppe der Hexapoda fungieren dann entweder die Chilopoda (Opisthogoneata *sensu* Pocock 1893 und Verhoeff 1901-25, siehe Abb. 2A), Symphyla (Labiata: Snodgrass 1938, Trignatha: Tiegs 1947, Ventrovesiculata: Willmann 2003, siehe Abb. 2B-C) oder Progoneata (Labiophora: u. a. Dohle 1965, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1998, 2001, siehe Abb. 2D). Nach Ax (1999) können Tracheen mit paarigen, lateralen Stigmen, Malpighische Gefäße, zwei Paar Nephridien mit Nephropori auf dem 4. und 5. Segment, Temporalorgane, ein Paar Antennen, palpenlose Mandibeln sowie eine indirekte Spermatophorenübertragung für die Tracheata als (Syn-)Apomorphien gewertet werden. Bei den Arachnida wäre demzufolge eine Konvergenz zur Evolution homonymer Exkretionsorgane (Malpighische Schläuche an der Kontaktstelle vom Vorder- zum Mitteldarm), Tracheen und ähnlicher Strategien der indirekten Spermatophorenübertragung zu fordern. Richter & Wirkner (2004) begegneten dieser Auffassung kritisch, indem sie sowohl die gerade in neueren Untersuchungen ermittelte morphologische Divergenz oder Variation der traditionellen Tracheatenmerkmale zugrunde legten als auch mit neuen molekularsystematischen und entwicklungsbiologischen Daten argumentierten. Die Autoren wiesen nach, daß gegen alle Tracheatenmerkmale gravierende Einwände vorgebracht werden können. So ist die Homologie der Malpighischen Gefäße trotz gleichem Ansatzpunkt am Enddarm gerade wegen der geringen Anzahl elektronenmikroskopischer Vergleichsuntersuchungen (u. a. Wenning et al. 1991) sehr zweifelhaft. Ähnlich verhält es sich mit der vermeintlichen Homologie der sog. Postantennalorgane, die als Tömösvary'sche Organe bei den Chilopoda und Diplopoda, als Pseudoculi bei den Pauropoda sowie als Postantennalorgane bei den Protura und Collembola

beschrieben wurden (vergl. Haupt 1979). Divergenzen in ihrer feinstrukturellen Organisation reduzieren die Plausibilität einer Homologieannahme (Richter & Wirkner 2004). Besonders problematisch erscheint eine Homologisierung der Röhrentracheen. Einerseits mangelt es an vergleichenden Feinstrukturanalysen, die alle Taxa der Tracheata einschließen. Andererseits haben Untersuchungen gezeigt, daß selbst für anerkannte Monophyla, wie z.B. die Chilopoda (noto- und pleurostigmophorisches Tracheensystem), eine unabhängige Evolution der Tracheen nicht ausgeschlossen werden kann (vergl. Hilken 1997, 1998). Auch die Entstehung der Tracheen der Symphyla und Symphypleona, eine Teilgruppe der Collembola, wurde einem Parallelismus zugeschrieben (Klass & Kristensen 2001). Zusätzlich erschweren verschiedene Reduktionsstadien trachealer Systeme einen phylogenetischen Vergleich (z. B. Pauropoda). Der vom Ax'schen (1999) Argumentationsschema geforderte Grundmusterzustand seriell bzw. segmental angelegter Tracheensysteme geht von stark angreifbaren Annahme aus, daß die Geophilomorpha innerhalb der Chilopoda als basale Teilgruppe einzustufen seien (s. u. Heteroterga-Hypothese).

Seit den 1990er Jahren verliert die Tracheata-Hypothese kontinuierlich an Bedeutung, was insbesondere auf die zahlreichen molekularsystematischen und auf immer umfassendere, kombinierte Datensätze zurückgreifenden kladistischen Analysen zurückzuführen ist. Diese kombinierten Analysen ergaben mehrheitlich ein Schwestergruppenverhältnis Crustacea + Hexapoda (Tetraconata, Pancrustacea, s. u.) unter Bestätigung oder Auflösung der Myriapoda. Nur sehr wenige molekulare Arbeiten stützten die Tracheata als monophyletische Gruppe (u. a. Wägele & Stanjek 1995).

#### *Die Labiophora-Hypothese (Abb. 1A, 2D)*

Das Labiophora-Konzept liegt im Konsens mit dem Tracheata-Modell, verlangt allerdings eine Umgruppierung seiner Teiltaxa. Im Zentrum der Diskussionen um das Konzept der Labiophora steht die Grundannahme der Paraphylie der Myriapoda (siehe Dohle 1980, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1998, 2001). Die Progoneta (= Symphyla + (Diplopoda + Pauropoda)) und Hexapoda bilden Schwestergruppen und repräsentieren ihrerseits das Adelphotaxon zu den Chilopoda. Vorgänger-Varianten des Labiophora-Modells stellen das Labiata-Konzept von Snodgrass (1938) und das Trignatha-Konzept von Tiegs (1947) dar (Abb. 2B,C). Beide phylogenetischen Rekonstruktionen gehen nicht nur von einer Paraphylie der Myriapoda sondern auch von einer Paraphylie der Progoneata aus, wobei dann die Symphyla als Adelphotaxon der Hexapoda betrachtet werden. Das Labiata-Konzept wurde von Willmann (2003) revidiert, in seinen Grundaussagen bestätigt und unter dem Namen „Ventrevesiculata“ wieder in die Debatte eingeführt.

Konstitutive Merkmale der Labiophora sind der Besitz von Coxalbläschen, aus Extremitäten abzuleitende Styli. Namensgebend für das Taxon Labiophora ist die einmalige Evolution eines Labiums durch Reduktion bzw. Umformung der 2. Maxillen. Die in das Argumentationsschema eingebauten Merkmale bleiben jedoch ambivalent, da sie zwar aufgrund ihrer strukturellen Ähnlichkeit durchaus auf einen gemeinsamen Ursprung hindeuten, jedoch innerhalb einzelner Untergruppen der Labiophora vielfach an unterschiedlichen Körperstellen auftreten. Damit scheint das Homologiekriterium der Lage oftmals unerfüllt zu sein. Auch eine serielle Homologie durch lokale Reduktion ursprünglich segmental angelegter Organe erscheint zweifelhaft. So lassen sich Styli bei Symphyla als stiftartige Projektionen median der Extremitätenbasen nachweisen, innerhalb der Diplura sind Styli nur am Abdomen zu lokalisieren, bei den Archaeognatha werden sie sowohl am Abdomen als auch im Bereich der Coxae der 2. und 3. Thoraxextremitäten gefunden (siehe zusammenfassende Darstellung von Richter & Wirkner 2004). Der evolutive Ursprung der Styli wurde ebenfalls kontrovers diskutiert: von Hennig (1969) als Reste von Exopoditen sowie von Klaas & Kristensen (2001) als Reste von Endopoditen. Willmann (2003) räumte ein, daß sich bei kritischer Betrachtung allenfalls die (Thorakal-)Styli der Symphyla und



Archaeognatha miteinander homologisieren lassen und somit als Synapomorphie der Labiophora gelten können. Die (Ultra-)Struktur der Coxalbläschen und der ggf. mit ihnen assoziierten Muskulatur sind bei den Symphyla und Diplopoda einander so ähnlich, daß von einer Homologie ausgegangen werden kann (Klaas & Kristensen 2001). Coxalbläschen lassen sich weitgehend zweifelsfrei als Synapomorphie der Progoneata anführen, eine Argumentation im Sinne der Labiophora ist jedoch umstritten und wenig überzeugend begründet (Dohle 1980, Klass & Kristensen 2001, Richter & Wirkner 2004). Die Ausprägung eines Labiums ist nur für die Vertreter der Symphyla und Hexapoda gesichert. Dessen Beteiligung am Gnathochilarium der Dignatha oder dessen Reduktion innerhalb dieses Merkmalskomplexes ist Gegenstand einer noch heute andauernden Kontroverse (u. a. Hilken & Kraus 1994, Kraus 2001, Dohle 2001). Die Labia der Symphyla und Hexapoda sind auf Grund gravierender struktureller Unterschiede - basale Labialregionen entweder verwachsen oder getrennt stehend, mit oder ohne Labialpalpi - kaum überzeugend zu homologisieren (Dohle 1980, Ax 1999, Richter & Wirkner 2004).

Nach Ax (1999) erzwingt die Labiophora-Hypothese die aufwendige Annahme der zweifach unabhängigen Reduktion der Medianaugen in den Stammlinien der Chilopoda und der Progoneata sowie einer zweimaligen Evolution von Lateralozellen. Weiteren Grund zur Kritik am Labiophora-Konzept gibt die Tatsache, daß sich bislang aus keiner der zahlreichen Analysen des ribosomalen, mitochondrialen und nuklearen Genoms ein Schwestergruppenverhältnis Chilopoda + (Progoneata + Hexapoda) konstruieren ließ.

#### *Die Tetraconata-Hypothese (Abb. 1C)*

Angestoßen von den ersten systematischen Arbeiten an ribosomalen und proteinkodierenden Komponenten des Mitochondriengenoms hat seit Anfang der 1990er Jahre zusehends eine phylogenetische Sichtweise an Akzeptanz gewonnen, die ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Crustacea und Hexapoda befürwortet (Turbeville et al. 1991, Ballard et al. 1992, Adouette & Philippe 1993, Wheeler et al. 1993, Friedrich & Tautz 1995). In diesem Zusammenhang haben sich die Bezeichnungen Pancrustacea (Zrzavý & Štys 1997) und Tetraconata (Dohle 2001, Richter 2002) etabliert. Bis zum heutigen Tage hat sich das molekulare Signal pro Tetraconata in vielen weiteren Analysen protein- und ribosomkodierender Abschnitte auf dem nuclearen Genom stabilisiert (u. a. Giribet & Ribeira 2000, Shultz & Regier 2000, Regier & Shultz 2001b, Friedrich & Tautz 2001, Kusche et al. 2002 2003, Mallatt et al. 2004, Regier et al. 2005, Giribet et al. 2005, Mallatt & Giribet 2006, Gai et al. 2006). Boore et al. (1998) berichteten zudem von nahezu identischen Genanordnungen auf der mitochondrialen DNA von Crustacea und Hexapoda. Cook et al. (2001) und Deutsch (2001) analysierten die Expression diverser *Hox*-Gene und fanden ebenfalls spezifische Gemeinsamkeiten zwischen diversen Teiltaxa der Crustacea und Hexapoda. In diesem Zusammenhang werden die die Tagmosis steuernden Gene homologisiert. Unter Anführung vergleichend-morphologischer und paläontologischer Daten wird gleichfalls die Meinung vertreten, daß die uniramen Extremitäten der Hexapoda aus polyramen Körperanhängen euarthropoder Vorfahren, wie etwa aus den Spaltbeinen der Crustacea hervorgegangen sein könnten (u. a. Kukalová-Peck 1983, 1998). Darauf aufbauend wurde vorgeschlagen, die Flügel der Pterygota als aus den Epipoditen der Crustacea oder aus dem dorsalen Lobus anders strukturierter Segmentanhänge abgeleitete Strukturen anzusehen (Kukalová-Peck 1983, Deutsch 2001).

Aus morphologischer Sicht waren bereits in den 1920er Jahre Anzeichen für ein enges Verwandtschaftsverhältnis zwischen Crustacea und Hexapoda gegeben, wie zum Beispiel der Nachweis von drei postretinalen Ganglienmassen („Sehmassen“) bei beiden Gruppen belegen kann (siehe semischematische Zeichnungen von Hanström 1924). Weitere Belege lieferten Averof & Akam (1995), Osorio et al. (1995) und Whittington (1995) auf der Grundlage der



vergleichenden Anatomie des Gehirns und Daten aus der frühen Ontogenese. Die namensgebenden Apomorphien der Tetraconata sind Ultrastrukturmerkmale der Ommatidien. Dohle (2001) und später Richter (2002) griffen Beobachtungen von Paulus (1979) auf und postulierten zwei Corneazellen (bei Hexapoda: „primäre Pigmentzellen“), vier Kristallkegelzellen (Crustacea: Semperzellen) mit einem vierteiligen Euconus, acht Retinulazellen und auch die akzessorischen Pigmentzellen als Homologa im Bezug auf die Tetraconata. Ein gerade für Dohle (2001) überzeugendes Argument war der sich aus der Existenz von 5-7 regulären und 1-3 irregulären Retinulazelle(n) ergebende divergierende axonale Verschaltung in der *Lamina ganglionaris* bzw. *Medulla externa* (siehe Nilsson & Osorio 1998) und asymmetrische Verlauf der vier proximalen Fortsätze der Kristallkegelzellen, welche im infraretinulären Raum in Richtung der basalen Matrix abziehen (siehe Melzer et al. 1997). Darüber hinaus sah Richter (2002) identische Entwicklungsmuster (siehe Hafner & Tokarski 1998, Melzer et al. 2000, Harzsch & Hafner 2006) als weitere Hinweise für eine Homologie der Ommatidien der Crustacea und Hexapoda an.

Neben den ommatidialen Merkmalen wurden mittlerweile auch Besonderheiten bzw. Komponenten der Gehirnarhitektur, des Exoskeletts, der optischen Ganglien bzw. Loben (inklusive der Chiasmata zwischen den optischen Loben), der olfaktorischen Loben, der Axonogenese diverser Pionierneurone in den Segmentalganglien, der Formation großer neuronaler Stammzellen (Neuroblasten) und der Expressionsmuster segmentierungssteuernder Gene als weitere potentielle Apomorphien für die Pancrustacea/Tetraconata in die Diskussion eingebracht (Dohle 1997, 1998, 2001, Strausfeld 1998, 2005, Duman-Scheel & Patel 1999, Deuve 2001, Simpson 2001, Loesel et al. 2002, Richter 2002, Richter & Wirkner 2004, Fanenbruck et al. 2004, Schachtner et al. 2005, Giribet et al. 2005). Zusätzlich empfahlen Boore et al. (1998), die Gentranslokation der tRNA Gu2 als molekulargenetische Apomorphie der Pancrustacea/Tetraconata zu betrachten. Giribet et al. (2005) stützten die Pancrustacea/Tetraconata mit der bislang umfassendsten kladistischen Analyse eines kombinierten morphologischen und molekularen Datensatzes.

Die enorme morphologische Heterogenität innerhalb diverser Teiltaxa der Pancrustacea/Tetraconata und der manchmal lückenhafte Kenntnisstand zu bestimmten Merkmalszuständen in vielen Schlüsseltaxa schaffen für die phylogenetische Analysen immer noch erhebliche Probleme. Homologe Merkmalszustände, so zum Beispiel auf dem Gebiet der Neuroanatomie und Neurogenese, lassen sich vielfach bei abgeleiteten Taxa der Crustacea und Hexapoda nachweisen, wohingegen basale Teiltaxa diese Merkmalszustände entweder in stark modifizierter Weise präsentieren oder gar nicht ausgeprägt haben. Beispielhaft für diese Grundschwierigkeit der phylogenetischen Interpretation sind die olfaktorischen Loben der Crustacea und die antennalen Loben der Hexapoda. Beide Merkmalskomplexe zeigen spezifische Übereinstimmungen nur bei den Decapoda und Neoptera, während Daten zu basaleren Taxa nicht vorliegen (Schachtner et al. 2005). Der Grad der spezifischen Übereinstimmungen und die Unwahrscheinlichkeit einer konvergenten Entwicklung bilden dabei das entscheidende Kriterium für eine finale Homologieentscheidung und die Stützung der Pancrustacea/Tetraconata-Hypothese. Fanenbruck et al. (2004) wies jüngst auf die enge strukturelle Übereinstimmung bestimmter Gehirnareale bei den Crustacea und Hexapoda unter Einschluß der erstmalig gründlich untersuchten Remipedia hin.

Als problematisch für die phylogenetische Rekonstruktion der Pancrustacea/Tetraconata erweist sich die noch immer nicht völlig gesicherte Monophylie der Crustacea, welche von einigen Autoren auf der Basis molekulargenetischer Analysen aber auch anatomischer Daten bestritten wird (u. a. Babbitt & Patel 2005, Mallatt & Giribet 2006). Demgegenüber wird die Monophylie der meisten Teiltaxa der Crustacea nicht angezweifelt (Friedrich & Tautz 1995 2001, Giribet & Ribera 2000, Hwang et al. 2001, Negrisolo et al. 2004, Babbitt & Patel 2005). Unter Annahme einer Paraphylie der Crustacea werden von molekularer Seite gemeinhin die

Malacostraca als Schwestergruppe der Hexapoda favorisiert (u. a. Babbitt & Patel 2005). Dies korrespondiert auch mit vielen neuroanatomischen Merkmalen, die nur bei den Malacostraca und Hexapoda bzw. ihrer Teilgruppen sicher zu homologisieren sind (s. o.). Andere Autoren argumentierten an Hand von neuroanatomischen Daten und von Sequenzvergleichen ribosomenkodierender Gene, daß die Schwestergruppe der Hexapoda innerhalb der Branchiopoda zu suchen sei (u. a. Nilsson & Osorio 1998, Mallatt & Giribet 2006).

Auch die Monophylie der Hexapoda wurde basierend auf ribosomalen und mitochondrialen Sequenzanalysen angezweifelt (u. a. Giribet et al. 1996, Giribet & Ribera 2000, Nardi et al. 2003), welche jedoch methodisch und wegen der oftmals ungünstigen Taxonauswahl (zu wenige oder irrelevante Taxa) angreifbar sind und deswegen mittlerweile als veraltet angesehen werden. Diskutabel ist dagegen die Paraphylie der Entognatha. Neuere Studien gegen Anlass zur Annahme einer konvergenten Entwicklung lateral umwachsender Mundwerkzeuge bei den Diplura einerseits und den Collembola und Protura andererseits. Die Diplura werden demzufolge als Schwestergruppe der Ectognatha diskutiert (Koch 1997 2000, siehe auch Diskussion in Richter & Wirkner 2004).

#### *Die Myriochelata-Hypothese (Abb. 1E)*

Mit dem Aufkommen molekularsystematischer Untersuchungen in den 1990er Jahren und der sich immer stärker abzeichnenden Stützung der Tetraconaten/Pancrustacea-Hypothese wurden in vereinzelt Fällen auch Stammbäume errechnet, die ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Myriapoda und Chelicerata anzeigen. Diese Resultate haben zwingend zur Folge, daß die Mandibeln der Myriapoda und Tetraconata unabhängig entstanden sein müssen. Ersten Besprechungen solcherart Stammbaummuster und vorsichtige Hinweise auf die Stabilität molekularer Signale für ein Monophylum Chelicerata + Myriapoda gehen auf Friedrich & Tautz (1995) zurück. Wenig später erfolgten dezidierte Vorstöße verbunden mit massiver Kritik am Mandibulata-Konzept (u. a. Hwang et al. 2001). In etwa zeitgleich führten Mallatt et al. (2004) und Pisani et al. (2004) auf der Grundlage von 18S, 28S, 18S rRNA Sequenzanalysen sowie von Sequenzierungen protein-kodierender Nuclearregionen (z. B. G3DPH-Region) die Taxonbezeichnungen Paradoxopoda bzw. Myriochelata ein. Nahezu vollständige 28S und 18S Sequenzanalysen der ribosomalen DNA von zwölf Myriapodentaxa und fünf Taxa der Arachnida bzw. Xiphosura (Gai et al. 2006) erbrachten genauso wie totale Sequenzanalysen der mitochondrialen DNA von *Scutigera coleoptrata* und 17 weiteren Euarthropodentaxa ein enges Verwandtschaftsverhältnis zwischen Chelicerata und Myriapoda (Negrisolo et al. 2004). Die Daten von Negrisolo et al. (2004) unterstützten allerdings auch eine Aufspaltung der Myriapoda (= Diplopoda + (Chelicerata + Chilopoda)). Kusche & Burmester (2002) fanden sehr große Ähnlichkeiten in den Haemocyaninsequenzen von Myriapoda und Chelicerata. Eine Erweiterung der von beiden Autoren getroffenen Auswahl von Euarthropoda führte jedoch in Anschlußuntersuchungen zu einer Umkehrung der phylogenetischen Diskussion und einer Unterstützung der Mandibulata (Kusche et al. 2002, 2003).

Die Paradoxopoda/Myriochelata-Hypothese steht bis auf ganz wenige Ausnahmen in völligem Widerspruch zu den gängigen Euarthropoden-Stammbäumen, die mithilfe von morphologischen Datensatzanalysen erstellt wurden. Morphologen äußerten wegen des einseitigen Methodenhintergrunds stets massive Zweifel an der Gültigkeit eines Taxons Myriochelata bzw. Paradoxopoda, zumal die von morphologischer Seite formulierten Gegenargumente normalerweise allerhöchstens oberflächlich gewürdigt wurden. Von morphologischer Seite gibt es kaum überzeugende Ansätze zur Begründung der Myriochelata. Ein in diesem Zusammenhang benutzter Merkmalskomplex ist die Neurogenese und die Steuerung der ihr zugrunde liegenden Expressionsmuster. In einer Serie von Arbeiten wurden sehr ähnliche Muster der Neurogenese bei Diplopoda, Chilopoda und Chelicerata beschrieben. Einerseits können im Gegensatz zu bei Crustacea und Hexapoda beobachteten

Entwicklungsvorgängen aus dem ventralen Neuroektoderm lediglich sequentiell neuronale Vorläuferzellen hervorgehen; andererseits ist stets eine Aggregation der neuronalen Vorläuferzellen in definierten Positionen, von wo aus eine Invagination nach dorsal stattfindet, beobachtet worden (Dove & Stollewerk 2003, Kadner & Stollewerk 2004, Stollewerk & Simpson 2005, Stollewerk & Chipman 2006). Den Stollewerk'schen Thesen wird allgemein entgegengehalten, daß die zugegebenermaßen sehr ähnlichen neurogenetischen Muster bei den Myriapoda und Chelicerata auch als Sympleiomorphien im Hinblick auf das Grundmuster der Euarthropoda interpretiert werden können (vergl. Harzsch et al. 2005, Scholtz & Edgecombe 2006, Harzsch & Hafner 2006). Die Steuerung der ZNS-Differenzierung über neuronale Vorläuferzellen weicht bei den Tetraconata einer Steuerung über spezialisierte neuronale Stammzellen, den sog. Neuroblasten. Nach Richter & Wirkner (2004) lassen sich eine Gruppe lateraler Neuroblasten und ein median positionierter Neuroblast als Synapomorphien der Hexapoda und aller oder zumindest einer Teilgruppe (unter Einschluß der Malacostraca) der Crustacea anführen. Daß diese alternative Sichtweise durchaus realistisch sein könnte, hat die Autorin in ihren aktuelleren Veröffentlichungen eingeräumt (siehe u. a. Stollewerk & Chipman 2006).

Einen zweiten Ansatz verfolgten Maruzzo et al. (2005) mit einem Vergleich von Appendotomiemustern bei ausgewählten Arten aus allen vier großen Teiltaxa der Euarthropoda. Angeblich homologe bevorzugte Sollbruchstellen („preferred breakage point = PBP“) auf den Extremitäten von Chilopoden und Araneen (jeweils zwischen Coxa und Trochanter) sollen die verwandtschaftliche Nähe der Myriapoda und Chelicerata belegen. Dieser Befund erscheint aber äußerst voreilig, da die Coxa der Crustacea den Coxae der Chelicerata, Myriapoda und Hexapoda sehr wahrscheinlich nicht homolog ist sondern eine Sonderbildung darstellt (siehe Walossek & Müller 1998). Wenn Letzteres zuträfe, verlief der PBP bei vielen Decapoda genauso wie bei den Chilopoda und Araneae zwischen Basi- und Telopodit (vergl. Fig. 1. in Maruzzo et al. 2005, p. 238).

Neben den im Folgenden noch darzustellenden Ähnlichkeiten ommatidialer Ultrastrukturmerkmale bei Myriapoden, Insekten und Krebsen (Müller et al. 2003b) spricht auch die Homologie der basalen Mandibelanteile – Kaufläche aufgeteilt in *pars incisiva* und *pars molaris* – (Edgecombe et al. 2003, Richter & Wirkner 2004) für die Gültigkeit eines Monophylums Mandibulata. Unter Einbeziehung fossiler Euarthropoda können darüber hinaus der Verlust „primärer Antennen“ (praeokular lokalisiert, protocerebral innerviert) und die Umwandlung deutocerebral innervierter Mundwerkzeuge zu sensorischen Antennen als weitere Apomorphien der Mandibulata hypothetisiert werden (Scholtz & Edgecombe 2005 2006).

### **Phylogenetische Beziehungen der Myriapoda, Chilopoda und Diplopoda (Abb. 2-4)**

Die Monophylie der Myriapoda (Chilopoda + Progoneata (Symphyla + Dignatha (Pauropoda + Diplopoda; siehe Abb. 2G))) wurde immer wieder bezweifelt und ist bis heute in den Augen einiger Systematiker immer noch nicht zufriedenstellend abgesichert. Insbesondere die von morphologischer Seite aus angeführten Verlustmerkmale, wie die Abstinenz von Medianaugen, Kristallkegeln in den Lateralaugen und von Perforatorialstrukturen im Akrosom der Spermien (Hennig 1969 1981, Bacetti & Dallai 1978, Boudreaux 1979, Ax 1999, Paulus 2003), gaben diesbezüglich zu Zweifeln Anlass, da wegen des weitgehenden Fehlens frühontogenetischer Daten nicht vollkommen auszuschließen ist, daß die postulierten Verlustmerkmale nicht doch zu Beginn der Embryogenese angelegt werden. Dohle (1980), Kraus & Kraus (1994) sowie (Kraus 1998 2001) plädierten dafür, die „Myriapoda“ als Paraphylum zu betrachten und demzufolge aufzulösen (Labiophora-Theorie, u. a. Dohle 1965, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1998; siehe Abb. 2D). Selbige Konsequenzen gelten für die Konzepte der „Opisthgoneata“ (Pocock 1893, Verhoeff 1902-25, siehe Abb. 2A), „Labiata“

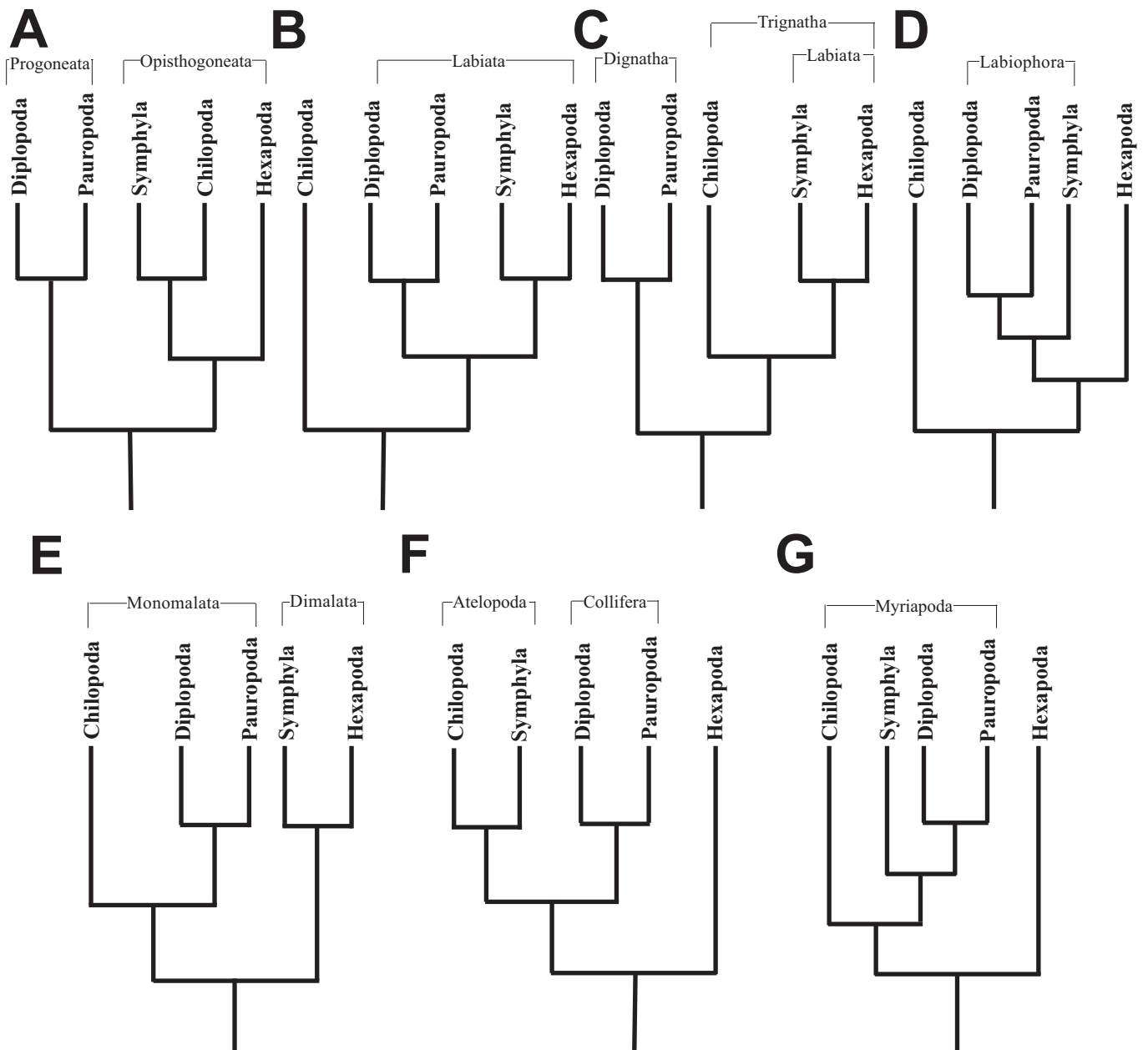
bzw. „Ventrevesiculata“ (Snodgrass 1938 und Willmann 2003, siehe Abb. 2B), „Trignatha“ (Tiegs 1947, siehe Abb. 2C) und „Monomalata“ (Sharov 1966, siehe Abb. 2E).

Betrachtet man allein molekulare Sequenzdaten, erscheint die Monophylie der Myriapoda weit weniger umstritten (u. a. Giribet et al. 2001 2005, Hwang et al. 2001, Mallatt et al. 2004, Mallatt & Giribet 2006, Bai et al. 2006). In einem neueren Ansatz ermittelten Gai et al. (2006) als sparsamstes Kladogramm monophyletische Myriapoda, jedoch mit der Konsequenz paraphyletischer Progeneata bzw. Dignatha und der Konstruktion eines Schwestergruppenverhältnisses Diplopoda + (Chilopoda + (Pauropoda + Symphyla)).

Die Doppelfüßer (Diplopoda) stellen mit über rezenten 10.000 Arten das am höchsten diversifizierte Taxon der Myriapoda. Die Diplopoda sind wegen des Besitzes von Diplosegmenten gut gegen alle anderen Myriapoden als monophyletische Innengruppe abgrenzbar. Als ebenso stabil wird das Schwestergruppenverhältnis zu den Pauropoda betrachtet (Dignatha). Details zu Apomorphien der Dignatha werden in einem untenstehenden Sonderkapitel abgehandelt. Traditionelle Sichtweisen zur internen Phylogenie der Diplopoda haben durch „moderne“ systematisch-kladistische Analysen im Wesentlichen eine Bestätigung erfahren (Ax 1999, Dohle 2007). Die zwergenhaften Pinselfüßer (Penicillata) stellen in allen publizierten Stammbäumen die Schwestergruppe aller übrigen Diplopoda, den Chilognatha. Die Chilognatha sind durch kalkinkrustierte Cuticulae und den Besitz epidermaler Wehrdrüsen zu charakterisieren. Dissenz herrscht dagegen über den Monophyliestatus und/oder über die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Chilognatha (vergl. Abb. 3). Während molekularsystematische Analysen protein-kodierender Gene für eine paraphyletische Aufspaltung der Chilognatha und nähere Verwandtschaft der Penicillata mit den Saftkuglern (Glomerida) und den Sphaerotheriida sprechen (Regier & Shultz 2001b, siehe Abb. 3A), ergaben andere Untersuchungen, wie z. B. die auf 34 morphologischen und entwicklungsbiologischen Merkmalen basierende Analyse von Sierwald et al. (2003) (siehe Abb. 3B), Dendrogramme mit monophyletischen Chilognatha.

Ungeachtet ihres unsicheren Schwestertaxons repräsentiert die ungefähr 3000 rezente Arten umfassende Gruppe der Chilopoda mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit eine monophyletische Gruppe. Diese Auffassung wird durch zahlreiche, vergleichend-morphologische Studien (u. a. Dohle 1985, 1988, Jamieson 1987, Borucki 1996, Hilken 1997, Ax 1999, Wirkner & Pass 2002, Ernst et al. 2002, Richter & Wirkner 2004), molekulare Sequenzdaten (u. a. Shultz & Regier 1997, Giribet et al. 1999) und kladistische Analysen kombinierter Merkmalsmatrices (Edgecombe et al. 1999, Edgecombe et al. 2000, Edgecombe & Giribet 2002 2004, Giribet et al. 2005) gestützt. Als wichtigste Apomorphien der Chilopoda werden angesehen: (a) Maxillipeden (zu Giftklauen umgewandelte Thorakopoden) am 1. Rumpfsegment, (b) ein Schlupfzahn auf der 2. Maxille, (c) Spermatozoen mit gestreiftem Zylinder und Mantel, (d) ein Maxillipedbogen als Verbindungsstruktur zwischen Dorsal- und Ventralgefäß sowie (e) ein fusioniertes Maxillarnephridium im Bereich der 1. und 2. Maxillen. Alle rezenten Hundertfüßer werden in fünf ranghohe Teiltaxa eingeteilt: die Spinnenläufer (Scutigermorpha) mit spindelförmigen Körpern und 15 Beinpaaren, die überwiegend gemäßigt-borealen Steinkriecher (Lithobiomorpha) mit 15 Beinpaaren, die derzeit noch als monotypisch betrachteten Craterostigmomorpha (nur *Craterostigmus tasmanianus*) mit 15 Beinpaaren, die überwiegend (sub-)tropisch verbreiteten Skolopender (Scolopendromorpha) mit bis zu 40 cm langen Körpern und 21-23 Beinpaaren sowie die obligat endoterrestrischen Erdläufer (Geophilomorpha) mit schmal-langgestreckten Körpern und 31-181 Beinpaaren (siehe auch Zusammenfassung von Lewis 1981). Der Besitz von Giftdrüsen-bewehrten Maxillipeden befähigt alle Hundertfüßer zu einer räuberischen Lebensweise. Die Variationsbreite an Morphotypen reicht von hochmobilen, langbeinigen Dämmerungsjägern





**Abb. 2A-G.** Auswahl konfliktierender Verwandtschaftshypothesen für tracheen-tragende Landarthropoden (Chilopoda, Symphyla, Pauropoda, Diplopoda, Hexapoda). Die dargestellten Systeme basieren auf der Annahme der Tracheata als monophyletische Gruppe. Die ersten fünf Stammbäume (A-E) weisen die Myriapoda als poly- bzw. paraphyletische Gruppierungen aus, die letzten beiden Stammbäume (F-G) unterstützen die Gültigkeit der Myriapoda als monophyletisches Taxon. **A.** „Opisthogoneata-Konzept“ (Pocock 1893, Verhoeff 1902-25). **B.** „Labiata-Konzept“ (Snodgrass 1938, cf. Willmann 2003). **C.** „Trignatha-Konzept“ (Tiegs 1947) **D.** „Progoneata/Labiophora-Konzept“ (u. a. Dohle 1965, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1993, 1994, 1996, 1998). **E.** „Monomalata-Dimalata-Konzept“ (Sharov 1966). **F.** „Atelopoda-Collifera-Konzept“ (Boudreaux 1979). **G.** „Myriapoda-Tracheata-Konzept“ (Ax 1999, Giribet et al. 2005).

mit kompakten Körpern (Scutigeromorpha) bis hin zu stark verschmälerten und langgestreckten Gräbern, unter welchen nicht selten dauerhafte Höhlenbewohner gefunden werden (Lithobiomorpha, Geophilomorpha). Zu Zeiten Linne's wurden sämtliche, wissenschaftlich beschriebene Spezies der Hundertfüßer der Gattung *Scolopendra* zugeordnet. Mit dem Bekanntwerden weiterer Arten entschieden sich verschiedene Autoren eine Differenzierung der Hundertfüßer in verschiedene Gattungen und Familien vorzunehmen. Die komplexere Taxonomie ging mit verschiedenen Ansätzen einer systematischen Kategorisierung einher (u. a. Lamarck 1801, Leach 1814, Newport 1844). Obschon die Chilopoda in ihrer Gesamtheit als Monophylum angesehen werden dürfen (s. o.), sind sich viele Myriapodologen immer noch uneins über die internen Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppe. Abhängig von der jeweiligen Lesrichtung potentieller Merkmalstransformationen haben sich bis heute drei phylogenetische Systeme von höchst unterschiedlicher Akzeptanz herauskristallisiert (siehe Abb. 4A-D und untenstehende Spezialkapitel). Sowohl dem Pleurostigmophora- als auch dem Anamorpha-Konzept kam eine über 100-jährige Tradition der wechselseitigen Konkurrenz, Beeinflußung und Modifikation zugute. Von entscheidender Bedeutung ist hier die jeweilige phylogenetische Einordnung der Lithobiomorpha bzw. Scutigeromorpha. Zur Historie der und kontroversen Auseinandersetzung mit den drei wesentlichen phylogenetischen Systeme lieferten insbesondere Hennings (1906), Dohle (1985), Borucki (1996) und Edgecombe & Giribet (2002) wertvolle Zusammenfassungen.

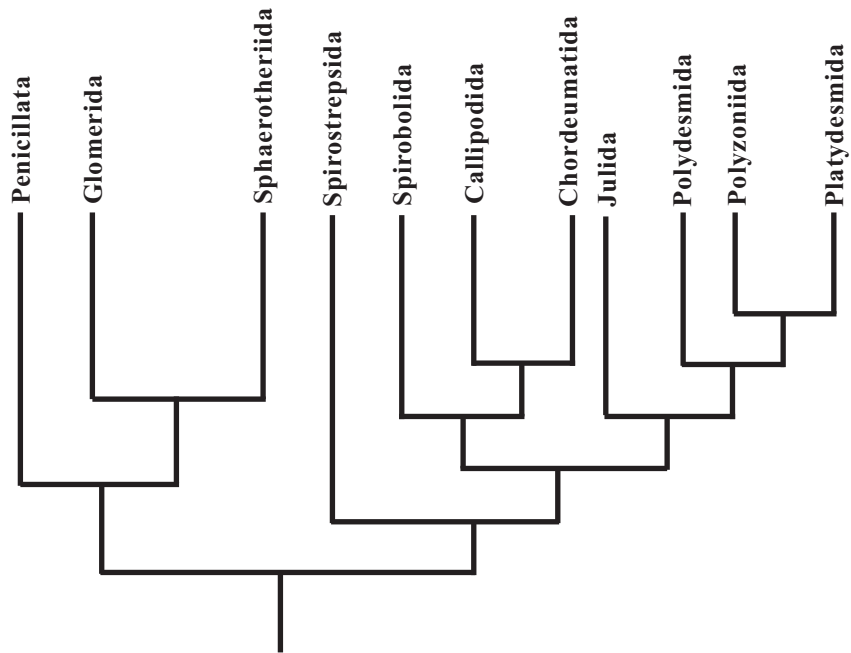
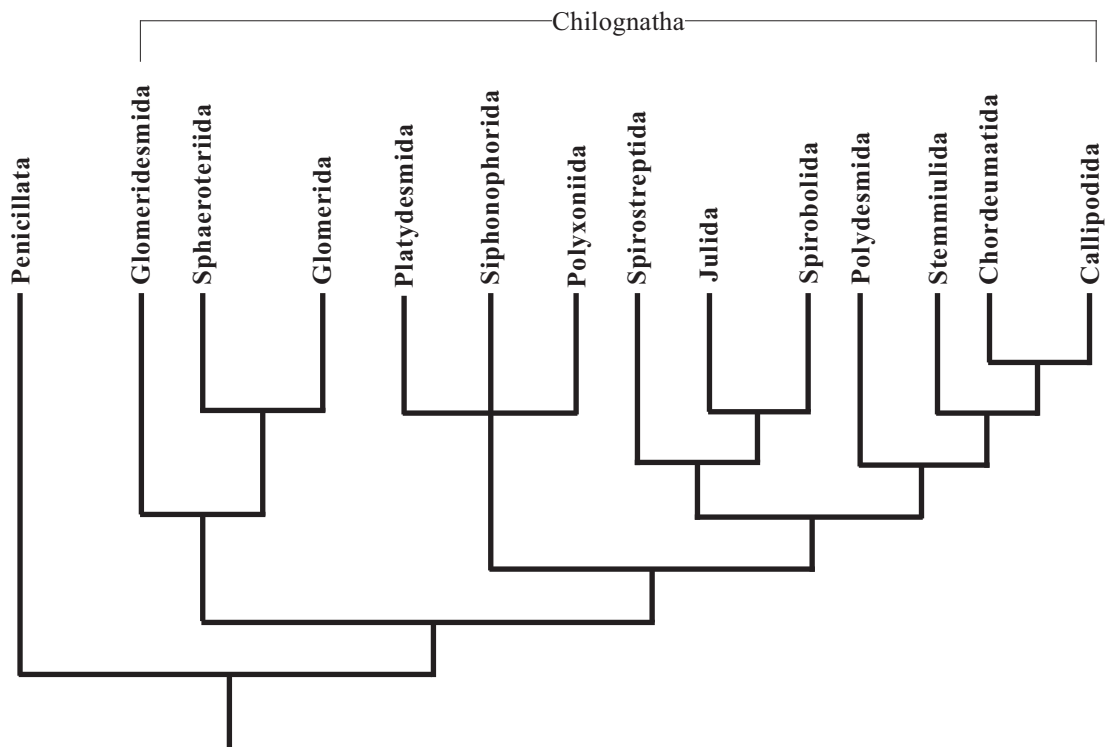
Gegen Ende des 19. Jahrhunderts dominierte das Anamorpha-Konzept, mit den Erkenntnissen von Verhoeff (1902-1925) und Pocock (1902) verschob sich die Akzeptanz stetig zugunsten des Notostigmophora/Pleurostigmophora-Konzepts. Einen guten Überblick zur Entwicklung dieser Kontroverse während der klassisch-histologischen Periode und des zunehmenden Interesses an phylogenetischen Fragestellungen gab Hennings (1906). Das Pleurostigmophora-Konzept gilt heute als allgemein akzeptiertes Modell der Chilopodensystematik. So gut wie alle modernen vergleichend-morphologischen (Histologie und EM), molekularen und auch verhaltensbiologischen Untersuchungen lieferten Merkmalszustände und -verteilungen, deren phylogenetische Interpretation nur unter der Annahme einer Schwestergruppenbeziehung zwischen Noto- und Pleurostigmophora schlüssig und „sparsam“ durchgeführt werden konnte (u. a. Borucki 1996, Wirkner & Pass 2002, Giribet et al. 2005, Edgecombe & Giribet 2002 2004). Weitere Details werden in den unteren Sonderkapiteln erläutert.

Beim vor erst wenigen Jahren präsentierten System der Heteroterga (Ax 1999) steht eine Auseinandersetzung solcherart noch aus. Daneben existieren noch weitere, mitunter sehr bizarre oder unzureichend geprüfte Konzepte. Jamieson (1986) favorisierte ein Schwestergruppenverhältnis von Lithobiomorpha + Geophilomorpha gegenüber den Scolopendromorpha + Scutigeromorpha auf der Grundlage ultrastruktureller Merkmale an Spermatozoen. Gleichfalls erheblich von traditionellen Klassifikationen abweichende Stammbäume sind aus der Anfangsphase der molekularen Arthropodensystematik bekannt (z. B. Shultz & Regier 1997). Auf Grund der schon von den Autoren eingestandenen unausgereiften Sequenziermethoden und der unzureichenden Samplingdichte bleiben deren Kladogramme hier unberücksichtigt.

#### *Die Pleurostigmophora-Hypothese (Abb. 4A)*

Das unter den rezenten Myriapodologen am höchsten geachtete, daher weit verbreitete und im Vergleich zu anderen Arthropoden-Phylogeniehypothesen wahrscheinlich stabilste Konzept der Pleurostigmophora (Edgecombe & Giribet 2007, p. 159) geht ursprünglich auf Brandt (1841) zurück, der die Notostigmophora (= Scutigeromorpha) auf Grund des Besitzes von Komplexaugen („zusammengesetzte Augen“) sowie von vielgliedrigen Tarsen und Antennen als sog. Schizotarsia den Holotarsia (= Pleurostigmophora) mit dreigliedrigen Tarsen und



**A****B**

**Abb. 3A-B.** Konkurrierende phylogenetische Systeme innerhalb der Diplopoda. **A.** Auf molekularen Sequenzdaten basierendes Kladogramm von Regier & Shultz (2001b) mit paraphyletischen Chilognatha. **B.** Alternatives, aktuelles Modell von Sierwald et al. (2003) mit monophyletischen Chilognatha.

Lateralozellenfeldern gegenüberstellte. Eine Trennung der Scutigeromorpha vom Rest der Chilopoda unter erstmaliger Verwendung der Termini „Notostigmophora“ und „Pleurostigmophora“ nahm Verhoeff (1902-25) vor. Dem Verhoeff'schen System lag die Position der Stigmen an den jeweiligen Rumpfsegmenten zugrunde. Es ist jedoch anzumerken, daß Verhoeff (1902-25) innerhalb der Pleurostigmophora eine Unterteilung in Anamorpha („Lithobiidae + Cermatobiidae“) und Epimorpha („Scolopendridae + Geophilidae“) durchführte. Daher liegt hier aus heutiger Sicht eine unbefriedigende Synthese aus dem Pleurostigmophora- und Anamorpha-Konzept vor. Erst Pocock (1902) vermied den Terminus Anamorpha zur Charakterisierung der Lithobiomorpha. Aus taxonomischer Sicht haben sowohl seine Klassifizierung in fünf verschiedene Chilopoden-Ordnungen (Scutigeromorpha, Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, Scolopendromorpha und Geophilomorpha) als auch die weitere Unterteilung auf Familienebene im Wesentlichen bis heute Bestand. Aus phylogenetischer Sicht ist die strikte Abtrennung der Scutigeromorpha (= „Notostigma“) von den „Pleurostigma“ eine bemerkenswerte historische Notiz.

In späteren vergleichenden Untersuchungen wurde das Pleurostigmophora-Modell immer wieder bestätigt, zuerst rein histologisch am Beispiel diverser Organkomplexe, später dann auch an Hand von feinstrukturellen und paläontologischen Daten. Eine erste vergleichend-anatomische Studie, die auch als Wendepunkt hin zur allgemeinen Akzeptanz der Pleurostigmophora interpretiert wird (Richter & Wirkner 2004), verfasste Fahlander (1938). Weitere wichtige vergleichend-morphologische Beiträge lieferten Prunescu (1965, Genitalsysteme und Entwicklung), Shinohara (1970), Shear & Bonamo (1988, Morphologie paläozoischer Chilopoda, u. a. Devonbiomorpha), Borucki (1996, Morphologie der Mundwerkzeuge, Analorgane, etc.), Hilken (1998, Tracheen(ultra-)strukturen), Wirkner & Pass (2002, Kreislaufsysteme) und Rosenberg et al. (2006, Analorgane). Vielfach wurden Interpretationen zur Evolution der beschriebenen morphologischen Merkmale durch einfache (d. h. nicht numerische) und numerisch-kladistische Analysen gestützt (Shinohara 1970, Dohle 1985, Shear & Bonamo 1988, Borucki 1996, Edgecombe & Giribet 2002, 2004, Giribet & Edgecombe 2006). Die kladistischen Analysen wurden sowohl mit selektiven bzw. organspezifischen (z. B. Shinohara 1970) als auch mit universalen (z. B. Edgecombe & Giribet 2004) Datensätzen durchgeführt. Die Mehrzahl der molekularsystematischen Analysen stützen ebenfalls die Pleurostigmophora-Hypothese. Edgecombe et al. (1999) führten erstmals eine umfassende Analyse von 18S und 28S rRNA Sequenzdaten durch. Im Rahmen kombinierter phylogenetischer Analysen wurden von Edgecombe & Giribet (2004), Giribet et al. (2005) sowie von Giribet & Edgecombe (2006) neben den oben genannten Genloci auch noch fünf weitere Sequenzdaten in die Auswertung miteinbezogen (16S rRNA, U2 sn rRNA, Cytochrom *c* Oxidase Untereinheit I, Elongationsfaktor 1 $\alpha$ , Elongationsfaktor 2, Polymerase Untereinheit II, Histone H3).

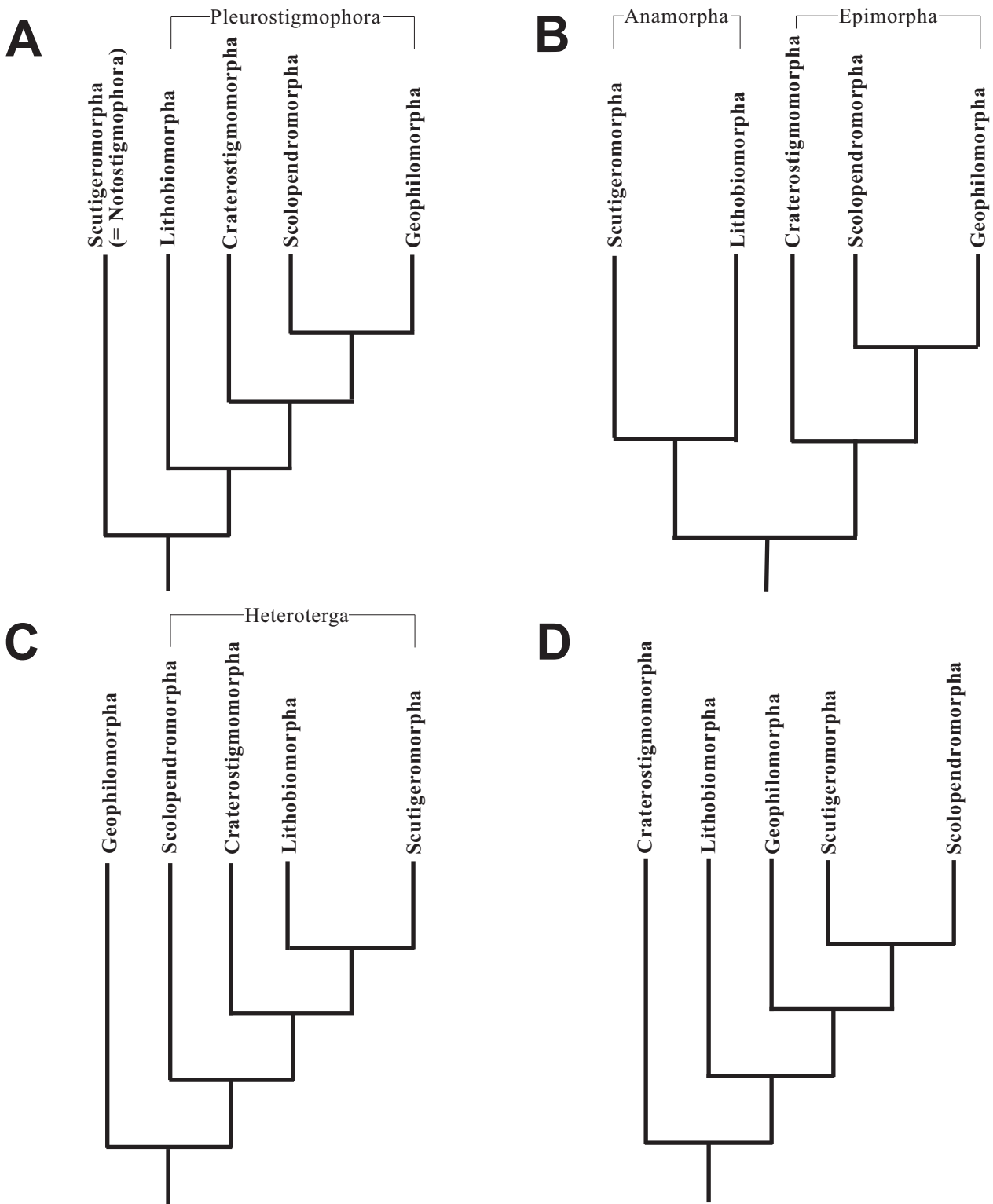
In ihrer aktuellsten Abhandlung zur Phylogenie der Chilopoda geben Edgecombe & Giribet (2007, p. 160) als wesentliche Apomorphien der Pleurostigmophora eine abgeflachte Kopfkapsel, median verwachsene Coxae der Maxillipeden, die Bildung eines sog. Tarsungulums als Verschmelzungsprodukt von Tarsus und Praetarsus auf den Maxillipeden, Paare pleuraler Stigmen („pleural spiracles“), Coxalorgane, die Ablage von Spermatophoren auf einem Sekretgospinst und eine spezifische Ultrastruktur der Lateralozellen<sup>1</sup> an.

#### *Die Anamorpha-Hypothese (Abb. 4B)*

Gegen Ende des 19. Jahrhunderts fasste Haase (1881) die „Scutigerini“ mit den „Lithobiini“ zusammen („Chilopoda anomorpha“) und stellte sie unter Zuhilfenahme von Entwicklungsmerkmalen den „Scolopendrini“ und „Geophilini“ („Chilopoda epimorpha“

---

<sup>1</sup> Edgecombe & Giribet (2007) waren zum Zeitpunkt der Abfassung ihres Manuskriptes schon wesentliche Erkenntnisse dieser Dissertationsarbeit auf Grund der sukzessiven Veröffentlichung von Einzelergebnissen zur Feinstruktur der Lateralaugen der Chilopoda bekannt.



**Abb. 4A-D.** Konkurrierende phylogenetische Systeme innerhalb der Chilopoda. **A.** „Pleurostigmophora-Konzept“ gestützt durch zahlreiche vergleichend-morphologische Untersuchungen (z. B. Verhoeff 1902-1925, Fahlander 1938, Borucki 1996, Wirkner & Pass 2002), paläontologische Befunde (z. B. Shear & Bonamo 1988) und kladistische Analysen morphologischer oder kombinierter Datensätze (Edgecombe & Giribet 2002, 2004, Giribet & Edgecombe 2006). **B.** „Anamorphans-Konzept“ basierend auf entwicklungs- und brutbiologische Merkmale (z. B. Haase 1881, Attems 1926, Manton 1965). **C.** „Heterotergans-Hypothese“ von Ax (1999) fußend auf den Segmentierungsverhältnissen und der jeweiligen Ausprägung von Heterotergiten. **D.** Nominell bisher nicht näher entwickeltes Kladogramm von Giribet & Edgecombe (2006). Das hier dargestellte System basiert auf einer kombiniert-kladistischen Analyse von 153 morphologischen Merkmalen sowie von Sequenzdaten von acht verschiedenen Genloci.

gegenüber. Damit war erstmals ein Alternativkonzept zum Schwestergruppenverhältnis Notostigmophora + Pleurostigmophora (s. o.) formuliert. Eine erste, aber bislang wenig zitierte Unterstützung der Haase'schen Thesen lieferte Bollmann (1893), welcher das phylogenetische Grundkonstrukt Haase's mit der phylogenetisch konträren Terminologie Brandt's („Schizotarsia“) verknüpfte. Unter Umgehung des umstrittenen Terminus „Schizotarsia“ bestätigte Silvestri (1895) die Anamorpha-Epimorpha Gruppierung, indem er eine Einteilung nach der Verteilung der Stigmen auf den Segmenten der Chilopoda vorschlug („Anamorpha: Anartiostigmata (= Scutigermorpha) + Artiostigmata (= Lithobiomorpha); Epimorpha: Oligostigmata (Scolopendromorpha) + Pantastigmata (= Geophilomorpha“). Anfang des 20. Jahrhunderts geriet das Anamorpha-Konzept durch die phylogenetischen Rekonstruktionen von Verhoeff (1902-1925, s. o.) zunehmend unter Druck. Beinahe zeitgleich verteidigten Hennings (1906), der sich fast vollständig den Ansichten Silvestri's (1895) anschloss, und schließlich Attems (1901-1925) in einer Serie verschiedener Publikationen das System der Anamorpha + Epimorpha. Allen klassischen Phylogeniekonstrukten bis gegen Ende des 19. Jahrhunderts ist die Nichtberücksichtigung der Craterostigmomorpha gemeinsam, die schließlich erst 1902 von Pocock als monotypisches Taxon beschrieben wurden. Hennings (1906) schlug in Anlehnung an die systematischen Vorstellungen Silvestri's (1895) vor, die Craterostigmomorpha („Craterostigmidae“) mit den Lithobiidae und Cermatobiidae in einem Taxon „Artiostigmata“ zu vereinigen und damit den Anamorpha zuzuordnen.

Basisgebend und terminologiebestimmend für „moderne“ Varianten der Anamorpha-Hypothese sind nach wie vor die unterschiedlichen Entwicklungsstrategien. Gemäß eines gemeinsamen (hemi-)anamorphen Entwicklungsgangs werden hier Vertreter der Scutigermorpha und Lithobiomorpha zu einem gemeinsamen Taxon Anamorpha zusammengefaßt und den Brutpflege betreibenden als auch mit einem vollständigen Segmentbesatz aus dem Ei schlüpfenden Epimorpha (Craterostigmomorpha + (Scolopendromorpha + Geophilomorpha)) gegenübergestellt. Borucki (1996) gab zu bedenken, daß die Gültigkeit einer Adelphotaxa-Beziehung Anamorpha *cum* Epimorpha zu viele Schritte konvergenter Merkmalsevolution impliziere (z. B. bezüglich der Anzahl der Laufbeinpaare, Reduktion der Stigmenzahl, Beschränkung der Stigmenentwicklung auf bestimmte Segmente, unpaare Hoden). Trotz der gewichtigen Argumente gegen die Anamorpha-Hypothese fanden sich insbesondere im angelsächsischen Sprachraum immer wieder Anhänger, einerseits auf der Grundlage eigener Studien (u. a. Füller 1960, Manton 1965, Kraus 1979-1980) andererseits in ihrer Eigenschaft als Lehrbuchautoren (u. a. Meglitsch 1972, Lewis 1981). Die letztbekannten Autoren, die diese Klassifikation bevorzugten, waren Whittington et al. (1991) und Prunescu (2006) unter dem Anamorpha Synonym „Ovdispersa“ basierend auf dem eigentümlichen Eiablageverhalten. Edgecombe & Giribet (2007) interpretieren dagegen die Anamorphose als plesiomorphen Entwicklungsmodus, der bei den Scutigermorpha, Lithobiomorpha und, in sehr stark modifizierter (verkürzter) Form, auch bei den Craterostigmomorpha vorkommt.

#### *Die Heteroterga-Hypothese (Abb. 4C)*

Ein modernes, jedoch bislang kaum zitiertes oder gar anerkanntes Konzept zur internen Phylogenie der Chilopoda wurde von Ax (1999) vorgelegt. Im Ax'schen Argumentationsschema werden die Geophilomorpha wegen der homonomen Segmentierung mit seriell organisierten Stigmenpaaren (Isostigmophorie) als Adelphotaxon der Heteroterga (Scolopendromorpha + Triakontapoda (Craterostigmomorpha + Gonopodophora (Lithobiomorpha + Scutigermorpha))) an die Basis des Chilopoden-Stammbaums gestellt. Namensgebend für die Gruppe der Heteroterga ist die heteronome Segmentierung mit einem daraus resultierenden Wechsel langer und kurzer Tergite, was mit einer segmental

alternierenden Anordnung der Stigmenpaare einhergeht (Anisostigmophorie). Die Notostigmophorie und frei gegeneinander bewegliche Maxillipeden sind hier Autapomorphien der Notostigmophora. Die bei den Geophilomorpha und Scolopendromorpha zu beobachtende Brutpflege und die beim Schlupf bereits dem Adultzustand entsprechende Segmentzahl bzw. –ausstattung der Jungtiere (Epimorphose) sind dagegen Merkmale, die hier zwingend in das Grundmuster der Chilopoda gehören. Minelli & Bortoletto (1990) interpretierten die Epimorphose der Chilopoda wegen undeutlich ausgeprägter ontogenetischer Kontrollmechanismen als ursprünglicheren Entwicklungsprozess. Mit dem Hinweis auf eine erhebliche Heterogenität anamorpher Entwicklungsprozesse innerhalb der Myriapoda widersprachen die Autoren den phylogenetischen Rekonstruktionen von Dohle (1980, 1985) und unterstützten indirekt das Heteroterga-Konzept.

Betrachtet man ausschließlich die engeren Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Chilopoda, das heißt die jeweiligen Schwestergruppenbeziehungen innerhalb der fünf Teiltaxa, dann ähneln sich die Pleurostigmophora-Hypothese (s. o.) und die Ax'sche Heteroterga-Rekonstruktion in vielen Details. Allerdings erzwingt das Heteroterga-Modell eine exakt gegenläufige Lesrichtung der Merkmalstransformation (Segmentierung, Stigmenmuster, Kreislaufsystem, Augenevolution) entlang der Stammlinie der Chilopoda. Auch Paulus (1979, p. 365 und Fig. 6.33) vertrat bereits die Ansicht, daß die Scutigeromorpha innerhalb der Chilopoda als die am meisten abgeleitete Gruppe zu betrachten seien. Allerdings blieben die Craterostigmomorpha im Paulus'schen (1979) Kladogramm unberücksichtigt, des Weiteren unterblieb die Definition supraordinaler Taxonnamen.

*Molekulare Systeme – u. a. Craterostigmomorpha als basales Taxon der Chilopoda (Abb. 4D)*

Ein bisher nicht näher klassifiziertes Kladogramm lieferten Giribet & Edgecombe (2006). Das von den Autoren dargestellte System basierte auf einer kombinierten, kladistischen Analyse von 153 morphologischen Merkmalen sowie von Sequenzdaten von acht verschiedenen Genloci. Die Craterostigmomorpha repräsentieren demnach das basale Schwestergruppentaxon zu allen anderen Chilopoda. Ähnliche Resultate erzielten Mallatt & Giribet (2006) nach Auswertung eines nahezu kompletten 18S- und 28S-Sequenzdatensatzes aus der ribosomalen RNA von 81 Taxa der Ecdysozoa. Im von Mallatt & Giribet (2006) präsentierten „Maximum-Likelihood“-Stammbaum (siehe p. 783 und Fig. 3) gruppiert sich *Craterostigmus tasmanianus* als Schwesertaxon zu allen übrigen Pleurostigmophora.

Eine Analyse von *EF-1 $\alpha$*  Protein-Sequenzdaten platzierte die Scutigeromorpha, ähnlich dem Heteroterga-Modell von Ax (1999), als hoch abgeleitetes Taxon an die Spitze des Chilopoda-Stammbaums (Shultz & Regier 1997). Die Schwestergruppe der Scutigeromorpha sind hier allerdings nicht die Lithobiomorpha sondern die Scolopendromorpha.

Keines der genannten molekularen Dendrogramme ist mit den bislang verfügbaren morphologischen Datensätzen kompatibel bzw. reproduzierbar. Da jedweder Vergleichsansatz zu unnötig vielen Konvergenzannahmen im Bezug auf die Evolution morphologischer Merkmale oder Merkmalskomplexe führt, wird im Folgenden darauf verzichtet, diese extrem unwahrscheinlichen phylogenetischen Systeme bei der Schlußdiskussion potentieller Szenarien der Augenevolution innerhalb der Euarthropoda zu berücksichtigen.

## **Die Augen der Euarthropoda – strukturelle Diversität und Funktionsmorphologie**

Die Erforschung der Augen der Arthropoda mithilfe diverser mikroskopischer Methoden geht auf eine gut 150-jährige Tradition zurück. Im Allgemeinen werden Komplexaugen bzw. ihre optischen Elemente, die Ommatidien, von unioornealen oder dioptrischen Punktaugen, die Median- und Lateralzellen, sowie speziellen Larvalaugen, die Stemmata der Holometabola, unterschieden. Fossil sind Facettenaugen bereits aus dem Unteren Kambrium bekannt (vor ca.



520 Millionen Jahren), in Gestalt der holochroalen Augen nicht-phacopiner Trilobita (Gal et al. 2000).

Es lassen sich zwei distinkte Phasen der Augenforschung differenzieren. Mit Methoden der fortgeschrittenen Auflichtmikroskopie wurde ein erster, in weiten Teilen auch heute noch gültiger Überblick über den histologischen Aufbau der Lateralaugen der Chelicerata (u. a. Grenacher 1879, Widmann 1908, Scheuring 1913, 1914, Demoll 1914), Myriapoda (u. a. Grenacher 1879 1880), Crustacea (u. a. Exner 1891, Debaisieux 1944) und Hexapoda (u. a. Grenacher 1879, Hesse 1901) gegeben. Bereits die klassisch-histologischen Studien arbeiteten sehr klar die Grundstruktur von Euarthropodenaugen heraus und definierten die an ihrem Aufbau beteiligten Zelltypen. Abhängig von der Innervation am Protocerebrum können bei den Euarthropoda entweder Lateral- oder Medianaugen oder beide Augentypen gleichzeitig ausgebildet sein. Jeder(s) Ommatidium, Medianozellus, Lateralozellus oder Stemma enthält Corneagenzellen, die nach apikal eine Cornealinse produzieren, subcorneale oder exretinale Kristallkegel (optional, führen dann meist zur Bildung eines dioptrischen Apparates), Retinulazellen als Träger der Photopigmente in ein-, zwei- oder vielschichtigen System(en) sowie ggf. akzessorische Pigmentzellen, welche die Retinula und den (di-)optrischen Apparat umhüllen.

Ab den 1960er Jahren sorgte die Entwicklung elektronenmikroskopischer Methoden (Raster- und Transmissions-EM) für einen gewaltigen Fortschritt bei der Beschreibung der inneren Feinarchitektur und der Oberflächenskulptur von Arthropodenaugen. Die gegenüber der Lichtmikroskopie weit überlegene Auflösung des REM und TEM führte zur Aufklärung subzellulärer (ultrastruktureller) Augenmerkmale, wie z. B. der mikrovillären Struktur der Rhabdomäre, der Aufbau der Kristallkegel, die proximalen Fortsätze der Kristallkegelzellen (Conus- oder Semperzellen), die Vielfalt der Photopigmente der Retinulazellen und akzessorischen Pigmentzellen, die Existenz und dreidimensionale Verflechtung der basalen Matrix und unterschiedliche Verschaltungssystemen zwischen den Retinulazellaxonen im Zentrum der optischen Ganglien. Gerade mithilfe der TEM-Studien wurde eine wesentlich breitere Datengrundlage für die Unterscheidung der zahlreichen Augentypen und die phylogentische Auswertung von Augenmerkmalen geschaffen. Die meisten EM-Studien beschäftigten sich mit den Median- und Lateralozellen, larvalen Linsenaugen (u. a. Stemmata) und den Ommatidien der Crustacea (u. a. Waterman 1961, Eguchi & Waterman 1966, Paulus 1979, Shaw & Stowe 1982, Richter 1999, Meyer-Rochow 2001) und Hexapoda (u. a. Bernhard et al. 1970, Wolken 1971, Paulus 1972, 1974, 1975, 1979, 1986, Carlson & Chi 1979, Carlson et al. 1984). Des Weiteren existiert ein solides Wissen über die feinstrukturelle Organisation der Ommatidien der Xiphosura (u. a. Fahrenbach 1969 1999) und der Median- und Lateralozellen der Arachnida (u. a. Eakin & Brandenburger 1971, Paulus 1979, Blest 1985, Meyer-Rochow 1987, Locket 2001). Vergleichsweise wenig ist über die Augen der Myriapoda bekannt (s. u.).

### **Die Augen der Myriapoda – Studien zur Histologie, Ultrastruktur und Physiologie (bis 2002)**

Gesicherte Daten über den Aufbau und Funktion der Augen der Myriapoda blieben in Anzahl und Qualität bis gegen Ende des 20. Jahrhunderts deutlich hinter dem zurück, was in gut 300 Einzelpublikationen über die Lateral- und Medianaugen von Vertretern der übrigen Gruppen der Euarthropoda, den Chelicerata, Crustacea und Hexapoda bekannt geworden war. Grundsätzlich sind innerhalb der Myriapoda nur Repräsentanten der Doppelfüßer (Diplopoda) und Hundertfüßer (Chilopoda) mit Augen ausgestattet. Dagegen gelten alle 150 Arten der Zwergfüßer (Symphyla) und 540 Arten der Wenigfüßer (Pauropoda) als blind (Paulus 1979, Dohle 1996). Blindheit tritt gelegentlich auch innerhalb bestimmter Gruppen der Diplopoda und Chilopoda auf (z. B. alle Geophilomorpha; für weitere Details siehe unten). Bis zum



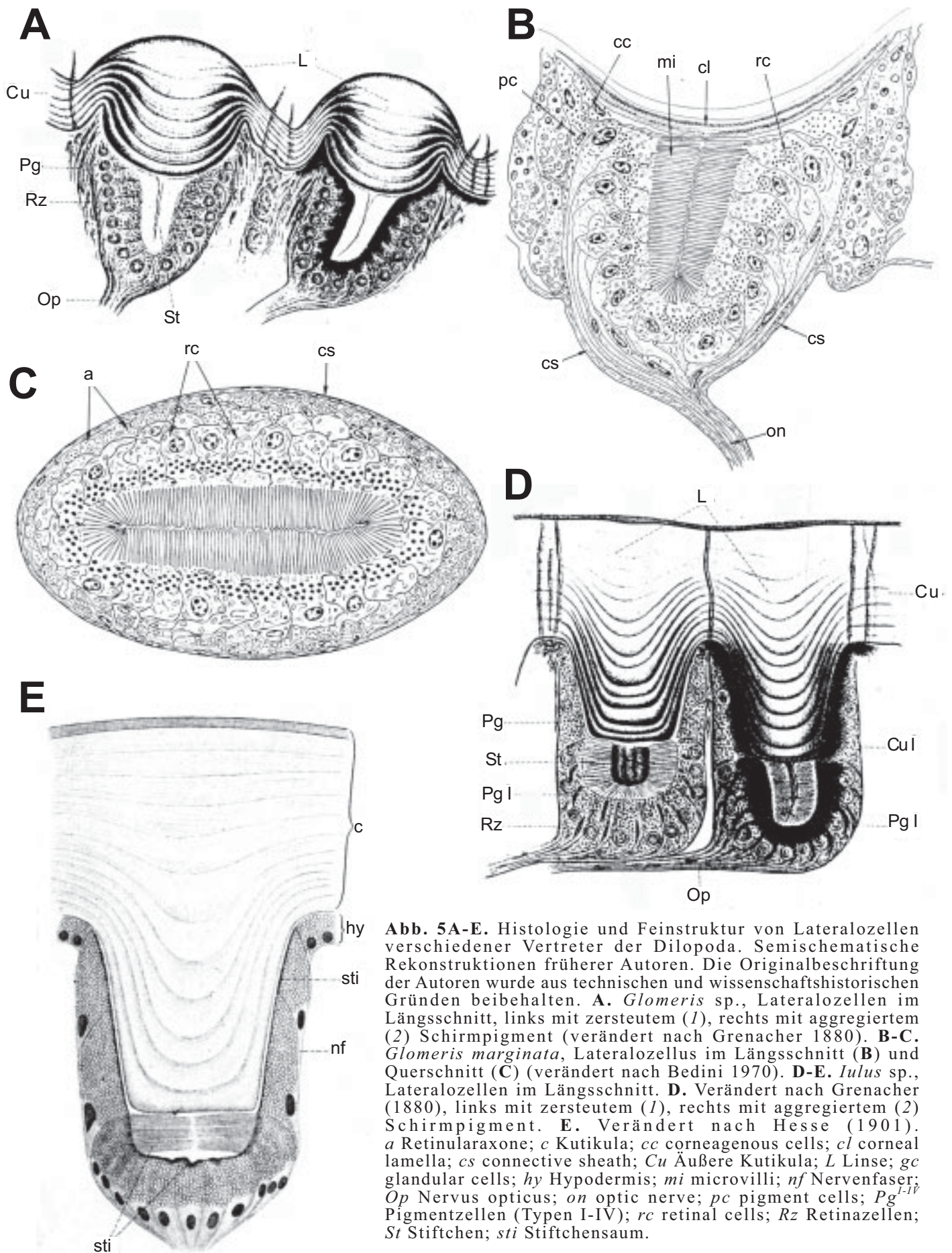
Jahre 2002, das heißt bis zum Beginn der Experimente für diese Promotionsarbeit, gaben insgesamt 17 verschiedene Autoren in der vergleichsweise geringen Anzahl von 28 Publikationen über die Anatomie und Entwicklung der Lateralaugen der Diplopoda und Chilopoda Auskunft. Bei genauerer Betrachtung dieses Literaturfundus wird allerdings deutlich, daß nur etwa 19 von diesen 28 Aufsätzen als Originalbeschreibungen diverser Augentypen gelten dürfen (s. u.), die übrigen Arbeiten nahmen lediglich Bezug auf bereits vorhandenes Wissen im Rahmen einer allgemein-zusammenfassenden Darstellung (Chilopoda: Lewis 1981, Muñoz-Cuevas 1984, Minelli 1993; Diplopoda: Hopkin & Read 1992) oder interpretierten augenmorphologische Daten vor dem Hintergrund einer phylogenetischen Fragestellung (u. a. Paulus 1979, 1986, 2000, 2003, Nilsson 1989, Borucki 1996). Zudem beschränkten sich zahlreiche morphologische Studien an den Lateralaugen der Diplopoda und Chilopoda auf die Untersuchung von juvenilen und/oder adulten Individuen von lediglich einer einzigen Art. Ein vergleichend-morphologischer Ansatz ist dagegen nur bei den klassischen, histologischen Arbeiten von Grenacher (1879, 1880), Graber (1880) und Hesse (1901) sowie innerhalb der „modernerer“ elektronenmikroskopischen Forschung nur bei Paulus (1979) und Spies (1981) erkennbar.

Grenacher (1880) unterschied vier Typen von Augen innerhalb der Myriapoda: (a) einfache, bikonvexe Linsen ohne Glaskörper bzw. Kristallkegel (bei *Lithobius* spp., *Glomeris* spp.), (b) Linsen mit internen, chitinierten Cornealkegeln und ohne Glaskörper bzw. Kristallkegel (bei *Iulus* spp.), (c) einfache, bikonvexe Linsen mit Glaskörpern bzw. Kristallkegel (bei *Scolopendra* spp.) und (d) einfache, bikonvexe Linsen mit großen, reichlich gegliederten Kristallkegeln (bei *Scutigera* spp.). Diese Einteilung wurde im Wesentlichen von späteren Autoren übernommen. Eine Ergänzung lieferte Jamault-Navarro (1992) mit dem Nachweis intracerebraler Mikrovillistapel bei *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758), die von der Autorin als Rhabdomerstrukturen gedeutet wurden.

#### *Diplopoda* (siehe Abb. 5, 6)

Die Augenanatomie der Diplopoda ist insgesamt nur unzureichend untersucht und verstanden. Der histologische Aufbau der Augen weniger glomerider und juliformer Tausendfüßerarten wurde von Grenacher (1879, 1880) und Hesse (1901) bearbeitet (Abb. 5A, D-E). Willem (1892) steuerte erste Daten über den Augenaufbau beim Pinselfüßer *Polyxenus lagurus* (Linnaeus, 1758) bei. Darüber hinaus liegen nur zwei elektronenmikroskopische Untersuchungen vor (Bedini 1970, Spies 1981; Abb. 5B-C), nur eine davon verfolgte einen vergleichend-morphologischen Ansatz mit dem Ziel einer phylogenetischen Betrachtung (Spies 1981, Abb. 6A-D). Diplopoden besitzen dorsolateral der Kopfkapsel und posterior zur Insertion des Antennengrundgliedes Augen, die entweder aus einem einzigen Lateralozellus bestehen (z. B. *Stemmiulus* spp.) oder aus Verbänden mehr oder weniger dicht aneinandergelagerter Lateralozellen (Enghoff 1990, Hopkin & Read 1992). Die Anzahl der Lateralozellen pro Auge beträgt maximal 90, so gesehen bei *Dendrostreptus macracanthus* Attems, 1914 (Enghoff 1990). Dagegen besaßen fossile Taxa, wie beispielsweise *Glomeropsis* aus dem Obereren Devon, große Augen mit jeweils bis zu 1000 Lateralozellen (Kraus 1974). Die hohe Anzahl optischer Einheiten legt die Vermutung nahe, daß die Stammlinienvertreter der Diplopoda mit richtigen Komplexaugen ausgestattet waren.

Spies (1981) beschrieb die Ultrastruktur der Lateralaugen von vier verschiedenen Arten. Als möglichst ursprünglichen Vertreter wählte der Autor *Polyxenus lagurus*, ein Vertreter der generell verzweigten Pinselfüßer (Penicillata). Stellvertretend für die große Gruppe der Chilognatha wurden *Craspedosoma simile* (Verhoeff, 1896), *Polyxonium germanicum* Brandt, 1831 und *Ommatoiulus sabulosus* (Linnaeus, 1758) untersucht. Bedini (1970) studierte lediglich die Lateralozellen einer einzelnen Art, des Gerandeten Saftkuglers *Glomeris marginata* (Villers, 1789).

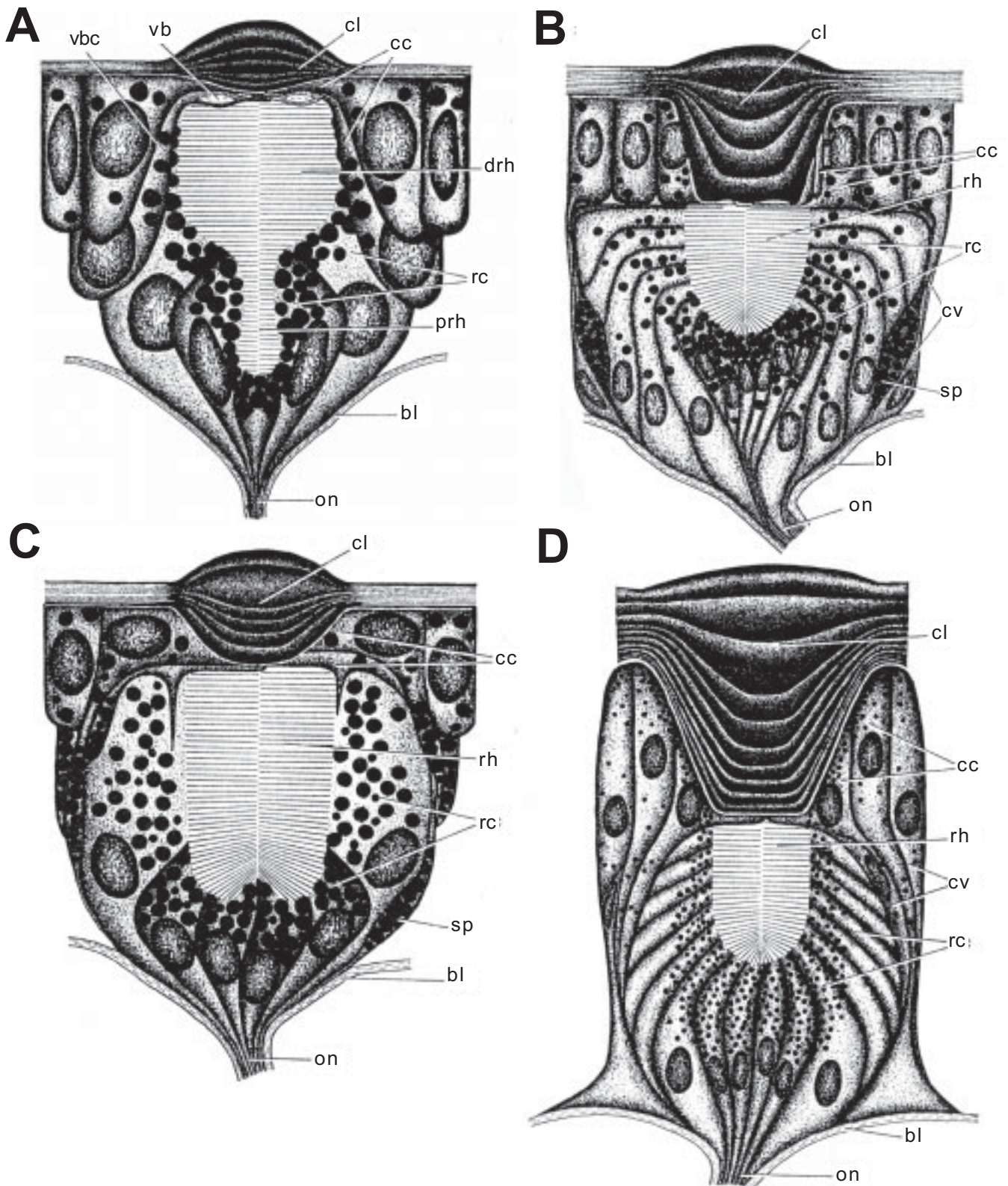


**Abb. 5A-E.** Histologie und Feinstruktur von Lateralzellen verschiedener Vertreter der Diplopoda. Semischematische Rekonstruktionen früherer Autoren. Die Originalbeschriftung der Autoren wurde aus technischen und wissenschaftshistorischen Gründen beibehalten. **A.** *Glomeris* sp., Lateralzellen im Längsschnitt, links mit zerstemem (1), rechts mit aggregiertem (2) Schirmpigment (verändert nach Grenacher 1880). **B-C.** *Glomeris marginata*, Lateralzelle im Längsschnitt (**B**) und Querschnitt (**C**) (verändert nach Bedini 1970). **D-E.** *Iulus* sp., Lateralzellen im Längsschnitt. **D.** Verändert nach Grenacher (1880), links mit zerstemem (1), rechts mit aggregiertem (2) Schirmpigment. **E.** Verändert nach Hesse (1901). *a* Retinularaxone; *c* Kutikula; *cc* corneagenous cells; *cl* corneal lamella; *cs* connective sheath; *Cu* Äußere Kutikula; *L* Linse; *gc* glandular cells; *hy* Hypodermis; *mi* microvilli; *nf* Nervenfasern; *Op* Nervus opticus; *on* optic nerve; *pc* pigment cells; *Pg<sup>I-IV</sup>* Pigmentzellen (Typen I-IV); *rc* retinal cells; *Rz* Retinazellen; *St* Stiftchen; *sti* Stiftchensaum.



Das Auge von *Polyxenus lagurus* (Abb. 6A) besteht aus jeweils fünf Einzelaugen, die auf den Dorsalflächen von zwei posteriolateralen Vorsprüngen der Kopfkapsel in erheblichem Abstand zueinander gruppiert sind. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen diverser Autoren (u. a. Tichy 1975, Spies 1981, Hopkin & Read 1992) zeigen deutlich eine Sutur, die den augentragenden, aus der Dorsalperspektive halbkugelig geformten Vorsprung gegen benachbarte Kopfareale abgrenzt („Augenhügel“ nach Eisenbeis & Wichard 1987). Der corneale Durchmesser eines *Polyxenus*-Lateralozellus wird von Spies (1981) mit ca. 7 µm angegeben und bleibt damit auffällig klein. Die axial schwach eingekrümmte Cornealinse wird von wenigen pigmentierten, kranzförmig angeordneten Corneagenzellen gebildet, die in Form und Arrangement stark an die primären Pigmentzellen der Insekten erinnern (siehe u. a. Paulus 1979). Die Corneagenzellschicht wird von vier ebenfalls pigmentierten Epithelzellen unterlagert, die schmale zytoplasmatische Ausläufer nach axial ausbilden und als hyaline Einschlüsse zwischen der Cornealinse und dem Rhabdom sichtbar sind. Die Struktur- und Lagebeschreibung der subcornealen Kompartimente ist derjenigen von Paulus (1979) für die „vitreous bodies“ sehr ähnlich. Spies (1981) vermutete eine Abstammung der „vitreous body cells“ von herkömmlichen epidermalen Deckzellen („hypodermal cells“). Paulus (2000) interpretierte diese glaskörperähnlichen Kompartimente als rudimentäre Kristallkegel, welche denselben der Crustacea und Hexapoda homolog sein könnten. Die kräftig mit Pigmentgranula angereicherte Retinula ist stets zweischichtig. Ein Kranz distaler Retinulazellen bildet nach axial ein geschlossenes Rhabdom, das erheblich breiter ist als das sich proximal anschließende Rhabdom der proximalen Retinulazellen. Akzessorische Pigmentzellen, etwa inform interommatidialer Pigmentzellen (*sensu* Hallberg & Elofsson 1989), wurden von Spies (1981) nicht beschrieben.

Allen von Bedini (1970, Abb. 4B-C) und Spies (1981, Abb. 6B-D) untersuchten Chilognathen-Lateralozellen ist die Bildung komplexaugen-ähnlicher Ozellenfelder (mit eng stehenden Lateralozellen) gemeinsam. Des Weiteren fehlt allen Chilognatha ein Kristallkegel oder „vitreous bodies“ *sensu* Paulus (1979). Die Augen sind stets unicorneal, eine Fokussierung eindringenden Lichts auf das Rhabdom wird über die kegelartig in den Augenbecher vorspringende Cornea vermittelt. Die innere und äußere Cornea-Krümmung variiert interspezifisch (siehe Spies 1981). Die Corneagenzellen sind immer pigmentiert und haben eine weitgehend vergleichbare Gestalt (mit proximad abziehenden Fortsätzen). Strukturelle Äquivalente zu akzessorischen (hier gemeint: interommatidialen) Pigmentzellen wurden bei *Craspedosoma simile*, *Polyxonium germanicum* und *Ommatoiulus sabulosus* beobachtet, aber in abweichender Terminologie von Spies (1981) als Hüllzellen („covering cells“) definiert, welche offensichtlich proximale Ausläufer („hypodermal cell processes“) bilden und sich in der basalen Matrix verankern können. Die Retinula ist gemäß der Rekonstruktionen von Bedini (1970) und Spies (1981) mehrschichtig organisiert, wird aber anscheinend nur von einem einzigen Retinulazelltyp gebildet. Nur in der Retinula von *P. germanicum* ist eine Differenzierung in distale und proximale Retinulazellen angedeutet (siehe Abb. 6C und Fig. 12 in Spies 1981). Unter Zugrundelegung der Tracheata-Hypothese vermutete Spies (1981, p. 256ff), daß die Einzelaugen („modified ommatidia“) von *P. lagurus* über regressive Evolutionsprozesse direkt aus echten Komplexaugen hervorgegangen sein könnten. Am Anfang des Prozesses der Desintegration dicht gestaffelter Ommatidienverbände standen demnach also nicht Lateralozellen sondern degenerierende Protommatidien. Der Autor folgerte weiter (p. 257), daß die Lateralozellen („ocelli“) der Chilognatha vergleichbar der Entstehung der Stemmata holometaboler Insekten (Paulus 1979, 1986, 2000) *via* Transformation, Multiplikation oder Reduktion ommatidialer Vorläuferbildungen generiert worden sein könnten. Spies (1981) wandt sich explizit gegen die Ansicht von Hesse (1901) und Tiegs & Manton (1958), denzufolge die Lateralozellen der Collembola und Zygentoma genauso wie die Fusionsstemmata der Coleoptera Intermediärstadien einer Evolutionslinie seien, beginnend bei den Lateralozellen der Myriapoda und kulminierend in den Ommatidien



**Abb. 6A-D.** Histologie und Feinstruktur von Lateralzellen verschiedener Vertreter der Diplopoda im Längsschnitt. Die semischematische Rekonstruktionszeichnungen entstammen der einzig verfügbaren vergleichenden Feinstrukturstudie über Diplopodenaugen von Spies (1981). Die Beschriftung richtet sich im Wesentlichen nach der Originalterminologie der Autors. **A.** *Polyxenus lagurus*. **B.** *Craspedosoma simile*. **C.** *Polyzonium germanicum*. **D.** *Ommatoiulus sabulosus*. Verändert nach Spies (1981).

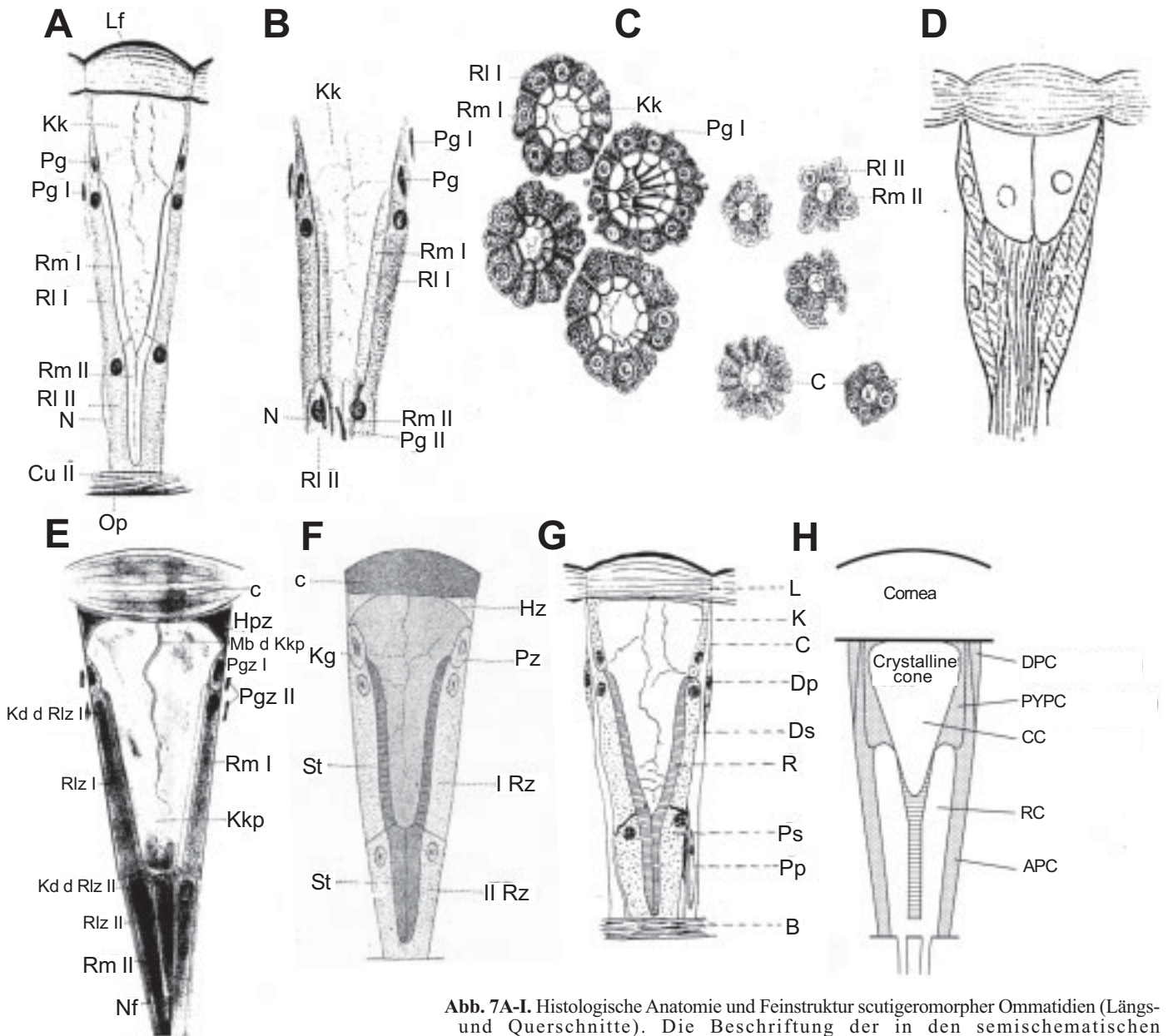
*bl* basal lamina; *cc* corneagenous cells; *cl* corneal lens; *cv* covering cells; *drh* distal rhabdom; *on* optic nerve; *prh* proximal rhabdom; *rc* reticular cells; *rh* Rhabdom; *sp* hypodermal cell processes with screening pigments; *vb* vitreous body cell.



der „Höheren Insekten“. Ontogenetische Untersuchungen am Diplopoden- bzw. Chilognathenaugen beschränkten sich bislang auf die Beobachtung und Definition äußerlich sichtbarer Wachstumsstadien des Augenfeldes (u. a. Saudray 1953, Blower 1970, Hopkin & Read 1992, Peitsalmi & Pajunen 1992). Früh- oder postembryonale Umbauprozesse im Auge selbst blieben aber unberücksichtigt. Damit blieb auch die Frage offen, ob und in welcher Weise die Lateralzellen der Chilognatha aus protommatidialen Einheiten, etwa aus solchen der ursprünglichen Penicillata, hervorgegangen sein könnten.

#### *Chilopoda - Scutigeraomorpha (siehe Abb. 7)*

Innerhalb der Hundertfüßer (Chilopoda) besitzen nur die Spinnenläufer (Scutigeraomorpha) zu beiden Seiten des Kopfes Komplexaugen mit bis zu 600 (*Thereuopoda clunifera* (Wood, 1862)) eng stehenden Ommatidien. Erste Informationen über den ommatidialen Aufbau entstammen der Hochphase der vergleichenden, klassisch-histologischen Augen-anatomie Ende des 19. Jahrhunderts (u. a. Grenacher 1880, siehe Abb. 7A-C; Sograff 1879, 1880, siehe Abb. 7D; Packard 1880; Adensamer 1894a+b, siehe Abb. 7E; Rosenstadt 1896, siehe Abb. 7F, Hemenway 1900, Hesse 1901). Hauptuntersuchungsobjekt war die in Europa und Nordamerika weit verbreitete Art *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758 = Syn. *Cermatia forceps*) mit jeweils 100-200 Ommatidien pro Komplexauge. Es folgten ergänzende histologische Studien (Hanström 1926, 1934, siehe Abb. 7G; Miller 1957; Nilsson 1989, siehe Abb. 7H) sowie eine kurze feinstrukturelle Beschreibung von Paulus (1979, siehe Abb. 7I). Allen oben aufgelisteten Beiträgen ist die Beschreibung eines dipotrischen Apparates, bestehend aus einer stark bikonvexen Cornea (entspricht der „Linsenfalte“ von Grenacher 1880) und einem kristallkegelähnlichen, subcornealen Objekt („Kristallkörper“ Grenacher 1880, Adensamer 1894a+b, „crystalline body“ Hemenway 1900, „Kristallkegel“ Hanström 1934, „vitreous body“ Paulus 1979), einer aus zwei distinkten, horizontalen Zellschichten aufgebauten Retinula (u. a. „äußere/innere Retinulazellen“ Grenacher 1880, „obere/untere Retinulazellen“ Adensamer 1894a+b, „middle/inner tier of cells“ Hemenway 1900, „distal/proximal retinula cells“ Paulus 1979) und eines interommatidialen Pigmentschilts („Pigmentzellen der Kategorie I“ Adensamer 1894a+b, „elongated pigment cells“ Hemenway 1900) gemeinsam. Die hexagonale Corneafalte wird von koronal angeordneten, im histologischen Schnittbild dunkel pigmentiert erscheinenden Corneazellen gebildet (u. a. „Pigmentzellen“ Grenacher 1880, „Hypodermiszellen“ Adensamer 1894a+b, „distal pigment cells“ Paulus 1979). Des Weiteren lieferten die oben genannten Autoren weitgehend deckungsgleiche Beschreibungen des *Scutigera*-Rhabdoms. Die zweischichtige Retinula von *S. coleoptrata* generiert ein monaxonales, geschlossenes Rhabdom mit zwei distinkten Abschnitten, ein distales, ringförmiges Rhabdom von annähernd symmetrischer Gestalt und konfiguriert von einer variablen Anzahl von Rhabdomeren (den unteren Teil des Kristallkegels einrahmend) sowie ein proximales, schief dreieckig bis trapezförmiges Rhabdom, in dem immer eine konstante Anzahl von vier anisomorphen Rhabdomeren eng zusammengefaßt ist (u. a. Paulus 1979). Neben den zahlreichen Übereinstimmungen in den morphologischen Analysen herrschte unter den oben genannten Autoren jedoch auch ein erheblicher Dissens bezüglich der Identifizierung und funktionellen Interpretation bestimmter Ommatidienkomponenten. Die wohl umstrittenste Struktur im Ommatidium von *S. coleoptrata* stellte der Kristallkegelkörper dar. Adensamer (1894b) sah in den Ommatidien von juvenilen *S. coleoptrata*-Individuen 5-7 Nuclei pro Kristallkegel, was auf eine zelluläre Organisation und nicht auf eine cornea-ähnliche Sekretion hindeutete. Die lichtmikroskopisch leicht auszumachenden Kristallkegel-Nuclei lösten sich in den Ommatidien älterer Individuen vollständig auf. Die Befunde Adensamer's wurden bereits von Rosenstadt (1896) und Hesse (1901) bezweifelt, aber erst mithilfe der transmissionselektronenmikroskopischen (TEM) Studien von Paulus (1979) im Detail widerlegt. Zwar konnten größere osmiophile Körperchen



**Abb. 7A-I.** Histologische Anatomie und Feinstruktur scutigeroformer Ommatidien (Längs- und Querschnitte). Die Beschriftung der in den semischematischen Rekonstruktionszeichnungen illustrierten Strukturen richtet sich im Wesentlichen nach der Originalterminologie der jeweiligen Autoren. **A-C.** *Scutigera coleoptrata* (verändert nach Grenacher 1880). Ommatidien im Längsschnitt; **A:** ganzes Ommatidium, Präparat mit HCl entfärbt und nach Pigmenttinktion; **B:** Ausschnitt der proximalen Kristallkegelregion, vergrößert; **C:** Querschnitte aus verschiedenen Schnittebenen eines Ommatidiums (**A.** distale Region, **C.** mediane Region, **B.** proximale Region). **D.** *Scutigera coleoptrata* (aus Sograff 1880). Skizzenhafter Längsschnitt durch ein Ommatidium ohne Beschriftung. **E.** *Scutigera coleoptrata* (verändert nach Adensamer 1894b). Ommatidium im Längsschnitt. **F.** *Scutigera* sp. (verändert nach Rosenstadt 1896). Ommatidium im Längsschnitt. **G.** *Scutigera coleoptrata* (verändert nach Hanström 1934). Skizzenhafter Längsschnitt durch ein Ommatidium. **H.** *Scutigera* sp. (verändert nach Nilsson 1989). Ommatidiales Längsschnittschema mit Zellzahlangaben. **I.** *Scutigera coleoptrata* (verändert nach Paulus 1979, 1986, 2000). Schematischer Längsschnitt sowie diverse Querschnitte aus verschiedenen Schnittebenen eines Ommatidiums (*oben* distale Region, *Mitte* mediane Region, *unten* proximale Region). TEM.

APC accessory pigment cell; B Basalmembran; C, L (Concav-convexe) Cornealinse; c corneogene Zelle; CC cone cell;  $Cu^{II}$  innere Cuticula; Dp, KPC distale Pigmentzelle; DPC distal pigment cell; dRh distales Rhabdom; Ds distale Sehzelle; Hpz, Hz. Hypodermiszellen; K, Kg, KK Kri(y)stallkegel; K.d.Rlz<sup>II</sup> Kerne des Retinulazellen; K.d.Kkp. undeutliche Kerne des Kristallkörpers; KK, Kkp Kristallkörper; Lf Linsenfacette; N, Nf Nervenfasern; Op Nervus opticus; Pgz<sup>I</sup>, Pgz<sup>II</sup>, Pz. Pigmentzellen (Kategorien I und II); Pp proximale Pigmentzelle; pRh proximales Rhabdom; Ps proximale Sehzelle; PYPC primary pigment cell; R, Rm<sup>II</sup> Rhabdom (Typen I und II); RC retinula cell; Rl<sup>II</sup>, Rlz<sup>II</sup>, IIRz. Retinulazellen (Typen I und II bzw. erste und zweite Reihe); St Stäbchen; SZ supporting cell.



(„small spheres“, „rudimentary nuclei“) in manchen Kegelkompartimenten beobachtet werden, die Existenz funktionsfähiger Zellkerne ließ sich jedoch nicht bestätigen. Aus diesem Befund folgerte Paulus (1979), daß bei *S. coleoprata* die Corneagenzellen („distal pigment cells“) sowohl die Corneafazette nach apikal als auch den kristallkegel-ähnlichen Körper („vitreous body“) in Richtung des distalen Ommatidienzentrums sezernieren. Die unterschiedliche Anzahl von Kegelkompartimenten und Corneagenzellen veranlaßte Paulus (1979) zu der Annahme, daß eine Corneagenzelle mehrere Kegelkompartimente produziert. Die bidirektionale Abscheidung einer apikalen Matrix ist für Epithelzellen jedoch höchst ungewöhnlich und wäre darüber hinaus einmalig für die diversen Augentypen der Euarthropoda. Paulus (1979) konstatierte lediglich eine funktionelle Analogie des *Scutigera*-Kristallkegels zu den pseudokonon Kegelmann mancher Hexapoda.

Zweitens blieb die Struktur, Herkunft und Funktion von vier kleinen, proximal gelegenen und immer infraretinulär verlaufenden Zellen bis zu Beginn dieser Dissertationsarbeit ungewiß. Grenacher (1880) und Adensamer (1894a+b) bezeichneten diese als „Pigmentzellen zweiter Ordnung“ bzw. als „Pigmentzellen der Kategorie III“. Dagegen stützte sich Paulus (1979) mit dem Terminus „supporting cells“ auf die funktionelle Mutmaßungen von Hemenway (1900) („clear of supplementary cells“). In Anbetracht ihrer Ultrastruktur, des speziellen Verlaufsmusters und der Zellkonstanz erschien es bei der bisherigen morphologischen Datenlage schwierig, die „supporting cells“ mit lageähnlichen Zelltypen in anderen Mandibulataaugen, etwa den proximalen Pigmentzellen der Crustacea (u. a. Decapoda: Hallberg & Elofsson 1989) und Hexapoda (u. a. Lepidoptera: Trujillo-Cenóz 1972) zu homologisieren. Ähnliches galt für die gleichermaßen vorgefundene Variabilität der Zellzahl anderer Retinalkomponenten. So ermittelten ältere Autoren wie Grenacher (1880), Adensamer (1894a+b) und Hesse (1901) eine Anzahl von 9-12 distalen Retinulazellen; Hemenway (1900) und Hanström (1934) engten den Schwankungsbereich mit 10-12 gezählten distalen Retinulazellen noch zusätzlich ein. Dem gegenüber beobachtete Paulus (1979) unter Zuhilfenahme des TEM eine weit höhere Schwankung hinsichtlich der Retinulazellzahl ( $n = 7-23$ ), abhängig von der jeweiligen Position des Ommatidiums im Komplexauge. Weitere Unstimmigkeiten innerhalb der älteren Literatur bestanden in weit voneinander abweichenden Angaben für die Anzahl der Corneagenzellen, der Kegelkompartimente und der interommatidial lokalisierten Pigmentzellen.

Gerade die ungewöhnliche Struktur des Kristallkegels und seiner Kompartimente machte nach Meinung vieler Autoren eine Homologisierung des Komplexauges der Scutigeraomorpha mit solchen der Crustacea und Hexapoda unmöglich. Graber (1880) und Adensamer (1894a+b) gingen von einer unabhängigen Evolution scutigeraomorpher Komplexaugen innerhalb der Stammlinie der Chilopoda aus. Adensamer (1894a) prägte in diesem Zusammenhang den Begriff des „Pseudofazettenauges“ und begründete diesen Terminus mit der Existenz von „zwei über einander liegenden Zellreihen“ in der *Scutigera*-Retinula. Der vermeintlich sekundäre Charakter des *Scutigera*-Komplexauges wurde von Paulus (1979, 1986, 2000) bestätigt. Die Annahme einer konvergenten Neubildung von Komplexaugen mit kegelähnlichen Ommatidien in der Stammlinie der Scutigeraomorpha ergab sich zwingend aus dem Argumentationsschema von Paulus (1979, 1986), welchem sowohl das damalig geläufige Tracheaten-Modell als auch ein Vorläufersystem der später von Ax (1999) formulierten Heteroterga-Hypothese zugrunde lagen (s. o.), und wurde von einigen Autoren unterstützt (u. a. Borucki 1996). Erst seit Beginn der 1990'er Jahre wurden im Lichte des von Molekularsystematikern favorisierten Tetraconaten-Modells (Crustacea + Hexapoda, siehe obiges Kapitel) weitere Interpretationsmöglichkeiten in Betracht gezogen. Borucki (1996) und Paulus (2000, 2003) diskutierten dabei die Option, das scutigeraomorphe Komplexauge als ursprünglich für die Chilopoda und damit als Ausgangspunkt für die Evolution der Lateralzellen der Pleurostigmophora aufzufassen. Knoll's (1974) Untersuchungen zur Augenentwicklung wiesen nicht auf die Existenz embryonaler Anlagen von Augenstrukturen

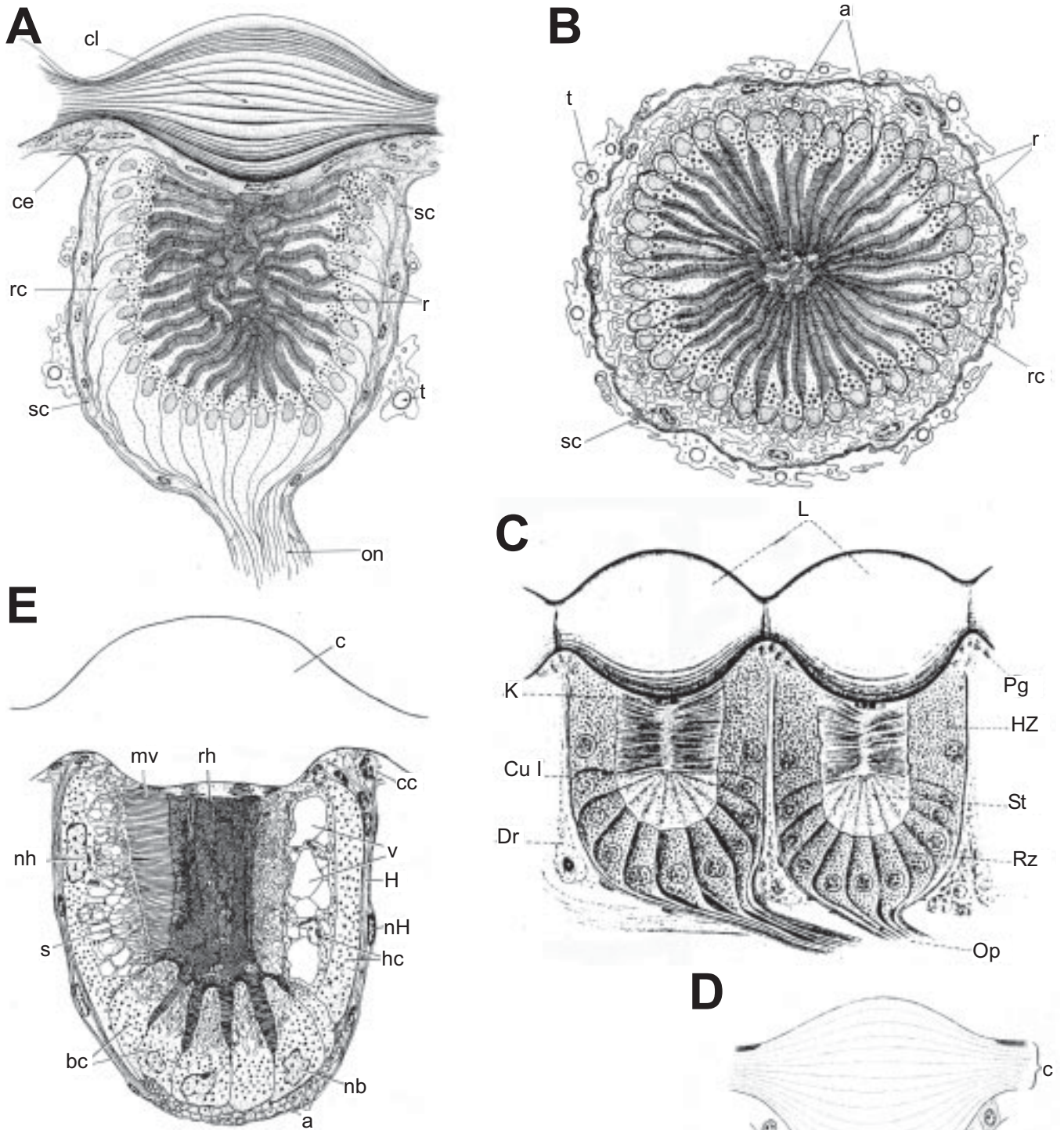
ähnlich denen der Lateralozellen der Pleurostigmophora hin. Wie schon Dohle (1980) zutreffend feststellte, waren evolutive Umbildungsprozesse im Chilopodenaugen wegen des Fehlens vergleichend-elektronenmikroskopischer Untersuchungen an scutigeromorphen (= notostigmophorer) Ommatidien und pleurostigmophoren Lateralozellen nicht überzeugend aufzuklären.

#### *Chilopoda - Lithobiomorpha (siehe Abb. 8)*

Die Struktur der Lateralozellen lithobiomorpher Hundertfüßer (Steinläufer) wurde von zahlreichen Autoren studiert, welche sowohl der klassisch-histologischen als auch der elektronenmikroskopischen Epoche zuzurechnen sind. Im Gegensatz zu den Augen der übrigen Chilopoda ist der Datenlage hier als recht umfassend einzuschätzen (cf. Lewis 1981). Einschränkend ist jedoch hinzuzufügen, daß sich die von 1879 (V. Graber, N. Sograff, H. Grenacher) bis 1979 (Paulus) gesammelten Strukturinformationen von lithobiomorphen Lateralozellen ausschließlich auf die Lithobiidae beziehen. Über die zweite Großgruppe innerhalb der Lithobiomorpha, die stets ein Paar Lateralozellen tragenden Henicopidae (Edgecombe et al. 2002), liegen bis heute keinerlei Daten über die retinale Organisation vor (Müller et al. in Vorb.).

Innerhalb der Lithobiidae sind die Lateralozellen des in europäischen Wäldern weit verbreiteten Steinläufers *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758) am besten untersucht (Histologie: Graber 1879; Sograff 1879, 1880; Grenacher 1880, siehe Abb. 8C; Willem 1891a+b, 1892; Hesse 1901, siehe Abb. 8D; Joly & Herbaut 1968; Feinstruktur: Joly 1969; Bähr 1971, 1972, 1974, siehe Abb. 8E). *L. forficatus* trägt auf jeder Kopfseite (frontolaterale Region direkt hinter der Antennenbasis) auffällige Ansammlungen knopfförmiger, leicht zueinander distanzierter Linsenaugen. Die Augen-(Ozellen-)felder bestehen aus 15-40 Lateralozellen, die in 5-7 Querreihen angeordnet sind (Joly 1969, Dunger 1993: bis zu 40 Lateralozellen, Bähr 1971: 30-37 Lateralozellen, Bellmann 1997: bis zu 15 Lateralozellen). Alle oben genannten Autoren berichteten übereinstimmend, daß es sich bei den Lateralozellen von *L. forficatus* um unicorneale Linsenaugen handelt, in welchen stark asymmetrisch-bikonvexe Linsen sowohl die Lichtbündelung als auch die Projektion der Lichtstrahlen auf die Retina besorgen. Kristallkegel fehlen immer. Entlang der tief eingesenkten Corneaoberfläche wurde eine Schicht heterogen geformter Corneazellen gefunden (Synonyme: u. a. „prismatische Zellen“, „Cellules cornéagènes“), deren Somata proximal der Linse gut sichtbar sind. Bähr (1971, 1974) beobachtete unterhalb der Cornealinse keinerlei kernhaltige Zellkompartimente sondern nur dünne zytoplasmatische Ausläufer der peripher konzentrierten Nuclearregionen. Bähr (1971, 1974) berichtete darüber hinaus von einer schwachen, aber dennoch deutlichen Ausstattung mit Pigmentgranula. Bezüglich der den Augenbecher zu zwei Dritteln ausfüllenden Retinula lieferten die klassische Histologie und die moderne Feinmorphologie unterschiedliche Resultate. Unstrittig ist, daß bei *L. forficatus* jeweils 47-140 ringförmig gruppierte Retinulazellen an der Bildung eines geschlossenen, axialen Rhabdoms (ältere Synonyme: Grenacher 1880 „Härchen“, Hesse 1901 „Stiftchen“) beteiligt sind. Unklarheiten existierten hingegen bezüglich der Terminologie. Während die meisten Autoren eine morphologisch definierbare 2-Typen-Retinula, bestehend aus jeweils einer Schicht distaler und proximaler Retinulazellen, beschrieben (Graber 1879, Grenacher 1880, Willem 1892a+b, Hesse 1901, Bähr 1971, 1974), gingen Joly & Herbaut (1968) von einer uniformen Retinula aus. Joly (1969) beschrieb zwar distale und proximale Retinulazellen, unterließ jedoch deren Differenzierung nach der Rhabdomstruktur. Die 35-110 distalen Retinulazellen (Bähr 1971) (Synonyme: u. a. „Haarzellen“, „hair cells“, „Cellules rétinienne“) sind stets voluminöser als die proximalen, zeigen prismatische Umrisse und bilden nach axial meist orthogonal geformte Rhabdomere, die gemeinsam ein rundes, sphärisches Rhabdom ergeben. Aufbauend auf den histologischen Beschreibungen von Hesse (1901) unterschied Bähr (1971, 1974, siehe Abb. 8E) vier Retinulazellkompartimente an





**Abb. 8A-E.** Histologie und Feinstruktur von Lateralzellen verschiedener Vertreter der Lithobiomorpha (Lithobiidae). Semischematische Rekonstruktionen früherer Autoren. Die Beschriftung der in den semischematischen Rekonstruktionszeichnungen illustrierten Strukturen richtet sich im Wesentlichen nach der Originalterminologie der jeweiligen Autoren. **A-B.** *Eupolybothrus fasciatus* (verändert nach Bedini 1968). Lateralzelle im Längs- (**A**) und Querschnitt (**B**, mediane Region). TEM. **C.** *Lithobius forficatus* (verändert nach Grenacher 1880). Zwei Lateralzellen im Längsschnitt. Präparat mit HCl entfärbt und nach Pigmenttinktion. **D.** *Lithobius forficatus* (verändert nach Hesse 1901). Lateralzelle im Längsschnitt. **E.** *Lithobius forficatus* (verändert nach Bähr 1974). Lateralzelle im Längsschnitt. TEM.

*a* axons; *bc* basal cell; *bgk* Kern einer Bindegewebszelle; *c* Cuticula; *cc*, *ce* corneagenous epithelium (cell); *cl* corneal lens; *Cu* Cuticula um das Einzelauge; *Dr* einzellige Integumentdrüse; *H* covering cell (Hüllzelle); *hc* hair cell (distal receptor); *HZ* haartragende Zellen; *L* Linse; *mv* microvilli; *nb* nucleus of basal cell; *nf* Nervenfasern; *nfi* Neurofibrille; *nh* nucleus of hair cell; *nh* nucleus of hair cell; *Op* Nervus opticus; *on* optic nerve; *Pg* Pigmentzelle; *r* rhabdomeres; *rc* retinal cell; *rh* rhabdom; *Rz* Retinazellen; *s* intercalary zone

Hand ultrastruktureller Merkmale: das axiale Rhabdomer, die „Schaltzone“ (*sensu* Hesse 1901) mit einem massiven perirhabdomalen ER („Palisaden-ER“), die Nucleus-Zone und den proximal abziehenden Axonfortsatz. Im Gegensatz dazu stehen die 12-30 proximalen Retinulazellen (Bähr 1971) (Synonyme: u. a. „Retinazellen“, „proximale Sehzellen“, „basale Sehzellen“, „basal cells“), die größtenteils vertikal bzw. coaxial aufgerichtet und deren Rhabdomere am Zellapex entweder bidirektional oder zirkumapikal arrangiert sind. Bähr (1971, 1974) präsentierte Querschnitte durch das weitgehend geschlossene proximale Rhabdom. Auf seinen Aufnahmen sind die proximalen Rhabdomere als reißverschlussartig ineinander verzahnte Gebilde zu erkennen. In Transversalschnitten wirkt das proximale Rhabdom von *L. forficatus* stern- oder netzförmig diversifiziert. Viele Autoren berichteten zudem von der Existenz einer distinkten Pigmentzellschicht, die den Augenbecher von außen vollständig umhüllt. Bähr (1971, 1974) bezeichnete diesen Zelltyp folgerichtig als „Hüllzellen“ bzw. „covering cells“ (von anderen Autoren gebrauchte Synonyme: Grenacher 1880 „Pigmentzellen“, Hesse 1901 „Bindegewebszellen“, Joly 1969 „Cellules bordantes“). Der Augenbecher wird laut Bähr (1971, 1974) von einer dünnen Basallamina umgeben („cuticulares Septum“ *sensu* Grenacher 1880). Diese wird nur im Bereich der Augenbasis von dem in Richtung der optischen Ganglien abziehenden Axonbündel der Retinulaxonen durchbrochen.

Neben *Lithobius forficatus* wurden auch die Lateralozellen des Riesensteinläufers *Eupolybothrus fasciatus* (Newport, 1844) elektronenmikroskopisch eingehend studiert (Bedini 1967, 1968, siehe Abb. 8A-B). Der von Bedini beschriebene Grundaufbau der Punktaugen von *E. fasciatus* ist dem von *L. forficatus* in vielen Punkten sehr ähnlich (unicorneales System: „corneal lens“ + „corneagenous epithelium“; Retinulazellen mit weitgehend geschlossenem Rhabdom: „retinal cells“; Hüllzellen: „satellite cells“; umlaufende Basallamina: „external lamella“). Unterschiede bestehen jedoch hinsichtlich der internen Krümmung der Cornealine, der Konfiguration des corneagenen Epithels (homogen, Somata auch direkt subcorneal zu beobachten) und der Präsenz proximaler Retinulazellen (fehlen bei *E. fasciatus*). Bedini (1967, 1968) fand zahlreiche Schichten hochprismatischer Retinulazellen mit zirkumapikalen Rhabdomeren, die sich zu einem netzförmigen Rhabdom zusammenschließen.

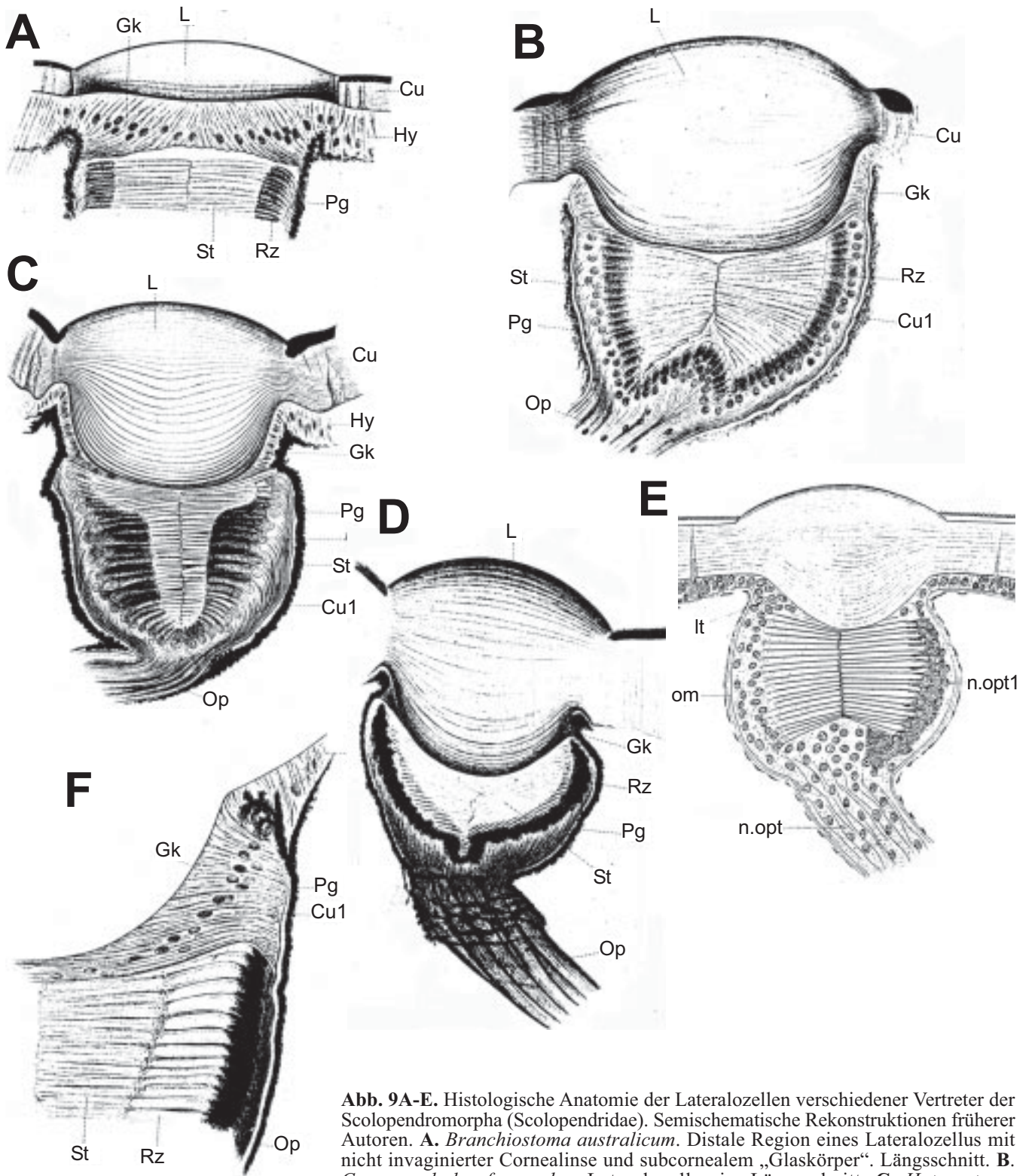
Die Lateralozellen von *Lithobius forficatus* können innerhalb von 60 Tagen nach einer variablen Anzahl von Häutungen regeneriert werden (Joly & Herbaut 1968). Zusätzlich reagieren die Lateralozellen von *L. forficatus* auf Hell-Dunkel-Wechsel in der Umgebung durch strukturelle Modifikationen in der distalen und proximalen Retinula (Bähr 1972). Bei Belichtung des Augenfeldes wandern zum einen retinuläre Schirmpigmente nach axial in Richtung Rhabdom, zum anderen verringert sich das Volumen des perirhabdomalen ER (Palisaden-ER) in signifikanter Weise. Die Adaptation des Rhabdoms vollzieht sich über den Abbau mikrovillären Membranmaterials von basal nach apikal (bei längerer Lichtexposition). Elektrophysiologische Experimente, ebenfalls durchgeführt von Bähr (1967), sprechen für eine reduzierte Abbildungseffizienz der *Lithobius*-Lateralozellen (Verschmelzungsfrequenz zwischen 10-36 Hz). Die von Bähr (1967) ermittelten Elektroretinogramme (ERG) waren mehrzählig diphasisch mit positivem OFF-Effekt, woraus sich eine proportionale Zunahme der Photorezeptorsensitivität mit dem Logarithmus der Lichtintensität ableiten lässt.

In Ergänzung zu den feinstrukturellen Untersuchungen an den Lateralozellen von *Lithobius forficatus* studierten Melzer et al. (1996/97) auch die strukturellen Eigenschaften und die Verknüpfung der efferenten Retinulaaxone innerhalb des optischen Neuropils.

#### *Chilopoda - Scolopendromorpha (siehe Abb. 9)*

Im Gegensatz zu den stets blinden Cryptopiidae verfügen die Scolopendridae, im Bereich der Kopfflanken und posterior der Antennenbasis über vier große Lateralozellen in





**Abb. 9A-E.** Histologische Anatomie der Lateralzellen verschiedener Vertreter der Scolopendromorpha (Scolopendridae). Semischematische Rekonstruktionen früherer Autoren. **A.** *Branchiostoma australicum*. Distale Region eines Lateralzellus mit nicht invaginerter Cornealinse und subcornealem „Glaskörper“. Längsschnitt. **B.** *Cormocephalus foecundus*. Lateralzellus im Längsschnitt. **C.** *Heterostoma (Ethmostigmus?) australicum*. Lateralzellus im Längsschnitt. **D,F.** *Scolopendra tahitiana*. Lateralzellen im Längsschnitt. Übersichtzeichnung (**D**) und distale Ommatidienhälfte im Detailausschnitt (**F**). Alle Darstellungen entnommen aus und verändert nach Grenacher (1880). **E.** *Scolopendra cingulata* (verändert nach Heymons 1901). Lateralzellus im Längsschnitt.

*Cu* Äussere Cuticula; *Cu1* Cuticula um das Einzelaug; *Gk* Glaskörper(zellen), *Hy* Hypodermis; *L* Linse; *lt* lentigene Zellen; *om* doppelt konturierte cuticulare Membran; *Op*, *n.opt*. Nervus opticus; *Pg* Pigmentzellen; *Rz* Retinazellen; *St* Stäbchen.



Rautenformation (u. a. Lewis 1981, Edgecombe & Giribet 2004). Zu Beginn der vorliegenden Dissertation existierten nur sehr wenige Arbeiten über Skolopenderaugen. Diese entstammten durchweg der Epoche der vergleichend-histologischen Anatomie. Heymons (1901, siehe Abb. 9E) dokumentierte drei postembryonale Entwicklungsstadien der Lateralozellen des Europäischen Gürtelskolopenders *Scolopendra cingulata* Latreille, 1789. Grenacher (1880, siehe Abb. 9A-D,F), Rosenstadt (1896) und Hesse (1901) untersuchten die innere Anatomie der Lateralozellen von insgesamt zehn Vertretern der Scolopendridae (u. a. *Scolopendra cingulata*; *Scolopendra morsitans* Linnaeus, 1758; *Scolopendra tahitiana*<sup>2</sup>, siehe Abb. 9D,F; *Rhysida* sp.; *Ethmostigmus* sp.; *Branchiostoma australicum*<sup>2</sup>, siehe Abb. 9A; *Cormocephalus foecundus* Newport, 1845, siehe Abb. 9B; *Heterostoma (Ethmostigmus?) australicum*<sup>2</sup>, siehe Abb. 9C). Grenacher (1880) konstatierte eine weitgehende strukturelle Kongruenz in der retinalen Grundorganisation bei den von ihm untersuchten Arten. Beide Autoren gaben übereinstimmend an, daß ein scolopendrider Lateralozellus eine tief eingesenkte Cornea („Cornealinse“), eine dünne subcorneale Epithelschicht („Glaskörperzellen“, „lentigene Zellen“), eine vielschichtige Retinula („Retinazellen“) mit nach axial geschlossenem Rhabdom („Stäbchen“, „Stiftchen“) und zahlreiche pigmentierte, den gesamten Augenbecher umgebende Hüllzellen („Pigmentzellen“, „Cutis“) besitzt. Interspezifisch von der Normalstruktur abweichende Gewebeproportionen, wie zum Beispiel bei der kaum eingesenkten Cornea und den uniformen Corneazellen von *B. australicum* beobachtet werden konnte, wurden als Artefakte im Zusammenhang mit dem Häutungsprozesses interpretiert (Grenacher 1880). Grenacher (1880) betonte das Vorkommen eines „Glaskörpers“ unterhalb der cornealen Linse. Dieser „Glaskörper“ sollte aus der Cuticula bzw. der Epidermis („Hypodermis“) hervorgegangen sein. Dagegen bestritten erst Heymons (1901) genauso wie sehr viel später Paulus (1979) auf der Basis transmissionselektronenmikroskopischer Befunde die Existenz eines speziellen Kristallkegels im Auge von *S. cingulata*. Tatsächlich lassen sich die von Grenacher (1880) gelieferten Rekonstruktionszeichnungen der *Scolopendra*-Augen auch so interpretieren, daß derselbe Autor das Corneagenepithel mit einer Sonderbildung, dem Kristallkegel, verwechselte. Feinstrukturelle Daten fehlten bis zu Beginn dieser Untersuchung nahezu vollständig. Nur Paulus (1979) erwähnte beiläufig, daß die Retinulae von *Scolopendra*-Lateralozellen mit bis zu 1.000 Retinulazellen ausgestattet seien.

#### *Chilopoda - Craterostigmomorpha*

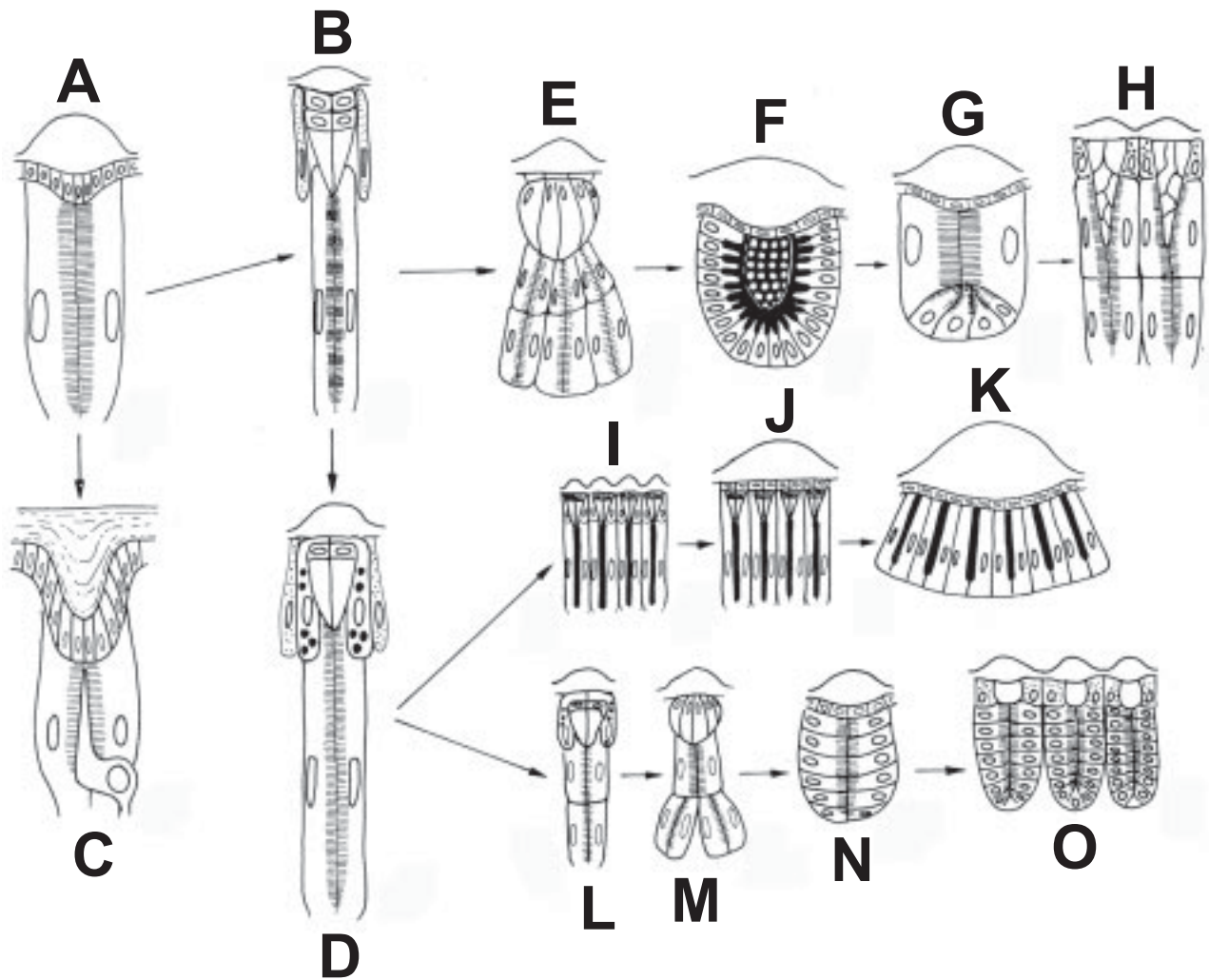
Über den Aufbau des Lateralaugenpaares des Taxons *Craterostigmomorpha*, lediglich vertreten von dem australischen Endemiten *Craterostigmus tasmanianus* Pocock, 1902, waren bis zu Beginn dieser Promotionsstudie keinerlei Informationen verfügbar. Dohle (1990), der in umfassender Weise die bis dato an *C. tasmanianus* vorgenommenen morphologischen Untersuchungen diskutierte, sparte trotz einer Fülle rasterelektronenmikroskopischer Aufnahmen die latero-frontalen Regionen des Cephalon von *C. tasmanianus* aus. Auch Ernst et al. (2002) lieferten diesbezüglich keine Detailinformationen. Daraus resultiert, daß die einzigen, bislang verwertbaren Strukturinformationen über das Augenpaar von *C. tasmanianus* aus den recht skizzenhaften Kopfdarstellungen von Pocock (1902) bestanden.

<sup>2</sup> Einige der von Grenacher (1880) untersuchten Skolopenderspezies (*Scolopendra tahitiana*, *Heterostoma (Ethmostigmus?) australicum*, *Branchiostoma australicum*) bleiben in der modernen taxonomischen Literatur unerwähnt. Sie fanden keinen Eingang in die Synonymlisten einschlägiger Museumskataloge, Revisionen oder online-Datenbanken. Somit werden diese Taxa hier als Morphospezies *sensu* Grenacher (1880) mit unsicherem Artstatus geführt.

## **Bedeutung von Lateral- und Medianaugen für die phylogenetische Rekonstruktion der Arthropoda – Zielsetzung der Dissertationsarbeit**

Augenmerkmalen haben im Wettstreit phylogenetischer Konzepte und auf der Suche nach den diese Konzepte stützenden (Syn-)Apomorphien traditionell eine wichtige Bedeutung erhalten (Nielsen 2001, p. 213). Dies gilt insbesondere für die phylogenetische Rekonstruktion der Euarthropoda. So gilt zum Beispiel die Annahme, daß ein Paar Komplexaugen in das Grundmuster der Euarthropoda einzubeziehen ist, als weitgehend akzeptiert (u. a. Paulus 1972, 1979, 1986, 2000, 2003, 2007, Ax 1999: „1 Paar Facettenaugen im Acron“). Gegenteilige Auffassungen, etwa im Sinne einer mehrfach unabhängigen Entstehung von Komplexaugen innerhalb der Euarthropoda (u. a. Land 1981, 1989, Land & Nilsson 2002, wurden entweder auf der Basis des *a priori*-Schlusses des polyphyletischen Ursprungs der Euarthropoda (Manton 1973, Fryer 1996, 1998) oder der Annahme einer hohen Konvergenzwahrscheinlichkeit und darauf folgend einer hohen Evolutionsgeschwindigkeit von lateralen Komplexaugen (Nilsson & Osorio 1998: „convergent evolution“, Land & Nilsson 2002, Oakley & Cunningham 2002, Oakley 2003: „switchback evolution“) geschlossen. Basierend auf der Annahme gradueller Evolution ausgefeilter Augentypen (z. B. Komplexaugen) aus simpler strukturierten Vorgängerorganen bzw. von einem diffusen Hautlichtsinn als Startpunkt ausgehend spekulierten Nilsson & Pelger (1994) über die Möglichkeit einer vollkommenen Neuentstehung ähnlich komplexer Augentypen über weniger als 400.000 Generationen. Diese beschleunigte, kanalisierte Evolution von Augen vollzieht sich in den Grenzen einer definierten Funktionsmorphologie retinaler Zelltypen und in Anpassung an vergleichbare Lichtregime, die somit ähnliche Selektionsfaktoren darstellen (*sensu* Haupt 1979, Nilsson & Osorio 1998). Dagegen argumentierten andere Autoren, daß die Existenz von Komplexaugen bei den Trilobita, Xiphosura, Scutigermorpha, Crustacea und Hexapoda die Annahme einer einmaligen Evolution von Komplexaugen in der Stammlinie der Euarthropoda plausibel erscheinen ließe (Paulus 1979, 2000, Ax 1999). Vorsichtiger äußerten sich Bitsch & Bitsch (2005), die sowohl eine einmalige als auch mehrfach unabhängige Evolution von Komplexaugen innerhalb der oben genannten Euarthropodentaxa für möglich hielten und blieben in dieser Frage unentschieden (siehe Fig. 4, p. 198). Meinertzhagen (1991) plädierte für eine differenziertere Bewertung der phylogenetischen Verwertbarkeit von Komplexaugenmerkmalen. Während Meinertzhagen (1991) den Erwerb von Komplexaugen in den diversen ausgestorbenen und rezenten Taxa der Euarthropoda der Wirkung ähnlicher Selektionsdrücke und damit einer „parallelen Evolution“ zuzuschreiben bereit war - verbunden mit einem geringen Signifikanzwert für phylogenetische Analysen -, betonte er die phylogenetische Schlüsselrolle des Ommatidiums bzw. der Anzahl, Form und Ontogenese seiner zellulären Konstituenten. Nach Meinertzhagen (1991) ist die zelluläre Organisation zumindest der Ommatidien der Crustacea und Hexapoda partiell als extrem konservativ einzuschätzen, so daß eine Homologisierung bestimmter Zelltypen trotz teilweise abweichender Ultrastruktur legitim erscheint.

Die Homologie der Komplexaugen der Crustacea und Hexapoda, deren Ommatidien im Grundmuster ein konstantes Arrangement von jeweils zwei Corneazellen, vier Kristallkegelzellen und acht Retinulazellen aufweisen (Paulus 1979, Dohle 2001, Richter 2002), wurde bereits von Morphologen der klassisch-histologischen Periode Ende des 19. und Anfang des 20. Jahrhunderts erkannt (u. a. von Grenacher 1880, Hesse 1901) und erst sehr viel später unter anderem von Paulus (1979) auf der Grundlage elektronenmikroskopischer Untersuchungen bestätigt. In seinem 1979er Evolutionsmodell geht Paulus von zwei unabhängigen Transformationswegen ursprünglicher Euarthropodenaugen aus (siehe Abb.



**Abb. 10A-O.** Evolutionswege von Komplexaugen und Ommatidien innerhalb der Arthropoda. Modelldarstellung verändert nach Paulus 1979. Dargestellt sind die vermuteten Augenmodifikationen innerhalb der Stammlinien der Chelicerata (A-B), Myriapoda/Chilopoda (C-G) und Hexapoda (H-K: Komplexaugen der Adulti/Imagines; H,L-O: Stemmata) auf der Basis des Tracheata-Konzeptes. A. Hypothetisches Ommatidium im Komplexauge der Stammart der Arthropoda. B. Ommatidium von *Limulus* sp. (Xiphosura). C. Hypothetisches Ommatidium im Komplexauge der Stammart der Mandibulata. D. Hypothetisch-intermediärer Lateralozellus der Stammart der Myriapoda. E. Lateralozellus von *Scolopendra* sp. (Scolopendromorpha). F. Lateralozellus von *Lithobius* sp. (Lithobiomorpha). G. Ommatidium aus dem „Pseudofazettenauge“ von *Scutigera* sp. (Scutigeroforma). H. Plesiomorphes Ommatidium der Hexapoda. I. Reguläres Komplexauge der Hexapoda. J. Intermediäres Komplexauge mit stark transformierten Ommatidien. K. Idealisertes, unicorneales Komplexauge der Hymenoptera. L. Idealisertes, Ommatidium-ähnliches Stemma der Hymenoptera. M. Idealisertes Stemma („Doppelommatidium“) der Trichoptera. N. Idealisertes Stemma der Coleoptera mit vielschichtiger Retinula. O. Idealisertes, stemmatäres (ozelläres) Komplexauge der Strepsiptera.

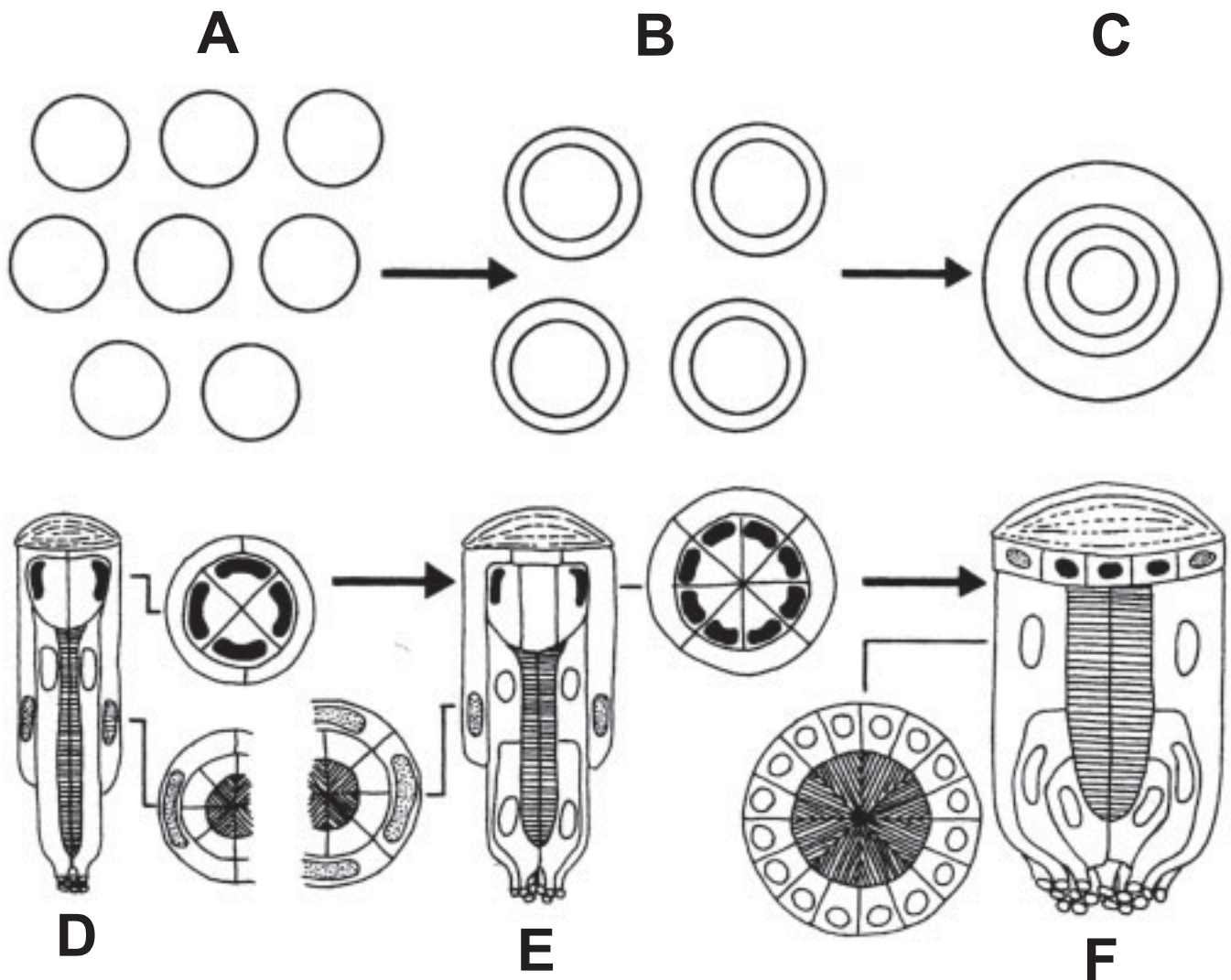
10), welche die Komplexaugen/Ommatidien der Xiphosura einerseits und der Mandibulata andererseits hervorgebracht haben könnten (Abb. 10A-C). Die Ommatidien der Xiphosura und Mandibulata wären dann einmalig aus einem gemeinsamen, einfach strukturierten Proarthropoden-Ommatidium hervorgegangen. Dieser Vorgang schließt die Möglichkeiten einer Homologie aller Euarthropodenaugen oder der mehrfach konvergenten Evolution von Komplexaugen aus ähnlich gebauten Ommatidien unterschiedlicher Stammlinienvertreter ein. Basierend auf der Tracheaten-Hypothese (s. o.) stellte Paulus (1979) das ancestrale Mandibulaten-Ommatidium mit einem gebänderten Rhabdom dar (Abb. 10C), welches noch bei vielen rezenten Taxa der Crustacea und Hexapoda gefunden wird. Dieses „Grundmuster-Ommatidium“ degenerierte laut des Paulus'schen Konzepts offenbar in verschiedenen, aber zu evo-mechanisch vergleichbaren Bedingungen in der Stammlinie der Myriapoda (Abb. 10D-G) und Hexapoda (Abb. 10I-K: unicorneales Komplexauge der Hymenoptera, Abb. 10L-O: Stemmata verschiedener Holometabola und stemmatären Komplexaugen der Strepsiptera). Die evolutiven Mechanismen, die dem Paulus'schen Konzept zugrunde liegen, werden weiter unten besprochen (siehe Abb. 11).

Konstante Ommatidium-Zellzahlen, (sub-)zelluläre Homologa und gleichartige Entwicklungsmuster dienen Phylogenetikern zur Begründung eines Monophylums Tetraconata (Crustacea + Hexapoda) (siehe obiges Spezialkapitel und Melzer et al. 1997, Dohle 2001, Richter 2002, Harzsch & Hafner 2006). Merkmale des Augenfeinbaus, wie der Besitz von vier Pigmentbecherzellen im Naupliusauge, wurden zudem als Apomorphie der Crustacea gedeutet (Ax 1999). Darüber hinaus stützen einige (Ultra-)Strukturmerkmale von Komplexaugen bzw. Ommatidien im Ax'schen (1999) Thoracopoda-Modell die Monophylie zahlreicher Taxa (Anostraca, Phyllopoda, Xenommacarida, Maxillopoda, Thecostraca). Retinulazellzahlen, spezifische Anordnungen der Retinulazellen und durch das Retinulazellmuster bedingte Variationen offener und geschlossener Rhabdome wurden bei bestimmten Gruppen der geflügelten Insekten (Pterygota) beobachtet und können ebenfalls für phylogenetische Analysen herangezogen werden (z. B. Schmitt et al. 1982, Gokan & Meyer-Rochow 2000: Coleoptera, Fischer et al. 2000: Heteroptera). Caveney (1986) diskutierte ommatidiale Merkmale für die Klärung interner phylogenetischer Beziehungen polyphager Käfer (Coleoptera).

Des Weiteren wurde den optischen Typen, die sich aus einem funktionell-dynamischen Zusammenwirken bestimmter Strukturbestandteile von Ommatidien ergeben (räumliche und biochemische Modifikation der Kristallkegelzellen, Schirmpigmentwanderungen, diskontinuierliche Rhabdomanpassung), eine phylogenetische Relevanz zugesprochen. Als ein Beispiel sei hier die Evolution der Spiegelsuperpositionsaugen erwähnt, die laut Gaten (1998) und Richter (2003) in der Stammlinie der Decapoda nur einmal stattgefunden haben soll. Davon ausgehend wurden Spiegelsuperpositionsaugen bei einigen decapoden Taxa entweder kryptotypisch (Reaktivierung ancestraler Genloci, cf. Saller 1959) hin zum plesiomorphen Typ der Appositionsoptik oder alternativ zu diversen Typen der Superpositionsoptik (parabolisch, refraktiv) abgewandelt.

Paulus (1986) hypothetisierte die Evolution von Stemmata und „myriapodenähnlicher ozellärer Seitenaugen“ aus der Umbildung von isoliert stehenden Einzelommatidien, die aus dem Zerfall einer plesiomorphen und nur in der frühesten Ontogenese auftretenden Komplexaugenanlage hervorgehen. Die Lateralaugen entstehen durch einmalige oder mehrmalige Fusion der Einzelommatidien unter Verlust typischer Ommatidialkomponenten, wie zum Beispiel des Kristallkegels (siehe Abb. 11). Das Paulus'sche (1986) Modell für die Evolution der Lateralzellen der Myriapoda gründet sich auf Erkenntnisse zur Evolution von großen Fusionsstemmata mit mehrstufigen Retinulae bei Larven der Köcherfliegen





**Abb. 11A-F.** Evolutionsschema verändert nach Paulus (1986, 2000). Illustriert wird die Bildung der Lateralozellen der Myriapoda aus primären, isoliert stehenden Ommatidien. Hypothetischer Mechanismus der Lateralzellenentstehung durch Fusionen zweier oder mehrerer, ursprünglich voneinander distanzierter Protommatidien. Ergebnis dieses Evolutionsprozesses können dem Paulus'schen Modell zufolge bei den Diplopoda und Chilopoda Fusionsaugen gewesen sein, welche den Fusionsstemmata mancher Hexapoda vergleichbar sind. Phylogenetische Progressionsstadien der Augenfusion in stark vereinfachter Darstellung (A-C) sowie unter Einbeziehung der Hauptretinalkomponenten in Quer- und Längsschnitten (D-F). **D.** Hypothetisches ancestrales Ommatidium der Mandibulata. **E.** Intermediäres Ommatidium der Tracheata mit zweischichtiger Retinula. **F.** Finales Stadium mit mehrschichtiger Retinula (bei Lateralozellen der Myriapoda und Stemmata der Holometabola).



(Trichoptera), adepagen Käfern (Adephaga: Coleoptera), und Zuckmühen (Chronomidae: Diptera). Dabei werden die Fusionsstemmata der Holometabola ohne Kristallkegel den Lateralozellen der Myriapoda hinsichtlich ihrer Bauprinzipien gleichgestellt. Die Homologie der Myriapodenaugen mit den Facettenaugen der Mandibulata wurde jedoch von Paulus (1979, 1986) nicht mit letzter Entschiedenheit vertreten, da der Autor vor allem wegen der gegenüber den Mandibulaten-Ommatidien aberranten Bauweise der *Scutigera*-Ommatidien („Pseudofazettenauge“ *sensu* Adensamer 1894a,b) interpretatorische Schwierigkeiten einräumen mußte. Die Wahrscheinlichkeit einer Homologie aller Mandibulata-Ommatidien wurde dennoch in Anlehnung an die Bildung von „ocellären“ (Kinzelbach 1971) bzw. „stemmatären Komplexaugen“ (Paulus 1979) aus konventionellen Hexapoda-Ommatidien bei Fächerflüglern (Strepsiptera) als sehr hoch erachtet.

Mit der vorliegenden Promotionsarbeit waren zwei grundlegende Absichten verbunden. Zum einen galt es, einen umfassenden Überblick über die postembryonale Entwicklung (in Kooperation mit PD Dr. Steffen Harzsch, Max-Planck-Institut für Chemische Ökologie Jena), die Photosensitivität (in Kooperation mit Dr. Magnus Lindström, Universität Helsinki), die histologische Anatomie und die feinstrukturelle Organisation der bislang schlecht bzw. nur unzulänglich untersuchten Lateralaugen der Hundertfüßer (Chilopoda) zu geben. Um diesen vergleichend-morphologischen Anspruch zu genügen, sollten die Lateralaugen möglichst vieler Spezies aller bislang bekannten, augentragenden Großtaxa der Chilopoda (Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha und Scolopendromorpha) mithilfe lichtmikroskopischer, immunhistochemischer, elektronenmikroskopischer (Transmissions- und Rasterelektronenmikroskopie) sowie elektrophysiologischer Methoden analysiert werden.

Die an den Ommatidien der Notostigmophora (= Scutigermorpha) und den Lateralozellen der Pleurostigmophora gewonnenen morphologischen, ontogenetischen und photophysiologicalen Daten sollten für die phylogenetische Rekonstruktion der Euarthropoda im Allgemeinen sowie der Myriapoda und Chilopoda im Besonderen genutzt werden. Die bis heute kontrovers diskutierten Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Chilopoda sollten an Hand einer kladistischen Analyse des bisher umfassendsten Datensatzes (erweiterte Matrix von Edgecombe & Giribet 2004) geklärt werden. Fußend auf dem errechneten Kladogramm sollte eine Hypothese zur Evolution bzw. Transformation von Lateralaugen innerhalb der Kronengruppe der Chilopoda erarbeitet werden. Damit wurde insbesondere der Empfehlung von Meinertzhagen (1991, p. 360) Rechnung getragen.

### **Neue Befunde zur Histologie, Ultrastruktur, Physiologie und Entwicklung der Lateralaugen und interommatidialen Organe der Chilopoda (s. Abb. 12A-D, I-L)**

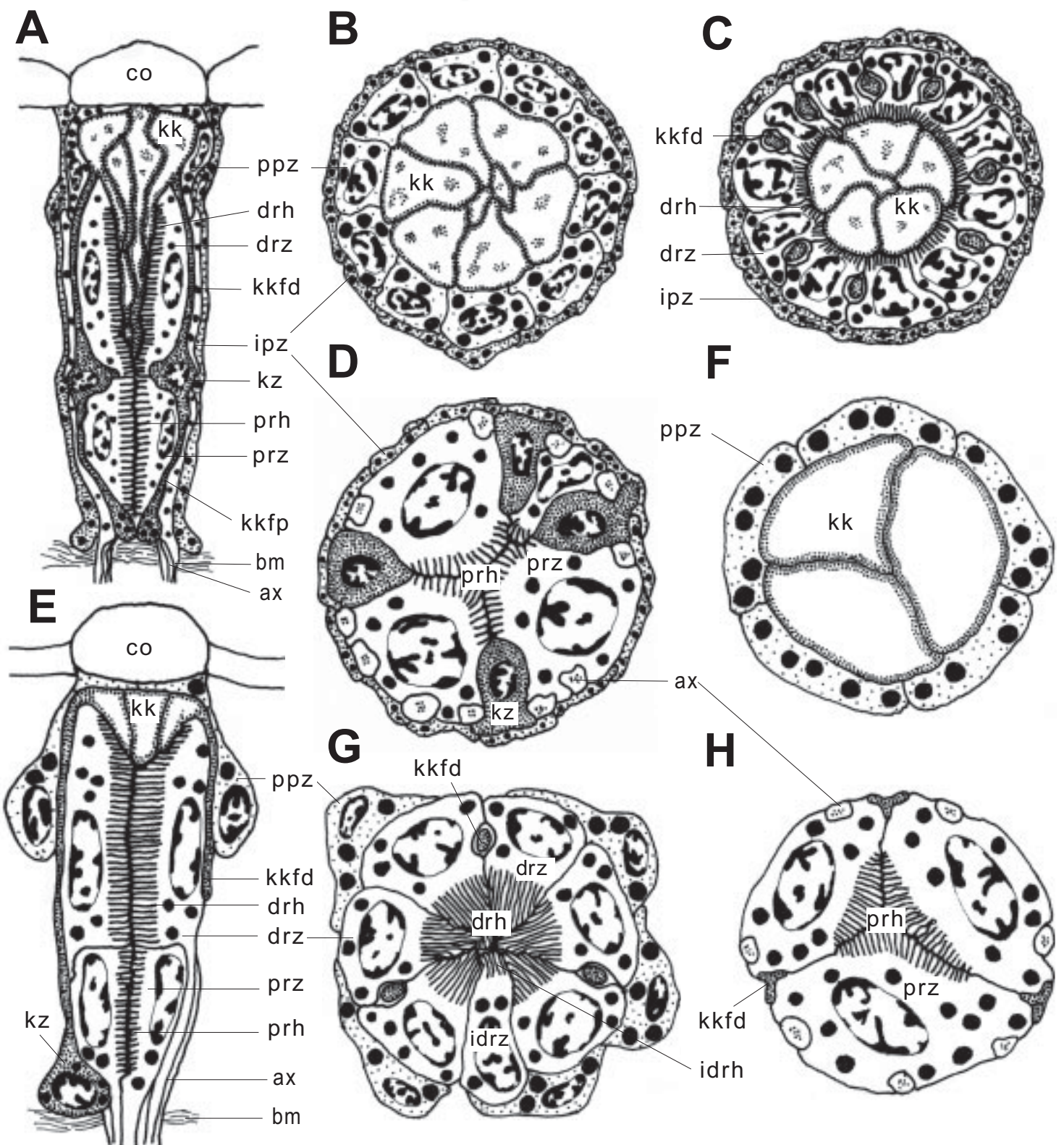
Die im Rahmen dieser Promotionsarbeit durchgeführten Untersuchungen bestätigten nur teilweise die Erkenntnisse früherer Autoren. In diesem Zusammenhang erwiesen sich überraschenderweise gerade die mithilfe der Elektronenmikroskopie durchgeführten „modernen“ Studien von Bedini (1967, 1968), Joly (1969), Bähr (1971, 1974) und Paulus (1979) als beträchtlich fehlerhaft. Dies betraf sowohl die Identifizierung der am Aufbau der Lateralaugen beteiligten Zelltypen als auch die Erfassung der Zellzahlverhältnisse in verschiedenen Schnittebenen der Augen. Des Weiteren zeigte sich, daß die Komplexität und funktionelle Morphologie der Ommatidien der Notostigmophora sowie der Lateralozellen der Pleurostigmophora von den oben genannten Autoren trotz der methodischen Vorteile der Elektronenmikroskopie oft nicht ausreichend erfasst werden konnte. Als Ursache hierfür mag erstens angeführt werden, daß in der Feinstrukturforschung bis weit in die 1970er Jahre hinein die Primärfixierung von Geweben durch den Zusatz von Penetrationsbeschleunigern (z.B. Acrolein) im Primärfixanz zwar stetig verbessert werden konnte, andererseits aber die

Konservierung des osmotischen Drucks (erreicht durch den Zusatz von Kochsalz oder Glucose) noch weitgehend vernachlässigt wurde. Erst in den letzten 10-15 Jahren konnte die Empfindlichkeit bestimmter Zelltypen im Arthropodenaugen, wie z. B. der akzessorischen Pigmentzellen, gegenüber einem rapiden Verlust des osmotischen Drucks während der primären Aldehydfixierung erkannt werden. Fixierungsartefakte in den Nebenpigmentzellen bzw. Hüllzellen äußern sich im TEM-Bild meist in Form von degenerierten Pigmentgranula (vergl. Toh & Waterman 1982, Piekos 1986). Es ist daher vorstellbar, daß Bedini (1968), Joly (1969), Bähr (1971, 1974) und Paulus (1979) bestimmte Beobachtungen auf Grund einer artefaktisch veränderten Retina versagt blieben. Ein weiterer Grund für morphodiagnostische Abweichungen von den Beschreibungen früherer Autoren könnte zudem in den unterschiedlichen methodischen Ansätzen zu suchen sein. Während sich Bedini (1968), Joly (1969), Bähr (1971, 1974) und Paulus (1979) auf die Darstellung des Aufbaus und zytoplasmatischen Dynamik der Lateralaugen von jeweils nur einer Hundertfüßerart beschränkten, wählte der Verfasser einen vergleichend-morphologischen Ansatz. Dabei zeigte sich bei den Lateralzellen der Pleurostigmophora, daß bestimmte Zelltypen und/oder die von ihnen hervorgebrachten Ultrastrukturen ein derart kryptisches Erscheinungsbild haben, daß sich ihre Präsenz nur dem durch vergleichende Studien „strukturkundig“ gewordenen Betrachter erschließt. Den Ommatidien der Scutigermorpho fehlen fast ausnahmslos Strukturen, die denen der Lateralzellen der Pleurostigmophora homolog sein könnten.

*Chilopoda - Scutigermorpha (Müller et al. 2003b; siehe Abb. 12A-D und Anhang I)*

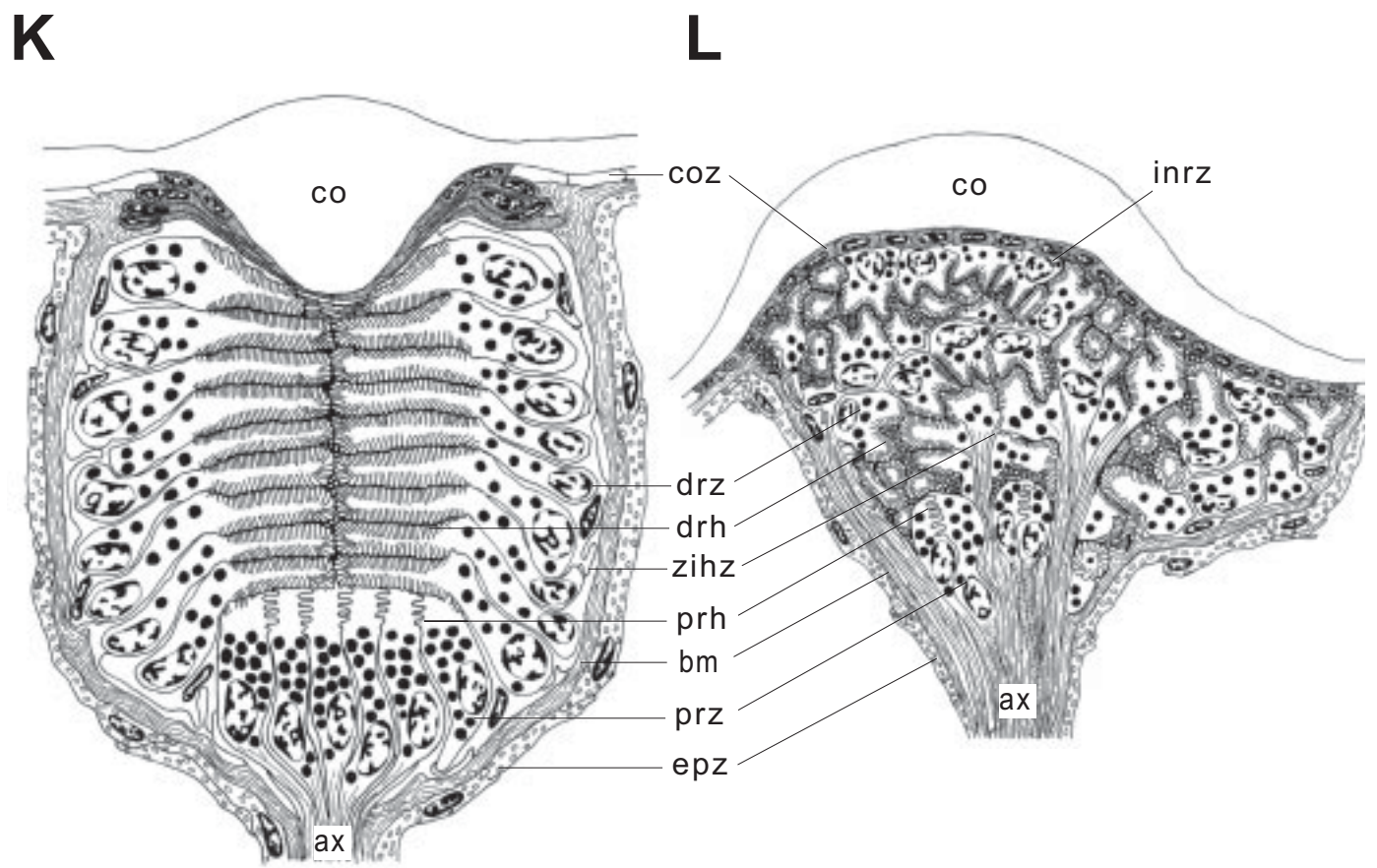
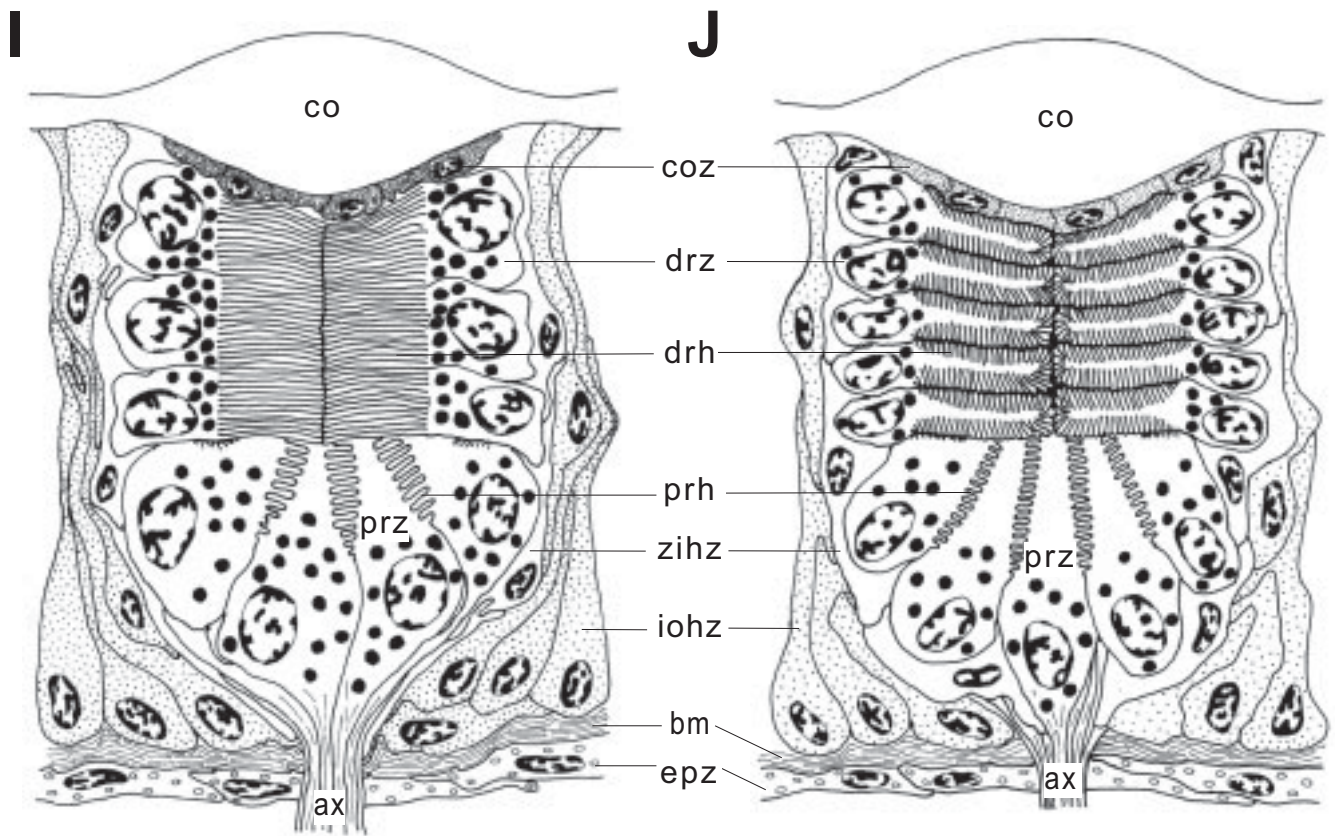
Die Erkenntnisse von Paulus (1979) hinsichtlich der feinstrukturellen Organisation scutigermorpher Ommatidien erwiesen sich in mancherlei Hinsicht als korrekturbedürftig. Im Komplexauge des Spinnenläufers *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) enthalten alle der ca. 150 Ommatidien einen Kristallkegel, welcher jeweils von 4-5 Kristallkegelzellen gebildet wird (Abb. 12D). Im Gegensatz zu den bei den meisten Insekten und Krebsen vorgefundenen Konstruktionsformen befinden sich die kernhaltigen Somata der Kegelzellen bei *S. coleoptrata* stets außerhalb der eigentlichen Kegelkörper. Weit proximal verlagert werden sie in Form extrem elektronendichter, ovoid bis kreisrunder Einschlüsse innerhalb des infrazellulären Spaltensystems der vier proximalen Retinulazellen gefunden (Abb. 12D). Jede Kristallkegelzelle bildet jeweils einen distalen und einen proximalen Zytoplasmastrang aus. Der distale Fortsatz gabelt sich bereits im Übergangsbereich zwischen der distalen und proximalen Retinula in zwei Stränge zweiter Ordnung auf, welche auf schräg axialem Kurs in Richtung Kristallkegel abziehen (Abb. 12C). Im Übergangsbereich zwischen den Corneazellen und distalen Retinulazellen vereinigt sich jeder Strang mit einem Kegelkompartiment. Das elektronendichte Strangzytoplasma setzt sich dabei an der Peripherie jedes Kegelkörpers fort; die dominante, stets nur schwach osmiophile Kegelmatrix bleibt vollständig vom Zytoplasmasaum umgeben. Somit ist offensichtlich, daß jede Kristallkegelzelle für den Aufbau von einem oder meist zwei Kegelkompartiment(en) verantwortlich ist. Aus der Anzahl der Conuszellen ergibt sich eine maximale Anzahl von 8-10 Kegelkompartimenten pro Ommatidium (Abb. 12C-D). Die Abweichungen von diesbezüglichen Zahlenangaben vieler früherer Autoren (vergleiche u. a. Grenacher 1880, Hesse 1901, Nilsson 1989) erklären sich vor allem durch die bislang unbemerkte Asymmetrie des Kristallkegels, in welchem 2-3 Kompartimente nur in der Proximalregion voluminös werden und sich deutlich identifizieren lassen. Die Asymmetrie des Kristallkegels wurde bereits von Paulus (1979) beschrieben, ohne allerdings die vier proximal verlagerten Kegelzellsomata erkannt zu haben. Die relative Lage der Kegelsubstanz bei *S. coleoptrata* ist typisch für Kristallkegelzellen vom eukonen Typus. Der unpaare proximale Fortsatz erweitert sich terminal zu einem tropfenförmigen, mit osmiophilen Pigmentgranula angereicherten Sack. Alle 4-5 Terminalstrukturen sitzen der Basalmembran auf und umgeben in einer kleblatt-ähnlichen Struktur die proximale Spitze des Rhabdoms. Die von Paulus (1979)





**Abb. 12A-L.** Schematische Rekonstruktion verschiedener Augentypen der Myriapoda basierend auf LM- und TEM-Studien. **A.** Mediosagittalschnitt durch ein Ommatidium von *Scutigera coleoptrata* mit zweischichtiger 2-Zelltypen-Retinula (Chilopoda, Scutigeraomorpha = Notostigmophora). **B-D.** Transversalschnitte in verschiedenen Ebenen des *Scutigera*-Ommatidiums: **B.** Mediodistale Region des Kristallkegels, **C.** Medioproximale Region des Kristallkegels, **D.** Proximale Retinula. **E.** Mediosagittalschnitt durch das miniaturisierte Ommatidium von *Phryssonotus platycephalus* mit zweischichtiger 2-Zelltypen-Retinula (Diplopoda, Penicillata = Pselaphognatha). **F-H.** Transversalschnitte in verschiedenen Ebenen des *Phryssonotus*-Ommatidiums: **F.** Kristallkegel (unmittelbar subcorneal angeschnitten), **G.** Distale Retinula. **H.** Proximale Retinula. **I-L.** Mediosagittalschnitte durch verschiedene Typen von Lateralzellen der Pleurostigmophora ohne Kristallkegel und mit mehrschichtig organisierten 2-Zelltypen-Retinalen. **I.** Lateralzelle von *Lithobius* spp. (Lithobiomorpha) mit 2-6-schichtiger distaler Retinula und einfach-geschlossenem distalem Rhabdom, Lateralzelle von (**J.**) *Eupolybothrus fasciatus* (Lithobiomorpha) und (**K.**) von *Scolopendra* spp. (Scolopendromorpha) mit bis zu 20-schichtiger distaler Retinula und komplex-geschlossenem distalem Rhabdom, **L.** Lateralzelle von *Craterostigma tasmanianus* (Craterostigmomorpha) mit chaotisch ineinander verschachtelter Mehrschichten-Retinula und hochkomplex-geschlossenem distalem Rhabdom (intrazelluläre Drüsen und Sensillen weggelassen). Die Anzahl der am Augenaufbau beteiligten Zellen und Horizontalschichten der Retinula wurden aus technischen Gründen reduziert. Zeichnungen verändert nach Müller et al. (2003a+b), Müller & Meyer-Rochow (2006a+b), Müller & Rosenberg (2006), Müller et al. (2007).  
 ax Retinulazellaxon; bm basale Matrix; co Cornea; coz cornea-sezernierende Epithelzelle; drh distales Rhabdom(er); epz externe Pigmentzelle; ipz interommatidiale Pigmentzelle; irdh Rhabdomer der irregulären, distalen Retinulazelle; idrz irreguläre Retinulazelle; inrz inverse Retinulazelle; iohz interzelluläre Hüllzelle; kk Kristallkegel; kkfd distaler Kegelezellfortsatz; kkfp proximaler Kegelezellfortsatz; kz Kristallkegelzelle; ppz primäre Pigmentzelle; prh proximales Rhabdom(er); prz proximale Retinulazelle; zihz zirkumretinuläre Hüllzelle.





vermutete bipolare Sekretionsaktivität der Corneazellen ist somit obsolet. Die 8-10 zirkulär um den distalen Kegelbereich angeordneten Corneazellen scheiden nur die bikonvexe, mit einer Tuberkelstruktur überzogene Cornealinse ab (Abb. 12A-B). Die hohe Abundanz und feinstrukturelle Qualität der stark osmiophilen Pigmentgranula ähnelt sehr solchen innerhalb der primären Pigmentzellen der Hexapoda. Die Möglichkeit einer Homologie der corneagenen Zelltypen ist hier so wahrscheinlich, daß die Corneazellen der Scutigeroidea konsequenterweise auch als primäre Pigmentzellen bezeichnet werden sollten.

Die Retinula von *S. coleoptrata* ist in zwei distinkten Horizontalschichten angeordnet. 9-12 distale Retinulazellen bilden einen breiten Kranz um die unteren zwei Drittel des Kristallkegels (Abb. 12A). Die von den distalen Retinulazellen nach axial gebildeten Rhabdomere aus besonders dicht gestaffelten, hochgeordneten Mikrovilli sind meist von gestreckt-rhomboider Gestalt und formen gemeinsam ein geschlossenes, ringförmiges Rhabdom aus (Abb. 12C). Demgegenüber steht eine konstante Anzahl von vier proximalen Retinulazellen, die in einer asymmetrischen Konfiguration ebenfalls kranzartig umeinander gruppiert sind (Abb. 12D). Das von den proximalen Retinulazellen produzierte Rhabdom wirkt im Querschnitt triangulär und besteht aus drei regulären (gebogen-ellipsoiden) und einem irregulären (keilförmigen) Rhabdomere(n). Die zugehörigen Mikrovilli sind zwar partiell angeschwollen, bilden aber stets eine kompakte Einheit.

Jedes Ommatidium wird außerdem von 14-16 schmalen Pigmentzellen umgeben. Ihre spezifische Lage im Verhältnis zu den übrigen Retinalkomponenten, die distale Orientierung der länglichen Nuclei und die besonderen Haftstrukturen (Mikroapodem-Mikrotubuli-Komplexe) an den Grenzschichten zur Cornea und Basalmembran weisen Homologien mit den interommatidialen Pigmentzellen der Ommatidien der Crustacea (z. B. Decapoda: Rosenberg et al. 2000/01) und Hexapoda (z. B. Orthopteroidea: Fischer & Horstmann 1971) auf, so daß der Terminus „interommatidiale Pigmentzellen“ auch auf die akzessorischen Pigmentzellen der Scutigeroidea anzuwenden ist (Abb. 12A-D).

Das Komplexauge von *S. coleoptrata* wird von einer ca. 1-2 µm dicken Basalmembran gegen das haemolymphatische Lakunensystem der lateralen Kopffregion begrenzt. Die basale Matrix besteht immer aus einem zellulären und einem extrazellulären Anteil (Basallamina + fibrillär-akzessorische Laminae). Die Basallamina wird im Wesentlichen von den terminalen Aussackungen der Kristallkegelzellen und der interommatidialen Pigmentzellen sowie, von subretinaler Seite aus betrachtet, von Gliazellen, gestreiften Myozyten und granulären Haemozyten abgedeckt. Die basale Matrix wird in regelmäßigen Abständen von den axonischen Fortsätzen der distalen und proximalen Retinulazellen durchbrochen. Die Komplexität und Herkunft der subretinalen Basalmembran von *S. coleoptrata* findet ihre strukturelle Entsprechung bei den Blattodea und Orthopteroidea (*sensu* Odselius & Elofsson 1981: „Blattodean-Orthopteran type“).

#### *Chilopoda - Lithobiomorpha* (Müller & Rosenberg 2006, siehe Abb. 12I-J und Anhang II)

Die Lateralaugen der Lithobiomorpha wurden am Beispiel von vier Arten aus zwei Gattungen der Lithobiidae untersucht (*Eupolybothrus fasciatus* (Newport, 1844); *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758); *Lithobius mutabilis* L. Koch, 1862; *Lithobius dentatus* C. L. Koch, 1844). Die beiden erstgenannten Arten waren bereits Gegenstand früherer Augenstudien (Bedini 1968; Joly 1969; Bähr 1971, 1972, 1974). Gerade diese Nachuntersuchungen führten zu zahlreichen Neubeobachtungen bzw. -bewertungen, entweder ganze Zelltypen oder lediglich einzelne Ultrastrukturen betreffend. Auf Grund ihrer geringen Diversität in Europa und der daraus resultierenden schlechten Verfügbarkeit mußte im Rahmen der vorliegenden Dissertationsarbeit auf die Untersuchung der Augen der Henicopidae verzichtet werden.

*E. fasciatus* und *Lithobius* spp. besitzen jeweils ein Augenfeld von triangulärem Umriss, im Folgenden als „Ozellenfeld“ bezeichnet. Die paarigen Lateraloellenfelder befinden sich im



Bereich der anterolateralen Flanken des Kopfes, posterior zu den Antennen. Innerhalb des Ozellenfeldes werden in art- und altersspezifischer Variation zwischen 11 und 32 Lateralozellen mit kreisrundem oder elliptischem Durchmesser gefunden, welche in 3-5 vertikalen Reihen angeordnet sind. Die Durchmesser der in einem Ozellenfeld eng nebeneinander liegenden Lateralozellen weichen erheblich voneinander ab und nehmen entlang eines Diagonalgradienten von anteroventral nach posteriodorsal um etwa 100% zu (Riesenzellen). Der posteriore Riesenzelle ist bei *E. fasciatus* deutlich vom übrigen Ozellenverband entfernt und mit seiner optischen Achse nach caudal gerichtet.

Alle Lateralozellen von *E. fasciatus* und *Lithobius* spp. haben eine becherartige Form (Abb. 12I-J). Die schmal-länglich oder gestaucht wirkenden Lateralozellen sind unicorneal organisiert, d. h. ihnen fehlen dioptrische Apparate mit Kristallkegelstrukturen. Einfallendes Licht wird durch eine asymmetrisch-bikonvexe Cornealinse auf die sich proximal anschließende Retinula projiziert. Die apikale Oberfläche der multilamellären Cornea ist genau wie die umgebende Kopfkutikula mosaikartig gefeldert (unerwähnt bei Joly 1969; Bähr 1971, 1974), wobei sowohl penta- als auch hexagonale Skulpturierungen vorkommen können. Die umgebenden cephalokutikulären Polygone sind signifikant größer (gegeben durch die maximale Distanz zwischen Eckpunkten eines Polygons) als diejenigen auf der Cornea und innerhalb der interozellären Bereiche ( $p < 0,003$ ). Histologische Schnittserien durch den proximalen Teil der Cornealinse belegen, daß die Anzahl der epicornealen Polygone linear mit der Anzahl der cornea-sezernierenden Epithelzellen korrespondiert. Ein epicorneales Polygon wird demnach von einer einzigen Zelle innerhalb des einschichtigen, corneagenen Epithels hervorgebracht (cf. Cals 1974, Fusco et al. 2000). Die Gesamtzahl der cornea-sezernierenden Epithelzellen innerhalb eines jeden Lateralozellus liegt bei *E. fasciatus* und *Lithobius* spp. bei 40-310 Zellen und variiert interspezifisch. Dazu variiert die Gesamtzahl pro Lateralozellus innerhalb einer Art je nach Alter und Position des Punktauges im Ozellenfeld. Das corneagene Zytoplasma ist nach den vorliegenden Untersuchungen stets frei von jeglichen Typen von Pigmentgranula. Dies steht im Widerspruch zu früheren Sichtungen von Bedini (1968) bei *E. fasciatus* bzw. von Bähr (1971, 1974) bei *L. forficatus*. Das Arrangement der cornea-sezernierenden Epithelzellen ist nur teilweise homogen und bei allen untersuchten Arten in etwa vergleichbar. Die Nucleusregionen der Somata werden an jeder Stelle des Epithels beobachtet (*contra* Bedini 1968; Bähr 1971, 1974; Paulus 1979).

Die doppel- bis mehrschichtige Retinula wird bei allen studierten Taxa von zwei distinkten Typen, den distalen und proximalen Retinulazellen ( $n = 36-750$ ) aufgebaut. Während die Präsenz einer 2-Zelltypen-Retinula bei *L. forficatus* bereits bekannt war (Bähr 1971, 1974), muss der Nachweis derselben in den Lateralozellen von *E. fasciatus* als Neufund betrachtet werden (*contra* Bedini 1968). Die distale Retinula formiert sich bei *E. fasciatus*, abhängig von der relativen Position des jeweiligen Lateralozellus im Ozellenfeld, in 4-12 horizontal übereinanderliegenden, zylindrischen Schichten, welche aus jeweils bis zu 70 distalen Retinulazellen bestehen können (Abb. 12J). Diese Vielschichtigkeit wurde in ihren Grundzügen bereits von Bedini (1968) erkannt und beschrieben. Im Gegensatz dazu steht der Neufund einer vielschichtigen distalen Retinula bei den untersuchten drei *Lithobius*-Arten. Entgegen den Angaben Bähr's (1971, 1974) existieren bei *L. forficatus* nur in den sehr kleinen anteroventralen Lateralozellen einschichtige Retinulae. Sehr viel häufiger werden Systeme von 2-4 horizontalen Schichten gefunden (mediane Augenfeldregion) (Abb. 12I). Die posteriodorsalen Ozellen (inklusive des „Riesenzellen“) besitzen bis zu sechsfach geschichtete distale Retinulae. Es werden also eher die frühen Beobachtungen von Hesse (1901) bestätigt, der in seinem Aufsatz über die Augen der Euarthropoda einen *Lithobius*-Lateralozellus mit einer dreischichtigen, distalen Retinula abgebildet hatte. Die 24-615 distalen Retinulazellen befinden sich in zirkulären (alle Lateralozellen von *E. fasciatus*, anteroventrale Lateralozellen von *Lithobius* spp.), ellipsoiden (mediane und posterioventrale Lateralozellen von *Lithobius* spp.) oder in gebogenen (posterodorsale Lateralozellen von

*Lithobius* spp.) Formationen. Bei den untersuchten *Lithobius*-Arten ist das distale Rhabdom stets geschlossen und besteht aus kompakten, orthogonalen Rhabdomeren (alle Mikrovilli eines Rhabdomers in paralleler Ausrichtung), die entlang der apikalen Zellgrenzen der distalen Retinulazellen gebildet und ins Zentrum des Lateralozellus gerichtet werden (Abb. 12I). In Abweichung bilden Vertreter von *E. fasciatus* zirkumapikale Rhabdomere aus, in welchen die photorezeptorischen Mikrovilli, ausgehend von einer langen und ebenso schmalen zytoplasmatischen Vorwölbung der Apikalregion der distalen Retinulazelle, in jeder nur denkbaren Orientierung zur optischen Achse des Lateralozellus aufgestellt sind (Abb. 12J). Die perirhabdomale Grenzregion des retikulären Zytoplasmas ist immer deutlich von einer Struktur des glatten endoplasmatischen Retikulums durchzogen, welches in ihrer Gesamtheit als perirhabdomales ER zu bezeichnen ist. Besonders die kubisch-voluminösen, palisadenähnlich angeordneten ER-Cisternen in den distalen Retinulazellen von *Lithobius* spp. zeigen deutliche Ähnlichkeiten mit dem sog. „Palisaden-ER“ der regulären Retinulazellen in den Ommatidien diverser Crustacea-Decapoda (u. a. Arikawa et al. 1987, Rosenberg et al. 2000/01) und Hexapoda (u. a. Horridge & Barnard 1965, Kolb & Autrum 1972, Baumann & Lautenschläger 1994). Nach Miller (1979) wird dem perirhabdomalen ER eine Lichtleiterfunktion zugeschrieben, wonach nicht coaxiales Licht auf Grund des gegenüber der Umgebung niedrigeren Brechungsindex an den Wandungen der ER-Zisternen total reflektiert und wieder dem Rhabdom zugeleitet wird. Derartige Ultrastrukturen erhöhen daher die Photosensitivität der lithobiomorphen Lateralozellen und können als Anpassung an lichtschwache Habitate gewertet werden.

12-135 Photorezeptorzellen füllen die sich stetig verjüngende Proximalregion des Augenbeckers aus (Abb. 12I-J). Wegen ihrer spezifischen Lage im Lateralozellus, der schrägen bis vertikalen (coaxialen) Ausrichtung ihrer Somata sowie wegen ihrer abweichenden Rhabdomer-Ultrastruktur werden diese Zellen als proximale Retinulazellen klassifiziert. Der relative Anteil dieses Zelltyps an der Gesamtzahl der Retinulazellen schwankt je nach Augengröße und Taxon zwischen 15 und 40 Prozent. Die zumeist kolbenförmigen proximalen Retinulazellen sind in transversalen Anschnitten trotz Ansätzen der Überschichtung in den proximolateralen Bereichen eines Augenbeckers immer in einschichtiger Formation erkennbar (siehe Originalzeichnungen Abb. 2, 5 in Anhang II). Jede proximale Retinulazelle produziert um den Apex herum zwei distinkte Rhabdomere. Diese wirken kammartig, da die zugehörigen Mikrovilli deutlich voneinander distanziert sind und somit intermikrovilläre Räume frei bleiben (Abb. 12I-J). Das kammartige Profil ermöglicht die Vereinigung von zwei benachbarten proximalen Einzelrhabdomeren zu einem fusionierten Rhabdomer, welches im TEM-Bild reißverschluss-ähnlich vernäht wirkt. Während die Beobachtung proximaler Retinulazellen mit sich ineinander verzahnenden Rhabdomeren bei den diversen *Lithobius*-Spezies (insbesondere bei *L. forficatus*) im Wesentlichen die bisherigen Literaturangaben unterstützt bzw. bestätigt (cf. Grenacher 1880; Hesse 1901; Bähr 1971, 1972, 1974), ist der Fund dieses Zelltyps in den Lateralozellen von *E. fasciatus* hingegen neu, aber wegen der hohen strukturellen Übereinstimmung eupolybothrider und scolopendromorpher (siehe Anhang IV) Retinae auch nicht überraschend. Die spezifischen ultrastrukturellen Eigenschaften der proximalen Retinulazellen (bzw. Rhabdomere) blieben von Bedini (1968) unberücksichtigt. Die Autorin bildete zwar einige proximale Rhabdomere ab (Bedini 1968, Fig. 2, p. 12), interpretierte diese jedoch fälschlich als aberrante Randstrukturen proximal gelegener „retinal cells“ (homolog den distalen Retinulazellen).

Nach proximal verjüngen sich die Zellleiber der Retinulazellen und gehen schließlich in axonische Fortsätze über, die entweder entlang der Peripherie (distale Retinulazellen) oder durch der Mitte (proximale Retinulazellen) des Augenbeckers verlaufen. In der absoluten Proximalregion des Punktauges vereinigen sich alle Axone eines Lateralozellus zu einem gemeinsamen ocellären Axonbündel, welches dann die basale Matrix durchbricht und ein Bestandteil des *Nervus opticus* wird (Abb. 12I-J).

Ausgehend von der Lagebeziehung und der zytoplasmatischen Zusammensetzung werden bei *E. fasciatus* und *Lithobius* spp. zwei Typen von Hüllzellen unterschieden (Abb. 12I-J). Die innere Schicht von sog. zirkumretikulären Hüllzellen umgibt die distalen und proximalen Retinulazellen entlang ihrer radialen und infraretikulären Flanken. Die 20-150 zirkumretikulären Hüllzellen sind von schlanker-gestreckter Gestalt und enthalten ein äußerst organellen-armes, hyalines Zytoplasma. Jede zirkumretikuläre Hüllzelle produziert mehrere radiale und vertikale Ausläufer, welche sich terminal noch zusätzlich verzweigen und ineinandergreifen können. Auf diese Weise entsteht der Eindruck eines unregelmäßig lamellär geschichteten Systems. Bei allen untersuchten Taxa zeigen die zirkumretikulären Hüllzellen nur eine sehr geringe Neigung zur dynamischen Transformation des Zytoplasmas, etwa im Zuge photoperiodischer Hell-Dunkel-Wechsel. Vor dem Hintergrund der funktionellen Überlegungen Bähr's (1974 p. 388) zu den Hüllzellen von *L. forficatus* im Allgemeinen ist nun anzunehmen, daß den zirkumretikulären Hüllzellen im Wesentlichen die Aufgabe zukommt, die zahlreichen Retinulazellen bioelektrisch gegeneinander zu isolieren und/oder deren Versorgung mit Elektrolyten zu gewährleisten. Dagegen übernehmen die sog. interozellären Hüllzellen die Funktion der mechanischen und optischen Separation der Lateralzellen. Obwohl ihre Somata ebenfalls zur Bildung terminaler Verästelungen tendieren, bleibt die Grundausrichtung der 30-200 interozellären Hüllzellen doch stets streng parallel zur basalen Matrix. Das Aussehen ihres Zytoplasmas variiert bei allen analysierten Taxa enorm und scheint eng an die Photoperiode gekoppelt zu sein. So wirkt das Zytosol im helladaptierten Auge homogen und elektronendicht, während es im dunkeladaptierten Zustand durch die Präsenz voluminöser, hyaliner Vakuolen extrem strukturverschieden erscheint. Anknüpfend an die funktionsmorphologischen Vorstellungen von Land (1972) ist hier durchaus vorstellbar, daß die z. T. perlschnurartig ausgedehnten bzw. fusionierten, hyalinen Vakuolen gegen das umgebende Zytoplasma eine sehr viel geringere optische Dichte aufweisen und daher in Form eines alternierenden Multischichtensystems ein funktionelles *tapetum lucidum* darstellen. Verbände interozellärer Hüllzellen um einen Lateralozellus verfügen nicht über eine distinkte Kernebene. Stattdessen werden Kernansammlungen (bzw. Aggregate zahlreicher Somata) von wechselnder Mächtigkeit in 4-5 Ebenen (1 distale, 2 mediane, 1 große proximale) beobachtet. Distal gelegene zirkumretikuläre und interozelläre Hüllzellen grenzen an die innere Oberfläche der interozellären Kutikula, welche ebenfalls von diesen Zelltypen gebildet wird. Die interozelläre Kutikulaoberflächenskulptur (s. o.) ist ähnlich größendimensioniert wie die corneale Oberflächenskulptur. Der Dualismus der Hüllzellen in lithobiomorphen Augen wurde bislang weder von Bedini (1968) noch von Joly (1969) und Bähr (1971, 1972, 1974) gesehen.

Das gesamte Ozellenfeld wird von einem zwei- bis dreischichtigen Plexus utrikulärer Pigmentzellen umgeben, welche dem Augenverband eine schwärzliche Lebendfärbung verleihen (Abb. 12I-J). Hinweise auf diesen Zelltyp fehlten in allen Vorgängerarbeiten (an Adulti: Bedini 1969; Joly 1969; Bähr 1971, 1972, 1974; an postembryonalen Stadien: Joly & Herbaut 1968). Auf Grund ihrer subretinären Lage werden diese als externe Pigmentzellen definiert. Außerhalb des Ozellenfeldes können die externen Pigmentzellen in subepidermaler Lage weiterverlaufen. Dies geschieht meist entlang einer kranio-kaudalen Linie um das Ozellenfeld. Die subepidermale Ausbreitung der externen Pigmentzellen entlang der Kopf flanken wird im Bereich suturaler Einsenkungen der Kopfkutikula durch von innen apodematisch ansetzende Muskelzüge unterbrochen. Das Zytoplasma der externen Pigmentzellen ist bei *E. fasciatus* und *Lithobius* spp. ausgesprochen reich an Pigmentgranula in verschiedenen Erhaltungszuständen. Die hohe Abundanz osmiophiler Grana legt den Schluß nahe, daß es sich hier überwiegend um Schirmpigmente handeln könnte, welche das Eindringen von Streulicht in die Augenbecher von lateral und proximal verhindern.

Die das Ozellenfeld gegen die haemolymph-angefüllten Hohlräume des Cephalon abgrenzende basale Matrix wurde von Bedini (1968) und Bähr (1971, 1974) nur beiläufig

erwähnt. Eine konsequente Klassifizierung, etwa an Hand ultrastruktureller Merkmale und nach der spezifischen Kombination der die Basallamina abscheidenden Zelltypen (*sensu* Odselius & Elofsson 1981), wurde von den oben benannten Autoren nicht verfolgt. Fußend auf der Typologie von Elofsson & Odselius (1975) bzw. Odselius & Elofsson (1981) und den Resultaten der hier präsentierten Untersuchung erscheint es nun sinnvoll, für den subretinalen Komplex der Lithobiidae den Terminus „Basalmembran Subtypus Lithobiomorpha“ vorzuschlagen. Charakteristisch hierfür wären demnach basale Matrices, die von der Augenbecherseite aus von Ausläufern der interzellären Hüllzellen sowie von außerhalb des Augenbeckers von den utrikulären Loben der externen Pigmentzellen werden. Nur im Bereich ihrer proximo-medianen Region werden diese von massiven Axonbündeln der distalen und proximalen Retinulazellen durchbrochen, die basale Matrix ist daher niemals „fenestriert“ (*sensu* Odselius & Elofsson 1981). Hier sind auch die schmalen Ausläufer der juxtaretinulären Gliazellen an der Bildung der basalen Matrix beteiligt.

*Chilopoda - Scolopendromorpha* (Müller & Meyer-Rochow 2006a, s. Abb. 12K u. Anhang III)  
Die Histologie und der Feinbau der Lateralaugen der Scolopendromorpha wurde am Beispiel von zwei Arten aus der Familie der Scolopendridae examiniert (*Scolopendra cingulata* Latreille, 1789; *Scolopendra oraniensis* H. Lucas, 1846). Das bisherige Wissen über scolopendromorphe Lateralozellen stützte sich auf die frühen Arbeiten von Grenacher (1879, 1880) und Heymons (1901) (siehe obiges Kapitel zur Historie der Augenforschung). Die diesbezüglich an den Lateralozellen des Gürtelskolopenders *S. cingulata* vollzogenen Studien wurden in der vorliegenden Untersuchung einer kritischen Revision unterzogen. Viele bereits bekannte Konstruktionsmerkmale des Skolopenderauges konnten bestätigt werden: das Fehlen eines Kristallkegels sowie als Positivmerkmale ein diskontinuierliches Corneagenepithel, eine mehrschichtige distale Retinula, Hüllzellen, eine den Lateralozellus vollständig umlaufende Basalmatrix). Weitere, für die phylogenetische Analyse relevante Merkmale wurden hingegen neu beschrieben: z. B. der Dualismus der cornea-sezernierenden Epithelzellen, proximale Retinula, externe Pigmentzellen.

Adulte Individuen der untersuchten Arten *S. cingulata* und *S. oraniensis* zeigen keine auffälligen qualitativen Unterschiede im Aufbau ihrer Lateralozellen. Allerdings existieren zum Teil erhebliche Abweichung in der Anzahl der am Augenaufbau beteiligten Zelltypen. Kleinere Skolopenderarten wie *S. oraniensis* haben Lateralozellen mit vergleichsweise geringen Durchmessern. Die Punktaugen eines Tieres sind an sich schon erheblich größenvariabel und weisen daher stark schwankende Zellzahlen auf. In vielen strukturellen Aspekten erinnern die *Scolopendra*-Augen an den Grundriss der Lateralozellen von *Eupolybothrus fasciatus* (s. o. und Anhang II).

Allen Skolopendern gemeinsam ist der Besitz von jeweils vier, rundlich bis oval geformten Lateralozellen zu jeder frontolateralen Seite des Kopfes (Edgecombe & Giribet 2004, Müller & Meyer-Rochow 2006a). Die vier Lateralozellen befinden sich immer am Rand eines schwärzlichen, gegen die übrige Kopfepidermis kontrastierenden Ozellenfeldes und formieren sich zu einer rhomboid-ähnlichen Figur (Ozellenformel: 1+2+1). Die drei vorderen Lateralozellen (anteriore, dorsale und ventrale Position) sind stets kreisrund, der posteriore Lateralozellus hat dagegen ein ovales (*S. oraniensis*) oder 8-förmiges Profil (*S. cingulata*). Die Cornea-Oberfläche ist bei *Scolopendra* spp. von einem Muster polygonaler Elemente überzogen, die signifikant kleiner sind als solche, die die interzellären (innerhalb des Augenfeldes lokalisiert) oder übrigen Regionen der Kopfkutikula bedecken ( $p < 0,001$ ). Jedes corneale Polygon wird von jeweils einer der 230-2240 cornea-sezernierenden Epithelzellen gebildet (cf. Fusco et al. 2000). Das cornea-sezernierende Epithel unterlagert als äußerst dünnes, aber auf Grund des osmiophilen Zytoplasmas sehr auffälliges Epithel die proximale Oberfläche der Cornealinse, die bei *Scolopendra* spp. extrem in das Innere des Augenbeckers eingesenkt ist (Abb. 12K). Die bemerkenswerte Asymmetrie des Linsenprofils geht einher mit



der Präsenz zweier unterschiedlicher Typen von corneagenen Zellen. Streng subcorneal lokalisierte Zellen sind von extrem heterogener Gestalt. Entlang der proximalen Kante des internen Corneavorsprungs werden nur gelegentlich somatische Kompartimente mit kurzen, länglichen Nuclei gefunden. Meistens wird ein komplex ineinander verwobenes System schmaler Zytoplasmafortsätze beobachtet, welche von latero-proximalen Stapel corneagener Epithelzellsoma mit schmal-länglichen Nuclei ausgehen. Von jeder latero-proximal verlagerten Kernregion entspringt ein Zytoplasmafortsatz nach axial und dockt an einer spezifischen Stelle an die proximalen Kante der internen Cornea-Vorwölbung an. Spezielle Adhäsionsvorrichtungen zur proximalsten Cornealamelle werden nicht ausgebildet. Dagegen nehmen solche cornea-sezernierenden Epithelzellen, die die lateralen Regionen der Cornealinse abscheiden, eine eher kubische Form an. Ihre apikalen Oberflächen sind durch einen Saum breiter Mikrovilli gekennzeichnet. Als zusätzliche Stabilimente fungieren hemidesmosomale Haftstrukturen um zapfenartige Protrusionen der proximalsten Cornealamelle.

Die Retinula ist mehrschichtig und wird, homolog den 2-Zelltypen-Retinulae der Lithobiomorpha (siehe oben *E. fasciatus*) von einem übereinander geschichteten System distaler und proximaler Retinulazellen repräsentiert (Abb. 12K). Bei *Scolopendra* spp. variiert die Gesamtzahl der Sehzellen interspezifisch und mit der Position des Lateralozellus im Augenfeld eines Individuums (600-1200 Zellen, im dorsal Lateralozellus weniger als im ventralen Lateralozellus.). Die Größenordnung der gezählten Retinulazellen kommt der von Paulus (1979) gemachten Schätzung (n = 1000) recht nahe. Die distale Retinula besteht aus 10-18 horizontalen Schichten zirkulärer Formationen von jeweils 30-72 zylindrischer Photorezeptorzellen. In ihrem Apikalbereich verjüngt sich jede distale Retinulazelle in einen fingerartigen zytoplasmatischen Fortsatz, der, als Träger des Rhabdomers, ringsum von kurzen, eng zusammenstehenden Mikrovilli umsäumt wird (zirkumapikales Rhabdomer mit diversen Richtungsvektoren, siehe Abb. 12K). In der Gesamtheit gehört das distale Rhabdomer der Kategorie der geschlossenen Rhabdome an. Zur Peripherie des Augenbeckers hin schließt sich an jedes Soma einer distalen Retinulazelle ein Axon mit sich stetig verringerndem Durchmesser an. Axonische Fortsätze der distalen Retinulazellen verlaufen immer entlang der Peripherie eines Lateralozellus nach proximal. Zwischen den axial zusammenlaufenden apikalen Enden der distalen Rhabdomere werden nicht selten voluminöse, stark osmiophile Zelleinschlüsse gefunden. Auf Grund ihrer spezifischen Lage im Auge werden die zugehörigen Zellen als infrarhabdomäre Zellen definiert, welche sonst in keinem anderen Chilopodenaugen nachweisbar sind und deren Funktion bis heute ungeklärt ist.

Für die Existenz einer proximalen Retinula wird im Rahmen dieser Studie ein erster Beleg geliefert (*contra* Grenacher 1880, Heymons 1901, Paulus 1979). Obgleich nur mit einem kryptischen, im Lichtmikroskop nicht sichtbaren Rhabdomer ausgestattet, lassen sich die proximalen Retinulazellen an Hand der Zellform, Orientierung, Pigmentierung und nicht zuletzt wegen ihrer rhabdomären Ultrastruktur eindeutig von den distalen Retinulazellen unterscheiden. Die proximalen Retinulazellen füllen das proximale Viertel des Augenbeckers als einschichtiges Epithel von 70-130 kolbenförmigen, parallel zur optischen Achse orientierten Zellen aus, das entspricht etwa 10% aller Retinulazellen. Ihr Zytoplasma ist deutlich reicher an osmiophilen Pigmentgranula. Normalerweise werden am Apex zwei distinkte, einander gegenüberliegende Rhabdomere mit deutlich distanzierten Mikrovilli gebildet (bidirektionale Rhabdomere, siehe Abb. 12K). Proximale Retinulazellen im Randbereich des Augenbeckers produzieren jeweils nur ein einziges (unidirektionales) Rhabdomer. Opponenten benachbarter proximaler Retinulazellen vereinigen sich zu einem kombinierten Rhabdomer, dessen Mikrovilli nach dem Reißverschlussprinzip ineinander verzahnt sind. Die Kürze der kombinierten proximalen Rhabdomere (reduziert auf 2-3  $\mu\text{m}$  Länge) erscheint einmalig im Vergleich zu den selbst im LM sichtbaren, strukturidentischen proximalen Rhabdomeren der lithobiiden Lithobiomorpha (s. o. und auch Müller &

Rosenberg 2006) und Craterostigmomorpha (s. u. und auch Müller & Meyer-Rochow 2006b). In transversalen Schnittserien erscheint das proximale Rhabdom meist netzartig und nicht überall geschlossen. Die vertikal von den Somata abzweigenden Axone werden gemäß ihrer Zugehörigkeit zu bestimmten optischen Sektoren des Augenbeckers mit zahlreichen Axonen der distalen Retinulazellen zu primären Axonbündeln zusammengeschlossen. Innerhalb der basalen Matrix werden die primären Axonbündel teilweise aufgetrennt, neu kombiniert und wiederum zu größeren Axonbündeln zweiter Ordnung gruppiert.

Die gesamte Retinula wird von einem hochkomplexen Hüllzellapparat umgeben (Abb. 12K). Struktur- und verlaufsidentisch mit den zirkumretinulären Hüllzellen der lithobiiden Lithobiomorpha (s. o. und auch Müller & Rosenberg 2006) kann ein voluminöser, nucleus-beherbergender Teil (mit sphärischem Nucleus und ohne nennenswerten Organellenbesatz) von dünnen, sich terminal verästelnden Zytoplasmafortsätzen differenziert werden. Bei *Scolopendra* spp. ziehen die Fortsätze der Hüllzellen sowohl in Richtung Augenzentrum bis zur perirhabdomalen Grenzregion als auch nach distal und proximal entlang des Augenrandes (zwischen Basallamina und distalen/proximalen Retinulazellen). Zusätzlich reicht der Hüllzellmantel distal zwischen das Corneagenzellepithel und das distale Rhabdom. Die Funktion der gestapelten Hüllzellprojektionen bei *Scolopendra* spp. dürfte vergleichbar sein mit der vermuteten Bildung eines temporären Tapetums bei den interzellären Hüllzellen der Lithobiidae (s. o. und Müller & Rosenberg 2006). Wegen des großen Abstands zwischen den einzelnen Lateralozellen ist die Ausprägung von interzellären Hüllzellen im Augengebiet der Skolopender funktionell überflüssig.

Die basale Matrix der Scolopendromorpha (u. a. *Scolopendra* spp.) ist verglichen mit den „Basalmembranen“ anderer Chilopodentaxa äußerst mächtig und komplex (Abb. 12K). Die extrazelluläre Komponente, die 1-3 µm breite Basallamina (mit fibrillären Komponenten), enthält im Wesentlichen Netzwerke aus Kollagenfibrillen und sonstigen Mikrofilamenten (*lamina fibroreticularis*). Die basale Matrix umgibt stets den gesamten Augenbecher. Distalwärts ist sie den lateralen cornea-sezernierenden Epithelzellen und den angrenzenden Epidermiszellen als massive plexusartige Struktur unterlagert. Am Grunde des Augenkörpers wird die basale Matrix von den in Richtung der optischen Loben abziehenden primären Axonbündeln der Retinulazellen perforiert. Das gitterrostartige Querprofil der basalen Matrix ist nicht konstant, was im Zusammenhang mit der Transformation von primären in sekundäre Axonbündel verständlich wird. Den zellulären Anteil der basalen Matrix bilden bei *Scolopendra* spp. periphere Kompartimente der Hüllzellen (Retinalseite) sowie der externen Pigmentzellen (Subretinalseite). Feinbau und Herkunft der basalen Matrix werden nicht durch die von Elofsson & Odselius (1975), Odselius & Elofsson (1981) und Müller & Meyer-Rochow (2006a+b) angewandte Nomenklatur abgedeckt, weswegen hier für ocelläre Basalmatrices, die nur von Hüllzellen, Gliazellen und externen Pigmentzellen gebildet werden, der Terminus „Basalmembran Subtypus Scolopendromorpha“ benutzt werden sollte. Eine mehrschichtige System fein verzweigter und ineinander verknäuelter externer Pigmentzellen bedeckt den Augenbecher von außen und stellt zugleich eine morphologische Trennschicht zum haemolympathischen Mixocoel dar (Abb. 12K). Zudem dehnen sich die externen Pigmentzellen subepidermal in die Rand- und Zwischenräume der Lateralozellen aus. Allerdings beschränkt sich diese supraozelläre Expansion im Regelfall auf das Augengebiet, welches dann beim Lebendexemplar von *Scolopendra* spp. schwärzlich getönt erscheint. Das Zytosol der externen Pigmentzellen ist ausgesprochen elektronendicht und annähernd ausgefüllt mit polymorphen Pigmentgranula in verschiedenen Erhaltungsstadien (siehe auch obiges Kapitel Lithobiomorpha und Müller & Rosenberg 2006). Da die externen Pigmentzellen niemals radiale Ausläufer in das Augenzentrum emittieren, ist eine Homologie mit den basalen Pigmentzellen der Hexapoda und Crustacea (*sensu* Doughtie & Rao 1984, Hallberg & Elofsson 1989) mit hoher Sicherheit auszuschließen.

*Chilopoda - Craterostigmomorpha* (Müller & Meyer-Rochow 2006b, s. Abb. 12L u. Anhg. IV)

Die histologische und feinstrukturelle Komplexität des lateralen Augenpaares von *Craterostigmus tasmanianus* Pocock, 1902 erweist sich in vielen Punkten als einzigartig im Vergleich zu diversen Typen unioornealer und dioptrischer Punktaugen der übrigen Myriapoda bzw. Euarthropoda (vergleiche Lateral- und Medianozellen der Arachnida: u. a. Uehara et al. 1978, Paulus 1979, Blest 1985, Meyer-Rochow 1987, Heß et al. 1996, Fleissner & Fleissner 1999, Lateralozellen der Myriapoda: u. a. Paulus 1979, Bedini 1968 1970, Bähr 1971, 1974, Spies 1981, Müller et al. 2003a+b, Müller & Meyer-Rochow 2006a; Stemmata der Larven der Holometabola: u. a. Meyer-Rochow 1974b, Paulus 1979, 1986, Schliwa 1979, Paulus & Schmidt 1978, Melzer & Paulus 1989, Ichikawa 1999; degenerierte Ommatidien basaler Hexapoda: Paulus 1972, 1975, 1979). Merkmale, die den hohen Ableitungsgrad des *Craterostigmus*-Auges unterstreichen, sind unter anderem die regionale Zweiteilung des Augenbeckers sowie der Besitz inverser Photorezeptorzellen, distaler Retinulazellen mit zweilappige Apices (in chaotischer Anordnung), desintegrierter proximaler Retinulazellen (zu 2-Zell-Einheiten gebündelt), axiad abziehender Axonen und intraozellärer Drüsen/Sensillen. Zahlreiche Augencharakteristika von *C. tasmanianus* sind innerhalb der Chilopoda ebenfalls in den Lateralozellen der Lithobio- und Scolopendromorpha nachweisbar (u. a. unioorneale Linsenaugen ohne Kristallkegelstrukturen; polygon-skulpturierte Corneaoberfläche; zirkumretinuläre Hüllzellen; 2-Zelltypen-Retinula mit kompakten distalen und kammförmigen; ineinander verzahnten proximalen Rhabdomeren; externe Pigmentzellen). Wenige *Craterostigmus*-Augenmerkmale zeigen ausschließlich Übereinstimmungen mit Komponenten scolopendromorpher Lateralozellen (z. B. große im Querschnitt ellipsoide Augenbecher, Verlust der interzellulären Hüllzellen).

*C. tasmanianus* trägt postantennal jeweils ein massives Linsenauge von 330-360 µm Länge (parallel zur Körperlängsachse) bzw. 190-210 µm Breite (dorsoventrale Ausrichtung). Der Augenbecher ist in zwei distinkte Regionen differenzierbar: ein anteriorer Abschnitt von halbmondförmigem Umriss, geringem Retinagehalt und nicht erkennbarer Cornea-Erhebung und ein posteriorer Abschnitt mit äußerlich schwach gewölbter, sphärischer Cornea, perforiert von intraozellären Sensillen. In der posterioren Augenregion, welche in Form und innerer Anatomie am ehesten den konventionellen Lateralozellen der übrigen Pleurostigmophora entspricht, ist der Augenbecher in der schmalen dorsolateralen Projektion der Kopfkapsel länglich-asymmetrisch ausgezogen und über radiale Stränge der externen Pigmentzellen (s. u.) an der basalen Matrix der jeweils gegenüberliegenden Epidermiszellen aufgehängt. Sämtliche Bereiche der Cornea-Oberfläche sind von einem auffälligen Polygonmuster überzogen, welches exakt die räumliche Organisation des darunterliegenden und diese Mikrostrukturen produzierenden Corneagenepithels reflektiert (cf. Cals 1974, Fusco et al. 2000, Müller & Meyer-Rochow 2006a+b). Die maximalen Diagonallängen der cornealen Polygone sind stets signifikant höher als entsprechende Längenwerte der epidermalen Polygone in Augennähe ( $p < 0,001$ ). In coaxial durch die posteriore Linsenregion geführten Längsschnitten ist die schwach plankonvexe Cornealinse kaum als gesonderte Struktur von den sich angrenzenden Kutikulaarealen zu unterscheiden. Die Cornea wird sezerniert von einer Schicht weitgehend homogener Epithelzellen ( $n = 1140-1580$ ) (Abb. 12L). Die Somata sind mit ihren heterochromatin-reichen Zellkernen in gleichmäßiger Anordnung sowohl im vorderen als auch im hinteren Augenbereich entlang der geraden proximalen Linsengrenze anzutreffen. Nur am Rande der posterioren Region sind Tendenzen zur Abflachung, Verlängerung der cornea-sezernierenden Epithelzellen zu erkennen. Radiale Ausläufer der generell organellenarmen Zellkörper bleiben kurz und fungieren in Kooperation mit benachbarten Corneagenzellen als interzelluläre Stabilimente.

Die wohl wesentlichste Besonderheit des *Craterostigmus*-Auges besteht in der Transformation der 2-Zelltypen-Retinula von einem geordnet-vielstufigen in ein desorganisiert-vielstufiges System distaler und proximaler Retinulazellen (Abb. 12L). Etwa

90 % der insgesamt 970-1280 Retinulazellen sind dem distalen Typus zuzurechnen. Die distalen Retinulazellen gehören sowohl dem inversen als auch dem eversen Photorezeptortypus an. Sie bilden ein knäuelartiges Geflecht, welches den Großteil des Augenbeckers ausfüllt. Die Somata der distalen Retinulazellen sind an ihren Apices entweder kappenartig oder, wie in den meisten Fällen festgestellt, zweilappig ausgezogen. Jeden Apex umgibt dementsprechend ein U- oder W-förmiges Rhabdomer, immer repräsentiert durch kompakt stehende Mikrovilli. Die einander in Kontakt tretenden Rhabdomere neben- und gegenüberliegender Retinulazellen sind durch elektronenoptisch auffällige Radii voneinander getrennt. Das vielstufige Profil der distalen Retinula ist verwaschen und erschließt sich nicht auf der Ebene von Zellschichten sondern auf der nächsthöheren Komplexitätsebene der Schichtverbände. Grundsätzlich können überall im Augenbecher die nucleus-enthaltenden Regionen der Somata der distalen Retinulazellen beobachtet werden. Diese liegen jedoch nur selten isoliert vor. Meist sind die Zellen zu keilartigen Formationen aggregiert, die vom Rand des Augenbeckers in 2-3 horizontalen Schichten in Richtung Ozellenzentrum ziehen (siehe auch Müller & Meyer-Rochow 2006b, Fig. 2). Jeweils zwei Pakete von jeweils 4-5 keilartig geformten Zellgruppen laufen in einer transversalen Schnittebene aufeinander zu. Solcherart Horizontalkonfigurationen sind mehrmals pro Lateralozellus realisiert, allerdings stehen diese nicht genau übereinander sondern sind meist schräg gegeneinander versetzt. Neben den horizontal verlaufenden Verbänden der distalen Retinulazellen existieren weitere, kleinere Zellgruppen, die in vertikaler (coaxialer) oder schräger Orientierung im Zentralbereich des Auges von distal nach proximal ziehen. Das hochkomplexe Arrangement der distalen Retinulazellen verursacht das bizarre Erscheinungsbild eines geweihtartig ausgebreiteten, distalen Rhabdoms (Abb. 12L). Ein perirhabdomales ER ist vorhanden, wenn auch in extrem aberranter Form. Der Besatz mit schirmpigment-beinhaltenen Granula erscheint vergleichsweise schwach. Die Mehrzahl der Axone der distalen Retinulazellen ziehen zunächst zur Peripherie des Augenbeckers, um dann in mehr oder weniger gebündelter Form nach proximal abzuknicken. Viele Axone verbleiben allerdings im Zentrum des Augenbeckers, vereinigen sich dort, eingekapselt von distalen Ausläufern subretinaler Gliazellen, zu distinkten Axonbündeln und verlaufen ebenfalls in Richtung Augenbecherbasis.

Die proximale Retinula ist nicht wie bei den anderen im Rahmen dieser Dissertationsstudie untersuchten Vertreter der Lithobiomorpha und Scolopendromorpha als homogene Schicht kohärenter Photorezeptorzellen erhalten. Stattdessen sind in den Randbereichen des mittleren und über die gesamte Querschnittsfläche des proximalen Augenbecherdrittels 50-75 autonome Retinulazelleinheiten entwickelt. Jede Einheit besteht aus zwei proximalen Retinulazellen, welche sich mit ihren kolbenförmigen, vertikal aufragenden Zelleibern zu einem birnenförmigen Gebilde zusammenschließen und von den rudimentären Rhabdomeren und axonalen Fortsätzen der distalen Retinulazellen eingefasst werden (Abb. 12L). Die voluminösen Apikalregionen zweier assoziierter Zellen bringen kontaktseitig jeweils nur ein kurzes, kammartiges Rhabdomer hervor, deren Mikrovilli streng parallel ausgerichtet sind. Durch Verzahnung vereinigen sich die beiden Rhabdomere einer 2-Zell-Einheit zu einem gemeinsamen Rhabdomer. Insgesamt betrachtet gehört das proximale Rhabdomer von *C. tasmanianus* dem Formenkreis der offenen Rhabdome an. Neben der abweichenden räumlichen Anordnung und rhabdomalen Ultrastruktur verfügen die proximalen Retinulazellen im Vergleich zum distalen Typus über ein schwächer osmiophiles Zytoplasma. Außerdem fehlt den proximalen Retinulazellen stets das perirhabdomale ER. Die unterschiedlichen Elektronendichten im Zytoplasma beider Retinulazelltypen ermöglicht eine zumindest ungefähre Rekonstruktion der Gruppierung der abgehenden Axone. Dabei zeigt sich, daß die retikulären Axone ihre genaue Position selten beibehalten. Ein musterhafte Verknüpfung von distalen und proximalen Axonen, etwa zum Zweck der Konservierung



optischer Sektoren (siehe obiges Kapitel über scolopendromorphe Lateralozellen), ist bei *C. tasmanianus* nicht ausgeprägt.

200-300 (zirkumretinuläre) Hüllzellen umkleiden die Somata der Retinulazellen (Abb. 12L). Jede Hüllzelle besteht aus einem länglichen, nur mäßig angeschwollenem Kernregion und von dieser emittierten, weitreichenden Ausstülpungen, die auf vertikalem Kurs nahe des Augenrandes nach distal und proximal ziehen und/oder sich radial (axial) bis tief hinein in die Retinula erstrecken können. Somatische Kompartimente mit länglichen Nuclei werden meist in kleineren Gruppen nahe des Augenrandes in unmittelbarer Nachbarschaft der keilförmigen Cluster der distalen Retinulazellen gefunden. Die sich schnell verschmälernden axialen Verzweigungen der Hüllzellen dringen auch in die interzellären Spaltenräume der retinulären Cluster vor. Die Einhüllung der distalen Retinula ist nicht vollständig, da das Interstitium zwischen dem corneagenen Epithelium und der distalsten Retinulazellage teilweise ausgespart bleibt.

Der extrazelläre Mantel externer Pigmentzellen ist bei *C. tasmanianus* ausgesprochen massiv (im Anschnitt bis zu 8  $\mu\text{m}$  dick) (Abb. 12L). Umgeben bzw. unterlagert werden der gesamte Augenbecher, der distale Abschnitt des optischen Neuropils bis zur ersten Sehmasse sowie die unmittelbar angrenzenden Bereiche der Kopfepidermis. Am Grunde des Augenbeckers ziehen zudem spangenartige Ausläufer in Richtung der nächst gelegenen Epidermiszellen und wurzeln in der subepidermalen Basallamina bzw. direkt in der Kutikula. Die radialen Ausläufer der externen Pigmentzellen enthalten zu Bündeln zusammengefaßte Mikrotubuli, was als Versteifungsstruktur und damit als subzelluläres Instrumentarium zur stabilen Verankerung des Augenbeckers im Mixozoele des Kopfes verstanden werden kann. Ansonsten signalisiert die enorme Dichte der abgerundeten und moderat bis stark osmiophilen Pigmentgranula, daß der vorliegende Zelltyp vor allem der optischen Isolation des Lateralozellus gegen benachbarte Körperabschnitte (etwa gegen transepidermales Streulicht) dienen dürfte. Interessanterweise treten die mindestens vier Phaenotypen von Pigmentgranula regional in unterschiedlichen Abundanzen auf. Die Ursache für deren inhomogene Verteilungsmuster ist allerdings noch ungeklärt.

Die basale Matrix des Auges von *C. tasmanianus* besteht aus einer azellulären (Basallamina) und einigen zellulären (cornea-sezernierende Epithelzellen – nur distal –, Hüllzellen, Gliazellen und externe Pigmentzellen) Komponenten (cf. Odselius & Elofsson 1981). Obgleich die Basallamina vergleichsweise dünn und homogen erscheint (0,5-0,9  $\mu\text{m}$  breit), ist die basale Matrix des craterostigmomorphen Lateralozellus wegen der spezifischen Kombination der sie hervorbringenden Zelltypen eher den basalen Matrices der Lateralozellen der Scolopendromorpha zuzuordnen („Subtypus Scolopendromorpha“, siehe auch obiges Kapitel).

Die Mehrzahl der sogenannten intraozellären Organe im Auge von *C. tasmanianus* sind wenigzellige Drüsen, die zum Formenkreis der „Flexokanaldrüsen“ gehören („flexo-canal epidermal glands“ *sensu* Müller et al. 2006). Allerdings ist der für die Typologie relevante, distale Ausführkanal wesentlich schwächer mäandrierend, als bei vergleichbaren Epidermaldrüsen der Crustacea (Juberthie-Jupeau & Crouau 1977/78) und Chilopoda (Müller, Rosenberg, Hilken in Vorb.) festzustellen ist. Die intraozellären Drüsen von *C. tasmanianus* setzen sich aus drei Zelltypen zusammen. Das Sekret wird von einer voluminösen proximalen Sekretzelle gebildet, deren Soma nicht selten bis in die dritte oder vierte Schicht der distalen Retinulazellen vordringen. An ihrem Apex exozytiert die Sekretzelle die Sekretvakuolen in ein kleines extrazelluläres Reservoir, das in der distalen Verlängerung in den schmalen, kutikularisierten Ausführkanal der Kanalzelle übergeht. Dazwischen liegt vermittelnd eine kleine, wahrscheinlich ebenfalls sekretorisch aktive Zelle, die Intermediärzelle. Der von der Intermediärzelle gebildete Teil des Kanalgangs verfügt anscheinend über keine kutikuläre Auskleidung. Der kutikularisierte distale Abschnitt des Ausführkanals durchbricht die Cornea und mündet in einen simplen Porus ohne wallartig erhobene Ränder. Die Pori sind in der

gewölbten, posterioren Region des Lateralozellus immer randständig, während sie sich in der abgeflachten, anterioren Region gleichmäßig über die gesamte Cornea-Oberfläche verteilen. Intraozelläre Drüsen sind innerhalb der Euarthropoda bis dato noch nie beschrieben worden. Bei einigen Acari (*Amblyomma americanum* (Linnaeus, 1758): Phillis & Cromroy 1977; *Protzia constans* (Marshall, 1943): Baker 1988) und etlichen Hexapoda (u. a. Orthoptera: Burghause 1979; Hymenoptera: Meyer & Labhart 1981, Aepli et al. 1985) sind zytoplasmatische Einschlüsse innerhalb der Cornealinse und mit selbigen assoziierte Poren auf der Corneaoberfläche nachgewiesen worden. Da die Porenkanäle allerdings in ihrem proximalen Abschnitt von Ausstülpungen der primären Pigmentzellen bzw. Corneazellen gebildet werden, ist eine Homologie mit den hier neu beschriebenen intraozellären Drüsen sicher auszuschließen. Feinstrukturelle Abweichungen und funktionelle Unterschiede (z. B. Erweiterung des visuellen Feldes bei den „dorsal rim ommatidia“ einiger Hymenoptera, siehe Aepli et al. 1985) unterstützen die Ablehnung einer potentiellen Homologie.

Die intraozellären Sensillen der anterioren Augenbecherregion von *C. tasmanianus* ähneln in ihrer Grundstruktur den trichoiden Sinneshaaren der Geophilidae (Ernst 1976, 2000). Der Sinnes- und Hüllzellkomplex konstituiert sich aus drei Hüllzellen und 5-7 Sinneszellen. Die drei zwiebelschalenartig ineinander gefalteten Hüllzellen finden bei den tormogenen, trichogenen und thekogenen Hüllzellen der mechano- und chemorezeptiven Sensillen der Hexapoda ihre funktionsmorphologische Entsprechung (Keil & Steinbrecht 1984, Ernst 2000). Die große äußere (tormogene) Hüllzelle bildet den weit nach distal bis zum Haarschaft reichenden äußeren Rezeptorlymphraum, die mittlere (trichogene) Hüllzelle umgibt große Teile der Dendritenscheide und sezerniert wahrscheinlich auch die Sockelmatrix des Sinneshaares, während die innere (thekogene) Hüllzelle die Sinneszellen (inklusive der Dendriten) umgibt und den inneren Rezeptorlymphraum produziert. Von den proximal aggregierten Perikaryen der 5-7 Sinneszellen zieht jeweils ein dendritischer (sensorischer) Fortsatz distad in Richtung Sensillenschaft ab. Der Dendrit einer Sinneszelle gliedert sich in drei Abschnitte auf: das proximale Innenglied, der Ciliarkörper und das distale Außenglied. Nach einem Vergleich der Anzahl der Innen- und Außenglieder gilt es als ziemlich wahrscheinlich, daß alle Sinneszellen der intraozellären Sensillen von *C. tasmanianus* uniciliar sind. Dieses Resultat steht allerdings im Widerspruch zu dem bisherigen Modell von Ernst (1976, 2000), welches eine funktionelle Differenzierung und Kategorisierung der Sinneszellen in *sensilla trichodea* an Hand des Ciliarkörpermusters (uniciliar = chemorezeptiv, biciliar = mechanorezeptiv) vorsieht. Trotz des Fehlens biciliärer Strukturen ist nicht anzunehmen, daß aus der postulierten Uniciliarität auch zwingend eine Modalspezifität der vorhandenen Rezeptorzellen resultiert. Die Präsenz ungleich großer Dendriten (2-3 große, 3-4 kleine), 2-3 distaler Tubularkörper sowie eines Terminalporus im Sinneshaar sprechen eher für eine kombinierte Funktion aus Mechano- und Hygro-/Chemo-/Thermorezeption (cf. Ernst 2000).

#### *Interommatidiale Organe der Chilopoda (Müller et al. 2003a, Anhang V)*

Im Interstitium der Ommatidien der Scutigeroforma (u. a. *Scutigera coleoptrata*) und der aggregierten Lateralozellen der Lithobiidae (Lithobiomorpha, u. a. *Lithobius forficatus*) werden zahlreiche exokrine Drüsen und trichoide Sensillen gefunden (cf. „organules“ *sensu* Lawrence 1966). Da die Lateralozellenfelder der Lithobiomorpha funktionell betrachtet wahrscheinlich auch Komplexaugen darstellen – Sehbereiche der eng stehenden Lateralozellen überlappen sich –, verwendeten Müller et al. (2003a) für die Beschreibung der wenigzelligen Drüsen zwischen den Lateralozellen von *L. forficatus* ebenfalls den Begriff „interommatidial“. Einer konsequenten Typologie folgend müßten die dort lokalisierten Drüsen und Sensillen allerdings als interozelläre Organe charakterisiert und aus den folgenden morphologischen Gründen von den scutigeroformen Interommatidialorganen getrennt besprochen werden. Gründe hierfür liefern jüngste Untersuchungen, denen zufolge die

interommatidialen Drüsen der Scutigeromorpha und die interozellären Drüsen der lithobiiden Lithobiomorpha entgegen der ursprünglichen Ansicht von Müller et al. (2003a) einander höchstwahrscheinlich nicht homolog sind (cf. Müller et al. 2005). Die wenigzelligen Kopfdrüsenorgane sind unter dem Rasterelektronenmikroskop zwischen den cornealen Aufwölbungen an dem spezifischen Aussehen ihrer Porenöffnungen zu erkennen. Die Porenöffnungen sind die Terminalstruktur des kutikularisierten Ausführkanals. Als wichtigste Unterscheidungsmerkmale dürften hier die Fähigkeit zur Komplexbildung, der Besitz einer intermediären Zelle sowie der Verlauf des(r) abführenden Kutikularkanals(-kanäle) von Bedeutung sein. Die Interommatidialdrüsen der Scutigeromorpha sind einfach strukturierte Varianten des Formenkreises der sog. Erektokanaldrüsen (Müller et al. 2005), die bisher bei allen Subtaxa der Chilopoda nachgewiesen werden konnten (u. a. Keil 1975, Turcato & Minelli 1990, Hilken et al. 2003, Müller et al. 2003a, Hilken et al. 2005, Müller et al. 2005, Zusammenfassung von Müller, Rosenberg & Hilken in Vorbereitung). Eine typische Interommatidiadrüse im Komplexauge von *S. coleoptrata* besteht aus einer proximalen Sekretzelle, einer Intermediärzelle und einer distalen Kanalzelle. Die Kanalzelle produziert den terminalen Ausführgang der Drüse. Sekretgranula der proximalen Drüsenzelle fusionieren auf ihrer Wanderung zum Apex, um schließlich mit der apikalen Membran zu verschmelzen und *via* Exozytose die Sekretprodukte in den birnenförmig geweiteten, nicht kutikularisierten proximalen Abschnitt des Ausführkanals abzugeben. Die teilweise pigmentierte Intermediärzelle trägt zur Bildung des Ausführkanals bei. Der zugehörige Apex trägt einen Kranz von Mikrovilli, der in den medianen Abschnitt des Ausführkanals hineinragt. Ein weiteres Charakteristikum dieses medianen Abschnitts des Ausführkanals ist, daß dessen Wandungen nur im distalen Grenzbereich zur Kanalzelle hin mit einer epikutikulären Schicht überzogen sind. Der von der pigmentierten Kanalzelle umschlossene distale Abschnitt des Ausführkanals durchbricht die Kutikula, mündet in einem prominenten Sekretporus und ist über seine gesamte Länge durch eine Epikutikula-Auflage versteift. Der Apex der Kanalzelle formt eine Vielzahl langer Mikrovilli, deren Zwischenräume von einer Art Prokutikula ausgefüllt sind. Den interozellären Drüsen der Lithobiidae fehlen anscheinend die Intermediärzellen (vergl. Müller et al. 2003a). Es werden hingegen nur Kanal- und Sekretzellen beobachtet, die sich als Module bei *L. forficatus* zu komplexeren Drüsengebilden zusammensetzen. Auf der somatischen Ebene der Kanalzellen einer zusammengesetzten Drüse (bestehend aus meist 2-3 Modulen) bleiben die vergleichsweise kleinen, kutikularisierten Ausführkanäle distinkt, innerhalb der Kutikula allerdings fusionieren sie dann zu einem finalen Ductus glandularis. Dem Drüsenporus fehlt eine wallartige Umrandung, er zeichnet sich stattdessen als einfaches Loch in der polygon-skulpturierten Kutikula ab. Die interozellären Drüsen gehören wahrscheinlich einem Formenkreis epidermaler Drüsen mit distal mäandrierendem Ausführkanal an (cf. „Kleine Epidermaldrüsen“ (bei *Lithobius* spp., Chilopoda): Keil 1975; „tegumental glands“ (bei *Antromysis juberthiei*, Crustacea): Juberthie-Jupeau & Crouau 1977/78, akzessorische Drüsen des Tömösvary-Organs (bei *Polyxenus lagurus*, Diplopoda): Tichy 1973). Besonders komplex geformte, aber stets solitär stehende Varianten dieses Typs sind bei den Scolopendromorpha und Craterostigmomorpha realisiert. Bei *Scolopendra* spp., *Cryptops* spp. und *Craterostigmus tasmanianus* sind Kanalzellen mit vielen, scheinbar pärchenweise organisierten Röhrengängen identifizierbar. Es ist jedoch realistischer, von einem einzigen Ausführkanal auszugehen, der in unregelmäßiger Spiralförmigkeit im Zytoplasma einer beliebigen Kanalzelle nach distad abziehen könnte (cf. Juberthie-Jupeau & Crouau 1977/78). Darüber hinaus verfügen elaborierte Multikanal- bzw. Flexokanaldrüsen über einen zusätzlichen („kleinen“) Sekretzelltyp (Müller et al. 2005).

Bei *Lithobius* spp. und *Eupolybothrus fasciatus* werden interozellär bisweilen auch Sensillen beobachtet (s. o. und auch Müller & Rosenberg 2006), die in ihrem Aufbau grundsätzlich an trichoide bzw. mikrotrichoide Sensillen auf den Antennen der Geophilidae erinnern (cf. Ernst 1976, 1983, 2000). Interommatidiale Sensillen werden bei einigen terrestrischen und

aquatischen Peracarida (Isopoda, Ligiidae: Dahl 1951; Amphipoda, Podoceridae: Meyer-Rochow et al. 1991) und zahlreichen Taxa der Hexapoda existent (z.B. Mantodea: Eggenreich & Kral 1990; Embioptera: Nagashima & Meyer-Rochow 1993; Lepidoptera: Sellier 1978, Faucheux 1987). In einigen Fällen ist jedoch nicht eindeutig geklärt, ob die interommatidialen Härchen innerviert sind, also sicher als interommatidiale Sensillen zu bezeichnen sind. Die Funktion der interommatidialen Sensillen ist vielfältig. So nutzen Vertreter der Orthoptera campaniforme Sensillen zwischen den Ommatidien als sensorische Vermittler für Säuberungsvorgänge auf dem Komplexauge (u. a. *Gryllus campestris* (Linnaeus, 1758): Müller et al. 1978, Honegger et al. 1979). Vertretern der Hymenoptera hingegen sind interommatidiale Haarsensillen (*sensilla trichoidea*) als Instrumentarien zur Wind- bzw. Fluggeschwindigkeitsmessung und als Regulatoren der Flugbewegungen von Nutzen (u. a. *Apis mellifera* Linnaeus, 1758: Neese 1965, 1966). Bei kavernikolen Arten, inklusive der mindestens die Hälfte ihres Lebens im Dunkel ihres Stockes verbringenden *Apis*-Arten, wäre zudem noch die Möglichkeit der Steuerung einer innerartlichen Kommunikation durch interommatidiale Sensillen vorstellbar.

*Postembryonale Entwicklung von Myriapodenaugen*  
(Harzsch, Melzer & Müller 2006 und 2007, siehe Anhänge VIa+b)

Neben einem gewaltigen Fundus von Originalbeiträgen, die hauptsächlich die innere Anatomie, den Feinbau und die photoadaptive Dynamik von Arthropodenaugen beschreiben, existiert auch eine nicht unerhebliche Anzahl von Aufsätzen zu deren Morphogenese. Einerseits wurden frühe, das heißt bereits während der frühen Embryogenese nachweisbare Augenanlagen samt des/der mit ihnen assoziierten optischen Neuropils/Ganglien beschrieben (u. a. Eichelicerata: Blest & Carter 1987; Crustacea: Hafner & Tokarski 1998, 2001, Harzsch et al. 1999, Melzer et al. 2000, Harzsch & Walossek 2001, Harzsch 2002, Wildt & Harzsch 2002; Hexapoda: Ready et al. 1976, Wolff & Ready 1991, Friedrich et al. 1996, Friedrich & Benzer 2000, Neufeld & Hariharan 2002, Ready 2002, Liu & Friedrich 2004, Buschbeck 2005). Weitere Studien beschäftigten sich mit der späten Ontogenese von Arthropodenaugen, wobei hier häutungs- bzw. wachstumsbedingte Strukturveränderungen larvaler und adulter Augen gemeint sind (u. a. Crustacea: Elofsson 1969, Nilsson et al. 1986, Fincham 1988, Harzsch & Dawirs 1995/96; Hexapoda: Mouze 1984, Melzer & Paulus 1991, Melzer & Paulus 1994). In vielen Fällen nutzten die oben aufgelisteten Autoren die ermittelten retinalen Genexpressionsmuster und morphogenetischen Daten zur Beantwortung phylogenetischer bzw. evolutionsbiologischer Fragestellungen (u. a. Hafner & Tokarski 2001, Melzer et al. 2000, Liu & Friedrich 2004, Buschbeck 2005). Allerdings erstreckten sich diese Untersuchungen niemals auf Vertreter aller vier bekannten Großgruppen der Euarthropoda sondern umfaßten höchstens deren zwei (Hexapoda + Crustacea: Melzer et al. 2000, Hafner & Tokarski 2001). Ein großphylogenetischer Untersuchungsansatz wurde nicht zuletzt auf Grund der Verwendung unterschiedlicher Methoden (z. B. molekulare Marker, abweichende Zielstrukturen im Ommatidium) durch vorangegangene Autoren erschwert. Darüber hinaus war das Wissen über die Augenentwicklung der Myriapoda ausgesprochen lückenhaft und selbst bezüglich der behandelten Taxa allenfalls dürftig. So waren bis zu Beginn der hier vorgestellten Untersuchung nur drei Arbeiten verfügbar, die Aspekte der Morphogenese verschiedener Chilopodenaugen behandeln (Scutigermorpha: Knoll 1974, Lithobiomorpha: Joly & Herbaut 1968, Scolopendromorpha: Heymons 1901). Um verlässlichere Aussagen über das Merkmalsgrundmuster und die evolutive Transformation der Lateralaugen der Euarthropoda im Lichte widerstreitender Phylogenie-Hypothesen treffen zu können (Mandibulata versus Myriochelata, Tracheata versus Tetraconata, Pleurostigmophora versus Heteroterga), wurde gerade der Aufklärung der Augenentwicklung der Scutigermorpha eine Schlüsselbedeutung zugemessen (Müller et al. 2003b, Bitsch & Bitsch 2005).



Im Zuge eines vergleichend-entwicklungsbiologischen Ansatzes wurde juvenilen und/oder adulten Vertretern der Chilopoda (Scutigermorpha: *Scutigera coleoptrata*; Scolopendromorpha: *Scolopendra oraniensis*) und Diplopoda (Chilognatha: *Archispirostreptus gigas* (Peters, 1855), *Cylindroiulus truncorum* (Silvestri, 1896)) *in vivo* in engen zeitlichen Intervallen der spezifische Mitose-Marker Bromdesoxyuridine (BrdU) injiziert, um bei Häutungsereignissen stattfindende Zellproliferationen im Auge nachweisen zu können (Methode modifiziert nach Harzsch et al. 1999). Neu entstandene, BrdU-markierte Zellen innerhalb der abpräparierten Augen wurden immunhistochemisch mit Hilfe einer zweistufigen Behandlung mit primären und sekundären BrdU-Antikörpern (u. a. 1/100, Amersham, cell proliferation kit RPN 20) lichtmikroskopisch sichtbar gemacht.

Vorläuferstadien ausgewachsener Ommatidien von *S. coleoptrata*, im Folgenden Protommatidien genannt, werden stets am frontolateralen Rand des Komplexauges gebildet. Dort befinden sich perlschnurartig aneinandergereihte Ansammlungen teilungsaktiver Mutterzellen (= Proliferationszone), die sich dann zu kugelförmigen Protommatidien differenzieren. Nach abgeschlossener Ausreifung der Protommatidien bilden die jungen Ommatidien eine neue frontolaterale Außenreihe des wachsenden Komplexauges. Erwachsene und in das Komplexauge inkorporierte Ommatidien zeigen bei weiteren Häutungsereignissen keine weiteren mitotischen Aktivitäten, die ommatidiale Zellzahl bleibt anscheinend unverändert. Ein interkalares Wachstum ist bei *Scutigera*-Augen nicht zu beobachten. Identische Spezifika der Ommatidienentwicklung bzw. -reifung (frontolaterale Proliferationszone, „terminales“ Ommatidienwachstum) sind bei verschiedenen Crustacea und hemimetabolen Hexapoda auf der Grundlage klassischer histologischer Schnittserien (u. a. Melzer et al. 2000), embryogenetischen Untersuchungen (Friedrich & Benzer 2000, Friedrich 2003) sowie über den Nachweis von BrdU-Einlagerungen (Harzsch et al. 1999, Harzsch & Walossek 2001, Wildt & Harzsch 2002) festgestellt worden. Abweichende Lokalisationen von ommatidialen Zuwachszonen an Komplexaugen von Krebsen und Insekten wurden von Peabody (1934, *Idothea baltica*: Proliferationszone posterior), Hafner & Tokarski (2001, *Hommarus gammarus*: Proliferationszone ventral), Sakamoto et al. (1998, Odonata: Proliferationszone postero-dorsal) und Cloarec (1984, *Ranatra* sp.: Proliferationszone antero-dorsal) beschrieben.

Im Kontrast zu scutigeromorphen Ommatidien wachsen die Lateralozellen („ocellar ommatidia“) bei *S. oraniensis*, *A. gigas* und *C. truncorum* mit jedem postembryonalen Häutungsgang kontinuierlich weiter, ein Vorgang, der hier als interkalares Wachstum definiert wird. Anamorphe Myriapoda mit mehr als einem Lateralozellus pro Kopfflanke, im vorliegenden Material vertreten durch die beiden Chilognathentaxa *A. gigas* und *C. truncorum*, generieren neue Lateralozellen ebenfalls in einer Proliferationszone am Frontolateralrand des Augenfeldes. Obwohl die Zuwachsmuster in den Ozellenfeldern individuell etwas variieren können (siehe Fig. 1 in Harzsch et al. 2007), wird im Allgemeinen mit jeder Häutung von anterior eine neue, mehr oder weniger deutliche Ozellenreihe angelegt und dem Ozellenfeld angefügt (cf. Diplopoda, Chilognatha: Blower 1970, Hopkin & Read 1992 p. 128-130; Chilopoda, Lithobiomorpha: u. a. Andersson 1976 1979). Die ältesten Augen in einem solchen Ozellenfeld sind demnach am postero-ventralen Rand zu suchen. Außerhalb der generativen Zone sind BrdU-markierte Zellen in Ringformation um die Retinulae von bereits existenten, aber noch wachsenden Lateralozellen angeordnet. In Abweichung vom oben beschriebenen Augenentwicklungsmodus der Diplopoda wird das konstante 4-Augen-System der Scolopendromorpha (*S. oraniensis*) bereits in einem frühen Stadium der Epimorphose festgelegt (Heymons 1901). Während der darauf folgenden Häutungsereignissen vergrößern sich die Durchmesser aller vier Lateralozellen stufenweise. Diffus im gesamten Augenbecher verstreute, BrdU-markierte Zellen deuten dabei auf eine ungerichtete Zunahme der Zellzahl innerhalb der Retinula, der Corneaschicht sowie im

akzessorischen Pigment- und Hüllzellensystem hin (basierend auf der morphologischen Rekonstruktion von Müller & Meyer-Rochow 2006a).

#### *Photorezeptorsensitivität Chilopodenaugen*

(Meyer-Rochow, Müller, Lindström 2006, siehe Anhang VII)

Die allein auf der Basis von Verhaltensbeobachtungen getroffene Behauptung, daß optische Wahrnehmungen bei den Chilopoda, und dort insbesondere bei den komplexaugen-tragenden Vertretern der Scutigermorpha, weitestgehend bedeutungslos seien bzw. nicht zum Beutefang eingesetzt würden (Plateau 1886, 1887, Klingel 1960), hielt sich bis zu Beginn der Untersuchungen hartnäckig in der einschlägigen Literatur. Die damit einhergehende Mutmaßung, die Chilopoda reagierten neben olfaktorischen nur auf thigmotaktische Reize, ist jedoch kaum wirklich überzeugend belegt worden, zumal schon Görner (1959) in verhaltensbiologischen Studien zeigen konnte, daß Vertreter der Chilopoda, wie zum Beispiel der Spinnenläufer *Scutigera coleoptrata* und der Gürtelskolopender *Scolopendra cingulata*, stets auf dunkle Flächen zulaufen (Skototaxis). Zusätzlich bewies Bähr (1967) in einem anderen experimentellen Ansatz, daß die Exposition gegenüber Lichtblitzen eine Aktivierung der Photorezeptorzellen innerhalb der Lateralzellen des Steinläufers *Lithobius forficatus* zur Folge hat, weswegen im Folgenden elektrophysiologische Ableitungen aus dem Augenbecher ermöglicht werden. Die im Gegensatz dazu stehenden Schlußfolgerungen Görner's (1959) und Klingel's (1960) wurde in einem neuerlichen elektrophysiologischen Experiment auf die Probe gestellt. Zu diesem Zweck wurde die spektrale Empfindlichkeit der Ommatidien von adulten *Scutigera coleoptrata* mit Hilfe eines Elektoretinogramms (ERG) gemessen. Die Untersuchungsergebnisse zeigen für *S. coleoptrata* ein cornea-negatives ERG an, welches in sehr ähnlicher Qualität bei zahlreichen, kryptischen Lebensräume (u. a. Erdreich, unter Steinen, Höhlen, Spaltensysteme, trübe Wasserkörper mit hoher Lichtattenuation) besiedelnde Euarthropoda gefunden wird (z. B. Amphipoda: Ugolini et al. 1996; Isopoda: Lindström et al. 1991; Lithobiomorpha: Bähr 1967). Die ommatidialen Photorezeptoren von *S. coleoptrata* verfügen über ein breites Absorptionsspektrum mit Maxima im Bereich von 448 nm (Spektrum sichtbaren, „blauen“ Lichts) und 350 nm (Spektrum ultravioletten Lichts). Die elektrophysiologischen Daten deuten die Präsenz zweier unterschiedlicher Photopigmente an, deren Vorkommen möglicherweise jeweils auf die distale bzw. proximale Retinula beschränkt ist (vergl. auch die morphologischen Daten von Müller et al. 2003b). Gerade die UV-A-Sensitivität von *S. coleoptrata* (und *Lithobius* sp., Lindström, Müller, Meyer-Rochow in Vorb.) ist verglichen mit den bei anderen Euarthropoden ermittelten Werten (cf. Xiphosura: Nolte & Brown 1969; Arachnida: Yamashita 1984) ausgesprochen hoch und liegt zumeist oberhalb der experimentellen Auflösungsgrenze. Das ermittelte Sensitivitätsprofil läßt in Anbetracht der bekannt kryptischen Lebensweise der Scutigermorpha verschiedene Funktionsannahmen zu. So ist einerseits vorstellbar, daß die hohe spezifische Empfindlichkeit gegenüber blauem und ultraviolettem Licht die Wahrnehmung von Hell-Dunkel-Wechseln in der Umgebung (siehe Menzel 1979) und damit die temporäre Erhöhung der absoluten Sensitivität der Retinulazellen während der Nacht für skia- und troglophile Arthropoda erleichtert wird. Daß trotz der kryptischen Lebensweise ultrastrukturelle Hell-Dunkel-Anpassungen im Chilopodenauge stattfinden, bewies Bähr (1972) für *L. forficatus*. Bichromatisches Farbsehen könnte, vergleichbar den bei einigen Spinnengruppen gefundenen Photosensitivitätsmustern (u. a. Ctenidae: Walla et al. 1996, zusammengefaßt in Barth 2001: p. 143-146), gerade für die tief in Geröllhaufen verborgenen und nachtaktiven *Scutigera*-Individuen vorteilhaft sein. Plötzliche Intensitätsveränderungen im UV-Bereich, etwa im Falle einer massiven Habitatstörung, könnten unter Vermittlung der hochsensitiven UV-Rezeptoren schnelle Fluchtreaktionen auslösen (Mazokhin-Porshnyakov 1969). Da direkt vom Mond kommendes Licht kurzwellige Anteile unter 450 nm enthält (siehe Menzel 1979), sollten ommatidiale UV-Rezeptoren die Orientierung von *Scutigera* während der Nacht

erleichtern (cf. Barth et al. 1993). Zudem ist denkbar, daß sich hohe UV-Sensitivitäten synergistisch auf das Polarisationssehen auswirken. Zur Wahrnehmung linear polarisierten Lichtes befähigende Instrumentarien im *Scutigera*-Ommatidium sind streng parallel und unidirektional angeordnete Mikrovilli innerhalb der Rhabdomere der distalen und proximalen Retinulazellen (s. o. und auch Müller et al. 2003b).

Eine Widerlegung der Mutmaßungen Klingel's (1960) über die unterentwickelte Sehfähigkeit von *Scutigera* kann nicht zuletzt wegen des Fehlens ethologischer Studien nicht mit letzter Gewissheit erfolgen. Allerdings bestätigen die experimentellen Resultate von Meyer-Rochow et al. (2006) sicherlich die Vermutung, daß die Komplexaugen der Scutigeromorpha nicht funktionslos sind. Basierend auf den feinstrukturellen Untersuchungen von Müller et al. (2003b) lassen sich bereits zahlreiche morphologische Argumente (langgestreckte Retinulazellen mit ausgedehnten Rhabdomeren, hohe Anzahl lichtperzipierender Mikrovilli, relativ geringe Abundanzen retinulärer und akzessorischer Schirmpigmente, hoher Anteil der Rhabdomere an der Retinaquerschnittsfläche, Verlängerung und Verkürzung der Rhabdomere im Zuge der Photoadaptation) für eine hohe Augenempfindlichkeit *sensu* Land (1981) liefern. Hinzu kommt, daß die Lichtempfindlichkeit des *Scutigera*-Komplexauges so hoch ist, daß bei plötzlicher Lichtexposition von unter umgedrehten Steinen gefundenen Exemplaren Lähmungserscheinungen bis hin zur Ausschaltung des Fluchreflexes auftreten (eigene Feldbeobachtungen). Das Ausbleiben jeglicher Fluchtreaktionen bei zahlreichen Individuen könnte dabei auf Blendungseffekte der schwachlicht-angepaßten Ommatidien zurückzuführen sein (cf. Bauer 1955). Ähnliche Erscheinungen sind in den Ommatidien zahlreicher Krebse und Insekten indirekt durch die irreparable Degeneration ihrer Retinae als Folge zu hoher Lichtexpositionen nachgewiesen worden (Hexapoda: Meyer-Rochow et al. 2002; Crustacea: Nilsson & Lindström 1983, Lindström et al. 1988, Meyer-Rochow 1994). Der experimentelle Erfassung phototoxischer Effekte im *Scutigera*-Komplexauge steht aber noch aus.

Die funktionelle Relevanz des unbestreitbar hochentwickelten Sehsystems scutigeromorpher Hundertfüßer sollte zukünftig durch spezielle Beutefangversuche und Experimente zur räumlichen Orientierung zu beweisen sein. Zu berücksichtigen ist allerdings, daß derlei Experimente unter habitat-spezifischen Lichtbedingungen durchgeführt werden sollten, um eventuellen Verhaltensanomalien vorzubeugen.

### **Phylogenetische (kladistische) Analyse – Aufstellung einer Merkmalsmatrix**

Die vergleichend-morphologischen, ontogenetischen und physiologischen Studien an den Ommatidien der Scutigeromorpha sowie den Lateralozellen der Lithobiomorpha, Scolopendromorpha und Craterostigmomorpha (Müller et al. 2003a+b, Harzsch et al. 2005 2006, 2007, Müller & Meyer-Rochow 2006a+b, Müller & Rosenberg 2006, Meyer-Rochow et al. 2006) erbrachten zahlreiche neue Merkmale für die phylogenetische Rekonstruktion der Euarthropoda und Chilopoda. Gerade für die Klärung der internen Phylogenie der Chilopoda konnten insgesamt 29 Merkmale der jüngst von Edgecombe & Giribet (2004) ausgewerteten morphologischen Merkmalsmatrix, bestehend aus 222 sukzessive zusammengetragenen Einzelmerkmalen (Edgecombe et al. 1999: Merkmale 1-117, Edgecombe & Giribet 2002: Merkmale 118-136, Edgecombe & Giribet 2004: Merkmale 137-222), hinzugefügt werden. Der Datensatz wurde so umfassend angelegt, um einer unnötigen Selbstbeschränkung auf Augenmerkmale und dem damit verbundenen Problem einseitiger Merkmalsberücksichtigung vorzubeugen.

Da sich die Grundlagenmatrix von Edgecombe et al. (1999) und Edgecombe & Giribet (2002 2004) zum Teil auf andere Spezies innerhalb derselben Gattung bezieht, mußten bestimmte, interspezifisch konfliktierende Merkmale aus dieser Matrix entfernt werden (siehe Anmerkungen unten). In indifferenten Taxa wurde dann auf Gattungsebene gearbeitet bzw.

die gefundenen Augenmerkmale kodiert (z. B. *Lithobius*, *Scolopendra*). Für den Außengruppenvergleich wurden zwei Taxa aus der Gruppe der Diplopoda berücksichtigt (*Polyxenus lagurus*, *Glomeris* spp.), die ungeachtet des jeweils zugrunde gelegten phylogenetischen Systems als mit den Chilopoda eng verwandte Gruppe angesehen wird (s. o.). Voraussetzungen für die Auswahl der genannten Diplopodentaxa waren die Verfügbarkeit von feinstrukturellen Augenmerkmalen (Bedini 1970, Spies 1981) und die vorherige Berücksichtigung durch Edgecombe et al. (1999) und Edgecombe & Giribet (2002, 2004). Basierend auf dem errechneten Kladogramm sollten evolutive Trends der Augentransformation innerhalb der Kronengruppe der Chilopoda erarbeitet werden.

Die Merkmalseingabe erfolgte in MacClade Version 4 (Maddison & Maddison 2000). Um Verfälschungen der kladistischen Analyse durch die vorschnelle Adaptation früherer Autorenansichten zur Evolution von Lateralaugen innerhalb der Euarthropoda (vergleiche Paulus 1979, 1986, 2000, Bitsch & Bitsch 2005), wurden Augenmerkmale mit mehr als zwei Ausprägungen ohne ein vorgegebenes Ordnungsmuster kodiert. Eventuelle Bewertungen nicht-retinaler Charaktere durch Edgecombe et al. (1999) und Edgecombe & Giribet (2002, 2004) wurden dagegen beibehalten. Die Parsimony-Analyse und Merkmalsoptimierung („delayed transformation“ oder „accelerated transformation“) wurde dann mithilfe von NONA (Goloboff 1998) durchgeführt. Auf Grund der hohen Anzahl der eingesetzten Merkmale (n = 249) war eine exakte Suche nach den kürzesten Topologien nicht möglich, so daß heuristische Methoden anzuwenden waren. Die dazu nötigen Parameter wurden nach der Methode von Edgecombe & Giribet (2004) justiert.

### **Kommentierte Merkmalsmatrix und Homologiediskussion**

*Neu codierte Augenmerkmale (aus der Matrix von Edgecombe & Giribet (2004))*

Der Übersichtlichkeit halber wurden für die folgenden Merkmale die ursprünglichen Ordnungsnummern aus der Analyse von Edgecombe & Giribet (2004) übernommen. Die Merkmale 11 und 12 wurden wie folgt modifiziert:

11. Typ und Anzahl von Lateralaugen innerhalb der Chilopoda: Komplexaugen (0), Cluster von Lateralozellen (1), ein Paar Lateralozellen (2), Blindheit (3).

Anatomische Komplexaugen mit eukonen Kristallkegeln sind nur bei den Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata* u. a.) ausgebildet (Paulus 1979, Müller et al. 2003a+b). Ansammlungen mehr oder weniger dicht gepackter Lateralozellen (unicorneale Punktaugen) finden sich bei vielen Lithobiidae (u.a. *Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006), allen Scolopendridae *sensu* Attems (1930) (u. a. *Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a), allen Penicillata (u.a. *Polyxenus lagurus* > Außengruppe: Spies 1981, Nguyen Duy-Jacquemin & Geoffroy 2003 > siehe auch Abb. 13A) und etlichen Chilognatha (u. a. Pentazonia: *Glomeris* spp.: siehe Bedini 1970 > siehe auch Abb. 13C für ein funktionelles Komplexauge juliformer Diplopoda). Beide Vertreter des Taxons Craterostigmomorpha (u. a. *Craterostigmus tasmanianus*) sowie innerhalb der Lithobiomorpha sämtliche Henicopidae (Edgecombe & Giribet 2004) verfügen lediglich über ein Paar Lateralozellen. Der Verlust von Lateralaugen ereignete sich in der Stammesgeschichte der Chilopoda (u. a. höhlen-bewohnende Lithobiidae und Henicopidae, alle Cryptopidae *sensu* Attems 1930 und sämtliche Geophilomorpha) offensichtlich mehrfach unabhängig voneinander.



12. Anzahl and Arrangement der Lateralozellen im Augenfeld:

Polymorphes Ozellenfeld mit mindestens drei eng zusammenliegenden Lateralozellen, Ozellenfeld mit homogenen Elementen – ohne Riesenzellen am postero-dorsalen Rand (0), Polymorphes Ozellenfeld mit mindestens drei eng zusammenliegenden Lateralozellen, Ozellenfeld mit heterogenen Elementen – mit auffälligen Riesenzellen am postero-dorsalen Rand (1), Rhomboides Ozellenfeld mit vier erheblich voneinander distanzierten Lateralozellen (2)

Eng nebeneinander liegende Lateralozellen von gleichem Umriß und Größe sind bei den Augen der Diplopoda nachweisbar. Dies gilt insbesondere für die stets dreieckigen Ozellenfelder der Julidae (siehe Abb. 11C). Die oberflächlich weit auseinander liegenden Restommatidien der Penicillata (*Polyxenus lagurus*, siehe Abb. 13A) wurden ebenfalls mit dem Merkmalszustand (0) kodiert. Die atypisch kleinen Cornea-Linsen von *P. lagurus* lassen nach Auffassung des Verfassers keine realistische Einschätzung der lateralen Ausdehnung der Ommatidien zu. Die semischematische Rekonstruktion von Spies (1981, siehe Fig. 18) läßt vielmehr vermuten, daß der dichte Zusammenschluß der *Polyxenus*-Ommatidien nur subepidermal zu beobachten ist. Müller et al. (2007) gehen davon aus, daß die Punktaugen der Penicillata als miniaturisierte Ommatidien anzusehen sind. Die vergrößerten, aber eng aggregierten Lateralozellen am posterioren Rand des Augenfeldes sind eine Besonderheit der Lithobiidae (siehe u. a. Abbildungen in Paulus 1979 1986 2000, Edgecombe et al. 2002, Müller & Rosenberg 2006). Vier, kreuzgegenständig zueinander gruppierte Lateralozellen sind typisch für die Scolopendromorpha, wie zum Beispiel für Arten der Gattung *Scolopendra* (Grenacher 1880, Heymons 1901, Edgecombe & Giribet 2004, Müller & Meyer-Rochow 2006a).

*Korrigierte Merkmale (aus der Matrix von Edgecombe & Giribet (2004))*

7. Transversale Suture des Cephalon: nicht vorhanden (0), vorhanden in Form einer(s) frontalen Linie oder Sulcus (1), vorhanden, Suture nahe des Lateralrandes des Cephalon geteilt in anteriore und posteriore Äste (entspricht der „antennocellar suture“ von Crabill 1960) (2)

Nach Lewis (1981) fungiert die frontale Suture bei den Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*) als Aufbruchsnäht, um dem Individuum nach Häutungseignissen den Schlupf aus der Exuvie zu ermöglichen. Vergleichbare Rupturen wurden bei diversen Lithobiomorpha und Geophilomorpha beschrieben (Lewis 1981). Die lateralen Abschnitte des cephalen Suturekomplexes der Scutigermorpha korrespondieren sehr wahrscheinlich mit der antennalzellären Suture der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006) und Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b), obwohl letzere eher dorsomedian auf der Kopfkapsel verlaufen und anterior nicht an der Basis der Antennen enden. Neue kopfmorphologische Untersuchungen von Edgecombe & Giribet (2005) machten bei *Scutigera* sp., dem vermutlich ursprünglichsten Taxon innerhalb der Scutigermorpha, eine Re-Kodierung des Merkmalszustandes von (1) zu (2) notwendig.

59: Tergalstacheln mit stachelartigen Borsten assoziiert, in der Dorsomedianlinie longitudinal arrangiert: Merkmalskombination vorhanden (0), Merkmalskombination fehlt (1) Neue kopfmorphologische Untersuchungen von Edgecombe & Giribet (2005) resultierten bei *Parascutigera* sp. in einer Re-Kodierung des Merkmalszustandes von (1) zu (0).

*Eliminierte Merkmale (aus der Matrix von Edgecombe & Giribet (2004))*

Wegen fehlender Übereinstimmungen der im Rahmen dieser Dissertation und der von Edgecombe & Giribet (2004) ausgesuchten Artenspektra (s. o.) und eines zu geringen Informationswertes für die kladistische Analyse wurden folgende Merkmale aus der erweiterten Matrix entfernt:

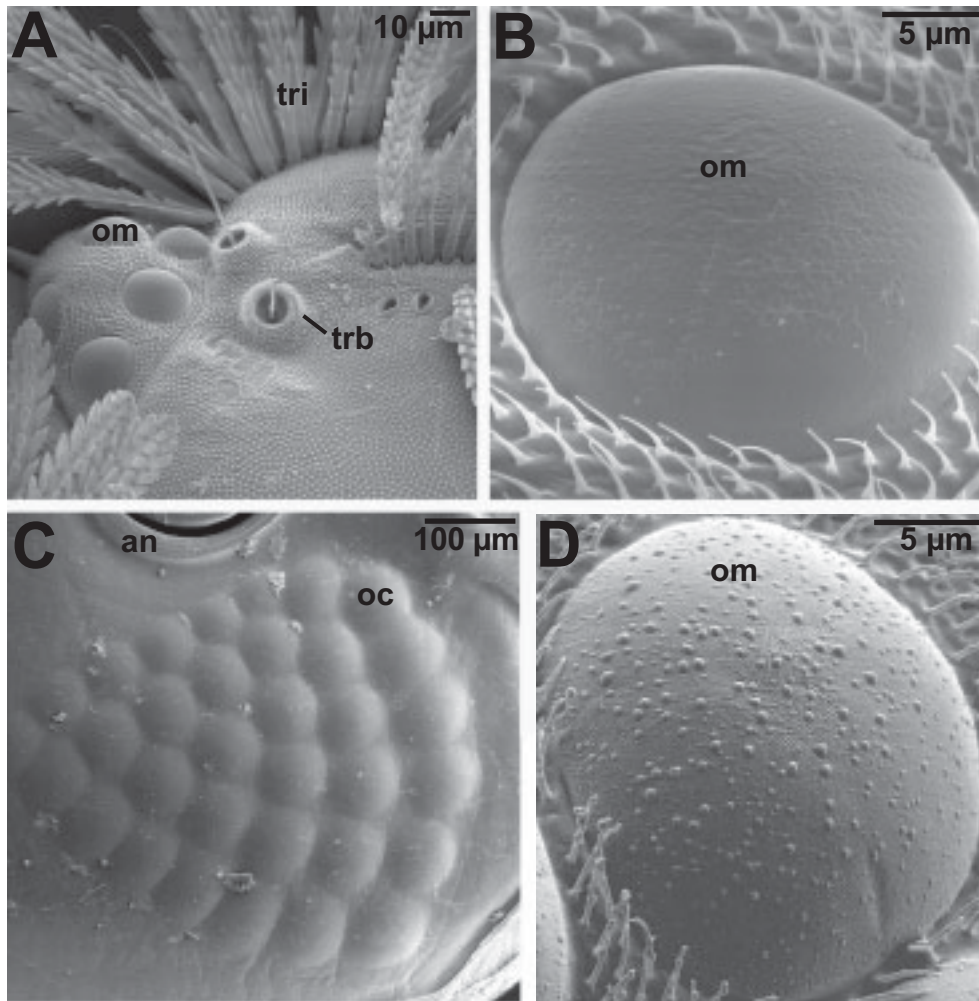
194: Struktur der Klaue auf dem weiblichen Gonopoden: Klaue kompakt (0), Klaue aus drei Teilen bestehend (akzessorische Zähnchen dorsal und ventral der Klaue) (1)

200: Anzahl der ausgewachsenen Laufbeinpaare im ersten postembryonalen bzw. postpupoiden Stadium: drei Laufbeinpaare (0), Maxillipeden und drei Laufbeinpaare (1), Maxillipeden und sechs Laufbeinpaare (2), Maxillipeden und sieben Laufbeinpaare (3), Maxillipeden und acht Laufbeinpaare (4), Maxillipeden und zwölf Laufbeinpaare (5)

*Neue Augenmerkmale (addiert zur Matrix von Edgecombe & Giribet (2004))*

221: Augenentwicklung: ohne interkalares Wachstum (0), mit interkalarem Wachstum (1)

Die Bildung einer Linie von Protommatidien am anterio-dorsalen Rand des Komplexauges (Proliferationszone) wird innerhalb der Chilopoda nur bei den Scutigeromorpha (z. B. bei *Scutigera coleoptrata*) gefunden (Harzsch et al. 2006, 2007). Das scutigeromorphe Muster der ommatidialen Morphogenese ist denen der Crustacea (Harzsch et al. 1999, Melzer et al. 2000, Hafner & Tokarski 2001, Harzsch & Walossek 2001, Wildt & Harzsch 2002) und Hexapoda (Friedrich et al. 1996, Friedrich & Benzer 2000, Friedrich 2003) mit hoher Wahrscheinlichkeit homolog. Nicht unterstützt wird dagegen eine Homologie der protommatidialen Differenzierungsmuster der Scutigeromorpha und Tetraconata (Crustacea + Hexapoda). Die bei *Drosophila*-Individuen (Holometabola) gebildete Imaginalscheibe und der sich im weiteren Verlauf der Augenentwicklung vollziehende Aggregations- und Differenzierungsprozess der Protommatidien, welcher sich in Form zweier distinkter Wellen über das gesamte Komplexauge ausbreitet („morphogenetic furrow“: Ready et al. 1976, Wolff & Ready 1991), ist bei den Scutigeromorpha nicht realisiert (Harzsch et al. 2006, 2007). Es erscheint jedoch sinnvoll, diesen hochpräzisen Differenzierungsmodus in holometabolen Komplexaugen als notwendiges Instrument für die Verwirklichung eines auf konstante Zellzahlen ausgerichteten Ommatidienverbandes und somit als innerhalb der Hexapoda abgeleitetes Merkmal zu betrachten (siehe Diskussion in Harzsch et al. 1999, Friedrich & Benzer 2000 und Friedrich 2003). Im Gegensatz zu den Ommatidien der Crustacea und Hexapoda verfügen manche Zelltypen in den Ommatidien der Scutigeromorpha nicht über eine konstante Zellzahl (Harzsch et al. 2005). Die Lateralozellen der nicht-scutigeromorphen Taxa der Chilopoda und aller Chilognatha sind überaus zellreiche ( $n > 100$ ), hochvariable Sehsysteme mit interkalaren Wachstumsschüben und einer permanenten Zellproliferation (für weitere Details siehe Harzsch et al. 2005, 2006, 2007). Letztere Eigenschaften sind ebenfalls typisch für die Lateralaugen juveniler Xiphosura (z. B. *Limulus polyphemus* Linnaeus, 1758: Meadors et al. 2001, Smith et al. 2002, Harzsch et al. 2007). Auf Grund erheblicher Strukturabweichungen zwischen den *Limulus*-Ommatidien (Fahrenbach 1969) und den Lateralozellen der Lithobiomorpha, Scolopendromorpha und Chilognatha (Bedini 1970, Spies 1981, Müller & Rosenberg 2006, Müller & Meyer-Rochow 2006a) ist von konvergent erworbenen Mechanismen der Augenentwicklung bei den Chelicerata und Myriapoda (ohne Scutigeromorpha und Penicillata) auszugehen.



**Abb. 13A-D.** Rasterelektronenmikroskopische (REM) Aufnahmen von Augen verschiedener Diplopoda (**A-B, D:** Penicillata, verändert nach Müller et al. 2007; **C:** Chilognatha, Iuliformia). **A.** Augenhügel in der linken posteriolateralen Region des Kopfes des Pinselfüßers *Polyxenus lagurus*. Auf dem Augenhügel sind fünf weit voneinander entfernte und verschiedene Sehfelder abdeckende Lateralozellen erkennbar. **B.** Ommatidium von *Polyxenus lagurus* mit unskulpturierter Cornea. **C.** Linkes Ozellenfeld von *Tachypodoiulus niger*. Die polygonal bis kreisrund geformten Lateralozellen zeigen nur peripher skulpturierte Cornea-Oberflächen. **D.** Ommatidium von *Phryssonotus platycephalus* (Ibiza, Spanien) mit rillenskulpturierter Cornea. Die lokalen, bläschenartigen Auflagen sind höchstwahrscheinlich auf Fixierungs- bzw. Entwässerungsartefakte zurückzuführen. Ein supracornealer Sekretfilm könnte dabei zerstört und dessen Reste sich lokal verklumpt haben.  
*an* Basalregion der linken 1. Antenne; *oc* Lateralozellus; *om* Ommatidium; *trb* Trichobothrium mit basalem Haarbecher; *tri* ornamentartig verteilte Trichome

222. Allgemeiner Augenaufbau: homogen, Einzelaug ohne regionale Differenzierungen (0), heterogen, Einzelaug mit regionalen Differenzierungen (1)

Der Lateralozellus der Craterostigmomorpha (*Craterostigmus tasmanianus*) ist deutlich asymmetrisch gebaut (Müller & Meyer-Rochow 2006b). Der sichelförmige, anteriore Augenabschnitt ohne externe Corneawölbung ist unter allen Taxa der Chilopoda und Diplopoda einzigartig. Die distalen Retinulazellen im anterioren Teil des *Craterostigmus*-Auges verfügen infolge ihre zirkumapikalen Rhabdomere nicht über eine besondere Empfindlichkeit gegenüber linear polarisiertem Sonnenlicht (vergl. Horváth & Varjú 2004). Die Herstellung eines evolutiven Zusammenhangs zwischen craterostigmomorphen Retinakomponenten und bestimmten, die Polarisationsempfindlichkeit fördernden Spezialbildungen in Komplexaugen, wie etwa den dorsalen Randommatidien diverser Hexapoda (u. a. Labhart & Meyer 1999, Homberg & Paech 2002), erscheint nicht gerechtfertigt. Auch ein Homologiebezug zu den Stemmata solcher Holometabola mit irregulär bzw. asymmetrisch organisierten Retinulae (z. B. Diptera: *Chaoborus crystallinus* (De Geer, 1776): Melzer & Paulus 1991) ist sehr unwahrscheinlich.

223. Zellzahl pro Ommatidium bzw. Lateralozellus: Zellzahl bei bestimmten konstitutiven Zelltypen konstant (0), Zellzahl bei allen konstitutiven Zelltypen hoch variabel (1)

Innerhalb der Arthropoda werden Augen mit nur teilweise festgelegten Zellzahlen bei den Scutigleromorpha (*Scutigera coleoptrata*: Müller et al. 2003b) gefunden. In den Ommatidien von *S. coleoptrata* werden jeweils vier Kristallkegelzellen und proximale Retinulazellen ausgebildet. Alle übrigen Augenzelltypen von *S. coleoptrata* variieren in engen Grenzen (Müller et al. 2003b). Eine teilweise Konstanz der Zellzahlen ist darüber hinaus auch in den miniaturisierten Ommatidien der Penicillata (*Phryssonotus platycephalus*, *Polyxenus lagurus*: Müller et al. 2007) zu finden. Spies (1981) berichtete noch von einer Anzahl von sieben Retinulazellen pro Ommatidium von *P. lagurus*, vier von diesen dem distalen Retinulazelltyp zugehörig. Müller et al. (2007) zählten 4-5 distale Retinulazelltypen. Müller et al. (2007) fanden eine konstante Anzahl von drei Kristallkegelzellen pro Ommatidium von *P. platycephalus*. Dagegen variiert die Anzahl der den rudimentären Kristallkörper bildenden Zellen („vitreous body cells“) von zwei bei Spies (1981) bis zu vier bei Paulus (2000). Nach eigenen Beobachtungen besitzt der synxenide Penicillat *Phryssonotus platycephalus* zwar eine schwach variierende Anzahl von 5-8 distalen Retinulazellen (siehe Abb. 12G, 20E und Müller et al. 2007), aber wie *P. lagurus* eine konstante Anzahl von drei proximalen Retinulazellen (siehe Abb. 12H und Müller et al. 2007).

Die Lateralozellen adulter Chilognatha (z.B. *Glomeris* spp., *Polyzoonium germanicum*: siehe Bedini 1970; Spies 1981) und Pleurostigmophora (*Lithobius forficatus*: siehe Bähr 1971 1974, Müller & Rosenberg 2006; *Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a; *Craterostigmus tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) verfügen üblicherweise über weit mehr als 100 Zellen und variieren in höherem Maße, abhängig von ihrer Position im Ozellenfeld (siehe auch Diskussion bei Harzsch et al. 2005). Die Augen zahlreicher Chelicerata, darunter die Ommatidien der Xiphosura (*Limulus polyphemus*: siehe Fahrenbach 1969, 1975) und die Lateralozellen diverser Arachnida (u. a. Scorpiones: *Androctonus australis* (Linnaeus, 1758): siehe Schliwa & Fleissner 1980; Araneae: siehe Eakin & Brandenburger 1971, Foelix 1996; Acari: *Microcaeculus steineri* H. Franz, 1955: siehe Wachmann 1975), sind hochkomplexe Systeme, die meist aus etwa einhundert, mehreren hundert und in Spezialfällen auch aus mehreren tausend Zellen (Foelix 1996) bestehen. Die Präsenz von wenigzelligen Lateralaugen bei mutmaßlich abgeleiteten Taxa innerhalb der Chelicerata (Acari: u. a. *Hydrophantes ruber* De Geer, 1778: siehe Mischke 1981; *Protzia*



*constans* (Marshall, 1943): siehe Baker 1988) wird hier als Sekundäreffekt einer vielfach unabhängig voneinander vollzogenen Miniaturisierung betrachtet.

Im Gegensatz zu den Augen der Chelicerata und Myriapoda ist die Zellzahl in den Ommatidien der Crustacea und Hexapoda primär immer konstant. Pro Ommatidium werden zwei Corneazellen, vier Kristallkegelzellen (> Tetraconata) und primär acht Retinulazellen ausgebildet (Paulus 2000, Dohle 2001, Richter 2002, Bitsch & Bitsch 2005). Dementsprechend beträgt die ommatidiale Zellzahl, abhängig von der Diversität der akzessorischen Pigmentzellen, mindestens 20, kann aber im Falle einer sekundären Vermehrung der Kegelzellen ( $n = 3-6$  bei *Ephestia kuehniella* Keller, 1879: siehe Fischer & Horstmann 1971) und/oder Retinulazellen ( $n = 10-13$  bei *E. kuehniella*: siehe Fischer & Horstmann 1971;  $n = 7-21$  bei Passalidae (Coleoptera): siehe Gokan & Meyer-Rochow 2000) bis zu 40 hochreichen.

224. Kristallkegel: vorhanden (0), fehlt (1)

Die Scutigermorpha sind die einzigen Repräsentanten der Chilopoda, deren Augen mit Kristallkegeln ausgestattet sind (Müller et al. 2003b). Der vielfach kompartimentierte Kegelkörper wird primär von vier eukonen Kristallkegelzellen gebildet, die typologisch den Semperzellen der Crustacea und Hexapoda entsprechen (Müller et al. 2003b). Die morphologischen Übereinstimmungen sind so zahlreich und spezifisch, daß hier von einem gemeinsamen Ursprung ausgegangen werden kann. Zwei der die Homologie der Semperzellen der Crustacea und Hexapoda unterstützenden Kegelmerkmale, wie die Anreicherung der amorphen Kegelsubstanz mit 3G6-Glykoprotein (Edwards & Meyer 1990) und das spezifische Verlaufsmuster der vier proximalen Kristallkegelfortsätze inmitten der asymmetrischen Retinula (Melzer et al. 1997, Dohle 2001, Richter 2002), besitzen die Scutigermorpha allerdings nicht bzw. wurden dort bislang nicht nachgewiesen. Die distalen Processus der vier voluminösen Kernregionen (metabolische Zone inklusive Nucleus) der Kristallkegelzellen von *Scutigera coleoptrata* lassen sich wegen der variablen Anzahl der distalen Retinulazellen nicht eindeutig zuordnen bzw. nach ihrer Lagebeziehung durchnummerieren. Medio-proximale Abzweigungen zytoplasmatischer Fortsätze aus dem Kegelkörper sind bei Arthropoden nur sehr selten zu finden. Neben den Scutigermorpha (Müller et al. 2003b) sind diese nur bei bestimmten Orthoptera (u. a. *Gryllus bimaculatus* de Geer, 1773: Burghause 1979) beschrieben worden. Im Vergleich zum *Gryllus*-Kristallkegel mit seiner distalen Kernebene sind die medioproximalen zytoplasmatischen Abzweigungen aus dem *Scutigera*-Kegel eher als distale Fortsätze (ausgehend von den proximal gelegenen Somata) zu definieren; ebenfalls abweichend zur *Gryllus*-Kegelzellstruktur ist die Gabelung der distalen und die damit einhergehende Doppelbildung von Kegelkompartimenten aus einer Kegelzelle bei *S. coleoptrata* (siehe auch Abb. 12A, C-D). Proximal im Ommatidium angesiedelte Kristallkegelzellsomata mit distad abziehenden Fortsätzen existieren nach Meinung einiger Autoren auch in den stark modifizierten Ommatidien des Außengruppenvertreter *Polyxenus lagurus* (Spies 1981, Paulus 2000, siehe auch Abb. 12E-G). Müller et al. (2007) konnten jüngst die Präsenz von Kristallkegelzellen bei *P. lagurus* nicht bestätigen; allerdings gelang es Müller et al. (2007), jeweils drei Conuszellen pro Ommatidium beim synxeniden *Phryssonotus platycephalus* nachzuweisen. Auch wegen identischer Fixierungsbilder der peripheren Zytoplasmasäume und azellulären Matrices innerhalb der Kegelkompartimente ist eine Homologie der Kristallkegel der Scutigermorpha und Penicillata wahrscheinlich (Müller et al. 2003b, 2007).

In den Ommatidien der Crustacea und Hexapoda sind die Kernregionen der vier Eukonuszellen primär im distalen Abschnitt des Kristallkegelkörpers lokalisierbar (vergl. u. a. Weber & Weidner 1974, Paulus 1979, 1986). Die distale Kernebene ist bei einigen Taxa selbst in den miniaturisierten Kristallkegelzellapparaten modifizierter Ommatidien konserviert

(z. B. Grylloblattodea: *Galloisiana nipponensis* (Caudell & King, 1924): siehe Gokan et al. 1979). In den beiden akzessorischen Kristallkegelzellen der Anaspidacea, Euphausiacea und Peracarida liegt die Kernebene distal (2 + 2 Kegelzellmuster), was allerdings für die Malacostraca als abgeleitetes Merkmal und konsequenterweise als Synapomorphie eines neuen Taxons Xenommacarida gewertet wurde (Richter 1999, Richter (in Ax) 1999). Nur bei den Branchiura (*Argulus foliaceus* Linnaeus, 1758: siehe Hallberg 1982) und bestimmten Ostracoda (*Cypridina norvegica* Baird, 1860; *Philomedes globosa* (Lilljeborg, 1853): siehe Andersson 1979) wurde eine *Scutigera*-ähnliche, proximale Position der Kernregionen der Kegelzellen nachgewiesen. Das spezifische Arrangement der distalen Processus und die einfache Verknüpfung mit einem einzigen Kegelquadranten bei den Branchiura bzw. Ostracoda entsprechen aber nicht dem scutigeromorphen Muster.

225. Primäre Pigmentzellen: vorhanden (0), fehlen (1)

Corneagenzellen mit elektrophilen Pigmentgranula sind bei den Chilopoda nur in den Ommatidien der Scutigeromorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b) nachzuweisen. Der Außengruppenvergleich zeigt *Scutigera*-ähnliche Corneagenzellen mit osmiophilem Pigment in den degenerierten Ommatidien der Penicillata (*Polyxenus lagurus*, *Phryssonotus platycephalus*: siehe Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2007, siehe auch Abb. 12E, G, 20C). Trotz einer erhöhten Anzahl von 8-10 Zellen pro Ommatidium vertraten bereits Müller et al. (2003b) die Ansicht, daß die Corneagenzellen der Scutigeromorpha mit den Corneagenzellen der Tetraconata (Crustacea + Hexapoda) zu homologisieren sind. Diese Annahme wird im Wesentlichen auf die (a) vergleichbare zytoplasmatische Zusammensetzung und Regionalisierung, die (b) ringförmige Anordnung der corneagenen Zellen um einen zentral positionierten Kristallkegel und die (c) distale Lage der Nuclei gestützt. Dem genannten Set von Merkmalen ist außerdem der Besitz einer Zapfenskulptur auf der cornealen Oberfläche hinzuzufügen. Corneale Nanostrukturen scheinen den aquatischen, aber auch vielen terrestrischen Crustacea zu fehlen (u. a. Eisenbeis & Wichard 1987). Bei rezenten und fossilen Hexapoda sowie innerhalb der Diplopoda bei den synxeniden Penicillata konnten Zapfen- oder Rillencorneae beobachtet werden (Collembola: Bernhard et al. 1970, Barra 1971; Trichoptera: Bernard et al. 1970; Lepidoptera: Miller et al. 1966, Meyer-Rochow & Stringer 1993, Stavenga et al. 2006; Diptera: Parker et al. 1998, Penicillata: Müller et al. 2007, siehe auch Abb. 13D). Die glatten Cornea-Oberflächen der miniaturisierten Ommatidien der Polyxenidae (*Polyxenus lagurus*: Müller et al. 2007, siehe auch Abb. 13B) und der Lateralozellen der Juliformia (siehe z. B. *Tachypodoiulus niger*, Abb. 13C) sind im Hinblick auf ihre mutmaßliche Position im phylogenetischen System der Penicillata bzw. Chilognatha als abgeleitet zu deuten (Condé 1969, Nguyen Duy-Jacquemin 2006 bzw. Sierwald et al. 2003). Zusätzlich fehlen den Ommatidien der Crustacea Pigmentgranula im corneagenen Zytoplasma (vergl. Paulus 1979, Shaw & Stowe 1982), was als Ergebnis eines sekundären Verlustes aufgefaßt werden kann (Müller et al. 2003b). Gerade die weitreichende Übereinstimmung in der Ultrastruktur, unter anderem zu belegen durch den gemeinsamen Besitz von vergleichsweise großen, absorptiven Pigmentgrana (Chilopoda: Müller et al. 2003b; Hexapoda: Wachmann 1970, Paulus 1972, Elofsson 1973), rechtfertigt daher, die Corneagenzellen der Scutigeromorpha (und Penicillata) wie solche der Hexapoda als „primäre Pigmentzellen“ zu bezeichnen (*sensu* Müller et al. 2003b).

226. Pigmentloses, cornea-sezernierendes Epithel: vorhanden (0), fehlt (1)

Die Cornea-Linsen der Lateralozellen der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006), Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) und Craterostigmomorpha (*Craterostigma*

*tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) werden von einem pigmentlosen, corneagenen Epithel gebildet, das sich beinahe übergangslos an die benachbarte Epidermis anschließt. Die Cornea-Linse stellt eine simple Verdickung der Kopfkutikula dar und wird entweder von einer homogenen Schicht kubischer Epithelzellen, von einer heterogenen Schicht extrem langgestreckter Epithelzellen mit zonierte Zytosol oder ggf. von einer stabilen Zell-Cornea-Verbindung eingerahmt (siehe auch Merkmale 228, 229). Die corneagenen Epithelzellen produzieren eine charakteristische Mosaikskulptur aus polygonalen Elementen auf der Cornea-Oberfläche („scutes“: Müller & Meyer-Rochow 2006a+b, Müller & Rosenberg 2006). Die Corneazellen der Chilognatha sind den Beschreibungen von Bedini (1970) und Spies (1981) zufolge ebenfalls epithelial organisiert, enthalten aber osmiophiles Pigment, weswegen eine Homologie mit den cornea-sezernierenden Epithelzellen der Chilopoda nicht überzeugend unterstützt werden kann.

Das Vorkommen dünner, corneagener Epithelien ohne Pigmentgranula wurde außerhalb der Chilopoda auch in den Stemmata einiger Holometabola beschrieben (z. B. Coleoptera: *Cicindela chinensis*: siehe Toh & Mizutani 1994). Bei diesen Taxa scheint vergleichbar mit den Chilopoda die Präsenz corneagener Flachepithelien mit der Reduktion des Kristallkegels korreliert.

227. Cornea-Profil, Grad der Einsenkung der cornealen Linse: plankonvex (0), deutlich bikonvex, symmetrisch (1), deutlich bikonvex, asymmetrisch (Cornea-Linse enorm nach innen gewölbt) (2), sehr stark bikonvex (Cornea-Linse sehr stark nach innen gewölbt) (3)

Die Augen der Chilopoda verfügen über Cornea-Linsen, deren äußere und innere Oberflächen verschiedenste Krümmungsgrade aufweisen. Asymmetrische Verhältnisse werden in gegenläufigen Extremen vor allem bei den plankonvexen Linsen der Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) und den bikonvexen, extrem eingesenkten Linsen der Scolopendromorpha (u. a. *Scolopendra* spp., *Ethmostigma* spp.: Grenacher 1880, Heymons 1901, Müller & Meyer-Rochow 2006a) vorgefunden. Die Corneae der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006) und vieler Chilognatha (u. a. *Glomeris* spp.: siehe Bedini 1970) sind ebenfalls bikonvex-asymmetrisch, erreichen aber nicht den Einsenkungsgrad der scolopendromorphen Linsen. Deutlich bikonvexe, aber annähernd symmetrische Corneae sind Bestandteile des dioptrischen Apparates der Scutigeroidea (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b) und Penicillata (*Polyxenus lagurus*, *Phryssonotus platycephalus*: siehe Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2007). Die tiefe corneale Einwölbung in die Retinulae der Lateralzellen der Lithobiomorpha and Scolopendromorpha sind sehr wahrscheinlich auf den funktionellen Ersatz des bei diesen Taxa absenten Kristallkegels zurückzuführen.

Die Kodierung der Corneaformen erfolgte ohne Annahme einer bestimmten Evolutionsrichtung.

228. Anordnungsmuster des cornea-sezernierenden Epithels: homogen (0), heterogen (1)

Die corneagenen Epithelzellen der hier untersuchten Vertreter der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006) und Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) entstammen einem einzigen Zelltypus (ohne Haftstrukturen zur letzten Cornea-Lamelle, siehe auch Merkmal 229). Die Nucleus-Regionen der cornea-sezernierenden Epithelzellen sind bei diesen Taxa latero- und subcorneal entweder vollkommen (*C. tasmanianus*) oder zumindest annähernd (*E. fasciatus*, *Lithobius* spp.) gleich verteilt. Das corneagene Epithel der Lateralzellen der Scolopendromorpha (u. a. *Scolopendra* spp., *Ethmostigma* spp.:

Grenacher 1880, Müller & Meyer-Rochow 2006a) ist dagegen heterogener Natur. Die corneagenen Somata sind zu distinkten Clustern formiert, latero-proximal zur Cornea-Linse gelegen. Subcorneal sind im Regelfall nur die stark gestreckten Zellausläufer feststellbar. Der Polymorphismus der cornea-sezernierenden Epithelzellen der Scolopendromorpha darf wohl nicht als eigenständiges Merkmal betrachtet werden, sondern ist nach Müller & Meyer-Rochow (2006a) eine morphologische Konsequenz aus der extremen Einsenkung der von ihnen produzierten Cornea-Linse.

229. Cornea-sezernierende Epithelzellen mit speziellen Haftstrukturen: vorhanden (0), fehlen (1)

Das die Cornea produzierende Epithel ist in den Lateralozellen der Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.) in eine distale (proximo-lateral der Cornealinse) und proximale (subcorneale) Region differenziert (Müller & Meyer-Rochow 2006a). Nur die distalen cornea-sezernierenden Epithelzellen bilden bei *Scolopendra* spp. distinkte Haftstrukturen aus, die über einen Komplex aus cornealen Zapfen, aufliegenden Tonofilamenten und daran ansitzenden Mikrotubulibündeln für einen stabilen Zusammenhalt zwischen der Cornea-Linse und den corneagenen Somata sorgen (Müller & Meyer-Rochow 2006a). Ein heterogenes corneagenes Epithel fehlt allen anderen unicornealen Linsenaugen der Euarthropoda (siehe auch Merkmal 228).

230. 2-Zelltypen-Retinula: vorhanden (0), fehlt (1)

Eine 2-Zelltypen-Retinula, von distalen und proximalen Retinulazellen aufgebaut, ist bei allen untersuchten Chilopoda und einigen Außengruppenvertretern der Diplopoda in unterschiedlicher Ausprägung vorhanden. In den Ommatidien der Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b) sind die distalen und proximalen Retinulazellen in jeweils einer Horizontalschicht in Ringformation organisiert, bilden also lediglich eine Doppelschichten-Retinula. Eine vergleichbare Konstellation ist von den miniaturisierten Ommatidien der Penicillata bekannt (*Polyxenus lagurus*, *Phryssonotus platycephalus*: siehe Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2007, siehe auch Abb. 20C). Die 2-Zelltypen-Retinulae der nicht-scutigeromorphen Chilopodentaxa ist mehrschichtig organisiert. Die einschichtige proximale Retinula schließt becherartig eingewölbt gegen die Lateralozellenbasis ab, während die distale Retinula aus 2-6 (*Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006), 9-12 (*Eupolybothrus fasciatus*: siehe Müller & Rosenberg 2006) oder 10-18 (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) horizontalen Ringschichten besteht. Die distale Retinula in den Lateralozellen der Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) ist prinzipiell ebenfalls mehrschichtig organisiert, die Schichtenfolge ist hier jedoch infolge der Auflösung der regulären Horizontalschichten zugunsten von hochkomplex ineinander verknäuelten Retinulazellverbänden nur noch schemenhaft zu rekonstruieren. Für eine Homologie der doppelschichtigen 2-Zelltypen-Retinula der Scutigermorpha und Penicillata (Außengruppe) und den mehrschichtigen 2-Zelltypen-Retinulae der Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, Scolopendromorpha können abseits ihrer offensichtlichen Existenz bei allen genannten Subtaxa kaum ultrastrukturelle Beweismarkale angeführt werden. Im Gegenteil taugen unterschiedliche Interaktionen zwischen benachbarten Rhabdomeren der proximalen Retinulazellen als gewichtiges Gegenargument (u. a. Müller & Rosenberg 2006, siehe Diskussion zu Merkmal 237). Da eine Homologie der 2-Zelltypen-Retinulae innerhalb der Chilopoda aber nicht auszuschließen ist (Müller & Meyer-Rochow 2006a), wird hier der Besitz einer 2-Zelltypen-Retinula in einheitlicher Weise mit dem Merkmalszustand „0“ kodiert. Innerhalb der Chilognatha ist das Bild uneinheitlich. Während zum Beispiel *Glomeris*



spp. und *Ommatoiulus sabulosus* eine 2-Zelltypen-Retinula zu fehlen scheint (Bedini 1970, Spies 1981), ist eine solche bei *Polyzonium germanicum* und *Craspedosoma simile* wahrscheinlich vorhanden (siehe Blockdiagramme 7 und 12 in Spies 1981).

2-Zelltypen-Retinulae sind in den Lateraläugen der Mandibulata weit verbreitet. Meist inform dualer Schichtsysteme ausgebildet werden 2-Zelltypen-Retinulae in den Ommatidien etlicher Poduromorpha (Paulus 1972, 1977, 1979), Zygentoma (Brandenburg 1960, Paulus 1972, 1974, 1979), Siphonaptera (Wachmann 1972) und Plecoptera (Nagashima & Meyer-Rochow 1995) gefunden. Die Möglichkeit einer parallelen Evolution der geschlossenen „Bänderrhabdome“ der Archaeognatha (Paulus 1972 1975, Meyer-Rochow 1971), einiger Coleoptera (Butler et al. 1970, Meyer-Rochow 1971, 1972, 1974), Lepidoptera (u. a. Hesse 1901, Nowikoff 1931, Meyer-Rochow 1971) und Anostraca (Paulus 1979) sowie sämtlicher Malacostraca (u. a. Parker 1891, Meyer-Rochow 1975, Hallberg 1977, Shaw & Stowe 1982, Nilsson 1990, Richter 1999, Rosenberg et al. 2000/01) aus der 2-Zelltypen-Retinula eines Stammlinienvertreterers der Mandibulata wird von Müller et al. (2003b) hypothetisiert.

231. Form und Anordnung der Rhabdomere der distalen Retinulazellen: Rhabdomer orthogonal bzw. apikal (0), Rhabdomer einfach zirkumapikal (1), Rhabdomer W-förmig bzw. doppelt zirkumapikal (2)

Die distalen Retinulazellen in den Ommatidien der Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b), in den verkümmerten Ommatidien der Penicillata (*Polyxenus lagurus*, *Phryssonotus platycephalus*: siehe Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2007) und in den Lateralozellen des Lithobiomorphen *Lithobius* spp. (siehe Joly 1969, Bähr 1971, 1974, Müller & Rosenberg 2006) bilden simple, meist orthogonale Rhabdomere aus, deren Mikrovilli streng senkrecht zur optischen Achse angeordnet sind, also unidirektional verlaufen. Der Apex ist undifferenziert. In den Lateralozellen des Lithobiomorphen *Eupolybothrus fasciatus* (siehe Müller & Rosenberg 2006) und der Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) verlaufen die Rhabdomere multidirektional, indem sie von einem fingerförmigen, gestreckten und nach axial gerichteten Apex abzweigen (einfach zirkumapikales Rhabdomer). Bei den Craterostigmomorpha (*Craterostigmus tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) sind die Apices vieler distaler Retinulazellen zweilappig ausgezogen. Resultat dessen ist die Bildung doppelt zirkumapikaler Rhabdomere.

Die Merkmalskodierung erfolgte ohne Annahme einer bestimmten evolutiven Entwicklungslinie.

232. Inverse Photorezeptorzellen: vorhanden (0), fehlen (1)

Inverse Photorezeptorzellen sind nur in der distalen Retinula der Lateralozellen der Craterostigmomorpha (*Craterostigmus tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) vorhanden (siehe Abb. 12L). Da die inverso-distalen Retinulazellen im Auge von *C. tasmanianus* nicht dominieren und nicht wie etwa in den wegen ihrer Kopflage und neuronalen Verschaltung homologen Lateralozellen vieler Chelicerata (Araneae: u.a. Homann 1950 1971, Paulus 1979, Muñoz-Cuevas 1984 „accessory eyes“, Fleissner & Fleissner 1999; Uropygi: Meyer-Rochow 1987; Amblypygi: Gebhardt 1983, Weygoldt 2000; Pseudoscorpiones: Gebhardt 1983) eine kompakte Schicht innerhalb der Retina konstituieren, wird hier von einem Sekundäreffekt des komplexen Arrangements der Retinula ausgegangen. Die optische Relevanz der inverso-distalen Retinulazellen bei *C. tasmanianus* dürfte auf Grund ihrer Vereinzelung und zufälligen Verteilung als gering einzustufen sein.

233. Anordnung der distalen Retinulazellen: Ringmuster (0), epitheliale Schicht (1)

Streng zirkuläre Anordnungen der distalen Retinulazellen sind typisch für die Ommatidien der Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b). Das scutigermorphe Ringprofil ist ein zwangsläufiges retino-topographisches Resultat des axial positionierten Kristallkegels, der die Retinulazellen zur ommatidialen Peripherie verdrängt und daher keine flächig-epitheliale Verbreitung der distalen Retinulazellen zulässt (vergl. Müller et al. 2003b). Das Arrangement der distalen Retinula ähnelt abgesehen von der erhöhten Zellzahl sehr dem Muster, welches in den Ommatidien der Crustacea (u. a. Shaw & Stowe 1982, Richter 1999, Meyer-Rochow 2001) und Hexapoda (u. a. Paulus 1979, Carlson et al. 1984) realisiert ist. Darüber hinaus werden Ringformationen distaler Retinulazellen, verteilt auf mindestens zwei distinkte Horizontalschichten, in den Lateralzellen der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006) und Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) gefunden. Die distale Retinula der Außengruppenvertreter *Polyxenus lagurus* (Penicillata, siehe Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2007) und *Glomeris* spp. (Chilognatha, siehe Bedini 1970) ist ebenfalls koronal organisiert, einschichtig bei *P. lagurus*, mehrschichtig bei *G. emarginata*. Nur die distale Retinula der Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) ist epithelial organisiert. Die komplexe bis chaotische Verteilung der distalen Retinulazellen im craterostigmomorphen Lateralzellus wird hier *sensu* Fleissner & Fleissner (1999) analog der ebenfalls epithelial organisierten Retinulae der Median- und Lateralzellen etlicher Arachnida (u. a. Scorpiones: Bacetti & Bedini 1964, Schliwa & Fleissner 1980, Spreitzer & Melzer 2003; Araneae: Schröder 1974, Uehara et al. 1977, 1978, Blest 1985, Blest & Sigmund 1985; Uropygi: Meyer-Rochow 1987) als notwendiges Instrumentarium für hochempfindliche Lichtabsorptionsleistungen gewertet. Das distale *Craterostigma*-Rhabdom erhöht, in Verbindung mit dem hochgeordneten perirhabdomalen ER, die absolute Sensitivität der Retinula und stellt wahrscheinlich eine komplexere Evolutionsstufe der Netz- bzw. Speichenrhabdome in den Median- und Lateralzellen diverser Arachnida (u. a. Bacetti & Bedini 1964, Best 1985, Fleissner & Fleissner 1999), Myriapoda (Bähr 1974, Müller & Meyer-Rochow 2006a, Müller & Rosenberg 2006), Crustacea (u. a. Elofsson 1966) und Hexapoda (u. a. Wunderer et al. 1988) sowie in den Stemmata einiger Holometabola (u. a. Meyer-Rochow 1974b, Yamamoto & Toh 1975, Toh & Mizutani 1994, Ichikawa 1999) dar.

234. Struktur des perirhabdomalen ER in den distalen Retinulazellen: ER-Zisternen voluminös und von meist zylindrischer Gestalt (0), ER-Zisternen schmal-länglich und hochgeordnet (1)

Die perirhabdomalen Zisternen der distalen Retinulazellen sind in den Ommatidien der Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b) und in den Lateralzellen der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006) stets voluminös und haben meist kubischer Gestalt. Während sich das Volumen der perirhabdomalen Zisternen im Zuge der Hell-Dunkel-Adaptation der Augen verändern kann, bleiben ihre kubischen Umrisse in der Regel konstant (siehe Bähr 1972 für *Lithobius forficatus*). Ebenfalls kubisch geformt sind die perirhabdomalen Zisternen der (distalen) Retinulazellen in den Ommatidien/Lateralzellen der Außengruppenvertreter *Polyxenus lagurus* (Penicillata) und *Glomeris* spp. (Chilognatha) (Bedini 1970, Spies 1981, Müller et al. 2007). In den Lateralzellen der Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) erscheinen die perirhabdomalen Zisternen lanzettlich und gestreckt, voluminös-quaderartige Profile werden nicht beobachtet. Bei den Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) ist die gesamte apikale Zytoplasmaregion („intercalary zone“) der distalen Retinulazellen mit einer palisadenartigen

Konstruktion sehr dicht gestaffelter, glatter ER-Strukturen ausgefüllt. Die submikrovilläre Lage und der hohe Ordnungsgrad des ER deuten trotz der maximalen Komprimierung der Zisternen auf eine Homologie mit den perirhabdomalen ER-Strukturen in den Lateralaugen verwandter Hundertfüßer (u. a. Müller et al. 2003b, Müller & Meyer-Rochow 2006a) und anderer Arthropoda hin („subrhabdomeric cisternae SRC“: Whittle 1976). Strukturelle Abwandlungen im perirhabdomalen ER der Craterostigmomorpha stehen sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit funktionellen Zwängen. Die Erhöhung der absoluten Sensitivität, die durch die Evolution eines hochkomplexen Rhabdomgerüsts begünstigt wird, (siehe auch Merkmal 233) marginalisiert andererseits die vermutete Hauptaufgabe des perirhabdomalen ER in den Retinulae der Arthropoda, der Reflexion exrhabdomalen Streulichts zurück in Richtung des Rhabdoms (vergl. u. a. Müller 1979, Stowe 1980). Die Lichtleitungs- bzw. -fängerfunktion wird bei *C. tasmanianus* eher von den Rhabdomeren übernommen. Die Ersatzfunktion des perirhabdomalen ER ist noch nicht genauer untersucht. Transformations- und Regressionstendenzen des perirhabdomalen ER sind bei den Crustacea und Hexapoda keine ungewöhnliche Erscheinung und gehen häufig mit der Entwicklung bzw. Anwendung der Superpositionsoptik einher (vergl. u. a. Brammer & White 1969, Krebs 1972, Roach & Wiersma 1974).

235. Anordnung der proximalen Retinulazellen: Ringmuster (0), kompaktes Epithel (1), aufgelöstes Epithel, Bildung von 2-Zell-Modulen (2)

In den Ommatidien der Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b) und Penicillata (*Polyxenus lagurus*, *Phryssonotus platycephalus*: siehe Spies 1981, Müller et al. 2007) sind die distalen und proximalen Retinulazellen in Ringformation angeordnet. Dagegen sind die proximalen Retinulae bei den Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006) und Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) flächig in einer Horizontalebene verteilt. Da die distalen und proximalen Retinulae bei diesen Taxa nicht ineinander übergehen, wird hier von einem kompakt-homogenen, epithelialen Arrangement der proximalen Retinulazellen gesprochen. Den Lateraloellen der Craterostigmomorpha (*Craterostigmus tasmanianus*, siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) fehlt eine homogen strukturierte proximale Retinula, die proximalen Retinulazellen sind jeweils zu 2-Zell-Modulen gruppiert und zwischen den distalen Retinulazellen lokalisiert (inhomogenes, aufgelöstes Epithelium). Die Lateraloellen von *Glomeris* spp. (Chilognatha) besitzen der von Bedini (1970) gelieferten Beschreibung nach keine proximale Retinula. Andere, hier nicht berücksichtigte Chilognatha könnten aber auch eine proximale Retinula besitzen, welche mit hoher Wahrscheinlichkeit dann homogen-epithelial organisiert sein dürfte (vergl. Rekonstruktionszeichnungen von Spies 1981, Abb. 7 + 12). Trotz einer enormen topographischen Vielfalt ist davon auszugehen, daß die proximalen Retinulae der Lithobiomorpha, Scolopendromorpha und Craterostigmomorpha einander homolog sind (Müller & Rosenberg 2006). Das (a) zumindest ansatzweise erkennbare epitheliale Arrangement der proximalen Retinulazellen, die (b) weitgehend coaxiale Ausrichtung der keulenförmigen Zellkörper, der (c) zumindest teilweise Besitz von bidirektionalen Kammrhabdomeren am Apex, die untereinander verzahnte Gemeinschaftsrhabdome hervorbringen (siehe Erläuterungen zu Merkmal 237), die (d) primäre Bildung speichen- oder netzförmiger Rhabdome senkrecht zur optischen Achse (mit Ausnahme von *C. tasmanianus*), die (e) erhöhte Dichte osmiophiler (omochrom-haltiger) Pigmentgranula und die (f) Reduktion des perirhabdomalen ER unterstützen diesen Homologieschluß. Ob auch die proximale Retinula der Scutigermorpha miteinbezogen werden kann, ist noch nicht abschließend zu bewerten. Eine Homologie wäre nicht völlig auszuschließen, aber nach der bisherigen Datenlage nicht darstellbar, da die oben genannte

ultrastrukturellen Übereinstimmungen nicht vorliegen (siehe auch Diskussion zu Merkmal 230).

Die Merkmalskodierung erfolgte daher ohne die vorherige Festlegung einer bestimmten Evolutionsrichtung.

236. Rhabdomstruktur der proximalen Retinulazellen: einfach geschlossen (0), komplex geschlossen (1), offen (2)

Die proximalen Retinulazellen der Chilopoda produzieren in ihrem apikalen Bereich mono- und/oder bidirektionale Rhabdomere, die über die gesamte horizontale Schnittebene in sehr unterschiedlicher Weise kombiniert werden. In den Ommatidien der Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b) formen Koronae aus jeweils vier proximalen Retinulazellen ein dreieckiges, axiales Rhabdom, das einfach geschlossen ist. Ein sehr ähnliches Bauprinzip des Rhabdoms ist für die proximale Retinula von *Polyxenus lagurus* und *Phryssonotus platycephalus* (Penicillata) nachgewiesen (Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2007, siehe Abb. 12L). Anstelle von vier proximalen Retinulazellen (*S. coleoptrata*) wird das rundliche, proximale Rhabdom von *P. lagurus* und *P. platycephalus* von drei Zellen gebildet. Einfach geschlossene Rhabdomtypen sind auch bei vielen anderen Arthropodenaugen ausgeprägt (siehe Diskussion zu Merkmal 233), insbesondere bei solchen Taxa, die eine 2-Zelltypen-Retinula besitzen (vergl. Paulus 1979). Komplex konstruierte, aber noch geschlossene Rhabdome, die in Transversalschnitten stern- und/oder netzförmig aussehen, sind in den proximalen Retinulae der Lateralozellen der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006) und Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) entwickelt. Im Gegensatz dazu bilden duale Einheiten proximaler Retinulazellen in den Lateralozellen der Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) voneinander isolierte Rhabdome aus. Die offenen proximalen Rhabdome von *C. tasmanianus* sind nur typologisch aber nicht funktionell vergleichbar mit den offenen Rhabdomen hoch entwickelter Diptera, deren Retinulazellen zwar ringförmig zusammenstehen, aber innerhalb des ommatidialen Querschnitts verstreut liegende Rhabdomere bilden (siehe Review von Carlson & Chi 1979). Zudem erhöht sich durch die Separation der Rhabdomere bei den „höheren“ Diptera die Anzahl der optischen Achsen pro Ommatidium, was positive Auswirkungen auf die Bewegungsperzeption und das räumliche Auflösungsvermögen des Fliegen-Komplexauges hat. Die genannten morphologischen Spezifika sowie die in Verbindung mit der supraommatidialen Rekombination der Retinulaaxone bei Diptera (u. a. Brammer 1970, Williams 1980) festgestellte Fähigkeit zur „neuralen Superposition“ (*sensu* Kirschfeld 1967) ist in den wahrscheinlich hochsensitiven, aber schlecht auflösenden Lateralozellen von *C. tasmanianus* nicht nachweisbar. Ähnliches gilt für alternative Superpositionsoptikmechanismen in den Ommatidien einiger Dermaptera (McLean & Horridge 1977), Hemiptera (u. a. Burton & Stockhammer 1969, Ioannides & Horridge 1975) und vieler Coleoptera (u. a. Wachmann 1977 1979, Schmitt et al. 1982).

Die Merkmalskodierung wurde ohne Vorgabe einer bestimmten Evolutionsrichtung durchgeführt.

237. Struktur der Rhabdomere der proximalen Retinulazellen: kompakt (0), kammförmig (1)

Die Rhabdomere der proximalen Retinulazellen bestehen bei den Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b) und dem Außengruppentaxon Penicillata (*Polyxenus lagurus*, *Phryssonotus platycephalus*: siehe Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2007) aus dicht stehenden, d. h. lückenlos aneinandergelagerten Mikrovilli. Das kompakte Arrangement



der Mikrovilli hat zur Folge, daß Rhabdomere benachbarter Retinulazellen blockartig aneinanderstoßen und durch distinkte Radii (geweitete interrhabdomale Räume von hoher Osmium-Reaktivität) voneinander getrennt sind. Diese Rhabdomerstruktur und der Modus der Rhabdomerinteraktion sind typisch für alle medianen und lateralen Augentypen der Arthropoda (vergl. Fahrenbach 1969, Goodman 1970, Paulus 1975, 1979, 1986, Spies 1981, Blest 1985, Richter 1999, Bitsch & Bitsch 2005). Ein alternativer Rhabdomertypus ist in den proximalen Retinulazellen der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006), Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) und Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) existent. Die proximalen Rhabdomere wirken hier besonders in der Longitudinalansicht kammförmig, ihre Mikrovilli zeigen einen geringeren Packungsgrad und stehen zueinander „auf Lücke“. Benachbarte Rhabdomere interagieren, indem sie sich ineinander verzahnen, wodurch fusionierte, reißverschlussähnliche Rhabdomere entstehen, die entweder ein gemeinsames horizontales Netzwerk (Lithobiomorpha, Scolopendromorpha) oder ein System locker verteilter, unzusammenhängender Einzelrhabdome (Craterostigmomorpha) generieren (siehe auch Diskussion zu den Merkmalen 235 und 236). Die ungewöhnliche Interaktion der Rhabdomere ist ein wichtiges Argument für die Homologie der proximalen Retinulazellen der pleurostigmophoren Chilopoda (siehe auch Merkmal 230 und 236). Kammförmige Rhabdomere, die ineinander verzahnte Gemeinschaftsrhabdome bilden, wurden ebenfalls - wenn auch zum Teil nur abgebildet und nicht explizit beschrieben - in den Median- und Lateralzellen einiger Chelicerata (Scorpiones: Schliwa & Fleissner 1980, Spreitzer & Melzer 2003 „accessory lateral eye“; Araneae: Schröder 1974, Uehara et al. 1977, 1978, Blest 1985, Blest & Sigmund 1985; Uropygi: Meyer-Rochow 1987; Pantopoda: Heß et al. 1996; Acari: Kaiser & Alberti 1991), Crustacea (Branchiura: Keskinen & Meyer-Rochow 2004) und den Median-(Stirn-)zellen einiger Pterygota (Ephemeroptera: Hallberg & Hagberg 1986; Trichoptera: Hallberg & Hagberg 1986, Diptera: Toh et al. 1971, Toh & Kuwabara 1975, Wunderer et al. 1988; Blattodea: Weber & Renner 1976, Toh & Yokohari 1988) und in extrem modifizierten Ommatidien einiger Hexapoda (u. a. Siphonaptera: Wachmann 1972) gefunden. Gemeinschaftsrhabdome mit verzahnten Mikrovilli sind vereinzelt auch in den Larvalaugen einiger Holometabola zu finden, wie zum Beispiel in dem akzessorischen Stemma der Fliegenart *Chaoborus crystallinus* (siehe Fig.18 in Melzer & Paulus 1991). Allerdings stellt das verzahnte Rhabdomer der axial positionierten 8. Retinulazelle in einem Larvalommatidium von *C. crystallinus* ein Sonderfall dar, da dieses aus einer Torsion des voluminösen, den Nucleus beherbergenden Soma-Abschnitts hervorzugehen scheint (Fig. 4 in Melzer & Paulus 1991). Auf Grund der weiten Verbreitung der reißverschlussartigen Gemeinschaftsrhabdome in verschiedenen einander nicht homologen Augentypen innerhalb der Euarthropoda wird hier von einer Konvergenz dieses Merkmals ausgegangen. Basierend auf den Untersuchungen von Wachmann et al. (1983, siehe Fig. 4f-j) zur Retinulazellgenese in den Ommatidien bestimmter Chrysomelidae ist vorstellbar, daß die sich verzahnenden proximalen Kammrhabdome der Lateralzellen der Lithobiomorpha, Scolopendromorpha und Craterostigmomorpha morphogenetisch eine Vorstufe der Rhabdomere mit kompaktem Mikrovillisaum darstellen. Im Vergleich zu den distalen Rhabdomeren wären die proximalen Rhabdomere der nicht-scutigeromorphen Chilopoda als neotene bzw. paedomorphotische Varianten einzustufen. Verzahnte Rhabdomere kommen innerhalb der Stirnzellen der Amerikanischen Schabe *Periplaneta americana* auch ausschließlich in den frühesten Nymphenstadien vor (Toh & Yokohari 1988). Die Unterdrückung des letzten Differenzierungsschrittes zu Rhabdomeren mit kompakten Mikrovillissäumen ist ohne große morphologische bzw. evolutive Umbauten zu erreichen, so daß eine mehrfach unabhängige Entstehung der sich verzahnenden proximalen Kammrhabdome im Zusammenhang mit den

veränderten Wachstums- bzw. Zellproliferationsverhältnissen in Median- und Lateralozellen erklärt werden könnte (siehe auch Diskussion im späteren Phylogenie-Kapitel).

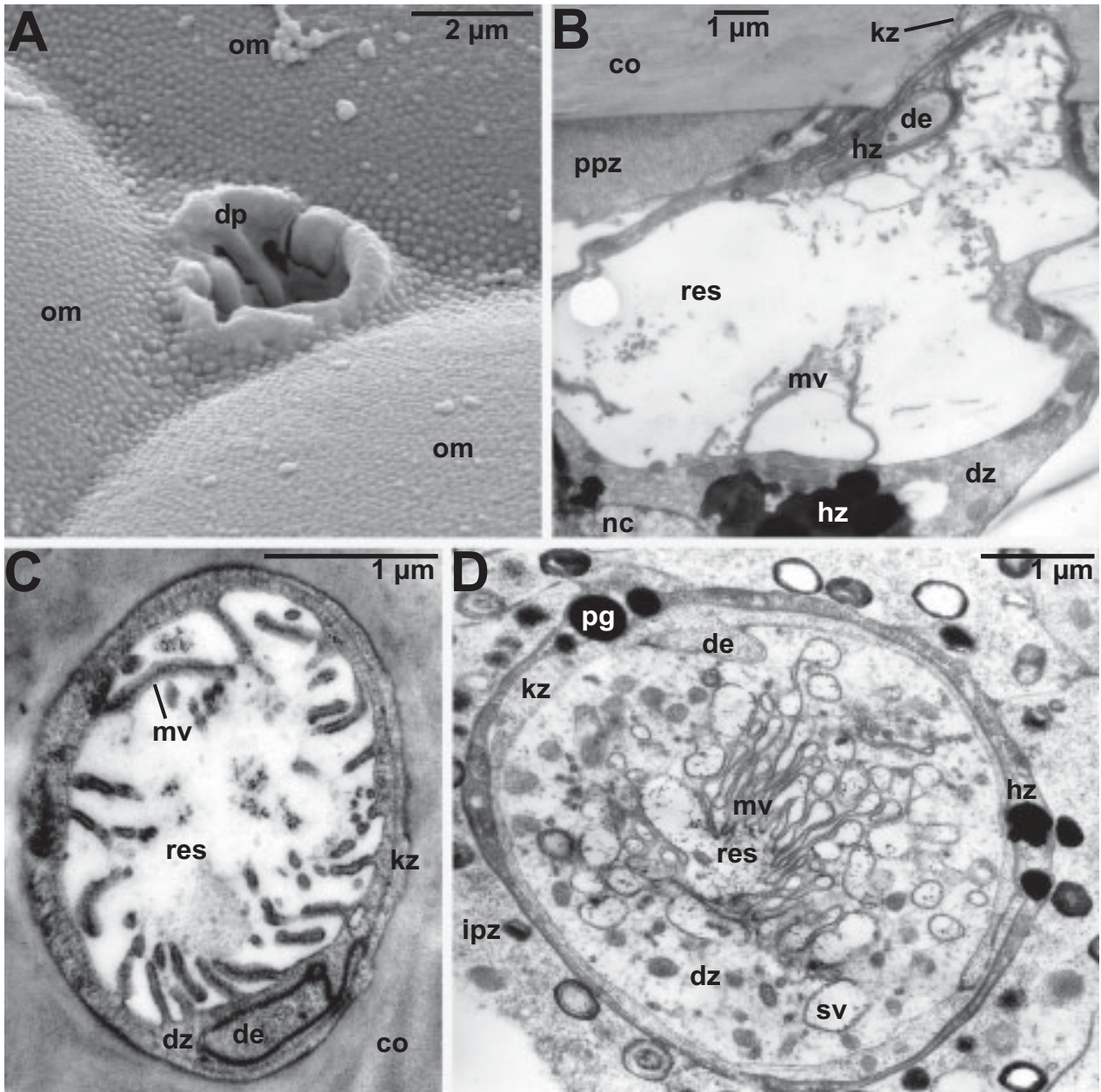
238. Längenausdehnung der Rhabdomere der proximalen Retinulazellen: proximale Rhabdomere ausgedehnt, mehr als 10 µm lang (0); proximale Rhabdomere kurz, nicht länger als 10 µm (1)

Kurze Rhabdomere werden von den proximalen Retinulazellen der Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: Müller & Meyer-Rochow 2006a) und Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: Müller & Meyer-Rochow 2006b) gebildet. Über die Rhabdomlängen der Außengruppenvertreter (*Polyxenus lagurus*, *Glomeris* spp.) machten Spies (1981), Bedini (1970) und auch Müller et al. (2007) keine exakten Angaben. Die Evolution kurzer proximaler Rhabdomere innerhalb der Chilopoda erscheint gekoppelt mit der räumlichen Stauchung (Scolopendromorpha) und/oder der Desorganisation (Craterostigmomorpha) der proximalen Retinula. Die Kombination aus Verkürzung und Desorganisation (siehe auch Erläuterungen zu Merkmal 236) beeinflusst enorm die optische Leistungsfähigkeit der proximalen Rhabdomere (cf. Engström 1961), wodurch noch mehr als bei den zwar ultrastrukturell differenzierten, aber durchmesserbezogen vergleichbaren 2-Zelltypen-Retinulae der Scutigermorpha und Lithobiomorpha die funktionelle Trennung zwischen der distalen und proximalen Retinula offenkundig wird.

239. Externe Pigmentzellen: vorhanden (0), fehlen (1)

Externe Pigmentzellen umgeben die Augenbecher der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006), Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) und Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b). Dieser Zelltyp fehlt sowohl den Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Paulus 1979, Müller et al. 3003a,b) als auch den Außengruppenvertretern der Diplopoda (*Polyxenus lagurus*, *Phryssonotus platycephalus*, *Glomeris* spp.: siehe Bedini 1970, Spies 1981, Müller et al. 2007). Die massive Ausprägung der externen Pigmentzellschicht der Scolopendromorpha und Craterostigmomorpha steht womöglich im Zusammenhang mit der Größe, Dispersion und veränderten Seheigenschaften ihrer Lateralozellen. Eine effektive optische Isolation gegenüber transepidermalem Streulicht dürfte im vorliegenden Fall vor allem über die dichte Granulaausstattung der externen Pigmentzellen sichergestellt werden (siehe Diskussion in Müller & Meyer-Rochow 2006b). Da die Funktion der verschiedenen Granulatypen an Hand von TEM-Bildern nur vermutet werden kann und die intrazelluläre Dynamik der Granula wie in den Augen anderer Euarthropoda als beträchtlich einzustufen ist, verbietet sich hier eine phylogenetische Bewertung der Granulaausstattung der externen Pigmentzellen.

Der zirkumretinale Verlauf der vielfach verästelten externen Pigmentzellen und ihre obligatorische Bindung an verstreute oder locker aggregierte Punktaugen (Median- und Lateralozellen, Stemmata) widersprechen einer Homologie mit den basalen Pigmentzellen unterhalb der Ommatidien der Crustacea (Hallberg & Elofsson 1989) und Hexapoda (siehe Review von Trujillo-Cenóz 1972). Die „postretinal pigment cells“ der Xiphosura (*Limulus polyphemus* Linnaeus, 1758) durchflechten das ihnen aufliegende Ommatidium ebenfalls zumindest in seinem basalsten Abschnitt und ähneln damit eher den basalen Pigmentzellen der Crustacea und Hexapoda. Die Präsenz von externen Pigmentzellen bei nicht-xiphosuren, landlebenden Chelicerata (Arachnida) ist unklar. Schliwa & Fleissner (1980) beobachteten um die Lateralozellen des Skorpions *Androctonus australis* (Linnaeus, 1758) eine massive Pigmenthülle. Da feinstrukturelle Details von Schliwa & Fleissner (1980) nicht beschrieben



**Abb. 14A-D.** Feinstruktur der interommatidialen Drüsen eines unbestimmten Archaeognathen (*Machilis* sp.) von Ibiza. **A.** Interommatidiale Drüsenpore (*dp*) mit geflechtartiger innerer Cuticulardifferenzierung. REM. **B.** Längsschnitt durch eine interommatidiale Drüse mit stark erweitertem Sekretreservoir (*res*). Die Kanalzelle (*kz*) ist nur apikal deutlich erkennbar. TEM. **C.** Querschnitt durch die distalste, bereits intracorneale Ebene der voluminösen Sekretzelle (*dz*) umgeben von einer äußerst dünnen Hülle der Kanalzelle. Der dendriten-ähnliche, zytoplasmatische Einschluss (*de*) ist in dieser Schnittebene gerade noch nachweisbar. TEM. **D.** Querschnitt durch die proximale Region der Drüsenzelle mit basalem Abschnitt des Sekretreservoirs, das durch lange mikrovilläre Projektionen (*mv*) verengt ist. Im apikalen Zytoplasma der Sekretzelle sind zahlreiche Sekretvesikel (*sv*) erkennbar. Der dendriten-ähnliche Zytoplasmaeinschluss liegt zwischen der Sekretzelle und proximalen Ausläufern der Kanalzelle. Die Hüllzelle (*hz*) hat ein elektronendichtes Zytoplasma mit zahlreichen osmiophilen Pigmentgrana (*pg*). TEM. *co* Cornea; *ipz* interommatidiale Pigmentzelle; *nc* Nucleus; *om* Ommatidium; *ppz* primäre Pigmentzelle



wurden, ist ein Homologievergleich mit den externen Pigmentzellen der Chilopoda derzeit nicht möglich.

240. Arrangement der externen Pigmentzellen: umgeben das gesamte Ozellenfeld (0), umgeben jeden einzelnen Lateralozellus (1)

Nur die externen Pigmentzellen der Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) und Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) umhüllen die Lateralozellen zur Gänze. Die Lateralozellen der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006) stehen so dicht zusammen, daß ihre jeweilige Umhüllung durch die externe Pigmentzellschicht stets unvollständig bleibt. Randständige Augenbecher werden etwa zur Hälfte, zentral im Ozellenfeld positionierte Augenbecher wie bei herkömmlichen Ommatidien nur entlang ihrer Basis unterlagert. Die fast vollständige Umhüllung des im Vergleich zu den übrigen optischen Einheiten des Augenfeldes stark abgesonderten posteriordorsalen Riesenzellus von *E. fasciatus* (Müller & Rosenberg 2006) spricht in Verbindung mit den bei verschiedenen *Lithobius*-Spezies beobachteten Augenzuwachsmodi von posterior nach anterior (Andersson 1976, 1979) für das sekundäre Arrangement von externen Pigmentzellen bei den Lithobiidae.

241. Interommatidiale Pigmentzellen: vorhanden (0), fehlen (1)

Nur am Rande von bzw. zwischen den Ommatidien der Scutigeromorpha (*Scutigera coleoptrata*) sind akzessorische Pigmentzellen entwickelt (Müller et al. 2003b). Ihre Somata liegen distal und bilden zytoplasmatische Ausläufer sowohl nach distal (in Richtung Cornea) als auch nach proximal (in Richtung der basalen Matrix). Ihre Somata (samt zytoplasmatischer Ausläufer) umgeben die Retinulazellen meist nur peripher. Infraretinuläre Räume werden nur lokal durchzogen. Das Zellprofil, die distal angesiedelte einheitliche Kernebene, die zytoplasmatische Zusammensetzung (insbesondere der Besatz mit absorbierenden Pigmentgranula und Mikrotulibündeln) und die spezifischen Haftstrukturen zur Cornea und Basalmatrix sprechen nach Müller et al. (2003b) für eine Homologie mit den interommatidialen Pigmentzellen der Crustacea (u. a. Brachyura: Rosenberg et al. 2000/01, Zusammenfassung in Hallberg & Elofsson 1989) und Hexapoda (u. a. Zygentoma: Elofsson 1970, Lepidoptera: Fischer & Horstmann 1971). Die Homologieannahme stützt sich gleichfalls auf vergleichbare Funktionen der interommatidialen Pigmentzellen innerhalb der Komplexaugen der Scutigeromorpha, Crustacea und Hexapoda, wie zum Beispiel auf die Gewährleistung der Balance und optischen Isolation der Ommatidien (siehe Diskussion in Müller et al. 2003b). Gegen eine Homologie der interommatidialen Pigmentzellen kann nur die unterschiedliche Anzahl mit 14-16 bei *S. coleoptrata* (cf. Paulus 1979, Müller et al. 2003b) gegenüber üblicherweise 2-6 bei vielen Crustacea (vor allem Malacostraca) und Hexapoda (u. a. Fischer & Horstmann 1971, Doughtie & Rao 1984, Hallberg & Elofsson 1989, Rosenberg et al. 2000/01, Müller 2001) angeführt werden. Die Außengruppenvertreter (*Polyxenus lagurus*: siehe Spies 1981, Müller et al. 2007, *Phryssonotus platycephalus*: Müller et al. 2007, *Glomeris emarginata*: siehe Bedini 1970) haben keine interommatidialen Pigmentzellen. Die „intraommatidial pigment cells“ der Xiphosura (*Limulus polyphemus*: siehe Fahrenbach 1969 1999) sind aufgrund ihrer Begrenzung auf die disto-mediane Region ihrer Ommatidien den interommatidialen Pigmentzellen der Scutigeromorpha, Crustacea und Hexapoda höchstwahrscheinlich nicht homolog. Selbige Annahme resultiert aus einem Vergleich der interommatidialen Pigmentzellen von *S. coleoptrata* mit den interozellären und zirkumretinulären Hüllzellen der Lithobiomorpha (Bähr 1971 1974, Müller & Rosenberg 2006), Scolopendromorpha (Müller & Meyer-Rochow 2006a) und Craterostigmomorpha



(Müller & Meyer-Rochow 2006b). Die Hüllzellen haben zwar eine vergleichbare Lage relativ zu den Retinulazellen, sind jedoch nur lokal ausgeprägt, d. h. sie verlaufen nicht zwischen Cornea und basaler Matrix. Die Hüllzellen der Pleurostigmophora divergieren außerdem in ihrer zytoplasmatische Zusammensetzung (siehe auch Bemerkungen zu den Merkmalen 242 und 243).

242. Interzelläre Hüllzellen: vorhanden (0), fehlen (1)

Die interzellären Hüllzellen der lithobiiden Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006) ersetzen funktionell die interommatidialen Pigmentzellen der Scutigermorpha (siehe Anmerkungen zu Merkmal 241). Den isoliert stehenden Lateralzellen der Scolopendromorpha (Müller & Meyer-Rochow 2006a), Craterostigmomorpha (Müller & Meyer-Rochow 2006b) und Chilognatha (Bedini 1970, Spies 1981) sowie den degenerierten Ommatidien der Penicillata (Spies 1981, Paulus 2000) fehlt dieser Zelltyp. Zahlreiche Ultrastrukturmerkmale wie (a) die Beschränkung auf bestimmte sektorale Abschnitte um den Augenbecher, die (b) Aussendung schmaler, longitudinaler Gabelausläufer von den gedrungenen, tropfenförmigen Zellkörpern (Nuklearregion), die (c) Abstinenz von Pigmentgranula und die (d) generelle Organellenarmut des Zytoplasmas deuten auf einen gemeinsamen Ursprung der interzellären und zirkumretinulären Hüllzellen hin. Der die interzellären Hüllzellen kennzeichnende Besatz mit photoadaptiv veränderlichen (weil quellenden) Zisternen des glatten endoplasmatischen Retikulums firmiert jedoch als eine gewichtige Besonderheit des interzellären Hüllzelltyps. Das vielschichtige Zisternensystem ist nach Müller & Rosenberg (2006) einem funktionellen Tapetum vergleichbar, das exrhabdomales Streulicht wieder in Richtung der Retinula reflektiert (cf. Land 1972, 1981).

243. Zirkumretinuläre Hüllzellen: vorhanden (0), fehlen (1)

Hüllzellen, die die Somata der Retinulazellen mantelartig umgeben, sind nur in den Lateralzellen der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.: siehe Müller & Rosenberg 2006, „satellite cells“ nach Bedini 1968, „cellules bordantes“ nach Joly & Herbaut 1968, „cellules périphériques“ nach Joly 1969, „covering cells“ nach Bähr 1974), Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a) und Craterostigmomorpha (*Craterostigmus tasmanianus*: siehe Müller & Meyer-Rochow 2006b) präsent. Zirkumretinuläre Hüllzellen fehlen den Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003b) und den Außengruppenrepräsentanten der Penicillata (*Polyxenus lagurus*, *Phryssonotus platycephalus*: siehe Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2007). Die Homologie der zirkumretinulären Hüllzellen ergibt sich neben der zirkumretinulären Lage auch aus den folgenden ultrastrukturellen Übereinstimmungen: (a) ein moderat bis schwach osmiophiles Zytoplasma ohne Pigmentgranula und generell organellenarm, (b) kein durchgehender Verlauf von der Cornea bis hinab zur basalen Matrix, (c) die Bildung schmaler, infraretinulärer Zellausläufer, (d) die Tendenz zur Formung eines funktionellen Tapetum aus zahlreichen nebeneinander verlaufenden Hüllzellfortsätzen bzw. –kernregionen (*sensu* Land 1972) und (e) das Fehlen einer distinkten Kernebene (vergl. Merkmal 241). Die oben genannte, spezifische Merkmalskombination reduziert die Möglichkeit einer Homologie der zirkumretinulären Hüllzellen und der stets pigmentierten, nur an der Peripherie des Augenbeckers befindlichen Hüllzellen diverser Teilgruppen der Chilognatha (u. a. *Glomeris* spp.: siehe Bedini 1970 „pigment cells“; *Ommatoiulus sabulosus*, *Craspedosoma simile*: siehe Spies 1981 „covering cells“). Strukturelle Äquivalente zu den zirkumretinulären Hüllzellen der Lithobiomorpha, Scolopendromorpha, Craterostigmomorpha und mancher Chilognatha sind vielfach auch in den Median- und Lateraläugen anderer Arthropoden nachweisbar. Meist

handelt es sich dann um degenerierte bzw. infolge einer Verkleinerung stark modifizierte Adultommatidien (u. a. Hexapoda: Wachmann 1972), unicorneale Linsenaugen (Chelicerata: u. a. Kovoov et al. 1993, Fleissner & Fleissner 1999) oder Larvalaugen mit dipotrischen Apparaten (Stemmata der Hexapoda: siehe u. a. Yamamoto & Toh 1975, Toh & Sagara 1982, Paulus & Schmidt 1978). Den zirkumretinulären Hüllzellen wurden häufig Funktionen nach Art der Gliazellen zugeschrieben (u. a. Stemmata der Neuroptera: Yamamoto & Toh 1975, Lepidoptera: Toh & Sagara 1982). Weitere essentielle Funktionen wie eine gegenseitige optische und mechanische Separation benachbarter Punktaugen, die Steigerung der absoluten Sensitivität der Retinula als Tapetum und die Versorgung der umhüllten Retinulazellsomata mit Metaboliten und Elektrolyten (cf. Bähr 1974, Müller & Meyer-Rochow 2006a) dürften bei vielen Subtaxa der Euarthropoda zu einer Evolution einander ähnlich aussehender Hüllzellstrukturen geführt haben. Da zirkumretinuläre Hüllzellen innerhalb der Median- und Lateralaugen der Chelicerata, Crustacea und Hexapoda meist Pigmentgranula enthalten, ist auf Grund des Wirkens ähnlicher Selektionsfaktoren mehr von einer funktionellen Analogie als von einer Homologie der diversen Erscheinungsformen dieses Zelltyps auszugehen (siehe Diskussion im unteren Phylogenie-Teil).

244. Interommatidiale, wenigzellige Tegumentaldrüsen: vorhanden (0), nicht vorhanden (1)

Nach strenger Auslegung der von Müller & Meyer-Rochow (2006a) vorgeschlagenen Klassifizierung von Augentypen bei den Chilopoda (Ommatidium *versus* Lateralozellus) sind interommatidiale Drüsen nur in den Komplexaugen der Scutigermorpha präsent (*Scutigera coleoptrata*: siehe Müller et al. 2003a). Nur für die miniaturisierten Ommatidien der Penicillata (vergl. Müller et al. 2007) wäre es im Falle eines noch zu führenden Nachweises legitim, von interommatidialen Drüsen zu sprechen. Die interozellären Drüsen der Lithobiomorpha (s. u. Merkmal 245) haben zudem einen völlig anderen ultrastrukturellen Aufbau (Müller et al. 2003a). In den ommatidialen Zwischenräumen der Komplexaugen der Xiphosura, Crustacea und fast aller Hexapoda fehlen wenigzellige exokrine Drüsen. Die bei dem Archaeognathen *Trigoniophthalmus alternatus* (Silvestri, 1904) mithilfe von rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen dokumentierten Interommatidialdrüsen („Drüsenmündungen“, siehe Beschreibung von Eisenbeis & Wichard 1987, p. 230) sind nach Auffassung des Verfassers strukturell wie funktionell dem scutigermorphen Drüsentypus nicht homolog. So besitzt eine nicht näher bestimmte *Machilis*-Art von supralitoralen Blockfelsgründen der Baleareninsel Ibiza neben interommatidialen *sensilla microtrichoidea* auch interommatidiale Drüsen, die von 3-4 verschiedenen Zelltypen aufgebaut werden: einer voluminösen Drüsenzelle mit großem, zentralen Sekretreservoir, einer distalen Kanalzelle und 1-2 teilweise pigmentierten Hüllzellen (siehe Abb. 14A-D). Im strukturellen Widerspruch zu den Interommatidialdrüsen der Scutigermorpha stehen der durch ein bälkchenartige Einwachsungen der Kutikula diversifizierte Drüsenporus (Abb. 14A), das Fehlen einer Intermediärzelle und das Vorhandensein eines dendriten-ähnlichen Fortsatzes (vermutlich von einer bislang noch nicht genau lokalisierten, proximalen Sinneszelle ausgesendet). Bei *Machilis* spp. zieht dieser dendriten-ähnliche Fortsatz nur bis zum apikalen Ende des Sekretreservoirs (Abb. 14B-D). Der (sub-)zelluläre Aufbau der interommatidialen Drüsen von *Machilis* spp. ist damit eher mit den Drüsen an den Coxalbläschen verschiedener Vertreter der Machilidae zu vergleichen (Bitsch & Palévody 1976).

245. Interozelläre, wenigzellige Tegumentaldrüsen: vorhanden (0), nicht vorhanden (1)

Das Fehlen struktureller Argumente für eine Homologie der Ommatidien der Scutigermorpha und der Lateralozellen der Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha und Scolopendromorpha (siehe Diskussion in Müller & Rosenberg 2006) legt zwangsläufig die

Schlußfolgerung nahe, daß auch die Zwischenräume der Ommatidien bzw. der Lateralozellen mit den dort lokalisierten wenigzelligen Tegumentalorganen einander nicht homolog sein dürften. Für diese Annahme spricht auch die abweichende Ultrastruktur der interommatidialen und interozellären Tegumentaldrüsen (Müller et al. 2003a). Deswegen wird hier trotz einer ähnlichen Lagebeziehung relativ zu den Einzelaugen eine Unterscheidung zwischen den interommatidialen (siehe Merkmal 244) und interozellären Tegumentaldrüsen vorgenommen. Interozelläre Tegumentaldrüsen kommen innerhalb der Chilopoda nur zwischen den dicht stehenden Lateralozellen der Lithobiidae (z.B. *Eupolybothrus fasciatus* und *Lithobius* spp.) vor, welche dort in das interozelläre Hüllzellgewebe eingebettet sind (Müller et al. 2003a, Müller & Rosenberg 2006). Den Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.) fehlt ein spezielles interozelläres Gewebe, zwischen den Lateralozellen ist eine konventionelle Epidermis angesiedelt (Müller & Meyer-Rochow 2006a). Eventuell interozellär angesiedelte Tegumentaldrüsen der Scolopendromorpha sind daher trotz ihrer einer ähnlichen Ultrastruktur solchen der Lithobiomorpha höchstwahrscheinlich nicht homolog. Interozelläre, wenigzellige Tegumentaldrüsen sind von den bisher untersuchten Arten der Arachnida und Diplopoda nicht bekannt (vergl. Schliwa 1979: Fig. 1a, Schliwa & Fleissner 1980: Fig. 1a, Spies 1981, Eisenbeis & Wichard 1987, Baker 1988: Fig. 1, Locket 2001: Fig. 3.1).

246. Intraozelläre Organe: vorhanden (0), nicht vorhanden (1)

Der Besitz von intraozellären Organen, in Gestalt von epidermalen Drüsen mit spiralisiertem Ausführkanal („Flexokanaldrüsen“ *sensu* Müller et al. 2005) oder von trichoiden Sensillen, ist bezogen auf alle rezenten Euarthropoda als ein exklusives Merkmal der Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*) zu werten (Müller & Meyer-Rochow 2006b).

247. Position bzw. Verlauf der basalen Matrix relativ zum Ommatidium oder Lateralozellus: basale Matrix umgibt das Komplexauge bzw. Ozellenfeld, Einzelaugen werden nur basal unterlagert (0), basale Matrix umgibt die gesamte Peripherie des Augenbeckers (1).

Die basale Matrix der Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*) und Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.) setzt sich beinahe übergangslos in die basale Matrix des Epidermidermalepithels fort (Müller et al. 2003b, Müller & Rosenberg 2006). Gleiches gilt für die berücksichtigten Außengruppenvertreter *Polyxenus lagurus* bzw. *Phryssonotus platycephalus* (Spies 1981, Müller et al. 2007) und *Glomeris* spp. (Bedini 1970). Bei den Lateralozellen der Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*) und Scolopendromorpha (*Scolopendra* spp.) umgibt die basale Matrix den gesamten Augenbecher, die distalen Übergangsbereiche zur subepidermalen Matrix zeigen ultrastrukturelle Diskontinuitäten (Müller & Meyer-Rochow 2006a+b). Eine vollständige Abgrenzung gegen den gesamten Augenbecher ist womöglich auf die weite Distanz der einzelnen Lateralozellen zueinander zurückzuführen.

248. Komplexität der basalen Matrix I, Ausprägung der *lamina fibroreticularis*: Lamina fibroreticularis schwach entwickelt (0), *lamina fibroreticularis* moderat und homogen entwickelt (1), *lamina fibroreticularis* stark und lokal heterogen entwickelt (2).

Die basale Matrix der Augen der Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius* spp.) und Craterostigmomorpha (*Craterostigma tasmanianus*) ist sehr dünn, eine *lamina fibroreticularis* ist gar nicht oder nur sehr schwach ausgebildet (Müller & Meyer-Rochow 2006b, Müller & Rosenberg 2006). Die Außengruppenvertreter *Polyxenus lagurus* und auch *Phryssonotus platycephalus* haben ebenfalls nur eine sehr dünne basale Matrix, die die Unterseite der verkümmerten Ommatidien begrenzt (Müller et al. 2007). Eine deutliche, aber

in sich homogene *lamina fibroreticularis* wird innerhalb der subommatidialen Basalmembran von *Scutigera coleoptrata* beobachtet (Müller et al. 2003b). Ungewöhnlich massiv entwickelt ist der retikulär-fibrillöse Anteil der basalen Matrix um die Augenbecher von *Scolopendra* spp. (Müller & Meyer-Rochow 2006a). Die wechselnde Mächtigkeit der *lamina fibroreticularis* und die geflechtartige Interaktion der basalen Matrix mit den externen Pigmentzellen ist einzigartig unter den bislang beschriebenen Linsenaugen der Arthropoda und wird hier als hoch abgeleitetes Merkmal der Scolopendromorpha gedeutet. Trotz der auch bei den Augen der Chilopoda mitunter festgestellten Variabilität (räumliche Vernetzung, Fibrillentextur, etc.) bleibt die generelle Struktur der basalen Matrix und die spezifische Kombination der sie produzierenden Zelltypen konstant (z. B. „fenestrated membrane“ der Decapoda: u. a. Krebs 1972, Odselius & Elofsson 1981, Doughtie & Rao 1984; doppelschichtige Basalmembran der Tanaidacea/Amphipoda/Isopoda: Ball 1977, Nilsson 1978, Andersson et al. 1978, Hallberg et al. 1980). Odselius & Elofsson (1981) unterstrichen daher die Bedeutung der basalen Matrix als zur Klassifizierung taugendes Merkmal. Entgegen der Praxis diverser Autoren, die basalen Matrices von Arthropodenaugen nicht für phylogenetische bzw. evolutionsbiologische Ansätze zu berücksichtigen (siehe u. a. Paulus 1979, 1986, 2000, Spies 1981, Schmitt et al. 1982, Richter 2002, Bitsch & Bitsch 2005), wird hier die Ansicht vertreten, daß Struktur und Herkunft der basalen Matrix sehr wohl relevante Charaktere für phylogenetische Analysen darstellen.

249. Komplexität der basalen Matrix II, subretinales Ordnungsmuster der Retinulaaxone: Axonbündel der Retinulazellen subretinal deutlich differenziert (0), Axonbündel der Retinulazellen subretinal nicht differenziert (1).

Am basalen Pol des Lateralozellus von *Scolopendra* spp. verändert sich die Konformation des extrazellulären Netzwerks im Tiefenprofil. Die Bündel der Retinulaxone werden beim Durchtritt durch die basale Matrix neu gruppiert (Müller & Meyer-Rochow 2006a). Die Bildung dieser retikulären Axonbündel zweiter Ordnung findet bei keinem anderen Lateralozellentyp der Chilopoda statt (Müller & Meyer-Rochow 2006b, Müller & Rosenberg 2006). Auch unterhalb der Ommatidien von *Scutigera coleoptrata* werden derartige Komplexitätsänderungen der basalen Matrix nicht beobachtet (Müller et al. 2003b). Bei den Außengruppenvertretern *Polyxenus lagurus*, (*Phryssonotus platycephalus*) und *Glomeris* spp. sind axonale Rekombinationen im *nervus opticus* bislang nicht untersucht worden. (vergl. Bedini 1970, Spies 1981, Müller et al. 2007). Eine ähnliche, entsprechend dem scolopendromorphen Typus netzartig durchhöhlte, aber diesem wohl nicht homologe basale Matrix ist um die becherartigen Stirnozellen mancher Hexapoda (u. a. Orthopteroidea: *Schistocerca gregaria* (Forskål, 1775): siehe Goodman et al. 1979) und unterhalb der Ommatidien der Decapoda zu beobachten (Odselius & Elofsson 1981). Innerhalb der „fenestrated membrane“ der Decapoda deutet nichts auf eine Rekombination der retikulären Axonbündel hin. Eine Homologie mit den supraommatidialen Verknüpfungsmustern in den Komplexaugen mancher Fliegen (Brachycera: Kirschfeld 1967), wo eine anatomische Appositionsoptik in eine neuronale Superpositionsoptik konvertiert wird (siehe Zusammenfassung bei Nilsson 1989), erscheint hier ebenso unwahrscheinlich, da die subretinale Rekombination der Retinulaaxone bei den Scolopendromorpha stets auf den jeweiligen Lateralozellus beschränkt bleibt (Müller & Meyer-Rochow 2006a). Es ist zudem noch ungeklärt, ob die subretinale Rekombination der scolopendromorphen Retinulaaxone einem festgelegten Muster gehorcht und dadurch die optische Eigenschaften des Auges beeinflusst werden.



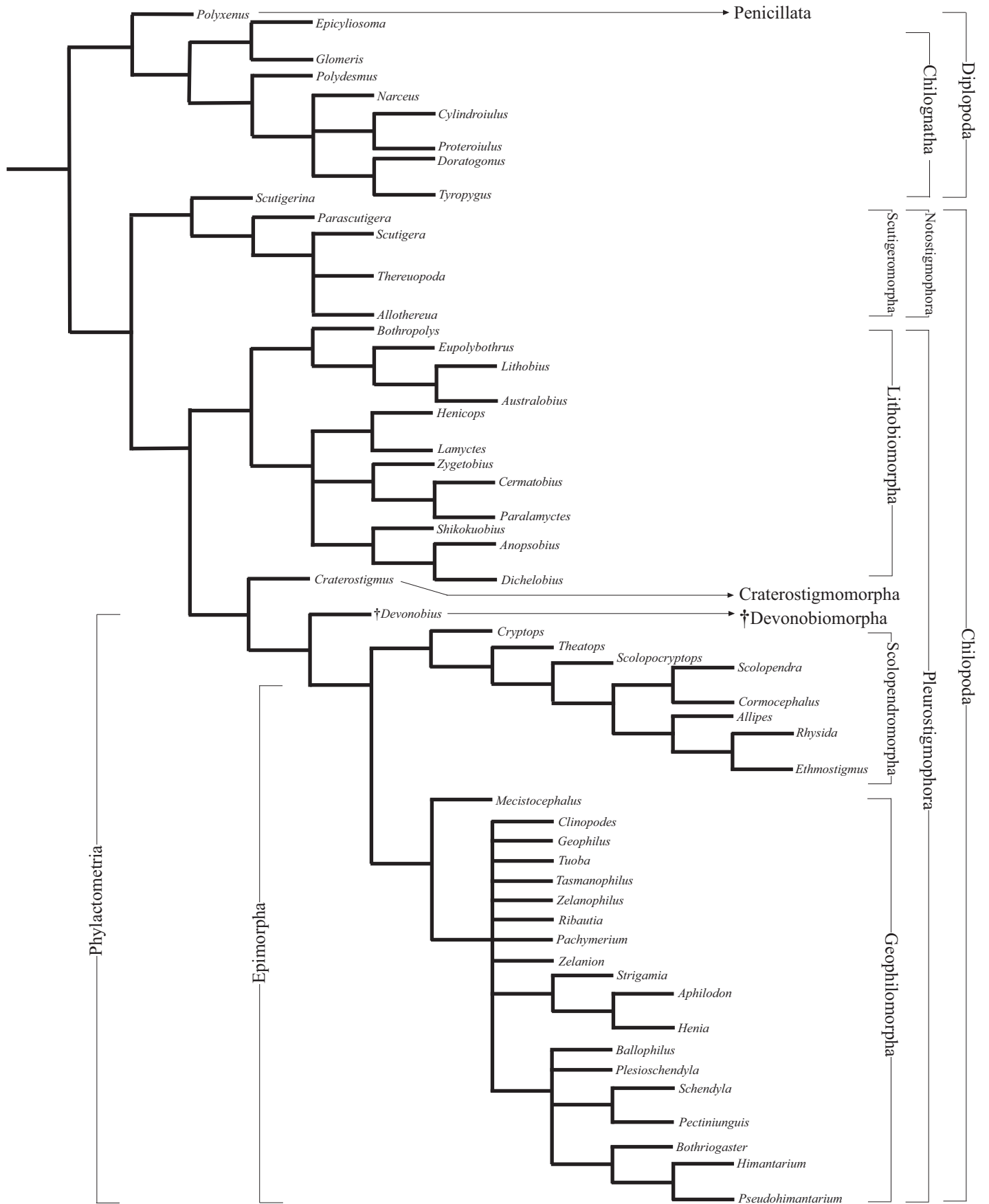
## Ergebnisse der kladistischen Analyse (siehe auch Abb. 15-18)

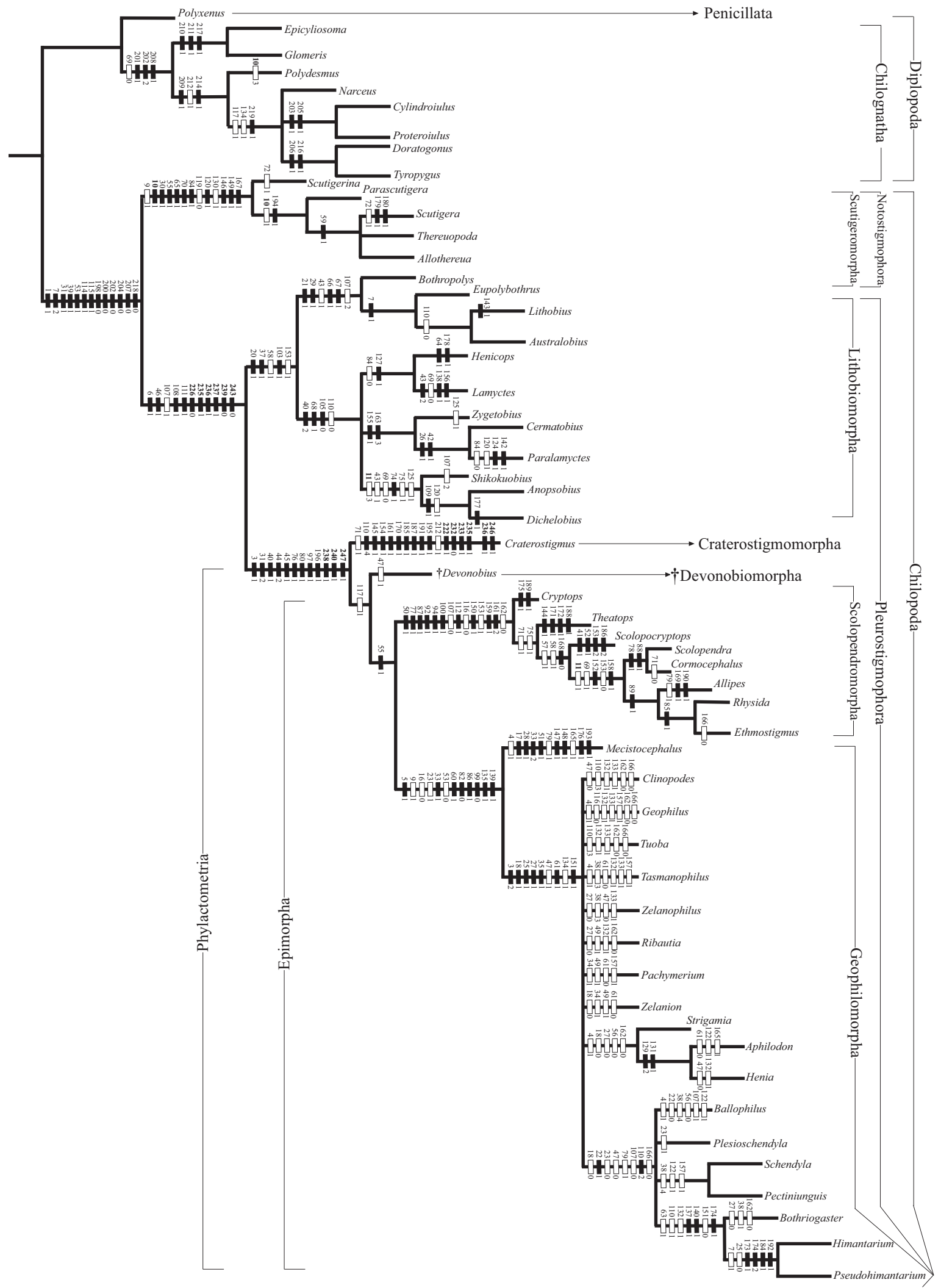
Es wurde eine Analyse von insgesamt 247 morphologischen Merkmalen (gleich gewichtet und ungeordnet) durchgeführt. Unter Verwendung des Programms PAUP\* wurden 406 gleich sparsame Stammbäume mit einer Länge von 408 Schritten (Konsistenz-Index (CI): 0,72, Retentions-Index (RI): 0,92) errechnet. Mit dem hier bevorzugten Programm NONA ergaben sich bei den gegebenen Ausgangsbedingungen 379 gleich sparsame Stammbäume. Nach Ausfilterung von Duplikaten errechnete NONA noch 323 gleich sparsame Stammbäume. Der strikte Konsensus-Stammbaum, der in beiden Analysen identisch ist, ist in Abb. 15 aufgetragen. Fußend auf der kladistischen Analyse des um 28 Augenmerkmale erweiterten und geringfügig modifizierten Datensatzes von Edgecombe & Giribet (2004) wird das Pleurostigmophora-Modell klar bestätigt. Gleiches gilt für das Taxon Phylactometria (*sensu* Edgecombe & Giribet 2004) und Epimorpha *s. lat.* (*sensu* Borucki 1996). Die Diplopoda (Teiltaxa Penicillata + Chilognatha) und die Chilopoda (Notostigmophora + Pleurostigmophora) bilden im strikten Konsensus-Kladogramm jeweils monophyletische Gruppen (Abb. 15). Innerhalb der Teilgruppe der Geophilomorpha bleiben einige Verwandtschaftsverhältnisse unaufgelöst, was im Wesentlichen auf die Eliminierung der für die Klärung der internen Phylogenie der Geophilomorpha wichtigen Merkmale 194 und 200 zurückzuführen sein dürfte (G.D. Edgecombe, mündl. Mitteilung). Die unaufgelöste Polytomie im Seitenast der sämtlich blinden Geophilomorpha erscheint für die Frage nach möglichen Pfaden der Augenevolution innerhalb der Chilopoda belanglos. Weitere Polytomien in abgeleiteten Teiltaxa der Chilognatha (Helminthomorpha), Scutigeromorpha (Scutigeridae) und Lithobiomorpha (Henicopidae) dürften schlüssige Interpretationen zur Augenevolution ebenfalls nicht beeinträchtigen, da für die genannten Gruppen Informationen über den Augenaufbau entweder singulärer Natur sind (z. B. Scutigeromorpha) oder bislang nicht existieren (z. B. Henicopidae).

In einem ersten Schritt wurden diejenigen Merkmale, für welche Ereignisse wie einmalige Merkmalsumkehr und Konvergenz unter Beibehaltung des Sparsamkeitsprinzips eindeutig unterschieden werden können, auf den strikten Konsensus-Stammbaum aufgetragen („unambiguous optimization“, siehe Abb. 16). Legt man den sparsamsten Stammbaum mit eindeutiger Merkmalsentwicklung zugrunde, so wird die Gültigkeit der systematischen Gruppierungen der Pleurostigmophora (Merkmale 226, 235-237, 239 und 243) und Phylactometria (Merkmale 238, 240 und 247) durch zahlreiche, neu hinzugekommene Augenmerkmale gestützt. Des Weiteren können für die systematische Sonderstellung (*contra* Attems 1926, Manton 1965) und den hohen Ableitungsgrad des monotypischen Taxons Craterostigmomorpha (*Craterostigmus tasmanianus*) nunmehr auch neue augenmorphologische Daten angeführt werden (Merkmale 222, 232, 233, 235, 236 und 246). Das allgemeine und aktualisierte Augenmerkmal 11 wird zudem im Grundmuster einiger ranghoher Taxa, wie die Scolopendridae (Scolopendromorpha), einige Henicopidae (Lithobiomorpha) und der Außengruppengattung *Polydesmus* (Chilognatha) aufgelistet.

---

► **Abb. 15.** Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Myriapoda (ausgenommen Pauropoda und Symphyla). Strikter Konsensus-Stammbaum aus 323 kürzesten Kladogrammen (alle Merkmale gleich gewichtet und ungeordnet); Länge: 408 Schritte, Consistency-Index: 0,71, Retention Index: 0,91.





Es ist jedoch zu beachten, daß das Merkmal 11 von NONA als ambivalent betrachtet wird (siehe Abb. 16). Merkmalsoptimierungen, die entweder (a) von verzögerten bzw. auf untergeordneten Hierarchiestufen des Kladogramms vollzogenen Transformationsschritten („ACCTTRAN“ = „accelerated character transformation“) oder (b) von schnellen bzw. auf übergeordneten Hierarchiestufen des Kladogramms stattgefundenen Transformationsschritten („DELTRAN“= „delayed character transformation“) ausgehen, führen zu keiner Auflösung verbliebener Polytomien. Der mithilfe der DELTRAN-Methode erstellte Stammbaum („slow optimisation tree“, siehe Abb. 17) liefert genauso wie der mit der ACCTTRAN-Methode generierte Stammbaum („fast optimisation tree“, siehe Abb. 18) eine gegenüber dem Kladogramm mit unzweideutiger Optimierung (Abb. 16) erhöhte Anzahl retinaler Synapomorphien für die Pleurostigmophora und Phylactometria. Beide Optimierungsvorgänge, und besonders die ACCTTRAN-Optimierung, erweisen sich jedoch im Bezug auf blinde Taxa als problematisch. In beiden optimierten Stammbäumen wird der Verlust von Augen als (wenn auch) zweideutige Apomorphie einer Schwestergruppierung des fossilen Taxons Devonobiomorpha und der Epimorpha (Scolopendromorpha + Geophilomorpha) dargestellt. Dies erscheint aus zwei Gründen wenig wahrscheinlich. Erstens gleichen sich die Lateralozellen des Steinläufers *Eupolybothrus fasciatus* (Lithobiomorpha) und Vertretern der Gattung *Scolopendra* (Scolopendromorpha) hinsichtlich ihres Grundaufbaus und ihrer Feinstruktur in so vielen Aspekten, daß Müller & Rosenberg (2006) deren Homologie favorisierte. Die hohe feinstrukturelle Übereinstimmung der Lateralozellen von *E. fasciatus* und *Scolopendra* spp. reduziert im Umkehrschluß die Möglichkeit einer Konvergenzannahme, d. h. einer parallelen Evolution eines *Eupolybothrus*-ähnlichen Lateralozellus in der Stammlinie der Epimorpha. Zweitens erweist sich die bestenfalls lückenhafte Kenntnis der inneren Anatomie von *Devonobius delta* (Shear & Bonamo, 1988), des bislang einzigen Vertreters der ausgestorbenen Devonobiomorpha, als generell problematisch für eine definitive stammesgeschichtliche Rekonstruktion der Phylactometria. Zahlreiche, mitunter nur spekulierte Merkmalszustände bei *D. delta* (siehe Shear & Bonamo 1988), darunter zum Beispiel das Fehlen von Augen, werden gerade unter den Vorgaben der ACCTTRAN-Optimierung zu Synapomorphien der Schwestergruppierung Devonobiomorpha + Epimorpha, was als Artefakt der Optimierung gewertet werden kann (Edgecombe & Giribet 2004, G.D. Edgecombe mündl. Mitteilung). Auch wenn es als sicher gilt, daß *D. delta* keine Augen besessen hat (Shear & Bonamo 1988), so ist doch nicht mehr zu rekonstruieren, welcher Augentyp (lithobiomorpher oder scolopendromorpher Lateralozellus) reduziert wurde. Es erscheint also nach wie vor möglich und im Sinne des Sparsamkeitsprinzips geboten, anzunehmen, daß der letzte gemeinsame Vorfahr der Phylactometria einen Lateralozellus oder sogar mehrere Lateralozellen besaß, der/die gegenüber denen der Lithobiomorpha nur wenig abgewandelt war(en) (s. u., Ausführungen zur Augenevolution innerhalb der Chilopoda).

---

◀ **Abb. 16.** Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Chilopoda (Innengruppe) und Diplopoda (Außengruppe) basierend auf einem modifizierten morphologischen Datensatz von Edgecombe & Giribet (2004) und 29 neuen Augenmerkmalen. Auf das hier bevorzugte strikte Konsensus-Kladogramm aus 323 kürzesten Kladogrammen (alle Merkmale gleich gewichtet und ungeordnet; Länge: 408 Schritte, Consistency-Index: 0,71, Retention Index: 0,91) wurden die die jeweiligen Teiltaxa konstituierenden Merkmale (Apomorphien) projiziert. Die Ziffern links neben den Rechtecken stehen für jeweiligen Ordnungsnummern der im Rahmen der kladistischen Analyse verwandten Merkmale, die Ziffern rechts neben den Rechtecken beziehen sich auf die jeweilige Merkmalsausprägung. Schwarz ausgefüllte Rechtecke repräsentieren eindeutige Apomorphien („nonhomoplastic changes“), weiß ausgefüllte Rechtecke stehen für ambivalente Apomorphien („homoplastic changes“). Retinale Apomorphien sind fett gedruckt hervorgehoben (siehe Merkmalsnummer).



Basierend auf dem hier bevorzugten sparsamsten Kladogramm mit eindeutiger Merkmalstransformation (Abb. 16) werden nachfolgend die folgenden Innengruppen mit den entsprechenden Apomorphien aufgelistet (Merkmale 1-10 und 13-220 entnommen aus Edgecombe & Giribet 2004<sup>3</sup>). Für das ranghohe und trotz der Optimierungsversuche nicht auflösbare Polyphylum innerhalb der meisten Geophilomorpha (Sammelsurium von Vertretern aus den Familien der Aphilodontidae, Dignathodontidae, Geophilidae, Himanthariidae, Linotaeniidae und Schendylidae) werden die Apomorphien nicht angegeben, da diese Gruppierung wegen ihrer generellen Augenlosigkeit für augenevolutionsbiologische Betrachtungen nur eine untergeordnete Rolle spielen. Die entsprechenden Apomorphien sind aber in den Abb. 15-18 en detail aufgelistet und können ggf. bei Edgecombe & Giribet (2004) qualitativ nachvollzogen werden.

### **Diplopoda (Penicillata + Chilognatha)**

Nach Enghoff (1984) können als konstitutive Merkmale für die Diplopoda aber (a) der Besitz von Diplosegmenten (Merkmal 206), (b) die Bildung aflagellater Spermatozoen (218) und (c) die Präsenz von mindestens vier Sinneskegeln im Apikalbereich des distalsten Antennomers definiert werden.

### **Chilognatha**

Tarsi der vorderen Laufbeinpaare nicht zweigeteilt (Merkmal 69); interne und externe Kanten der Mandibeln mit jeweils einem Zahn bewehrt (201); 1. Maxillen mit der intermaxillaren Sternalplatte verwachsen, Stabilisierung des Gnathochilarium (202); Kutikula kalzifiziert (208)

### **Oniscomorpha (Glomerida (*Glomeris*) + Sphaerotheriida (*Epicycliosoma*))**

Sternite median geteilt (Merkmal 210); Letztes Tergit zu einem Analschild vergrößert (211); Telopoden vorhanden (beim Männchen als Kopulationsorgan ausgebildet) (217)

### **Helminthomorpha-Eugnatha (Subtaxa hier: Polydesmida + Juliformia)**

Körperringe vollständig (Merkmal 209); Tracheae verzweigt (212); 7. Laufbeinpaar zu Gonopoden umgewandelt (214)

### **Polydesmida (*Polydesmus*)**

Ohne Augen (Merkmal 11)

### **Juliformia (Polyphylum: Spirobolida (*Narceus*) + Julida (*Cylindroiulus* + *Proteroiulus*) + Spirostreptida (*Doratogonus* + *Thyropygus*))**

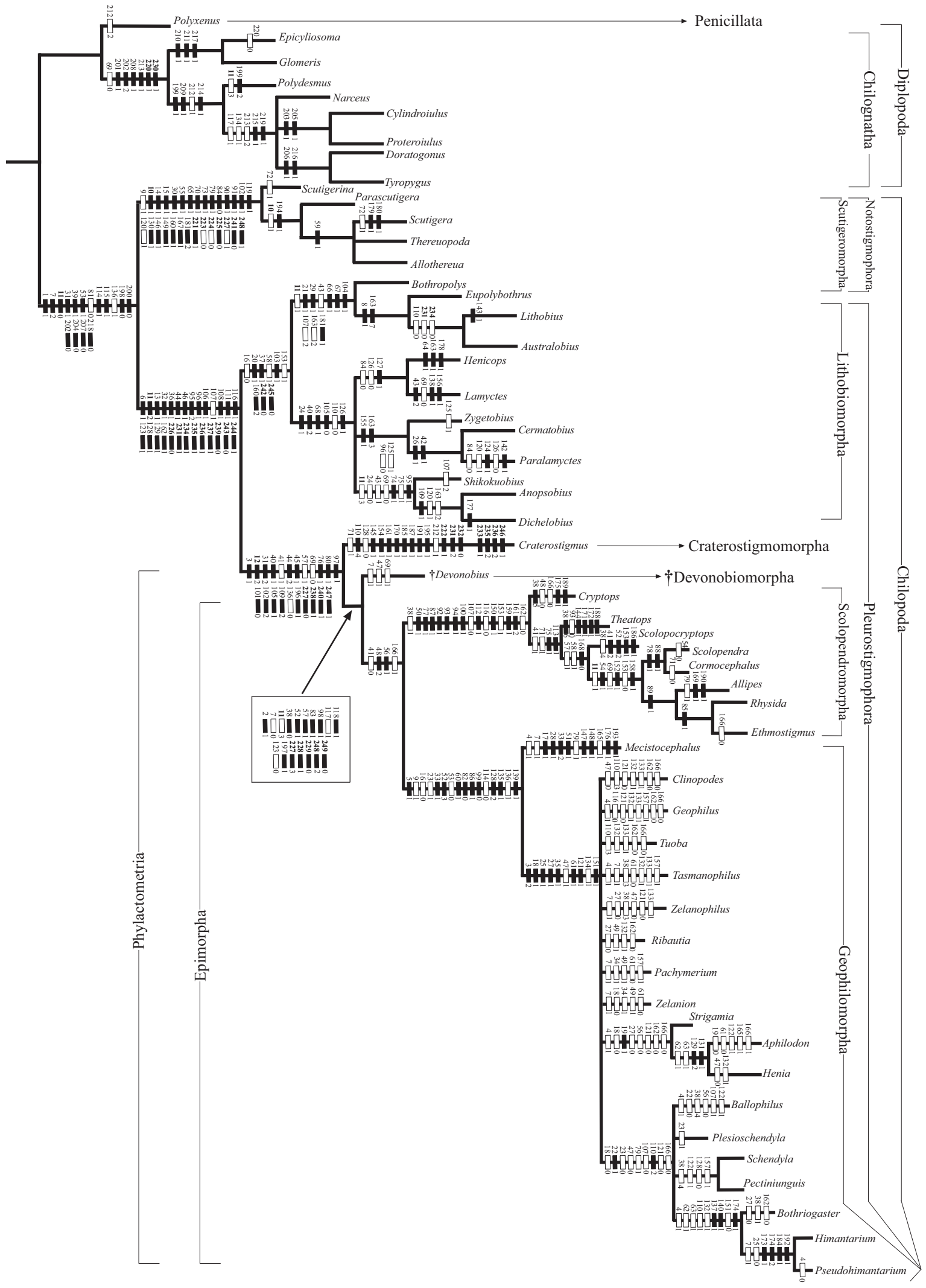
Ohne Tömösvarysche Organe (Merkmal 117); Anzahl an Laufbeinpaaren variiert intraspezifisch (134); Pseudoperforatorium vorhanden (219)

### **Julida (*Cylindroiulus* + *Proteroiulus*)**

Teilweise Spaltung des gnathochilarialen Stipes durch das Mentum, posteriorer Teil des Stipes zusammenhängend = symphyognathes Gnathochilarium (Merkmal 203); 1. Laufbeinpaar mit spornartigem Fortsatz auf der Tibia (205)

---

<sup>3</sup> Merkmale mit einer Ordnungsnummer von 194 bis 199 entsprechen in der Merkmalsliste von Edgecombe & Giribet (2004) den Merkmalen 195-200. Die Merkmale 200 bis 220 entsprechen den Charakteren 202-222 bei Edgecombe & Giribet (2004). Die Verschiebung der Ordnungsnummern in beiden Matrices resultiert aus der Eliminierung der Merkmale 194 und 200 für die vorliegende Analyse.



### **Spirostreptida (*Doratogonus* + *Thyropygus*)**

4. Rumpfsegment ohne Anhänge (Merkmale 206); Coxae der anterioren Gonopoden bilden Hüllenstruktur, Einkapslung des proximalen Teils der Telepodite (216)

### **Chilopoda (Notostigmophora (=Scutigeromorpha) + Pleurostigmophora)**

Eizahn an den 2. Maxillen (Merkmal 1); Transversale Suture nahe des Lateralrandes des Cephalon geteilt in anteriore und posteriore Äste („antennocellar suture“) (7); Maxillarnephridien fusioniert (31); Kieferfüße (Maxillipeden) vorhanden, mit Giftdrüsen assoziiert (39); Heterotergie, abwechselndes Auftreten von Lang- und Kurztergiten (53); Dimorphismus der Spermien, Bildung von Makro- und Mikrospermien (114); Nucleus des Spermiums mit Spiralleiste (115); Embryo ohne Pupoidstadium (198); Postembryonale Entwicklung via Hemianamorphose (200); 1. Maxillen frei beweglich, nicht mit der intermaxillaren Sternalplatte verschmolzen (202); Postmaxillares Segment immer mit Extremitäten (204); Postthorakale Segmente nicht zu Diplosegmenten zusammengefasst (207); Bildung flagellater Spermien (218)

### **Notostigmophora = Scutigeromorpha (Scutigerinidae (*Scutigerina*) + Scutigeridae (*Parascutigera* + (*Scutigera* + *Thereuopoda* + *Allothereua*)))**

Tentorium in der Kopfkapsel nicht beweglich aufgehängt (Merkmal 9); Transversale Sehnenstränge („tendons“) des Mandibelsegments und beider Maxillensegmente fusionieren zu einer perforierten Platte (10); Maxillarorgan vorhanden (30); Tergit vom 7.-9. Segment zusammenhängend (55); Laufbeine im Transversalprofil fünfeckig, mit Randstacheln an den Kanten der Podomere (65); Tarsi vielgliedrig (70); Tarsalzapfen vorhanden (73); Stigma auf dem ersten beintragenden Segment vorhanden (84); Schaftorgan („shaft organ“) auf dem antennalen Scapus (119); Mediane Furche auf dem Cephalon tief und kontinuierlich, zwischen der Frontalpartie und der transversalen Suture angesiedelt (120); Mit Dornenkamm auf dem Tarsus der Maxillipeden (130); Mit A-förmigen epipharyngealen Spangen (146); Breites und membranöses Band zwischen den Laminae der Mandibeln, mit Haarpolstern auf einem separaten Skleriten (149); Große und steife Borsten auf dem Trochanteroprefemur der Maxillipeden (167)

### **Scutigerinidae (*Scutigerina*)**

Protarsi mit jeweils einem Paar terminaler Stacheln ausgestattet (Merkmal 72)

### **Scutigeridae (*Parascutigera* + (*Scutigera* + *Thereuopoda* + *Allothereua*))**

Transversale Suture vorhanden in Form einer(s) frontalen Linie oder Sulcus (Merkmal 7); Männliche Gonopoden von schlanker Gestalt (194, entspricht Merkmal 195 in Edgecombe & Giribet 2004)

### ***Scutigera***

Tarsalzapfen nur auf dem 1.-9. Laufbeinpaar (Merkmal 179); Tarsalzapfen entlang des Distitarsus alternierend bei aufeinanderfolgenden Tarsomeren ausgebildet (180)

---

◀ **Abb. 17.** Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Chilopoda (Innengruppe) und Diplopoda (Außengruppe) basierend auf einem modifizierten morphologischen Datensatz von Edgecombe & Giribet (2004) und 29 neuen Augenmerkmalen. Das vorliegende Kladogramm wurde nach der DELTRAN-Methode optimiert („delayed character transformation“). Bei einer hohen Anzahl von Apomorphien im Grundmuster bestimmter Taxa (z. B. Pleurostigmophora, Phylactometria) mußte aus technischen Gründen auf eine einheitliche Darstellung verzichtet und die Apomorphien ggf. in nebeneinander stehenden Gruppen aufgelistet werden.

### **Polyphylum *Scutigera* + *Thereuopoda* + *Allothereua***

Merkmalskombination Tergalstacheln mit stachelartigen Borsten und Arrangement derselben in der Dorsomedianlinie nicht vorhanden (Merkmal 59)

### **Pleurostigmophora (Lithobiomorpha + Phylactometria)**

Cephalon bzw. Kopfkapsel abgeflacht (Merkmal 6); Maxillipeden mit Tarsungulum, Tarsus und Praetarsus verschmolzen (46); Analorgane in allen Ontogenesestadien nachweisbar (107); Coxalorgane vorhanden (108); Spermatophore in Gespinst abgelegt, vom Penis produziert (111); Cornea-sezernierendes Epithel ohne Pigmentierung (226); Proximale Retinula als flach-horizontales oder trogartig-horizontales Epithel organisiert (235); Rhabdom der proximalen Retinulazellen komplex und geschlossen (236); Rhabdomere der proximalen Retinulazellen kammförmig, verzahnen sich untereinander zu Gemeinschaftsrhabdomen (237); Externe Pigmentzellen umhüllen Lateralozellen (239); Zirkumretinuläre Hüllzellen vorhanden (243)

### **Lithobiomorpha (Lithobiidae + Henicopidae)**

Medial abstehende Borste von der inneren Kante des Labrum ausgehend (Merkmal 20); Federborsten entlang der inneren Oberfläche des Tarsus des Telopoditen der 2. Maxillen (37); Spezielle Randstrukturen auf den meisten oder allen Tergiten (58); Weibliche Gonopoden mit behaartem Basalglied (103); Akzessorische Zähnchen auf den Mandibelzähnen vorhanden (153)

### **Lithobiidae (*Bothropolys* + (*Eupolybothrus* + (*Lithobius* + *Australobius*)))**

Lateraler Anteil des Labrum median eingeschnitten (Merkmal 21); Komplexes Arrangement von Federborsten auf dem coxalen Fortsatz der 1. Maxillen (29); Ansammlung durchsichtiger Borsten („porodont“) auf den Coxosterniten der Maxillipeden (43); Proliferation von telopodialen Spinndrüsen auf den posterioren Laufbeinpaaren (66); Sockel-ständige Sporne auf den distalen Rändern der Podomere (67); Analorgane nur bei juvenilen Individuen sichtbar (107)

### ***Eupolybothrus* + (*Lithobius* + *Australobius*)**

Flanken des Cephalon am Vorderende der Marginalleiste unterbrochen (Merkmal 8)

### ***Lithobius* + *Australobius***

Wenige Coxalporen, in einer Reihe angeordnet (Merkmal 110)

### ***Lithobius***

Tömösvary'sches Organ anterior des Lateralozellenfeldes lokalisiert (Merkmal 143)

### **Henicopidae (Polyphylum: (*Henicops* + *Lamyctes*) + (*Zygetobius* + (*Cermatobius* + *Paralamyctes*)) + (*Shikokuobius* + (*Anopsobius* + *Dichelobius*)))**

Pleurite des Maxillipedensegments überragen die Coxosternite, nach ventromedian vorspringend (Merkmal 40); Zahn-ähnliche distale Fortsätze auf den meisten Tibiae („tibial spurs“) (68); Männliche Gonopoden des 1. Genitalsegments viergliedrig, inklusive des Terminalfilamentes mit schlanken Stacheln im Basalbereich (105); Wenige Coxalporen, in einer Reihe angeordnet (Merkmal 110)



### ***Henicops + Lamyctes***

Stigmen auf dem ersten beintragenden Segment vorhanden (Merkmal 84); Abrupter Übergang zwischen vertreuten Kammborsten und Reihen schuppenartiger bzw. vielgabeliger Borsten auf den Mandibeln (127)

### ***Henicops***

1. Genitalsternit beim Männchen vollkommen längsgespalten in zwei Sklerite (Merkmal 64); Dreiteiliger Tarsus, mit zweigeteiltem Basitarsus („bisegmented barsitarsus“) (178)

### ***Lamyctes***

Ansammlung sklerotisierter, zahnähnlicher Borsten („pseudoporodont“) auf den Coxosterniten der Maxillipeden (Merkmal 43); Tarsi der anterioren Laufbeinpaare kompakt (69); Längen der Antennomere deutlich verschieden im Proximalbereich, kurze Antennomere paarig auftretend und alternierend mit langen Antennomeren (138); Akzessorische Zähnchen in unmittelbarer Umgebung zu den Haarpolstern auf den Mandibeln, akz. Zähnchen abgeflacht, schuppenähnlich und vielgabelig (156)

### ***Zygetobius + (Cermatobius + Paralamyctes)***

Mandibuläre Haarpolster gehen graduell in akzessorische Zähnchen über (Merkmal 155); Coxosternite subsemizirkulär mit ausgedehnten, konvexen Zahnrandern (163)

### ***Zygetobius***

Randzone der verästelten Borsten auf den Mandibeln enden in azikulären Bildungen (Merkmal 125)

### ***Cermatobius + Paralamyctes***

Sternite der 1. Maxillen groß und glockenförmig (Merkmal 26); Coxosternalzähne zu kleinen, stumpfen Knoten reduziert, Strukturen unabhängig von den Coxosterniten speziell sklerotisiert (42)

### ***Paralamyctes***

Stigmen auf dem ersten beintragenden Segment vorhanden (Merkmal 84); Mediane Furche auf dem Cephalon tief und kontinuierlich, zwischen der Frontalpartie und der transversalen Suture angesiedelt (120); Fingerförmige, nach distal abstehende Pinnulae entlang der dorsalen Randungen der thorakalen Sichelborsten (124); Tömösvary Organ in einem membranösen Feld auf der Ventralseite des Cephalon lokalisiert (142)

### ***Shikokuobius + (Anopsobius + Dichelobius)***

Ohne Augen (Merkmal 10); Ansammlung sklerotisierter, zahnähnlicher Borsten („pseudoporodont“) auf den Coxosterniten der Maxillipeden (43); Tarsi der anterioren Laufbeinpaare kompakt (69); Praefemur der Analbeine mit einem einzigen kräftig entwickelten, ventrodistanen Sporn (74); Analbeine jeweils mit coxopleuralem Fortsatz (75); Randzone der verästelten Borsten auf den Mandibeln enden in azikulären Bildungen (Merkmal 125)

### ***Shikokuobius***

Analorgane nur bei juvenilen Individuen sichtbar (Merkmal 107)

### ***Anopsobius* + *Dichelobius***

Coxalorgane nur auf den letzten beiden Laufbeinpaaren vorkommend (Merkmal 109);  
Mediane Furche auf dem Cephalon tief und kontinuierlich, zwischen der Frontalpartie und der transversalen Suture angesiedelt (120)

### ***Dichelobius***

Keine Stigmen auf dem 8. Laufbeinsegment vorhanden (Merkmal 177)

### **Phylactometria (*Craterostigmomorpha* + (†*Devonobiomorpha* + *Epimorpha*))**

Brutpflege vorhanden, Weibchen umwickelt Eier mit der Ventralseite (Merkmal 3);  
Maxillarnephridien fehlen (31); Pleurite des Maxillipedensegments überragen die Coxosternite, nach median vorspringend (Merkmal 40); Coxosternalplatten medial aneinanderstoßend und verwachsen, Verbindungsstruktur sklerotisiert und funktionslos (44);  
Coxosternite der Mandibeln bis vor dem 2. Rumpfsegment tief in die Cuticula versenkt (45);  
Coxopleurite auf Analbeinen langgestreckt (76); Längsmuskulatur in sternale und laterale Längsmuskulatur differenziert, zusätzlich intersegmental durch Sehnen separiert (80);  
Lateral gelegene Hoden durch zentralen, nach posterior verlaufenden Vas deferens verbunden (97);  
Interne Lappen der Ostien („internal valves“) ragen tief in das Herz (196); Rhabdomere der proximalen Retinulazellen kurz, longitudinale Ausdehnung der proximalen Rhabdomere bis zu 10 µm (238); Externe Pigmentzellen umhüllen jeden Lateralozellus vollständig (240);  
Basale Matrix umgibt die gesamte Peripherie des Augenbechers (247)

### ***Craterostigmomorpha* (= *Craterostigmus tasmanianus*)**

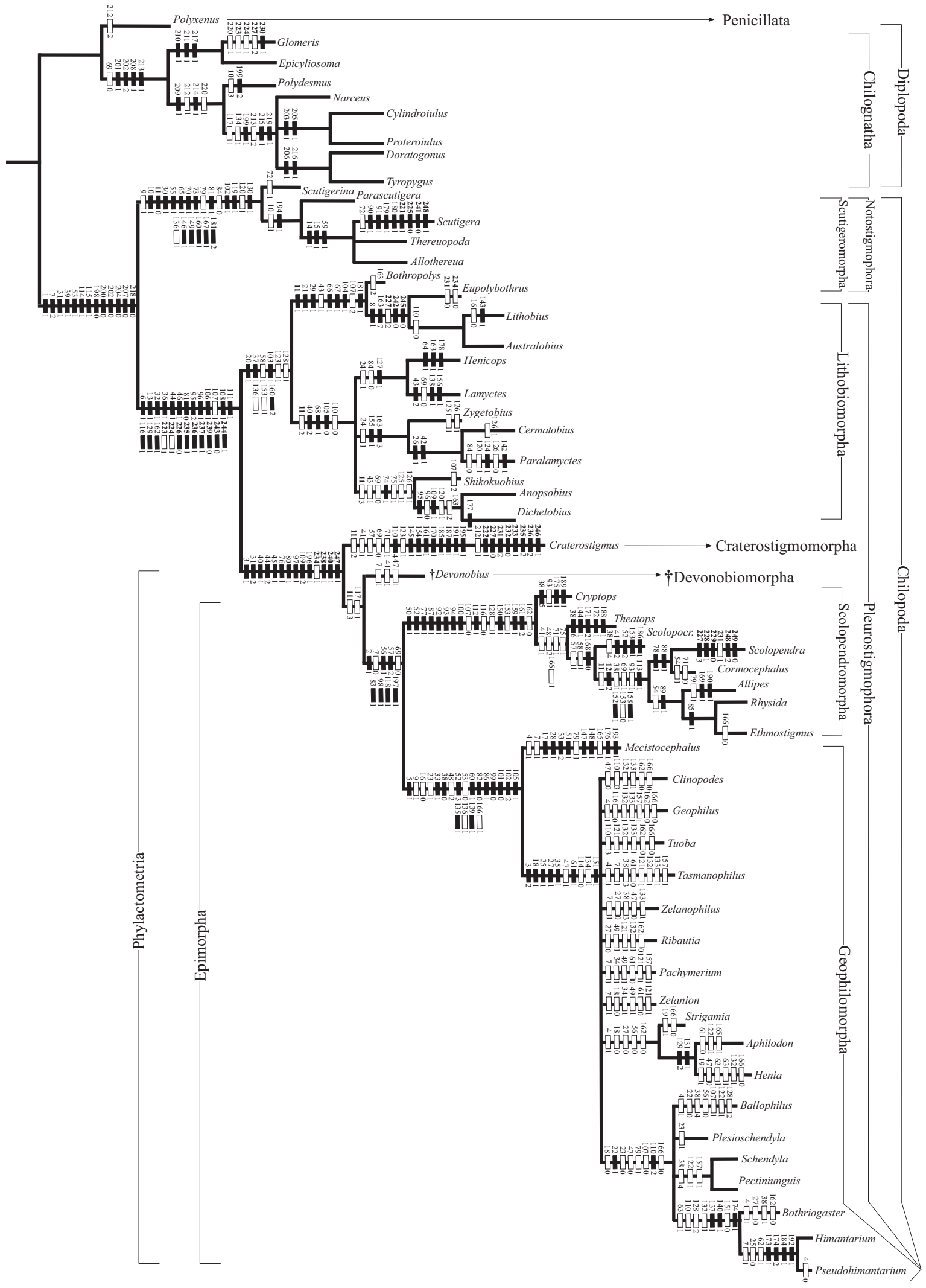
Tarsale Sporen vorhanden (Merkmal 71); Coxalporen münden in Mulden und einem Maschenwerk kutikulärer Leisten (110); Medianer Teil des Labrum mit fünf Zähnen ausgestattet, laterale Regionen mit langen Stacheln (145); Mandibuläre Haarpolster als große, differenzierte Lappen ausgeprägt, bedeckt mit dichten, vielgabeligen Stacheln (154);  
Telopodialer Tarsus der 2. Maxillen mit kammartiger Leiste („kapillare Besen“ *sensu* Borucki 1996) (161);  
Langtergite zweigeteilt (170); Trochanter der Analbeine und des dazu nächsten anterioren Beinpaars mit ventralem Stachel (185); Analsegment mit Zylinderprofil (187);  
Anogenitalkapsel zweiklappig (191); Pleuraldrüsen auf sechs laufbeintragenden Segmenten vorhanden, öffnen sich auf den Pleuriten in schlitzförmigen Poren (195); Tracheen unverzweigt (212); Heterogener Aufbau der Lateralozellen, mit distinkter acornealer Vorderregion und cornealer Hinterregion (222); Inverse Photorezeptorzellen in Lateralozellen entwickelt (232);  
Distale Retinulazellen bilden vielschichtiges, komplex ineinander verschachteltes Epithel (233); Proximales Retinulazellepithel aufgelöst, Bildung von 2-Zell-Modulen (235); Proximale Retinulazellen bzw. 2-Zell-Module bilden offenes Rhabdom (236);  
Intraozellare Organe vorhanden (246)

### **(†*Devonobiomorpha* + *Epimorpha* (*Scolopendromorpha* + *Geophilomorpha*))**

Tömösvary'sches Organ fehlend (Merkmal 117)

---

► **Abb. 18.** Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Chilopoda (Innengruppe) und Diplopoda (Außengruppe) basierend auf einem modifizierten morphologischen Datensatz von Edgecombe & Giribet (2004) und 29 neuen Augenmerkmalen. Das vorliegende Kladogramm wurde nach der ACCTRAN-Methode optimiert („accelerated character transformation“). Bei einer hohen Anzahl von Apomorphien im Grundmuster bestimmter Taxa (z. B. Pleurostigmophora, Scutigermorpha) mußte aus technischen Gründen auf eine einheitliche Darstellung verzichtet und die Apomorphien ggf. in nebeneinander stehenden Gruppen aufgelistet werden.



### †**Devonobiomorpha** (= †*Devonobius delta*)

Tarsus bzw. Tarsungulum der Maxillipeden mit basalem Knoten/Nodium (Merkmal 47)

### **Epimorpha (Scolopendromorpha + Geophilomorpha)**

Mit paramedianen Suturæ („Längsnähte“) auf dem Tergum (Merkmal 56)

### **Scolopendromorpha (*Cryptops* + (*Theatops* + (*Scolopocryptops* + *Scolopendridae*)))**

Tergite des Maxillipedensegments mit dem nächsten posterioren Segment verwachsen (Merkmal 50); Trochanter der Analbeine winzig oder fehlend (77); Muskulatur an Stigmen ansetzend (87); Stomodaeum mit differenziertem Muskelmagen, innere Muskelmagenwand mit stacheliger Kutikulafortsätzen (92); Akzessorische Ventraldrüsen des Ovarium fehlend (94); Vasa efferentia unpaar und asymmetrisch, linker Samengang rudimentär oder fehlend (100); Analorgane fehlend (107); Spermatophore bohnenförmig und mit solider, vielschichtiger Hülle (112); Zentriolen der Spermien ohne ausgestreckt-zungenförmiges Capitulum (116); Vier Laminae auf jeder Mandibel laufen zu einer kreuzförmigen Sutura zusammen (150); Mit akzessorischen Zähnchen auf der mandibularen Zahnleiste (153); Innere Ränder der Telopoditen der 1. Maxillen mit lockigen Anhängen versehen (159); Telopodialer Tarsus der 2. Maxillen mit einfachen und dicht gestaffelten Borsten („kapillare Besen“ *sensu* Borucki 1996) (161); Postmaxillare Sklerite fehlend (162)

### ***Cryptops* (Cryptopidae)**

Sternite tragen prominente, transversale Furche bzw. Sulcus (Merkmal 175); Tibia und Barsitarsus der Analbeine mit gesägten Stacheln (189)

### ***Theatops* + (*Scolopocryptops* + *Scolopendridae*)**

Tarsale Sporne vorhanden (Merkmal 71); Analbeine mit coxopleuralen Fortsätzen (75)

### ***Theatops* (Cryptopidae)**

Augenflecken beiderseits des Cephalon, anstelle der Lateralozellenfelder (Merkmal 144); Hinterste Tergite erheblich länger als die vorhergehenden (171); Hinterste Tergite mit mediolongitudinaler Sutura (172); Analbeine stark sklerotisiert und zangenartig (188)

### ***Scolopocryptops* + *Scolopendridae* ((*Scolopendra* + *Cormocephalus*) + (*Allipes* + (*Ethmostigmus* + *Rhysida*)))**

Kleine interkalare Tergite (Praetergite) und Sternite ausgebildet (Merkmal 57); Randstrukturen auf den meisten oder allen Tergiten entwickelt (58); Keine kreuzförmige Sutura auf dem 1. Tergit (168)

### ***Scolopocryptops* (Scolopocryptopidae)**

Mit transversalem und sklerotisiertem Band über dem anteriorem Rand der Coxosterniten (Merkmal 41); 24 postcephale, mit Beinpaaren ausgestattete Segmente (Maxillipedensegment + 23 Segmente) (52); Antennen mit dichtem Besatz an epidermalen Sensillen, Tuberkel mit Haarpolster (141); Praefemur der Analbeine mit ventromedianem Stachel (186)

### ***Scolopendridae* ((*Scolopendra* + *Cormocephalus*) + (*Allipes* + (*Ethmostigmus* + *Rhysida*)))**

Cluster von Lateralozellen, anterolateral beiderseits des Cephalon (Merkmal 11); Tarsi der anterioren Laufbeinpaare in zwei Teile gespalten (69); Mandibeln mit Feldern von Fächerforsten, zu einer Lamina dentifera expandierend (152); Mandibulare Zahnleisten ohne akzessorische Zähnchen (153); Coxaler Fortsatz und innerer Rand der Telopodit der 1. Maxillen mit dichtem Haarpolster (158)



### ***Scolopendra + Cormocephalus***

Analbeine mit praefemoralem Fortsatz (Merkmal 78); Stigma enthält Atrium, Atriumhöhle geteilt durch gefaltete Klappen (88)

### ***Cormocephalus***

Tarsale Spornen fehlen (Merkmal 71)

### ***Allipes + (Ethmostigmus + Rhysida)***

Stigmen siebartig und prominent (Merkmal 89)

### ***Allipes***

Analbeine ohne terminale Klaue (Merkmal 79); Tergite mit longitudinal verlaufenden, durch Tuberkel aufgerauhten Kielen, Raum zwischen den Kielen scharf gekörnt (169); Terminale Podomere der Analbeine dorsoventral abgeflacht (190)

### ***Ethmostigmus + Rhysida***

10 Paar Stigmen auf diversen Rumpfsegmenten vorhanden (inserieren auf dem 3., 5., 7., 8., 10., 12., 14., 16., 18. und 20. Rumpfsegment) (Merkmal 85)

### ***Ethmostigmus***

Trochanteroprefemur der Maxillipeden ohne basalen(s) Knoten bzw. Nodium (Merkmal 166)

### ***Geophilomorpha (Mecistocephalus + Polyphylum (Clinopodes + Geophilus + Tuoba + Tasmanophilus + Zelanophilus + Ribautia + Pachymerium + Zelanion + (Strigamia + Aphilonodon + Henia)) + Polyphylum (Ballophilus + Plesioschendyla + (Schendylops + Pectiniunguis) + (Bothriogaster + (Himatharium + Pseudohimatharium))))***

Antennen bestehen aus jeweils 14 Antennomeren (Merkmal 5); Tentorium in der Kopfkapsel nicht beweglich aufgehängt (Merkmal 9); 1. Vesikuläre Drüse fehlt (15); Mandibeln ohne bezahnte Lamina (23); Vergrößerte Pore der 2. Maxillendrüse lokalisiert im medianen Teil der Coxosternalplatte (33); Keine Kurz- und Langtergiten vorhanden, weitgehend homonome Rumpfsegmentierung (53); Pleuron mit kleinen Pleuriten ausgefüllt (60); Stigmenpaare ab dem 2. laufbeintragenden Rumpfsegment kontinuierlich auftretend (Isostigmophorie) (82); Chiasmata im Tracheensystem vorhanden (86); 1 Paar Hodenbläschen ausgebildet (99); Antennen und Beine regenerativ (135); Terminales Antennomer mit zwei distolateralen Arealen mit Keulensensillen (Sensilla basiconica *sensu* Ernst 2000) (139)

### ***Mecistocephalus (Mecistocephalidae)***

Sklerotisierte Brückenstruktur zwischen den Antennen ausgeprägt (Merkmal 4); Labrum in fünf Sklerite zergliedert, kleine median orientierte Sklerite und ein Paar Alae (17); Telopodite der 1. Maxillen undeutlich gegliedert und nur ein wenig länger bzw. gleich groß wie die medianen Coxalfortsätze (28); Pore der 2. Maxillendrüse nicht vergrößert und im Lateralbereich Coxosternalplatte lokalisiert (33); Tergite der Maxillipeden viel schmaler als der cephalen Schild und des Tergits des ersten laufbeintragenden Rumpfsegments, Pleurite der Maxillipeden nach dorsal kräftig entwickelt, pleurosternale Sutura endet auf der Dorsalseite (51); Analbeine ohne terminale Klaue (79); Stark sklerotisierte, verlängerter und verdickter innerer Rand des cephalen Pleuriten vorhanden („buccal stilus“ *sensu* Crabill 1959) (147); Pigmentierter, stark sklerotisierte, apikal zugespitzter Fortsatz des anterioren Abschnitts des cephalen Pleuriten vorhanden („spiculum“ *sensu* Crabill 1959) (148); Femur der Maxillipeden mit basalem Knoten bzw. Nodium (165); Verlängerte, mediolongitudinale Verdickungen auf den Sterniten der anterioren laufbeintragenden Rumpfsegmente („rhachides“ *sensu* Crabill

1959) (176); Posteriorer Abschnitt des Sternits es Analsegments und innerer Abschnitt der Coxae der Analbeine mit kurzen, sehr dicht stehenden Haarbündeln ausgestattet (193)

**Polyphylum** (*Clinopodes* + *Geophilus* + *Tuoba* + *Tasmanophilus* + *Zelanophilus* + *Ribautia* + *Pachymerium* + *Zelanion* + (*Strigamia* + (*Aphilodon* + *Henia*))) + **Polyphylum** (*Ballophilus* + *Plesioschendyla* + (*Schendylops* + *Pectiniunguis*) + (*Bothriogaster* + (*Himatharium* + *Pseudohimatharium*)))

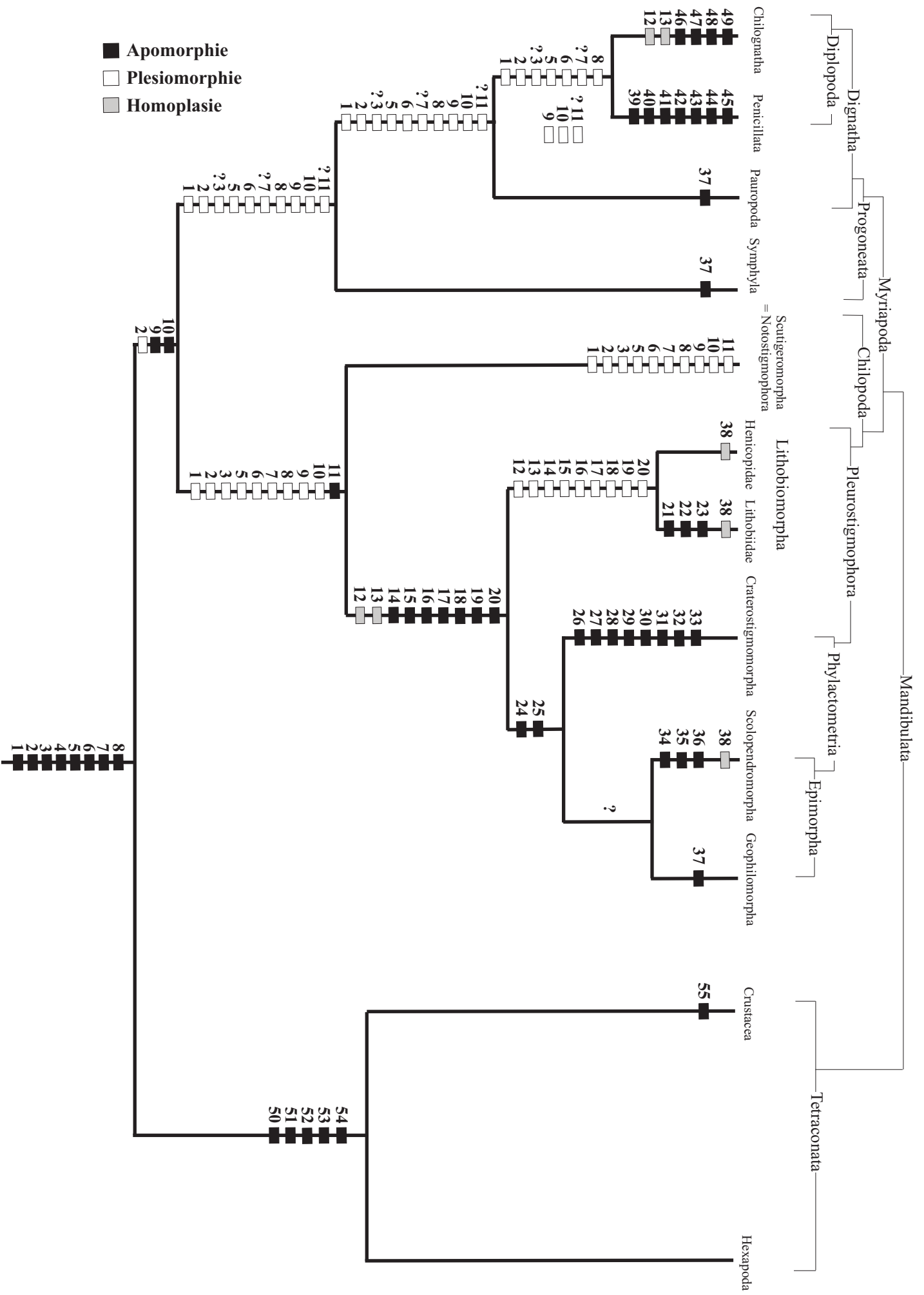
Brutpflege vorhanden, Weibchen umwickelt Eier mit der Dorsalseite (Merkmal 3); Mittelregion des Labrum als ausgefranzter Querfortsatz (18); Coxae der 1. Maxillen verschmolzen und ohne mediane Sutura (25); Basaler Podomer der Telopoditen der 1. Maxillen lappenartig nach lateral ausgezogen (27); Telopodite der 2. Maxillen kurz aber gut entwickelt (35); Tarsus/Tarsungulum auf den Maxillipeden mit basalem Knoten bzw. Nodium (47); Vorhandensein distinkter, sternaler Porenfelder als Terminalstrukturen von Sternaldrüsen (61); Anzahl der Laufbeinpaare variiert intraspezifisch (134); Nur eine einzige kammförmige Lamelle auf den Mandibeln vorhanden (151)

### **Schlußbetrachtungen zur Phylogenie und Augenevolution innerhalb der Euarthropoda**

Die Resultate der hier durchgeführten kladistischen Analyse sowie die publizierten Erkenntnisse von Müller et al. (2003a) stützen unter Zuhilfenahme aller bislang zur Verfügung stehenden morphologischen Merkmalsinformationen die phylogenetischen Konzepte der Mandibulata, Myriapoda und Pleurostigmophora. Dabei ist hervorzuheben, daß insbesondere die im Rahmen der vorliegenden Dissertationsarbeit erforschten Augen der Chilopoda feinstrukturelle Merkmale liefern, die für die Gültigkeit der drei oben genannten Teiltaxa der Euarthropoda sprechen. Darüber hinaus geben die nunmehr hinzugefügten bzw. korrigierten 31 Augenmerkmale (Müller et al. 2003a+b, Harzsch et al. 2005, Müller & Meyer-Rochow 2006a+b, Müller & Rosenberg 2006, Harzsch et al. 2006, 2007) weiteren Aufschluß zur Klärung der internen Phylogenie der Chilopoda (Abb. 19). Gegenüber den Vorgängeranalysen von Borucki (1996), Edgecombe & Giribet (2002, 2004) sowie der jüngst erschienenen Arbeit von Giribet & Edgecombe (2006) erfahren die Phylactometria eine weitere Absicherung durch augenspezifische Apomorphien. Die phylogenetische Sonderstellung der Craterostigmomorpha spiegelt sich auch in der bizarren Form ihrer Lateralozellen wider (Müller & Meyer-Rochow 2006b). Basierend auf der durch die kladistische Datenanalysen vorgegebenen Lesrichtung der Merkmale wird im Folgenden ein Konzept zur Augenevolution innerhalb der Mandibulata entwickelt (siehe Abb. 19). Ein besonderer Schwerpunkt wird dabei auf die Augenevolution innerhalb der Chilopoda gelegt.

---

► **Abb. 19.** Vermutete Evolution der Lateralaugen innerhalb der Mandibulata. Für den Bezug auf die Ursprünge Lateralaugen der Chelicerata und Trilobita siehe die Erläuterungen im Text. Die Auftragung der Augenmerkmale basiert auf den vorhergehend beschriebenen und illustrierten Ergebnissen der kladistischen Analyse des modifizierten morphologischen Datensatzes von Edgecombe & Giribet (2004) und der 29 neuen Augenmerkmale. Die dargestellten Innenbeziehungen der Progoneata sowie das angenommene Schwestergruppenverhältnis zwischen den Crustacea und Hexapoda (= Tetraconata) beruhen auf den phylogenetischen Systemen von Edgecombe & Giribet (2004) und Giribet et al. (2005). Die Integration spezifischer Merkmale der (post-)embryonalen Entwicklung der Lateralaugen (3 = anteriore Proliferationszone aus Protommatidien mit teilweise variabler Zellzahl, 4 = eine oder wenige interkalare Wachstumsphasen) in das Grundmuster der Mandibulata folgt der Argumentationslinie von Harzsch et al. (2007). Aus dem Grundmuster der Mandibulata bzw. Tetraconata in die Stammlinien der Myriapoda bzw. Crustacea und Hexapoda tradierte Plesiomorphien wurden aus technischen Gründen nicht zusätzlich aufgelistet.



## Grundmuster der Lateralaugen der Mandibulata

Basierend auf den neuen Erkenntnissen zum Aufbau des Komplexauges (bzw. der Ommatidien) und der interommatidialen Organe von *Scutigera coleoptrata* (siehe Müller et al. 2003a,b) darf jetzt mit größerer Sicherheit vermutet werden, daß die letzte gemeinsame Stammart der Mandibulata über Komplexaugen mit mehr oder weniger dicht gestaffelten Ommatidien verfügte. Das Sparsamkeitsprinzip verlangt hier die Annahme, daß der letzte gemeinsame Mandibulatenvorfahr jeweils mit einem euconen Kristallkegel pro Ommatidium ausgestattet war (Müller et al. 2003b). Dieser Kristallkegel wurde sehr wahrscheinlich von vier Kegelzellen gebildet (Apomorphie 1 in Abb. 19) (*sensu* Ax 1999), die sich mithilfe von vier proximalen, infraretinulären Fortsätzen stabil in der basalen Matrix verankerten bzw. die basale Matrix lokal mitaufbauten. Die Kernregionen der Kegelzellen lagen wahrscheinlich proximal zu den bzw. außerhalb der stets distal positionierten Kegelkompartimente(n). Die Distanz zwischen distalen Kegelkörpern und proximalen Kernregionen impliziert, daß auch (2) distale Kegelzellfortsätze (Verbindung zwischen Kernzone und Kegelkompartiment(en)) in das retinale Grundmuster der Mandibulata aufgenommen werden müssen. Eigene, jüngst abgeschlossene Untersuchungen am Ommatidium des Synxeniden-Vertreters *Phryssonotus platycephalus* (Lucas, 1846) bestätigen die Existenz *Scutigera*-ähnlicher, distaler Kegelzellfortsätze innerhalb der Penicillata und unterstützen indirekt auch die konstruktorischen Vorstellungen von Spies (1981, Fig.18) zum *Polyxenus*-Kegel (siehe Abb. 20 A-G, Müller et al. 2007). Aufbauend auf Harzsch et al. (2006, 2007) ist zudem zu folgern, daß die Ommatidien der Mandibulatenstammart aus einer anterioren Proliferationszone aus Protommatidien mit teilweise variabler Zellzahl hervorgingen (3). Die Ommatidien durchliefen vom Zeitpunkt ihrer Anlage bis zu ihrer finalen Ausdifferenzierung entweder nur eine oder höchstens einige wenige interkalare Wachstumsphasen (4). Da viele basale Hexapoda (z. B. Collembola: Paulus 1972, 1979, Zygentoma: Brandenburg 1960, Paulus 1974, 1979), wenige basale Vertreter der Diplopoda (z. B. Penicillata: Spies 1981) und alle nicht-geophilomorphen Taxa der Chilopoda (Paulus 1979; Müller et al. 2003b; Müller & Meyer-Rochow 2006a+b; Müller & Rosenberg 2006) über Augen mit distalen und proximalen Retinulae verfügen, die meist nur aus zwei distinkten Horizontalschichten besteht, erscheint es gerechtfertigt, auch die Präsenz einer 2-Zelltypen-Retinula (5) für das Augengrundmuster der Mandibulata zu fordern. Die Bänderrhabdome der Archaeognatha (u. a. Meyer-Rochow 1971), einiger Coleoptera (u. a. Meyer-Rochow 1974), Lepidoptera (u. a. Nowikoff 1931), Diptera (Wunderer et al. 1990), Anostraca (siehe Paulus 1979) sowie aller bislang untersuchten Malacostraca (u. a. Shaw & Stowe 1982, Nilsson 1990, Richter 1999) lassen sich möglicherweise aus dem Grundtyp einer 2-Zelltypen-Retinula ableiten (siehe Diskussion in Müller et al. 2003b). Solche Bänderrhabdome evolvierten vermutlich in der Stammlinie der Tetraconata mehrfach unabhängig durch Verschmelzung der distalen und proximalen Retinulazellschicht. Entweder simultan oder nachfolgend zu diesem Prozess könnte sich aus dem plesiomorph-zweischichtigen Rhabdom durch Multiplikationsvorgänge ein serielles, senkrecht zueinander orientiertes System aus 3+4-Rhabdomerverbänden gebildet haben. Funktionsmorphologisch gesehen wurde durch die enorme Verlängerung der Rhabdome ein Instrumentarium für superpositionelle Abbildungstypen geschaffen. Der Parallelismus in der Evolution von alternierenden Rhabdomerpaketen wird besonders offensichtlich durch die Präsenz eines zentralen Bänderrhabdoms in den dorsalen Ransommatidien von tabaniden und syrphiden Diptera (Wunderer et al. 1990). Die in Bänderrhabdomen in alternierender Folge senkrecht aufeinander stehenden Rhabdomerorthogonalen mit streng parallel gruppierten Mikrovilli eröffneten durch die Unterbindung von „self-screening effects“ (siehe Laughlin et al. 1975) einen alternativen Weg für eine effektive Wahrnehmung linear polarisierten Lichtes. Bänderrhabdome sind den Tieren daher insbesondere bei der Regulation des Biorhythmus und der Orientierung im Feld



von Nutzen ist. Weitergehende Differenzierungen von 2-Zelltypen-Retinulae mit ihren oftmals gebänderten Rhabdomen sind bei zahlreichen Vertretern der Crustacea und Hexapoda entwickelt. So ist beispielsweise die Evolution von Epirhabdomen<sup>4</sup>, welche von irregulären, distal positionierten Retinulazellen produziert werden, in der Stammlinie der Tetraconata im Zusammenhang mit spezifisch diurnalen oder nokturnalen Aktivitätsrhythmen wahrscheinlich mehrfach unabhängig vonstatten gegangen. Zu diesen irregulären Retinulazellen gehören u. a. die 9. Zelle vieler Apoidea (Menzel & Snyder 1974), die 7. und/oder 8. Zelle mit „central rhabdomeres“ einiger Diptera (z. B. *Musca domestica*) (u. a. Wunderer & Smola 1982) oder die 8. Zelle der Decapoda (siehe Review von Shaw & Stowe 1982). Als Argument für die vermutete Konvergenz kann unter anderem angeführt werden, daß die Entwicklung und postommatidiale Verschaltung der irregulären 8. Retinulazelle des Flußkrebserwandten *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) zwar mit der kleinen 7. aber nicht mit ebenfalls irregulär gestalteten 8. Retinulazelle der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 homolog ist (Hafner & Tokarski 1998). Die sekundäre Diversifizierung der 2-Zelltypen-Retinulae geht auf unterschiedliche Funktionsanforderungen an die irregulären Retinulazellen bzw. deren Epirhabdome zurück. So wird bei vielen Decapoda neben der linearen Polarisierung der rhabdomwärts gerichteten Lichtstrahlen auch eine Funktion in der Art eines UV-Schutzfilters angenommen (Meyer-Rochow et al. 2000).

Die Chelicerata verfügen nach der hier verfolgten Definition nicht über eine 2-Zelltypen-Retinula, da die exzentrische Zelle im Ommatidium der Xiphosura (Fahrenbach 1969, 1999) genauso wie die arhabdomalen Zellen in den Median- und Lateralzellen vieler Arachnida (u. a. Schliwa 1979, Schliwa & Fleissner 1979, 1980, Spreitzer & Melzer 2003) wegen des Fehlens jeglicher Rhabdomerstrukturen im strengen Sinne nicht als Retinulazellen sondern eher als in den Augenbecher vorspringende Interneurone des optischen Neuropils zu betrachten sind (Fahrenbach 1975, Schliwa & Fleissner 1979).

Die neuen Befunde im *Scutigera*-Ommatidium (Müller et al. 2003b) machen es wahrscheinlich, daß ancestrale Mandibulata über Komplexaugen verfügten, deren Ommatidien (6) wenige pigmentierte Corneagenzellen (= „primäre Pigmentzellen“) mit bikonvexen Linsen besaßen und durch (7) einen Saum schmaler, interommatidialer Pigmentzellen optisch gegeneinander isoliert wurden. Die Anzahl der primären Pigmentzellen dürfte höher als zwei gelegen haben (*contra* Ax 1999). Die Begrenzung und Konstanz der ommatidialen Zellzahl ist als Apomorphie der Tetraconata zu werten (Harzsch et al. 2005, 2006, 2007). Zudem dürften (8) interommatidiale Organe dem Grundmuster der Mandibulata zuzurechnen sein. Ob der Besitz von interommatidialen Drüsen oder Sensillen den ursprünglichen Merkmalszustand der Mandibulata darstellen, ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht zu klären. Der Fossilbericht liefert für die vermuteten, frühen Stammlinienvertreter der Mandibulata mit Komplexaugen bislang keinerlei Detailkenntnisse zum Aussehen und Inventar der interommatidialen Räume. Wenn der letzte gemeinsame Vorfahr der Mandibulata interommatidiale Drüsen besessen haben sollte, dann waren diese vermutlich jeweils aus mindestens einer Kanalzelle und Sekretzelle sowie einer intermediären Zelle (*sensu* Müller et al. 2003a) aufgebaut. Eine Homologie der interommatidialen Sensillen mit den vielen anderen, auf Arthropodenkörpern vorkommenden Sensillentypen einerseits und den wenigzelligen epidermalen Drüsen („class-3“-Drüsen) andererseits läßt sich mit Berechtigung aus diversen feinstrukturellen Ähnlichkeiten bzw. Übereinstimmungen und vergleichbaren morphogenetischen Expressionsmustern ableiten

---

<sup>4</sup> Die Verwendung des Begriffs „Epirhabdom“ gilt hier allein für die von der irregulären 6., 7., 8. oder 9. Retinulazelle des jeweils betrachteten Crustaceen- oder Hexapoden-Taxons mit einschichtig-geschlossenem, gebändert-geschlossenem oder offenem Rhabdom. Der Begriff bezieht sich nicht auf schmale, aber zusammengesetzte Lichtleiter-Rhabdome innerhalb der „clear zone“ von Ommatidien decapoder Crustacea (*sensu* Nilsson 1989 aber falsch interpretiert als nicht rhabdomale Struktur, später korrigiert in Nilsson 1990).

(cf. Keil 1997, Reddy & Rodrigues 1999, Quenedey 2000). Auf feinstruktureller Ebene sind die Unterschiede zwischen den interommatidialen Drüsen der Scutigeromorpha (mit I-Zelle, siehe Müller et al. 2003a) und Archaeognatha (mit sensorischer Struktur assoziiert, siehe Abb. 14B-D) aber so erheblich, daß von einer massiven Transformation des plesiomorphen Zustands in zumindest einem Taxon auszugehen ist. Siehe dazu im Folgenden detailliertere Ausführungen im kleingedruckten Textabschnitt:

Die ursprünglichsten Ahnenlinienvertreter der Mandibulata sind entgegen einer verbreiteten Lehrmeinung wohl nicht ein Bestandteil der oberkambrischen Orsten-Fauna gewesen (*contra* Lauterbach 1988), da zu dieser Zeit schon frühe Stammlinienvertreter der Crustacea im Sinne Waloszekes wie zum Beispiel der wasserlebende *Oelandocaris oelandica* Müller, 1983 gelebt haben sollen (vergl. Stein et al. 2005). Der Ursprung der Mandibulata wäre demnach in einer unteren ordovizischen oder noch früheren unterkambrischen Epoche zu suchen. Legt man das von Morphologen und Molekularsystematikern mittlerweile favorisierte Modell der Tetraconata (Crustacea + Hexapoda) zugrunde (siehe Dohle 2001, Richter 2002, Giribet et al. 2005), so würden insbesondere strukturelle Argumente gegen eine Homologie der Lateralaugen der Myriapoda und Chelicerata bestehen (s. u. und Diskussion in Müller et al. 2003b). Folgte man darüber hinaus der traditionellen Vorstellung, die Trilobita als eine basale Innengruppe der Chelicerata anzusehen („Arachnata“/„Arachnomorpha“: u. a. Lauterbach 1980, 1983), dann bestünden neben funktionellen Unvereinbarkeiten der bifokalen Linsensysteme mancher Trilobita mit den monofokalen Linsensysteme der rezenten Mandibulata (siehe Gál et al. 2000) auch chronologische Vorbehalte. Es ist nicht auszuschließen, daß die typologisch zumindest mit den scutigeromorphen Komplexaugen vergleichbaren holochroalen Komplexaugen ursprünglicher Trilobita um einiges später als die Mandibulata-Ommatidien mit vierteiligen Kristallkegeln evolvierten. Hinweisgebend sind hier neue embryologische Studien zu gemeinsamen Mustern der Kopfbildung bei Mandibulaten, welche auf Grund des gemeinsamen Besitzes von „sekundären Antennen“, entstanden durch die Modifikation der deutocerebral innervierten Mundwerkzeuge, die Trilobita als basale Stammlinienvertreter miteinschließen (Scholtz & Edgecombe 2005). Die Homologie der Lateralaugen der Chelicerata und Myriapoda wäre aber eine zwingende Voraussetzung für die Gültigkeit des Konzepts der Myriochelata bzw. Paradoxopoda (Chelicerata + Myriapoda, siehe Pisani et al. 2004 und Mallatt et al. 2004). Jedoch finden sowohl der kalzifizierte optische Apparat in den Ommatidien der Trilobita (u. a. Towe 1973, Clarkson 1979) als auch die unicornealen Ommatidien der rezenten Xiphosura (*Limulus polyphemus*: siehe Fahrenbach 1969, 1999) keine strukturellen Entsprechungen in den Ommatidien der in ihren Myriapoda-Untergruppen als ursprünglich erachteten Penicillata (vergl. Spies 1981 und Paulus 2000, sie auch Abb. 13A, 20B) und Scutigeromorpha (vergl. Müller et al. 2003b). Der jüngst von Paulus (2007, p. 467) in einem Lehrbuchbeitrag geäußerten Vermutung, die proximale Lage der Kernebenen „Conus-artiger Stützzellen im Ommatidium von *Limulus* und *Scutigera* könnte eine Synapomorphie beider sein“, wird hier nicht gefolgt, da *L. polyphemus* weder Kristallkegelzellen noch proximal verlagerte, conus-artige Stützzellkörper besitzt (vergl. Fahrenbach 1969, 1975). Darüber hinaus sind die Zellzahlen in den Ommatidien von *Limulus* und *Scutigera* grundverschieden aufgebaut (Harzsch et al. 2005). Im Gegensatz zu anderen komplexaugen-tragenden Euarthropoda ist bei *L. polyphemus* die räumliche Packung und Hexagonalität der Cornea-Linsen nicht durchgehend verwirklicht (Harzsch et al. 2006). Das Vorhandensein vergleichbarer Zelltypen und Ultrastrukturen in den Lateralzellen der Arachnida und Pleurostigmophora (externe Pigmentzellen, unpigmentierte Hüllzellen, ineinander verzahnte Mikrovilli benachbarter Rhabdomere) weist vermutlich weniger auf einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung als vielmehr auf einen funktionell bedingten Parallelismus hin.

Zusammenfassend bleibt das Konzept der „Paradoxopoda“/„Myriochelata“ gerade aus (augen-)morphologischer Perspektive ein einseitig begründetes Konstrukt der molekularen Systematik und erscheint demzufolge nicht anwendbar. Ob die Zellzahlen in den Ommatidien des letzten gemeinsamen Vorfahren der Mandibulata vollständig (Crustacea und Hexapoda) oder nur teilweise (Penicillata und Scutigeromorpha) fixiert waren, ist noch Gegenstand aktueller Diskussionen (cf. Meinertzhagen 1991, Harzsch et al. 2005, 2007). Harzsch et al. (2007) tendieren zur letzteren Alternative und folgen damit indirekt Überlegungen von Meinertzhagen (1991, p. 345ff), der die Diskrepanz zwischen der allgemeinen Wertschätzung für die Tracheata-Hypothese und des gleichzeitigen Postulats eines gemeinsamen Ursprungs der Krebs- und Insektenommatidien offenlegte und die Möglichkeit diskutierte, Ommatidien (*Scutigera*-ähnlich) mit nicht fixierten Zellzahlen als ursprünglich zu betrachten.

## **Grundmuster der Lateralaugen der Myriapoda**

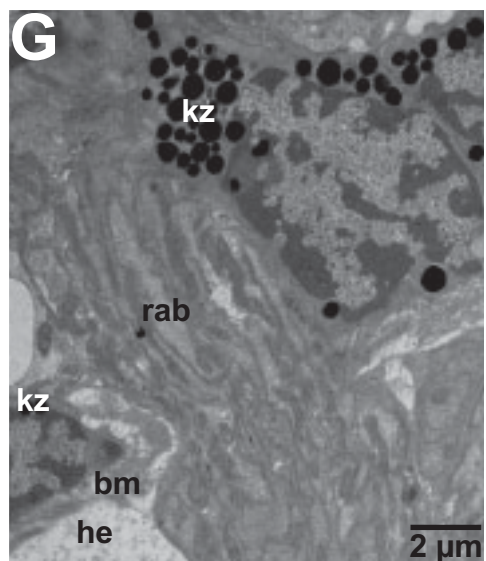
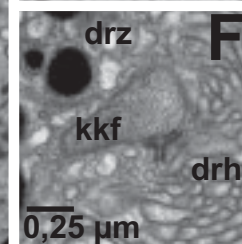
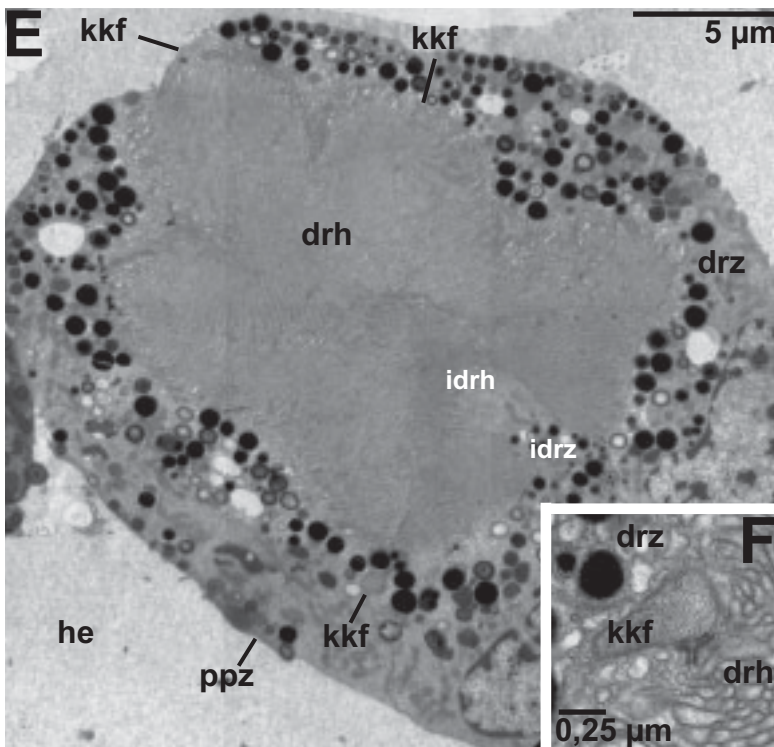
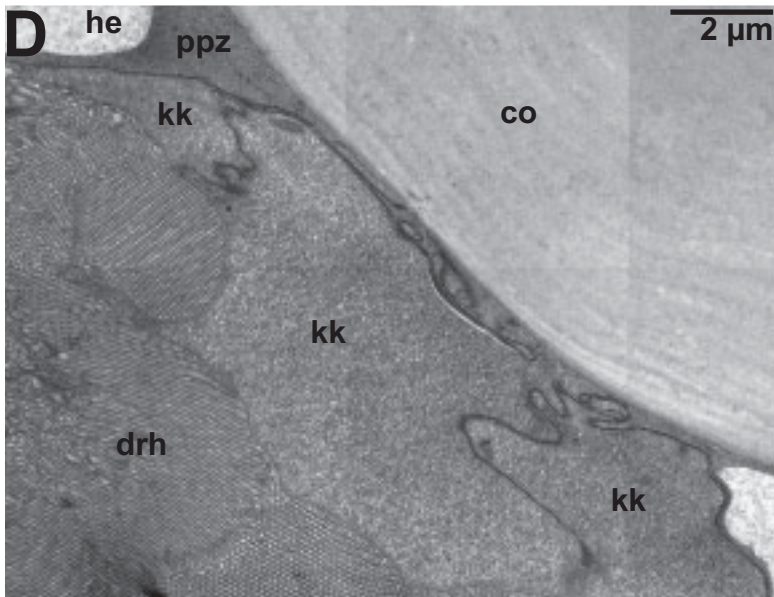
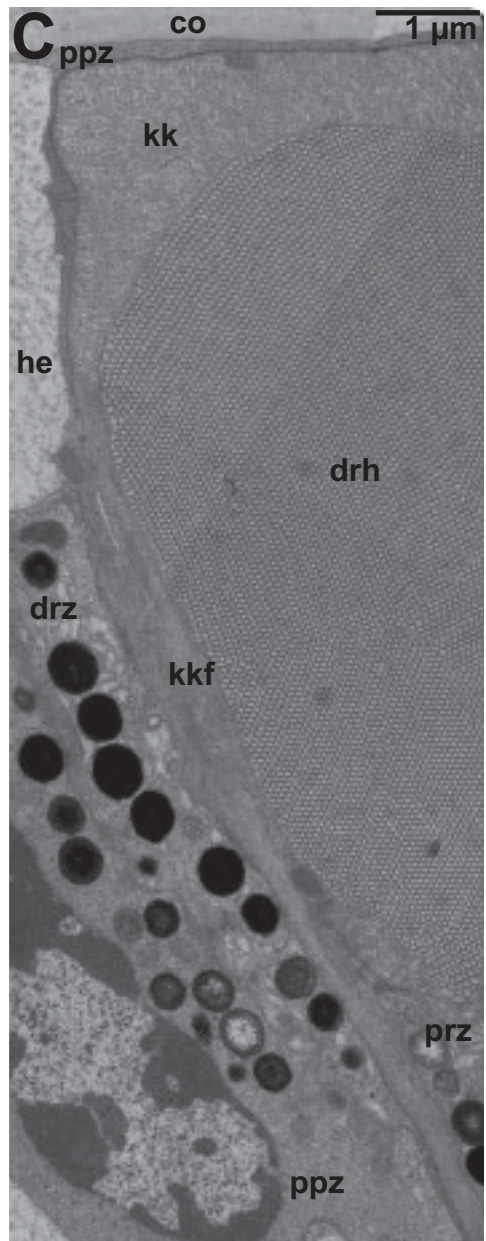
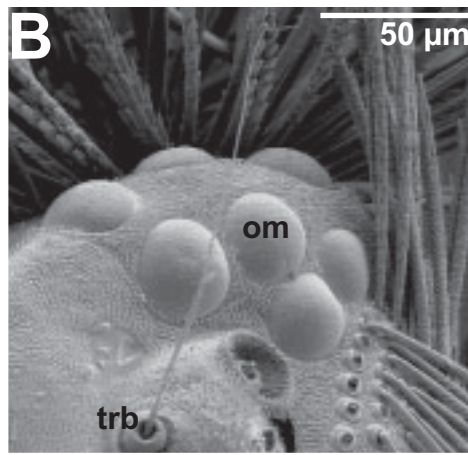
Neben den bereits bekannten, konstitutiven Merkmalen, wie etwa dem Fehlen von Medianaugen, dem Fehlen eines Perforatorium im Akrosom der Spermien und der Ausprägung transversaler Leisten als akzessorische Apodeme der Mandibeladduktoren,

kammförmigen Lamellen auf den beweglichen mandibularen Kauladen und eines „swinging Tentorium“ (Ax 1999, Bacetti & Dallai 1978, Edgecombe & Giribet 2002, Richter & Wirkner 2004), sind nunmehr auch Ommatidien mit (9) konstanter Zellzahl in der proximalen Retinula und (10) Kristallkegelkompartimenten, deren schwach osmiophile Matrices von einem homogenen, deutlich elektronendichteren Zytoplasmasaum umkleidet werden (vergl. Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2003b, Müller et al. 2007 > siehe auch Abb. 12E-F, 20C-D), als apomorph für die Mandibulata zu werten. Eukone Kristallkegelzellen mit weit proximal verlagerten Zellkörpern (mit Nuklei) und interommatidiale Drüsen mit Intermediärzelle werden hier als Symplesiomorphien der Myriapoda aufgefaßt. Innerhalb der Myriapoda wurden die Lateralaugen auf rangniederer Taxonebene mindestens zweimal unabhängig voneinander in der Stammlinie der Pauropoda und Symphyla reduziert (siehe Merkmal 37 in Abb. 19). Gründe hierfür könnten in der Verzweigung der Körper, der permanent subterrestrischen Lebensweise und des habitatbedingten Selektionsdrucks zu Gunsten mechano- und olfaktorischer Organe zu suchen sein.

Die Ableitung der Ommatidien der Myriapoda als Plesiomorphien aus einem frühen Augengrundmuster der Mandibulata wurde teilweise schon von Hesse (1901) und Weber (1933) vertreten, allerdings unter der irrigen Annahme, daß das Komplexauge der Hexapoda aus Aggregationen von Lateralozellen myriapoden-ähnlicher Vorfahren hervorgegangen sei. Ein prinzipiell ähnliches, aber von der evolutiven Transformation eines Mandibulatenvorläufer-Komplexauges ausgehendes Konzept findet sich bei Paulus (1979, 1986, 2000). Wesentlich beeinflusst von der Tracheaten-Hypothese, sollen Komplexaugen mit hexapoden-ähnlichen Ommatidien im Augengrundmuster der Myriapoda konserviert worden und zumindest in der frühen Ontogenese noch sichtbar sein. Harzsch et al. (2005, 2007) relativieren die Paulus'schen Evolutionsszenarien im Lichte des immer mehr an Akzeptanz gewinnenden Tetraconaten-Konzeptes und sehen als Vorläufer eines Myriapodenauges eine Kombination von Mandibulaten-Ommatidien mit ansatzweise reduzierter Zellzahl und der teilweisen Konstanz bestimmter Zelltypen (z. B. Kristallkegelzellen).

Alternative Deutungen der retinalen Merkmalszustände im Sinne einer Paraphylie der Myriapoda, wie etwa unter Bezugnahme auf die phylogenetischen Konzepte der „Opisthogoneata“ (u. a. Verhoeff 1902-25, siehe Abb. 2A), „Trignatha-Labiata“ (Tiegs 1947, siehe Abb. 2C) und „Labiophora“ (u. a. Dohle 1980, Kraus & Kraus 1994; siehe Abb. 2D) büßen im Hinblick auf die weitreichenden feinstrukturellen Übereinstimmungen der Kristallkegelssysteme von *Scutigera*, *Polyxenus* und *Phryssonotus* weiter an Stichhaltigkeit ein. Theoretisch sind aber auch vor dem Hintergrund der neuen Augendaten noch alle Paraphylie-Konzepte zu diskutieren, da deren hypothetische Gültigkeit auch durch die hier praktizierte Lesrichtung der Augenevolution innerhalb der Mandibulata bzw. Myriapoda nicht völlig zu entkräften ist. Legt man alle oben genannten Hypothesen zugrunde, dann dürfte die Stammart der Tracheata ein heteronom segmentierter Monantennat mit Komplexaugen, bestehend aus *Scutigera*- oder *Polyxenus/Phryssonotus*-ähnlichen Ommatidien, gewesen sein. Für ein *Scutigera*-ähnliches Ommatidium als evolutivem Ausgangspunkt spricht die Tatsache, daß die ältesten der bislang gefundenen Fossilien der Myriapoda aus dem Oberen Silur in die Stammlinie der Scutigeromorpha eingereiht werden (Jeram et al. 1990). So konservierten entweder die Stammlinienvertreter der Labiophora bzw. Labiata oder Opisthogoneata Komplexaugen mit interommatidialen Drüsen sowie Ommatidien mit Kristallkegeln, deren Kompartimente über schmale zytoplasmatische Fortsätze mit den weit proximalwärts verlagerten Kernregionen der Kegelzellen verbunden sind, aus dem Augengrundmuster der Tracheata. *Scutigera*-ähnliche Ommatidienstrukturen (z. B. Kristallkegel) wurden in der Stammlinie der Progoneata entweder vollständig konserviert (fossile Diplopodentaxa mit Komplexaugen: siehe Kraus 1974, Shear 1998) oder infolge von Verzweigungsereignissen bzw. Neotenie sekundär modifiziert und vereinfacht (cf. Shear 1998 und siehe für rezente Penicillata auch Spies 1981, Paulus 2000 und Abb. 20 in dieser Zusammenfassung). In der Stammlinie der Opisthogoneata könnten diese in umgekehrter Weise wohl eher aus Diplopoden-Ommatidien oder den zellzahl-limitierten Ommatidien der Hexapoda hervorgegangen sein. Die letztere Annahme impliziert aber zwingend eine konvergente Entstehung von eukonen Kristallkegeln mit proximalen Kegelzellsomata in der Stammlinie der Dignatha und Chilopoda. Der „Opisthogoneta-Hypothese“ (Abb. 2A) wird von Seiten der Arthropodenphylogeneten kaum Beachtung geschenkt, da die namensimplizite posteriore Position der Genitalöffnungen überwiegend als plesiomorphe Übereinstimmung der Chilopoda und Hexapoda gewertet wird (siehe u. a. Ax 1999). Die von Myriapodologen noch in ernsthafter Weise gegendiskutierten Konzepte der „Labiophora“ und „Labiata“, welchen zufolge die Hexapoda und Progoneata bzw. Symphyla wegen des







gemeinsamen Besitzes von Coxalbläschen, Styli und eines Labiums als Verschmelzungsprodukt der 2. Maxillen als Schwestergruppen angesehen werden (u. a. Kraus & Kraus 1994, Willmann 2003), scheinen mit dem hier entwickelten Evolutionsszenario für die Lateralaugen der Myriapoda zwar grundsätzlich vereinbar zu sein. Problematisch wäre hier allerdings die obligatorische Annahme einer Parallelevolution der bezüglich ihrer feinstrukturellen Organisation und Zellzahlverhältnisse nahezu deckungsgleichen Ommatidien der Crustacea und Hexapoda (zwei Corneagenzellen, vier Kegelzellen, acht Retinulazellen; siehe auch untenstehende Abhandlung zum Augengrundmuster der Tetracnata). Das Fehlen von ommochrom-haltigen Pigmentgranula in den beiden Corneagenzellen der Crustacea und die in einigen ranghohen Teiltaxa gegenüber dem Grundmusterzustand erhöhte Anzahl von Retinulazellen (siehe u. a. Coleoptera: Gokan & Meyer-Rochow 2000) erscheinen hier nicht ausreichend, um von einer konvergenten Entwicklung auszugehen. Gegen das „Labiophora“-Konzept spricht zudem die Feststellung von Richter & Wirkner (2004, p. 93), daß sich wegen des berechtigten Zweifels einer seriellen Homologie von muskelfreien Thorakalstyli und der muskelgestützten Abdominalstyli (*sensu* Willmann 2003) „bestenfalls die Styli der Symphyla mit den thorakalen Styli der Archaeognatha homologisieren und als Synapomorphie von Progoneata und Hexapoda hypothetisieren“ lassen. Eine vergleichbare Einschränkung muss für die Ausprägung eines Labiums gelten, das zweifelsfrei nur bei den Symphyla und Hexapoda nachgewiesen worden ist. Selbst die Homologie des Labiums der Symphyla und Hexapoda gilt jedoch auf Grund einer unterschiedlicher Ausprägung seiner basalen Komponenten und der Existenz bzw. Abwesenheit eines frei beweglichen Anhangs (Palpus) als unsicher (Dohle 1980, Ax 1999, Richter & Wirkner 2004). Eine dritte, im Zusammenhang „Labiophora“-Konzept“ diskutierte Struktur, die Coxalbläschen, ist laut Dohle (1980) und nachfolgend auch Richter & Wirkner (2004) der konvergenten Entwicklung innerhalb der Stammlinien der Progoneata und Hexapoda verdächtig. Während die Coxalbläschen der Symphyla und Diplopoda trotz verschiedener Insertionsstellen am Körper (medio-proximal der Styli oder auf den Coxopoditen) wegen identischer Muskelsysteme als homolog betrachtet werden (Klass & Kristensen 2001), erscheint ein gemeinsamer Ursprung mit den Coxalbläschen der Archaeognatha und Diplura zweifelhaft.

## Grundmuster der (Lateral-)Augen der Chilopoda

Die Resultate der kladistischen Analyse der Augenmerkmale der Chilopoda bestätigen das „Pleurostigmophora-Konzept“ von Pocock (1902), welches eine generelle Akzeptanz von der vergleichend-morphologischen (u. a. Pocock 1902, Dohle 1985, Borucki 1996, Wirkner & Pass 2002, Edgecombe 2006, Rosenberg et al. 2006), molekulargenetischen (Giribet et al. 1999) und früheren kladistischen Merkmalsanalysen, die auf einer Kombination von morphologischen und molekularen Datensätzen beruhen (Edgecombe & Giribet 2002, 2004, Giribet & Edgecombe 2006), erfahren hat. Unter alleiniger Bezugnahme auf die Augen und die zwischen den Ommatidien angesiedelten, wenigzelligen Drüsen und *sensilla (micro)trichoidea* läßt sich nunmehr folgern, daß der letzte gemeinsame Vorfahr der Chilopoda Komplexaugen besaß, deren Ommatidien sich aus relativ wenigen Zellen ( $16 < n > 50$ ) zusammensetzten.

---

◀ **Abb. 20A-G.** Ommatidien von *Phryssonotus platycephalus* (Diplopoda: Penicillata) mit miniaturisierten Kristallkegeln. TEM. Verändert nach Müller et al. (2007). **A.** Portraitaufnahme von *P. platycephalus* (Kopf oben, Dorsalansicht). **B.** Linker Augenhügel mit 8 sichtbaren Ommatidien (von insgesamt 10-12). Frontolateralsicht). **C.** Longitudinalschnitt durch ein Ommatidium (*om*). Vom verkümmerten subcornealen Kegelkompartiment (*kk*) ist einer der drei distalen Kegelzellfortsätze (*kkf*) fast vollständig bis zum Soma am Augenbechergrund zu verfolgen. **D.** Schrägschnitt durch ein Ommatidium mit Anschnitten aller drei Kristallkegelkompartimente. **E.** Querschnitt durch die distale Retinula eines Ommatidiums mit 6 regulären (*drz*) und einer irregulären (*irdz*) Zelle(n). Die drei distalen Fortsätze der Kegelzellen verlaufen tangential zum Ommatidium und infraretinulär. **F.** Hoch vergrößerter Bereich um einen infraretinulären Kristallkegelfortsatz. Der Kegelfortsatz ist durch Mikrotubulibündel versteift. **G.** Longitudinalschnitt durch die mediobasale Region eines Ommatidiums. Lateral zur Durchbruchzone des retinulären Axonbündels (*rab*) werden verschiedene Kegelzellsomata (*kz*) mit dichtem Pigmentbesatz angetroffen.

*bm* basale Matrix; *co* Cornea; *drh* distales Rhabdom(er); *he* Haemolymphraum; *irdh* Rhabdomer der irregulären, distalen Retinulazelle; *om* Ommatidium; *ppz* primäre Pigmentzelle; *prz* proximale Retinulazelle; *trb* Trichobothrium mit basalem Haarbecher

Vier Kristallkegelzellen mit proximal verlagerten Kernregionen, von welchen sowohl distale als auch proximale Zytoplasmafortsätze ausgehen (1, 2), Kristallkegelkompartimente mit kontinuierlich-randständigem, osmiophilem Zytoplasmasaum (10), ein postembryonales Augewachstum *via* einer anterioren Proliferationszone (3), eine 2-Zelltypen-Retinula (5), pigmentierte Corneazellen („primäre Pigmentzellen“) als Produzenten bikonvexer Corneafazetten (6), eine schmale Hülle aus interommatidialen Pigmentzellen (7) interommatidiale Drüsen mit intermediären Zellen (8) und eine konstante Anzahl proximaler Retinulazellen (9) sind symplesiomorphe Merkmale und wurden aus dem Augengrundmuster der Mandibulata oder Myriapoda konserviert. Die Plesiomorphie der scutigeromorphen Komplexaugen zumindest im Bezug auf das Augengrundmuster der Euarthropoda wurde unter anderen schon von Dohle (1985) und Shear & Bonamo (1988) vermutet.

Als evolutive Neuheit der Chilopoda kann (11) die zumindest teilweise Gabelung der distalen Kristallkegelzellfortsätze angeführt werden (siehe Müller et al. 2003b). Durch die Aufgabelung der distalen Fortsätze ist eine Kegelzelle in der Lage, bis zu zwei Kegelkompartimente zu bilden. Innerhalb der Stammlinie der Scutigeromorpha wurde diese Art der Kegelbildung in den Ommatidien genauso wie etliche Grundmustermerkmale der frühen Mandibulataaugen beibehalten. Daher erscheint es durchaus zulässig, die rezenten Vertreter der Scutigeromorpha wegen ihrer recht ursprünglichen Ommatidienultrastruktur als lebende Fossilien zu bezeichnen.

Daß das spezielle Verzweigungssystem der Kegelzellfortsätze bereits innerhalb der Stammart der Chilopoda und nicht etwa erst von abgeleiteten Stammlinienvertretern der Scutigeromorpha ausgeprägt worden sein könnte, manifestiert sich am Beispiel des Fossilberichts. Die bislang frühesten Nachweise der Chilopoda gelangen aus Gesteinsschichten des Oberen Silur. Das in diesem Zusammenhang von Shear et al. (1998) und Anderson & Trevis (2003) beschriebene Taxon *Crussolum* erinnert in seinem Habitus sehr stark an die rezenten Scutigeromorpha. Deswegen scheint es legitim, anzunehmen, daß *Crussolum* über Komplexaugen mit *Scutigera*-ähnlichen Ommatidien verfügt haben könnte.

In der Nachbetrachtung vorheriger Abhandlungen von Paulus (1979, 2000, 2003), Spies (1981) und Borucki (1996) zur Augenevolution innerhalb der Chilopoda scheint nunmehr die morphologische Vereinbarkeit von notostigmophoren Komplexaugen bzw. Ommatidien und pleurostigmophoren Ozellenfeldern bzw. Lateralozellen noch weniger gegeben zu sein. Außer dem gemeinsamen Besitz einer 2-Zelltypen-Retinula (5) erscheint es kaum möglich, Feinstrukturmerkmale zu benennen, die eine chilopoden-spezifische Homologie der Ommatidien und Lateralozellen überzeugend begründen könnten. Das Vorkommen von distalen und proximalen Retinulazellen, so formal gesehen und ohne Spezifizierung, ist auch bei anderen Mandibulata, insbesondere den Hexapoda, bekannt und nach dem hier entwickelten Augenevolutionsmodell eher als Symplesiomorphie im Hinblick auf das Grundmuster der Mandibulata aufzufassen. Das Fehlen spezifischer morphologischer und ontogenetischer Übereinstimmungen (siehe Harzsch et al. 2007) erschwert die Findung schlüssiger Argumente, um Spekulationen von einer sicherlich theoretisch möglichen Neuentstehung von Lateralaugen innerhalb der Ahnenlinie der Pleurostigmophora zu widerlegen. Als leider recht schwaches Indiz für eine Homologie der Augentypen der Noto- und Pleurostigmophora könnte die gemeinsame Ausprägung rhabdomaler Photorezeptorzellen angeführt werden. Innerhalb der Euchelicerata und Hexapoda existieren zudem zahlreiche Fallbeispiele für Taxa, in deren Evolutionsgeschichte sich Lateralozellen von teilweise höchst aberranter Architektur aus konventionellen Ommatidien entwickelt haben. Stellvertretend für diesen Evolutionstrend sei hier die Ableitung der Lateralozellen der Arachnida aus *Limulus*-ähnlichen Ommatidien angeführt. Trotz gewichtiger Umbauten im arachniden Lateralozellus kommen in beiden Augentypen arhabdomerische (Retinula-)Zelltypen vor, welche als homologe Bindeglieder zwischen den Augen angesehen werden (exzentrische Zellen der Xiphosura: Fahrenbach 1969, 1975; arhabdomerische Zellen der Lateralozellen der Arachnida: u. a. Schliwa & Fleissner 1980, Spreitzer & Melzer 2003). Ein anderes Exempel

bietet das Auge des Hühnerfloh *Ceratophyllus gallinae* (Schrank, 1803), das in einzigartiger Weise vom Grundbauplan der Ommatidien der Tetracnata abweicht (Wachmann 1972).

Die Evolution becherartiger Augen mit teilweise epithelialen Retinulaformationen ereignete sich innerhalb der landlebenden Euarthropoda wahrscheinlich mehrfach unabhängig voneinander in Anpassung an eine nokturnale Lebensweise oder lichtschwache Habitate. Dabei wirkten ähnliche Selektionsbedingungen auf Teile des oder das gesamte Augenorgan(s) und verursachten vergleichbare funktionsmorphologische Modifikationen. Die Notwendigkeit, Objekte scharf zu sehen und Bewegungen zielgerichtet zu verfolgen, trat hinter den Zwang zurück, wenige verfügbare Photonen ohne Steuerungsverluste „einzufangen“ und damit die absolute Sensitivität des Auges zu erhöhen.

In den Komplexaugen der Crustacea und Hexapoda hängt das räumliche Auflösungsvermögen von der Anzahl und Durchmesser der Ommatidien, der Größe der (inter-)ommatidialen Öffnungswinkel, der spezifischen Rezeptionswinkel der einzelnen Retinulazellen sowie von der Helligkeit des Lebensraumes ab (u. a. Land & Nilsson 2002, Penzlin 2005). Die Effektivität der Sensitivität und des Auflösungsvermögens eines Komplexauges kann durch dynamische Anpassungen an natürliche Hell-Dunkel-Wechsel gesteigert werden. Dies ist einerseits über Pigmentwanderungsprozesse oder ähnliche subzelluläre Translokationen der Ommatidienkomponenten zu regeln, andererseits besteht die Möglichkeit einer subretinalen Verschaltung axonaler Fortsätze von Retinulazellen unterschiedlicher Ommatidien und Rezeptionswinkel („spatial summation“, siehe Aufsatz von Warrant 1999). In den Lateralozellen der Pleurostigmophora könnte der Effekt der „spatial summation“ über einen anderen Mechanismus realisiert worden sein. Hier bedingt die epitheliale bzw. vielschichtige Anordnung der Retinulazellen, daß so gut wie keine identischen Rezeptorwinkel bzw. Sehfelder erreicht werden. Somit erwirbt ein eigentlich auf die Optimierung der absoluten Sensitivität ausgelegter Augentypus sekundär auch eine Verbesserung des Formen- und Richtungssehens (siehe Nilsson & Kelber 2007). Dies würde den Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha und Scolopendromorpha eine besonders gute optische Orientierung während der Dämmerungsphasen ermöglichen. Leider fehlen generell noch vergleichende Untersuchungen zur subretinalen Verschaltung der Retinulaaxone, besonders im wichtigen Bereich um die *lamina ganglionaris*. Zumindest liegt eine unterstützende Beobachtung von Müller & Meyer-Rochow (2006a) vor, wonach die Retinulaaxone unterhalb der Lateralozellen von *Scolopendra* sektoral gebündelt werden.

Auch wenn noch nicht explizit durch physiologische Experimente belegt dürfte das Komplexauge der Scutigermorpha in ganz ähnlicher Weise für ein leistungsfähiges Formen-, Richtungs- und (vielleicht auch) Farbsehen geeignet sein. Das Komplexauge von *Scutigera* scheint für die Ausübung einer „spatial summation“ präadaptiert (Nilsson & Kelber 2007). Der weit nach proximal vorspringende Kristallkegel verdrängt die Rhabdomere der distalen Retinulazellen aus dem Ommatidienzentrum und verhindert dadurch, daß die Zellen identische Rezeptionswinkel aufweisen. Im *Scutigera*-Komplexauge wären also theoretisch beide oben beschriebene Strategien der „spatial summation“ erfolgreich durchführbar. In der Ahnenlinie der Pleurostigmophora könnte dann nur die Strategie der intraozellären Regulierung des Formen- und Richtungssehens fortentwickelt worden sein.

Wenn sich denn die teilweise stark disperiven Lateralozellen der Pleurostigmophora doch aus echten Ommatidien evolviert haben sollten, dann wird dies aber sehr wahrscheinlich nicht nach den von Paulus (1986, 2000) hypothetisierten Mechanismen einer Lateralozellenformation *via* Desintegration eines hexapoden-ähnlichen Komplexauges bzw. einer frühembryonalen Anlage locker formierter Protommatidien und deren anschließender Überformung zu unicornealen oder auch dioptrischen Becheraugensystemen geschehen sein (Harzsch et al. 2005, 2006, 2007). Die den Paulus'schen Konzepten zur Stemmata-Entstehung

bei den Holometabola zugrunde liegenden vergleichend-embryologischen Studien sind für die Diplopoda und Chilopoda zur Zeit nicht verfügbar. Eigene Untersuchungen zur postembryonalen Augenentwicklung bei den Diplopoden *Cylindroiulus truncorum* und *Archispirostreptus gigas* sowie den Chilopoden *Scutigera coleoptrata* und *Scolopendra oraniensis* belegen momentan lediglich qualitative Unterschiede zwischen den Scutigeromorpha einerseits (Bildung von Protommatidien an den Rändern des Komplexauges, einmalige Differenzierung, kein interkalares Wachstum) und den Chilognatha bzw. Pleurostigmophora andererseits (Bildung von jungen Augenbechern im Bereich der anterior-dorsalen Proliferationszone, interkalares Wachstum im Zuge der Häutungen) (Harzsch et al. 2006, 2007). Die Ähnlichkeiten der Wachstumsmuster der Lateralozellen der Chilognatha/Pleurostigmophora („row by row type“) mit denen der Ommatidien der Xiphosura (*Limulus polyphemus*) erklären Harzsch & Hafner (2006) und Harzsch et al. (2007) mit dem Wiederauftreten plesiomorpher, in der Ahnenlinie der Mandibulata bereits nicht mehr existenter postembryonaler Expressionsmuster. Die Reaktivierung plesiomorpher Gene wurde bereits mit dem Begriff „Kryptotypismus“ (Saller 1959) beschrieben und jüngst am Beispiel der Evolution von Ostracoden-Komplexaugen auch als „switchback evolution“ (Oakley 2003) bezeichnet. Alles in allem reicht die bisherige Grundlage feinstruktureller und entwicklungsbiologischer Daten nicht für eine sichere Beantwortung der Frage aus, ob es sich bei scutigeromorphen Ommatidien und pleurostigmophoren Lateralozellen um homologe Organe handelt.

Der letzte gemeinsame Vorfahr der Pleurostigmophora besaß mit hoher Wahrscheinlichkeit Lateralozellen im (12) Becherformat und (13) ohne Kristallkegel bzw. Conuszellen. In das Augengrundmuster dieses Taxons gehören ferner eine (14) asymmetrisch-bikonvexe, oberflächenskulpturierte Cornea (polygonales Muster, „scutes“ *sensu* Cals 1974), ein (15) flaches Corneagenepithel ohne Schirmpigmentausstattung, eine (16) in zahlreichen Horizontalschichten angeordnete distale Retinula mit primär zirkumapikalen Rhabdomeren (Mikrovilli kompakt, nicht ineinander verzahnt), eine (17) den Grund des Augenbeckers ausfüllende Lage proximaler Retinulazellen mit uni- oder bidirektionalen Rhabdomeren, welche stern-(speichen-) oder netzförmige Rhabdome produzieren (Mikrovilli kammartig arrangiert, ineinander verzahnt), ein (18) Saum unpigmentierter Hüllzellen um die Retinula (zirkumretinuläre Hüllzellen), eine (19) dünne und homogen organisierte basale Matrix und ein (20) subretinaler Plexus externer Pigmentzellen.

Da alle Spezies des nicht-lithobiiden Schwestertaxons innerhalb der Lithobiomorpha, der Henicopidae, entweder blind sind oder nur über ein Paar Lateralozellen verfügen (Edgecombe et al. 2002), ist es schwierig zu entscheiden, ob die Stammart der Pleurostigmophora bzw. der Lithobiomorpha über multi- oder uniozelläre Augen verfügte. Da viele Vertreter der Lithobiidae genauso wie innerhalb der Phylactometria die Craterostigmomorpha (*Craterostigmus tasmanianus*) und die Scolopendridae nur ein Lateralzellenpaar oder Ozellenfelder mit nur wenigen Punktaugen haben (Lewis 1981, Edgecombe 2004, Edgecombe & Giribet 2004), ist dem Prinzip der sparsamsten Erklärung zufolge eher davon auszugehen, daß die Augen der frühesten Pleurostigmophora uniozellär oder höchstens oligozellär organisiert waren. Neben evolutionsbiologischen Argumenten sprechen auch die kladistischen Analysen von Edgecombe & Giribet (2002, 2004 > siehe Fig. 14) für diese Annahme. Um das vorliegende Konzept zur Augentransformation innerhalb der Lithobiomorpha überzeugend zu stützen, wäre eine feinstrukturelle Untersuchung eines möglichst plesiomorphen Vetreters der Henicopidae notwendig. Diese Studie befindet sich zur Zeit noch im frühexperimentellem Stadium (Müller & Edgecombe in Vorb.). Erste Resultate zeigen aber zumindest die Existenz einer mehrschichtigen Retinula an.



Folgt man der obigen Annahme, dann sind die (21) multiozellären ( $n > 4$ ) Augen der Lithobiidae als eine Apomorphie dieses Taxons zu werten. Die Multiozellarität und die daraus resultierende Größenzunahme der Augenareale führte zu einer (22) dichten Staffelung der Lateralozellen unter Verknappung der interozellären Räume. Konstruktionsmorphologisch erforderte der Rückzug (oder die Nichtbildung) des externen Pigmentzellgürtels aus den interozellären Räumen die Evolution einer sekundären Schirmpigmenthülle. Analog den Selektionsdrücken, die bei den Scutigeromorpha zur Ausprägung der interommatidialen Pigmentzellen führte (Müller et al. 2003b), könnte es auch bei den Lithobiidae über eine Differenzierung der zirkumretinulären Hüllzellen zur Entstehung eines neuen Zelltyps gekommen sein, den (23) interozellären Hüllzellen mit temporär geschwollenem glatten ER. Die Optimierung des reflexiven Pigmentschilds wurde durch eine sekundäre Verlängerung der mitotischen Aktivität der interozellären Pigmentzellen erreicht.

Das Schwestertaxon der Lithobiomorpha, die Phylactometria (Craterostigmomorpha + Epimorpha (Scolopendromorpha + Geophilomorpha)), wird durch die hier ausgewerteten Augenmerkmale nur mäßig gestützt (Abb. 19). Ursache hierfür ist das teilweise Fehlen gewichtiger Strukturabweichungen vom pleurostigmophoren Augengrundmuster. Ein Vergleich der strukturell annähernd identischen Lateralozellen von *Eupolybothrus* und *Scolopendra* läßt vermuten, daß die frühen Augen der Pleurostigmophora in der Stammlinie der Phylactometria im Zuge der Vergrößerung der Körperlängen und der Ausdehnung der Linsendurchmesser strukturell lediglich leicht angepasst wurden. Der Besitz von (24) großen Lateralozellen mit kreisrund bis schief-ellipsoid geformten Cornea-Linsen und einer Ausstattung von mehreren tausend Zellen (darunter mehr als tausend Retinulazellen) ist somit als Apomorphie der Phylactometria zu interpretieren. Zusätzlich kann noch die Bildung von (25) proximalen Retinulazellen mit monodirektionalen Rhabdomeren (in der proximalen Retinulazellschicht randständig lokalisiert) angeführt werden. Letzteres Merkmal ist vermutlich auch eine Folge einer zunehmenden Plastizität der proximalen Retinulazellen innerhalb des Taxons Phylactometria. So bewirkten deutlich erhöhte Zellzahlen in Verbindung mit einer diffusen Netzformation des proximalen Rhabdoms und einem interkalaren Wachstum der Retinulae (cf. Harzsch et al. 2006, 2007) wahrscheinlich eine sukzessive „Reifung“ der proximalen Rhabdomere von außen nach innen. Neue, im Zuge mitotischer Teilungen an der Peripherie des Augenbeckers produzierte Retinulazellen verfügten zunächst nur über monodirektionale Rhabdomere, nach einem weiteren Wachstumsschub wurden die proximalen Retinulazellen vollständig reif und mit dann bidirektionalen Rhabdomeren Bestandteil des komplexen Netzhabdoms.

Die extrem desintegriert erscheinende Architektur der Lateralozellen der Craterostigmomorpha (*Craterostigmus tasmanianus*) unterstützt die phylogenetische Sonderrolle dieses Taxons (Abb. 19). Craterostigmomorphe Lateralozellen sind hoch komplex und in zahlreichen Strukturaspekten so einmalig abgewandelt, daß dieser Augentypus im Hinblick auf das Augengrundmuster der Phylactometria nur als sekundär gesehen werden kann (Müller & Meyer-Rochow 2006b). Kennzeichnend für den hohen Ableitungsgrad des *Craterostigmus*-Lateralozellus stehen folgende Apomorphien: ein (26) Augenbecher mit zwei distinkten Regionen (anterior ohne Cornea, posterior mit Cornea-Linse), (27) intraozelläre Drüsenorgane (mit Kanalzelle, intermediärer Zelle und Sekretzelle), (28) Retinulazellen zumindest teilweise vom inversen Typus, (29) distale Retinulazellen in chaotischvielschichtiger Formation und teilweise mit doppellappigen Apices (Bildung w-förmiger Rhabdomere), (30) distales Rhabdom irregulär verästelt und vertikal gegeneinander versetzt, (31) proximale Retinula als System dualer Photorezeptorzelleinheiten („dual cell units“), (32) Retinulaaxone nicht einheitlich peripher sondern gebündelt überall den Augenbecher

durchziehend und (33) Kernregionen der Hüllzellsomata am Rande des Augenbeckers in Keilformation.

Die obligatorische Blindheit der Geophilomorpha, der Cryptopidae (Scolopendromorpha) sowie der als Stammlinienvertreter der Epimorpha betrachteten Devonobiomorpha (siehe Lewis 1981, Shear & Bonamo 1988, Shear 1998) verleitet zur vermeintlich sparsamsten Schlußfolgerung, daß auch die Stammart der Epimorpha blind gewesen sein könnte. Gegen eine solche These spricht allerdings der sehr ähnliche, feinstrukturelle Aufbau der Lateralozellen von *Eupolybothrus* und *Scolopendra* (Müller & Meyer-Rochow 2006a, Müller & Rosenberg 2006). Die zahlreichen feinstrukturellen Übereinstimmungen können nur schwerlich als simples Resultat konvergenter Evolution abgetan werden. Edgecombe & Giribet (2004) gehen zudem auf der Basis ihrer aus morphologischen und molekularen Datensätzen kombinierten Analysen von einer Monophylie der Cryptopidae und einem sekundären Verlust der Sehfähigkeit innerhalb dieser Gruppe aus. Sollten allerdings gegenläufige Hypothesen zutreffen, die auf der Basis morphologischer Merkmale (z. B. Anzahl der Rumpfsegmente) für eine paraphylische Aufspaltung der Cryptopidae in Scolopocryptopidae und Cryptopidae *s. str.* plädieren (u. a. Schileyko 1992, 1996, Shelley 2002), wäre eine *conclusio sensu* Edgecombe & Giribet (2004) gerade unter der notwendigen Beachtung des Sparsamkeitsprinzips neu zu diskutieren.

In jedem Falle bleiben grundsätzliche Schwierigkeiten bestehen, retinale Apomorphien für die Epimorpha zu bestimmen, da bei divergierenden Merkmalszuständen (Blindheit bei Taxon A, Lateralozellenfelder nur vorhanden bei Taxon B) allenfalls spekuliert werden kann, ob zum Beispiel Augen beim letzten gemeinsamen Vorfahr zweier ranghoher Schwestertaxa ausgebildet waren und im weiteren Verlauf der Phylogenese bei einem Schwestertaxon reduziert wurden (Abb. 19).

Unter den rezenten Scolopendromorpha (Scolopendridae) finden sich die größten Hundertfüßer der Erde. Mit der Erhöhung der Körpergröße ging auch die Vergrößerung des Kopfes und zwangsläufigerweise auch die Steigerung der Durchmesser der Lateralozellen einher. Aus bisher unerfindlichen Gründen erfolgte innerhalb der Scolopendridae eine (34) eine Festlegung auf jeweils vier Lateralozellen in Rhomboidformation pro Stirnseite. Werden statt eines Augenpaares kleine Lateralozellenhaufen von bis zu vier Augen für das Grundmuster der Pleurostigmophora bzw. Phylactometria postuliert, verbliebe als evolutive Neuheit im Extremfall nur die typische Rhomboidformation der Skolopenderaugen. Als weitere sichere Apomorphie der Scolopendromorpha wird hier die (35) Differenzierung und Regionalisierung des corneagenen Epithels in stark abgeflachte proximale Zellen mit proximo-lateral aggregierten Kernregionen und kubische, disto-laterale Zellen mit spezifischen Cornea-Kohärenzstrukturen betrachtet. Um die weit auseinanderliegenden Augenbecher bildeten die externen Pigmentzelle und zirkumretinulären Hüllzellen eine (36) komplexe, disto-lateral verästelte, basale Matrix aus.

Der Verlust der Sehfähigkeit infolge der Reduktion der Lateralozellen ist wahrscheinlich nur innerhalb der Geophilomorpha ein singuläres Evolutionsereignis gewesen und erhält nur deswegen an dieser Stelle den Rang einer Apomorphie (37, siehe Abb. 19). Innerhalb zahlreicher Teiltaxa der Lithobiomorpha und Scolopendromorpha vollzog sich der (38) sekundäre Augenverlust wohl mehrfach unabhängig voneinander in Anpassung an extrem lichtschwache oder lichtferne Habitate (z. B. höhlenbewohnende Lithobiidae, Henicopidae und Scolopendridae) (Lewis 1981, Edgecombe et al. 2002, Edgecombe & Giribet 2004). Der sekundäre Augenverlust ist somit als homoplasches Merkmal für phylogenetische Betrachtungen von untergeordneter Bedeutung.

Die Struktur und Verteilung der neuen Augenmerkmale der Chilopoda unterstützen, noch ergänzt um den umfassenden morphologischen Datensatz von Edgecombe & Giribet (2004), das Konzept der Pleurostigmophora (u. a. Fahlander 1938, Dohle 1985, Borucki 1996, Edgecombe & Giribet 2002, 2004, Giribet & Edgecombe 2006). Alternative phylogenetische Hypothesen sind nach wie vor in der Diskussion, verlangen aber mehr konvergente bzw. regressive Evolutionsschritte bei den hier für homolog befundenen Zelltypen und zytoplasmatischen Substrukturen in den Ommatidien der Scutigeromorpha einerseits und den Lateralozellen der Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha und Scolopendromorpha andererseits. Dies widerspräche einmal mehr dem Prinzip der sparsamsten Erklärung der Augenevolution innerhalb der Myriapoda bzw. Chilopoda. Eine Akzeptanz des Anamorpha-Konzepts von Haase (1881) erfordert entweder die parallele Entwicklung von Lateralozellen ohne Kristallkegel und mehrschichtig-horizontal/epithelial arrangierter 2-Zelltypen-Retinalae in der Stammlinie der Lithobiomorpha und Phylactometria *sensu* Edgecombe & Giribet (2004) (*syn.*: Epimorpha, Borucki 1996). In umgekehrter Annahme müsste verlangt werden, daß die Ommatidien der Scutigeromorpha und Tetraconata mindestens zweimal unabhängig entstanden sind. Gegen die erste Ableitung spricht der komplexe und in weiten Teilen identische Aufbau der Lateralozellen von *Eupolybothrus fasciatus* (Lithobiidae) und *Scolopendra* (Scolopendridae) (siehe Müller & Meyer-Rochow 2006a und Müller & Rosenberg 2006), der mit dem alleinigen Hinweis auf Konvergenz nicht genügend plausibel erklärt werden kann. Gegen das zweite Erklärungsmodell spricht die wahrscheinliche Homologie des eukonen Kristallkegelapparates in den Ommatidien der Scutigeromorpha und Tetraconata (Müller et al. 2003a, Richter & Wirkner 2004, Giribet et al. 2005, Harzsch et al. 2007). Ähnliche Vorbehalte müssen gegen das Heteroterga-Konzept von Ax (1999) vorgebracht werden. Folgt man diesem System, müßten die Komplexaugen der dann hoch abgeleiteten Scutigeromorpha mit ihrer komplexen ommatidialen Architektur auf konvergentem Wege zu den Ommatidien der Crustacea und Hexapoda aus lateralozellen-ähnlichen Vorläuferorganen neu gebildet bzw. extrem umgebildet worden sein. Das System der Heteroterga wird auch durch (kladistische) Analysen weiterer morphologischer Merkmalskomplexe nicht bestätigt (u. a. Borucki 1996, Wirkner & Pass 2002, Edgecombe & Giribet 2002, 2004, Giribet & Edgecombe 2006, Rosenberg et al. 2006). Vielmehr folgt das Heteroterga-Modell dem morphologische Dogma, demzufolge Körper mit homonomer Segmentierung stets als ursprünglich zu betrachten seien.

### **Grundmuster der (Lateral-)Augen der Progoneata**

Innerhalb der Progoneata sind die Vertreter der Schwestergruppe der Dignatha, die Symphyla, sowie innerhalb der Dignatha sämtliche Repräsentanten der Schwestergruppe der Diplopoda, die Pauropoda, augenlos. Oberflächlich betrachtet dem Sparsamkeitsprinzip folgend, könnte unter der Annahme des allgemein bevorzugten Myriapoden-Progoneaten-Konzeptes (u. a. Edgecombe & Giribet 2002, 2004, Giribet et al. 2005, siehe Abb. 2G) von einem einmaligen Verlust der Sehfähigkeit bei der Stammart der Progonetata ausgegangen werden. Zahlreiche Übereinstimmungen in der Ommatidien-Feinstruktur bei den Penicillata (Diplopoda) und Scutigeromorpha (Chilopoda) - wie zum Beispiel Kristallkegelzellen mit proximal verlagerten Kernregionen, Zwei-Zelltypen-Retinula mit jeweils geschlossenen Rhabdomanteilen, primäre Pigmentzellen und interommatidiale Drüsen mit I-Zelle - sprechen dagegen dafür, daß die Evolution der Lateralozellen innerhalb der Progoneata bzw. Diplopoda in ähnlicher Weise wie innerhalb der Chilopoda kanalisiert worden ist (Harzsch et al. 2005 2007, Müller et al. 2007, cf. Paulus 1986, 2000, 2003). Darüber hinaus könnte die konvergente Evolution von Lateralozellen durch Transformationen einander homologer Ommatidien ihren Anfang genommen haben. Eine Neubildung lateraler Augen innerhalb der Stammlinie der Diplopoda unter Hervorbringung derart ähnlicher Komposite erscheint weniger überzeugend begründbar. Der Augenverlust bei den Symphyla und Pauropoda wäre analog der Geophilomorpha als sekundäre Evolutionsereignisse zu werten und blieben als zusätzliche Apomorphien innerhalb der jeweiligen Gruppen zu diskutieren (37). Spies (1981) unterstrich eine Analogie der Augenreduktion bei den Symphyla, Pauropoda, Protura, Diplura, Collembola, Zygentoma und etlichen Pleurostigmophora infolge des Rückzuges auf eine positive skototaktische Lebensweise. Ein weiteres Indiz für die Plausibilität dieser Interpretation liefert die Tatsache, daß gemäß aller konfliktierenden phylogenetischen Systeme *pro* bzw. *contra* Myriapoda zwar die Position der Symphyla sehr kontrovers diskutiert (siehe Abb. 2), die Rolle der Pauropoda als Schwestergruppe der Diplopoda jedoch

nicht angezweifelt wurde (u. a. Pocock 1893, Verhoeff 1902-25, Snodgrass 1938, Tiegs 1947, Dohle 1965, 1980, 1998, Sharov 1966, Boudreaux 1979, Kraus & Kraus 1994, Ax 1999, Richter & Wirkner 2004, Giribet et al. 2005). Apomorphien der Dignatha sind unter anderen der gemeinsame Besitz eines Gnathochilariums sowie das Vorkommen von Gonopori auf den Coxae des 2. Laufbeinpaars, die Verlagerung der trachealen Stigmen in den Sternalbereich der Segmente und die Präsenz eines immobilen, in der Eihülle verbleibenden Pupoidstadiums (s. o. und Dohle 1980, 1998, Richter & Wirkner 2004).

Eine einmaliger Verlust von Augen innerhalb der Progoneata läge nur dann vor, wenn die Symphyla und Pauropoda eine Schwestergruppenbeziehung eingingen. Diese wird neuerdings auch aus den Ergebnissen einer molekularsystematischen Arbeit abgeleitet (siehe 28S und 18S rDNA-Sequenzanalysen von Gai et al. 2005). Sollte sich in weiteren Analysen, zum Beispiel auf der Basis von EST-Sequenzen, eine derartige Konstellation bestätigen, dann wären die vermuteten Apomorphien der Myriapoda (Merkmale **9** und **10**, s. o.) mit höherer Wahrscheinlichkeit auch als gemeinsam abgeleitete Merkmale (Synapomorphien) der Chilopoda und einer Gruppierung aus Diplopoda + (Symphyla + Pauropoda) zu betrachten. Im konträren Annahmefall müsste der unwahrscheinliche Verlust von Lateralaugen an der Basis des Taxons Diplopoda + (Symphyla + Pauropoda) der völligen Neubildung von Ommatidien mit annähernd baugleichen Kristallkegeln in der Stammlinie der Diplopoda vorangegangen sein. „Motoren“ von Evolutionsprozessen, die zur völligen Reduzierung der Augen bei den Symphyla und Pauropoda geführt haben, könnten die permanente Besiedlung subterrestrischer Nischenräume, zwangsläufig verbunden mit dem Verlust jeglicher Körperpigmentierung, und die fortgeschrittene Miniaturisierung ihrer Körper (Körperlängen zwischen 2 und 8 mm) darstellen.

Innerhalb der Diplopoda behielten nur die sehr kleinen Penicillata Strukturmerkmale aus dem Ommatidien-Grundmuster der Mandibulata bzw. Myriapoda (Müller et al. 2007). Die basale Position im Kladus der Diplopoda, als Schwestergruppe zu allen anderen Diplopoda (Chilognatha) ist in allen ernsthaften diskutierten, phylogentischen Modellen allgemein anerkannt (vergl. u. a. Enghoff 1984, Sierwald et al. 2003, Giribet & Edgecombe 2006). Im Zusammenhang mit einer massiven Größenreduzierung des Körpers bzw. Kopfes wurde aus dem ehemals wohl „normalgroßen“ Komplexauge bei rezenten Penicillata ein miniaturisiertes Restgebilde mit modifizierten Ommatidien, die nur feinstrukturell enge Übereinstimmungen mit der Architektur der *Scutigera*-Ommatidien zeigen (Polyxenidae: Spies 1981, Paulus 2000; Synxenidae: siehe Abb 20 > Müller et al. 2007). Im Gegensatz zu den Chilopoda, die bezüglich des Besitzes richtiger Komplexaugen mit den Scutigermorpha über „lebende Fossilien“ verfügen, weisen bei den Diplopoda nur noch ausgestorbene Vertreter darauf hin, daß Komplexaugen - mit wahrscheinlich *Scutigera*-ähnlichen Ommatidien – Grundmustermerkmale gewesen sein könnten (cf. Siewing 1960, Kraus 1974, Shear 1998). Plesiomorphien des miniaturisierten Penicillaten-Komplexauges sind demzufolge Ommatidien mit Kristallkegel, Kristallkegelzellen mit proximal versenkten Kernebenen, bikonvexer Cornea mit oberflächlicher Nanostruktur, pigmentierten Corneazellen, 2-Zelltypen-Retinula (mit axial geschlossenem Doppelschichten-Rhabdom aus kompakten Rhabdomeren) und interommatidialen Drüsen mit I-Zelle(n). Vom Grundmuster abgewandelte bzw. neu erworbene/reduzierte Strukturen sind **(39)** 5-12 Restommatidien von sehr kleinem Durchmesser (ca. 20 µm) und becherartigem Grundriß, **(40)** stark asymmetrisch-bikonvexe Cornealinsen mit riffelartiger (*Phryssonotus*) oder ohne (*Polyxenus*) Nanostruktur, **(41)** pigmentierte Corneazellen mit proximal verlagerten Kernebenen, ein **(42)** verkümmerter, dreiteiliger Kristallkegel (von drei Conuszellen gebildet), eine **(43)** reduzierte Anzahl distaler (n = 5-7) und proximaler (n = 3) Retinulazellen, der **(44)** Verlust des Mantels aus interommatidialen Pigmentzellen und **(45)** die subommatidiale Umgürtung durch pigmentierte Epidermalzellen.



Der Evolution der Lateralozellen der Chilopoda könnten sehr ähnliche Mechanismen wie bei der Entwicklung der typengleichen Punktaugen der Pleurostigmophora zugrunde gelegen haben (siehe obiges Kapitel). Auch hier ist ein Homologienachweis zwischen den verkümmerten Ommatidien der Penicillata und den Lateralozellen der Chilognatha kaum überzeugend zu führen. Verglichen mit der stark abweichenden Feinstruktur der notostigmophoren Ommatidien und pleurostigmophoren Lateralozellen weisen die Restommatidien von *Polyxenus* bzw. *Phryssonotus* und die Lateralozellen der Glomerida und Juliformia ebenfalls gewichtige Bauunterschiede auf (Bedini 1970, Spies 1981, Paulus 2000, Müller et al. 2007). Diese Strukturdivergenzen scheinen aber weniger zahlreich als zwischen *Scutigera*-Ommatidien und Pleurostigmophora-Lateralozellen gefunden. Daher muß analog zu den Chilopoda kritisch diskutiert werden, ob die Lateralozellen der Chilognatha Abwandlungsprodukte aus Myriapoda- bzw. Mandibulata-Ommatidien darstellen, mit zumindest dem Penicillata-Typus ähnlichen Augen als evolutiven Vorläufer (*sensu* Spies 1981). In Konvergenz zu den Lateralozellen der Arachnida und Pleurostigmophora könnten chilognathe Lateralozellen aber auch völlig neu gebildet worden sein. In Anlehnung an das Paulus'sche (1986) Evolutionsszenario zur Bildung von Fusionsstemmata bei holometabolen Insekten wurde der chilognathe Lateralozellus („ocellus“) entweder als Fusionsprodukt aus Ommatidien („merging product of several ommatidia“) oder transformierte Struktur aus ommatidialen Elementen („as the result of multiplication and rearrangement of former ommatidial elements“ p. 258) interpretiert. Kraus (1998, 2003) stellte stemmata-ähnliche Augen in das Grundmuster der Chilognatha, als Resultat einer Transformation von Komplexaugen. Die postembryonale Augenentwicklung von *Archispirostreptus* (Archispirostrepsida) und *Cylindroiulus* (Juliformia) ähnelt den bei Scolopendromorphen beobachteten Mustern (Harzsch et al. 2007). Das interkalare Wachstum der Lateralozellen rekapituliert plesiomorphe Muster der Xiphosura (Chelicerata) und Trilobita. Stemmata-ähnliche Augen werden nicht angelegt.

Die infolge der Miniaturisierung ihrer Körper festzustellende Überformung der *Polyxenus*- bzw. *Phryssonotus*-Ommatidien erschwert die Diskussion, da nicht unbedingt davon ausgegangen werden kann, daß sich die Chilognatha bzw. deren Lateralozellen aus miniaturisierten Formen entwickelt haben. Der Ursprung der Lateralozellen der Chilognatha liegt somit eher bei paläozoischen Diplopoda mit großen Komplexaugen wie etwa den †Euphoberiida (z. B. †*Myriacanthorpestes*, †*Euphoberia*), †*Kampecaris*, basale Stammlinienvertreter der Juliformia oder möglicherweise auch den riesenhaften †Arthropleurida aus dem Devon (†*Eoarthropleura*) bzw. Karbon (†*Arthropleura*) (u. a. Stormer 1976; Kraus 1974; Burke 1979; Boudreaux 1979, p. 75). Trotz des offensichtlichen Fehlens einer Diploidie, werden die Arthropleurida von Kraus & Brauckmann (2003) und Kraus (2005) auch wegen des gemeinsamen Besitzes einer nicht kalk-inkrustierten Cuticula und „trilobitoiden“ Dorsalplatten aus Syntergiten und Pleuralfalten als mögliche Schwestergruppe der Pselaphognatha angesehen, vereinigt im Taxon Penicillata. Auch wenn Kraus & Brauckmann (2003) die Existenz von Komplexaugen bei den Arthropleurida als nicht zuverlässig bewiesen ansehen (fehlende Fossilbelege mit Kopf), werden diese doch in einigen Modellrekonstruktionen zugefügt (vergl. u. a. Schneider & Werneburg 1998 Abb. 15 und *Arthropleura*-Modell der Technischen Universität Bergakademie zu Freiberg, link: [www.geo.tu-freiberg.de/palaeo/workshop/index.html](http://www.geo.tu-freiberg.de/palaeo/workshop/index.html)).

Basierend auf einem Vergleich der Beschreibungen von Grenacher (1880), Bedini (1970) und Spies (1981), wurden in der Stammlinie der Chilognatha Lateralozellen mit folgendem Strukturmerkmalen evolviert: **(12)** eine becherartiger Augenkörper (im Mediosagittalschnitt), **(13)** ohne Kristallkegel bzw. Conuszellen, **(46)** eine asymmetrisch-bikonvexe Cornea ohne erkennbare Oberflächenskulpturierung, **(47)** ein flaches Corneagenepithel mit deutlicher Schirmpigmentierung, **(48)** in zahlreichen Horizontalschichten angeordnete Retinula mit nur

einem Zelltyp und meist orthogonalen Rhabdomeren (Mikrovilli kompakt, nicht ineinander verzahnt) und (49) ein Saum pigmentierter Hüllzellen um die Retinula. Die Merkmale 12 und 13 sind in gleicher Weise bei den Lateralozellen der Pleurostigmophora realisiert (s. o.). Die Merkmale 46-49 korrespondieren strukturell mit den Merkmalen 14-16 und 18 des Augengrundmusters der Pleurostigmophora (s. o.). Der offensichtliche Parallelismus führte hier jedoch nicht zu einer 100%igen Übereinstimmung der ozellären Feinstruktur, so daß hier höhere Ordnungszahlen zu wählen waren. Partielle Nichtübereinstimmungen, im Besonderen die Pigmentierung der Corneazellen und Hüllzellen in den Augen der Chilognatha, könnten mit einer im Vergleich zu den Pleurostigmophora nicht ganz so stark ausgeprägten Photophobie bzw. Nokturnalität erklärt werden. Das angebliche Fehlen einer 2-Zelltypen-Retinula ist im Hinblick auf ihre flächendeckende Verbreitung innerhalb der Mandibula (siehe Paulus 1979, Müller et al. 2003b, Müller & Rosenberg 2006) noch kritisch zu prüfen, zumal die semischematischen Rekonstruktionszeichnungen von Spies (1981) zumindest für einige Taxa (*Craspedosoma*, *Polyzonium*) das Vorhandensein einer stärker pigmentierten proximalen Retinula anzeigen.

Wieviele Lateralozellen pro Kopfseite als ursprünglich zu werten sind, ist nach der momentanen Datenlage nicht zuverlässig zu rekonstruieren. Innerhalb der rezenten Teiltaxa der Chilognatha sind Ozellenfelder mit unterschiedlicher Augenanzahl und –akkumulation zu beobachten (siehe Zusammenfassung von Spies 1981, p. 255-56). Da der Besitz weniger, dem äußeren Erscheinungsbild nach den Lateralozellen rezenter Chilognatha ähnelnden Augen schon bei Doppelfüßervorfahren des Unteren Karbons (z. B. der Pentazonide †*Amynilypses*: siehe Abb. 16.2. in Shear 1998) anzunehmen ist, könnte es im Panmonophylum Chilognatha durchaus zu einer einmaligen Reduktion/Transformation von Ommatidien gekommen sein. Träfe dies zu, wäre dieser Grundzustand in vielen rezenten Gruppen entweder konserviert oder nur geringfügig abgewandelt (z. B. Glomerida, Blaniulinae, Trachysomidae, Opisthandria: Plesiocerata, Juliformia, siehe Spies 1981 und Hopkin & Read 1992 p. 89). Viele Vertreter aus eher abgeleiteten Teiltaxa (Juliformia, Archispirostrepsida) hätten dann unabhängig voneinander die Anzahl der Lateralozellen vermehrt und über deren Aggregation funktionelle Charakteristika von Komplexaugen (u. a. Überlappung der Sehfelder) sekundär zurückerlangt. Im Extremfall werden Lateralozellenfelder mit bis zu 90 dicht gepackten Augen gefunden (Archispirostrepsida: *Dendrostreptus macracanthus*: siehe Enghoff 1990). Die Evolution von Lateralozellen mit mehrschichtigen Retinulae dürfte im Zusammenhang mit der Notwendigkeit gestanden haben, neben dem räumlichen Sehvermögen auch die absolute Sensitivität zu steigern. Leider gibt es im Gegensatz zu den Lateralozellen der Pleurostigmophora hier keine Hinweise auf die Entwicklung eines Tapetums, welches die Effektivität des Lichteinfangs im Augenbecher bzw. des Schutzes vor contra-axialem Streulicht erheblich steigert (cf. Land 1972). Die Hüllzellen („covering cells“) der Glomerida, Colobognatha und Nematophora sind wohl eher mit absorbierenden statt reflektierenden Pigmentgranula ausgestattet (Bedini 1970, Spies 1981). Da Untersuchungen zur vergleichenden Photophysiologie chilognather Lateralozellen noch völlig fehlen, bleiben auch Rekonstruktionsversuche auf funktioneller Ebene höchst spekulativ und sind deswegen als wenig verlässlich abzulehnen.

### **Grundmuster der Lateralaugen der Tetraconata**

Die Zelltypen und die allgemeine Zellanordnung in den Ommatidien der Mandibulata wurden in den Ahnenlinien der Crustacea und Hexapoda weitgehend konserviert. Dazu gehören zirkulär um die optische Achse angeordnete Corneazellen (primäre Pigmentzellen), eukone Kegelzellen, Retinulazellen verteilt auf zwei Ebenen, interommatidiale Pigmentzellen und wahrscheinlich auch interommatidiale Drüsen. Das Ursprungsauge an der Basis der Mandibulata und damit auch das Ausgangsorgan der Evolution des Tetraconata-Auges hatte

wahrscheinlich Ommatidien von *Scutigera*-ähnlicher Architektur (s. o. und Harzsch et al. 2007). Die Ommatidien der Tetracoconata sind charakterisiert durch eine allgemeine Größenverringernug und durch eine Reduktion der Zellzahlen aller beteiligten Zelltypen. Resultat dieser Entwicklung waren stereotype Photorezeptoreinheiten mit konstantem Zellsatz. Basierend auf dem Aufbau der Ommatidien sind somit als Apomorphien der Tetracoconata zu werten: (50) zwei pigmentierte Corneagenzellen (syn. „primäre Pigmentzellen“ der Hexapoda), (51) vier Euconuszellen mit distaler Kernebene und proximalen Zytoplasmafortsätze in streng determinierter infraretinulärer Anordnung, (52) Präsenz von acht Retinulazellen, (53) Reduzierung der Doppelschichten-Retinula (nicht zwangsläufig der 2-Zelltypen-Retinula!) und die (54) Präsenz von zwei oder sechs interommatidialen Pigmentzellen. Der (55) Verlust von Pigmentgranula in den jeweils zwei Corneagenzellen der Crustacea wird hier als sekundär eingestuft und kann als zusätzliche Apomorphie dieser Gruppe verwendet werden.

Der Begriff der Tetracoconata erscheint nunmehr ungünstig gewählt, um ein Schwestergruppenverhältnis Crustacea + Hexapoda zu begründen, da auch die Ommatidien der Scutigeraomorpha fast immer über vier eukone Kegelzellen verfügen, wenn auch in anderer Anordnung (Müller et al. 2003b, Richter & Wirkner 2004, Bitsch & Bitsch 2005). Die Besonderheit des Kristallkegelapparates der Tetracoconata liegt vielmehr in der spezifischen Lage der Nucleus-Ebene und des Verlaufs der proximalen Kegelzellfortsätze (s. o.). Wenn Feinstrukturmerkmale der Augen hier weiter namensgebend sein sollen, ist eine Modifikation des Namens Tetracoconata dringend zu empfehlen. Bis dahin sollte eventuell auf das bereits existente Synonym Pancrustacea zurückgegriffen werden.

Wie Müller et al. (2003b) einräumen, steht die bei *Scutigera* nachgewiesene Existenz von vier Euconuszellen weder im unmittelbaren Widerspruch zum Konzept der Pancrustacea/Tetracoconata noch steht es der Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses von Myriapoda und Hexapoda (Atelocerata bzw. Tracheata-Konzept, siehe obiges Sonderkapitel) bzw. Progoneata und Hexapoda (Labiophora-Konzept, siehe obiges Sonderkapitel) entgegen. Vor dem Hintergrund einer einmaligen Evolution von z. B. Tracheen, ektodermalen Malpighischen Gefäßen und Postantennalorganen wären alle oben genannten Apomorphien 50-55 für das Taxon Pancrustacea/Tetracoconata bereits in das Grundmuster der Mandibulata einzuordnen. Die dann auf der phylogenetischen Ebene der Atelocerata/Tracheata als plesiomorph zu wertende Reduzierung der Anzahl der ommatidialen Zellen, die Komplexität des akzessorischen Pigmentzellapparates sowie die z. T. hochspezifischen Formen der Ommatidogenese müßten dann einmalig innerhalb der Stammlinie der Myriapoda oder alternativ mehrmals unabhängig voneinander in den Stammlinien der Chilopoda und Progoneata zuerst teilweise und schließlich vollkommen „aufgegeben“ worden sein. Harzsch et al. (2007) bezweifeln die Plausibilität eines derartigen Entwicklungsszenarios, da hier ein wahrscheinlich hochvariables-ungeordnetes, zellreiches Ommatidiensystem (Grundmuster der Euarthropoda) zuerst vereinfacht und hochkomplex modifiziert worden sein muss (Grundmuster der Mandibulata), um es dann in einer weiteren Evolutionsstufe (Ebene der Myriapoda) wieder kryptotypisch abzuwandeln. Nach Harzsch et al. (2007) kann die Lesrichtung der ommatidialen Evolution von hochvariabel-ungeordneten (cf. *Limulus*-Ommatidium) über teilweise variabel-geordneten (cf. *Scutigera*-Ommatidium) zu hochkomplex-geordneten (Tetracoconata-Ommatidium) Systemen erfolgen. Als Grundvoraussetzung für diese Lesrichtung der Augenmerkmale gilt die Akzeptanz des Pancrustacea/Tetracoconata-Konzepts. Der Meinung des Verfassers nach ist das hochgeordnete, zellzahlreduzierte aber zelltypkomplexere Ommatidium auch im Sinne der Dollo'schen Regel als evolutiv nicht so beliebig abwandelbares Organ aufzufassen. Schon Meinertzhagen (1991) betonte die konservative Natur bestimmter Zelltypen im Ommatidium der Mandibulata.

Den einmaligen Verlust der corneagenen Pigmentgranula als weitere Apomorphie der Crustacea zu betrachten, hat nur Bestand in Verbindung mit der Annahme, daß die Crustacea eine monophyletische Gruppe bilden. Diese Monophylie wird jedoch von einigen molekularsystematischen Analysen nicht bestätigt (u. a. Nilsson & Osorio 1998, Giribet & Ribera 2000, Nardi et al. 2003, Babbitt & Patel 2005). Im Falle einer Paraphylie der Crustacea wäre von mindestens zwei konvergenten Verlustereignissen bei den Entomostraca und Malacostraca auszugehen. Da pigmentlose Corneagenzellen auch bei weiteren euarthropoden Taxa gefunden werden (wie z. B. den Pleurostigmophora) und darüber hinaus keine groben strukturellen Modifikationen festzustellen sind (Reduzierung auf zwei Corneagenzellen pro Ommatidium, Lage der Nuclei distal über der Kegelmatrix), erscheint der evolutive Aufwand einer völligen Reduktion des corneagenen Schirmpigments relativ gering.

## Literaturverzeichnis

- Adensamer T. 1894a. Ueber das Auge von *Scutigera coleoptrata*. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* **43**: 8-9.
- Adensamer T. 1894b. Zur Kenntnis der Anatomie und Histologie von *Scutigera coleoptrata*. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* **43**: 573-578.
- Adouette A & Philippe H. 1993. The major lines of metazoan evolution: summary of traditional evidence and lessons from ribosomal RNA sequence analysis. *Experientia (Supplement)* **63**: 1-30.
- Aepli F, Labhart T & Meyer EP. 1985. Structural specializations of the cornea and retina at the dorsal rim of the compound eye in hymenopteran insects. *Cell & Tissue Research* **239**: 19-24.
- Anderson DT. 1979. Embryos, fate maps, and the phylogeny of arthropods. In: Gupta AP (Hrsg.), *Arthropod phylogeny*: 59-105, Van Nostrand Reinhold, New York.
- Anderson LI & Trevin NH. 2003. An Early Devonian arthropod fauna from the Windyfield Cherts, Aberdeenshire, Scotland. *Palaeontology* **46**: 457-509.
- Andersson A. 1979. Cerebral sensory organs in ostracodes (Crustacea). Dissertationsschrift, Universität Lund, 114 p.
- Andersson A, Hallberg E & Johnson S-B. 1978. The fine structure of the compound eye of *Tanais cavolinii* Milne-Edwards (Crustacea, Tanaidacea). *Acta Zoologica (Stockholm)* **59**: 49-55.
- Andersson G. 1976. Post-embryonic development of *Lithobius forficatus* (L.), (Chilopoda: Lithobiidae). *Entomologica scandinavica (Lund University)* **7**: 161-168.
- Andersson G. 1979. Taxonomical studies on the post-embryonic development in *Lithobius*, with a brief comparison with *Lamyctes* (Chilopoda: Lithobiomorpha). Dissertationsschrift der Universität Lund (Faculty of Natural Sciences), 49 p.
- Arikawa K, Kawamata K, Suzuki T & Eguchi E. 1987. Daily changes of structure, function and rhodopsin content in the compound eye of the crab *Hemigrapsus sanguineus*. *Journal of Comparative Physiology A* **161**: 161-174.
- Attems C. 1926. Chilopoda. In: Kükenthal W & Krumbach K (Hrsg.), *Handbuch der Zoologie* 4 (Myriopoda): 239-402, Verlag Walter de Gruyter & Co, Berlin Leipzig.
- Attems C. 1930. Myriapoda 2. Scolopendromorpha. In: Schulze FE & Kükenthal W (Hrsg.), *Das Tierreich – 54. Band*: 1-388, Verlag Walter de Gruyter & Co, Berlin Leipzig.
- Averof M & Akam M. 1995. Insect-crustacean relationships: insights from comparative developmental and molecular studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society (London) B* **256**: 183-235.
- Ax P. 1984. *Das Phylogenetische System: Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 349 p.
- Ax P. 1999. *Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der Phylogenetischen Systematik*. Verlag Gustav Fischer, Stuttgart Jena, 384 p.
- Babbitt CC & Patel NH. 2005. Relationships within the Pancrustacea: examining the influence of additional malacostracan 18S and 28S rDNA. In: Koenemann S & Jenner R (Hrsg.), *Crustacean and arthropod relationships*: 275-293, CRC Press, Taylor & Francis Book Incorporation, New York.
- Bacetti B & Bedini C. 1964. Research on the structure and physiology of the eyes of a lycosid spider. I. Microscopic and ultramicroscopic structure. *Archives Italiennes de Biologie* **102**: 97-122.
- Bacetti B & Dallai R. 1978. The evolution of myriapod spermatozoa. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **21-22**: 203-217.



- Baker GT. 1988. Ultrastructure of the lateral eye of *Protzia constans* (Marshall) (Acari: Hydryphantidae). *Bollettino di Zoologia* **3**: 133-137.
- Ball EE. 1977. Fine structure of the compound eyes of the midwater amphipod *Phronima* in relation to behaviour and habitat. *Tissue & Cell* **9**: 521-536.
- Ballard JWO, Olsen GJ, Faith DP, Odgers WA, Rowell DM & Atkinson PW. 1992. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. *Science* **258**: 1345-1348.
- Barra JA. 1971. Les photorécepteurs des collemboles, étude ultrastructurale. I. L'appareil dioptrique. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **117**: 322-353.
- Barth FG. 2001. Sinne und Verhalten. Aus dem Leben einer Spinne. Springer Verlag, Berlin, 424 p.
- Barth FG, Nakagawa T & Eguchi E. 1993. Vision in the ctenid spider *Cupiennius salei*: spectral range and absolute sensitivity (ERG). *Journal of Experimental Biology* **181**: 63-79.
- Bauer K. 1955. Sinnesökologische Untersuchungen an *Lithobius forficatus*. *Zoologische Jahrbücher (Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere)* **65**: 237-356.
- Baumann O & Lautenschläger B. 1994. The role of actin filaments in the organization of the endoplasmic reticulum in honeybee photoreceptor cells. *Cell Tissue Research* **278**: 419-432.
- Bähr R. 1967. Elektrophysiologische Untersuchungen an den Ozellen von *Lithobius forficatus* L.. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **55**: 70-102.
- Bähr R. 1971. Die Ultrastruktur der Photorezeptoren von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda: Lithobiidae). *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **116**: 70-93.
- Bähr R. 1972. Licht- und dunkeladaptive Änderungen der Sehzellen von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda: Lithobiidae). *Cytobiologie* **6**: 214-233.
- Bähr R. 1974. Contribution to the morphology of chilopod eyes. *Symposium Zoological Society London* **32**: 388-404.
- Bedini C. 1967. Sulla ultrastruttura degli occhi dei Chilopodi. *Bollettino di Zoologia* **34**: 91.
- Bedini C. 1968. The ultrastructure of the eye of a centipede *Polybothrus fasciatus* (Newport). *Monitore Zoologico Italiano (N.S.)* **2**: 31-47.
- Bedini C. 1970. The fine structure of the eye in *Glomeris* (Diplopoda). *Monitore Zoologico Italiano (N.S.)* **4**: 201-219.
- Bellmann H. 1997. Kosmos-Atlas Spinnentiere Europas. Franckh-Kosmos Verlags GmbH & Co., Stuttgart, 304 p.
- Bergström J. 1979. Morphology of fossil arthropods as a guide to phylogenetic relationships. In: Gupta AP (Hrsg.), *Arthropod Phylogeny*: 3-56, Van Nostrand Reinhold, New York.
- Bergström J. 1980. Morphology and systematics of early arthropods. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **23**: 7-42.
- Bergström J. 1992. The oldest arthropods and the origin of the Crustacea. *Acta Zoologica (Stockholm)* **73**: 287-291.
- Bergström J & Hou X. 1998. Chengjiang arthropods and their bearing on early arthropod evolution. In: Edgecombe GD (Hrsg.), *Arthropod fossils and phylogeny*: 151-184, Columbia University Press, New York.
- Bernard CG, Gemne G & Sällström J. 1970. Comparative ultrastructure of corneal surface topography in insects with aspects on phylogenesis and function. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **67**: 1-25.
- Bitsch C & Bitsch J. 2005. Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. In: Koenemann S & Jenner R (Hrsg.), *Crustacean and arthropod relationships*: 185-214, CRC Press, Taylor & Francis Book Incorporation, New York.

- Bitsch J & Palévody C. 1976. Ultrastructure des glandes vésiculaires des Machilidae (Insecta, Thysanura); présence des cellules ciliaires associés aux cellules glandulaires. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* **117**: 141-168.
- Blest AD. 1985. V. The fine structure of spider photoreceptors in relation to function. In: Barth FG (Hrsg.), *Neurobiology of arachnids*: 79-102, Springer Verlag, Berlin.
- Blest AD & Carter M. 1987. Morphogenesis of a tiered principal retina and the evolution of jumping spiders. *Nature* **328**: 152-155.
- Blest AD & Sigmund C. 1985. The cytoskeletal architecture of interdigitated microvilli in the photoreceptors of some nocturnal spiders. *Protoplasma* **125**: 153-161.
- Blower JG. 1970. The millipedes of a Cheshire wood. *Journal of Zoology* **160**: 455-496.
- Bollmann CH. 1893. The Myriapoda of North America. *Bulletin of the United States National Museum (Smithsonian Institution Washington)* **46**: 1-210.
- Borucki H. 1996. Evolution und phylogenetisches System der Chilopoda. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **35**: 95-226.
- Boudreaux HB. 1979. *Arthropod phylogeny with special reference to insects*. John Wiley & Sons, New York, 320 p.
- Brammer JD. 1970. The ultrastructure of the compound eye of a mosquito *Aedes aegyptii* L. *Journal of Experimental Zoology* **175**: 181-196.
- Brammer JD & White RH. 1969. Vitamin A deficiency: Effect on mosquito eye ultrastructure. *Science* **163**: 821-823.
- Brandenburg J. 1960. Die Feinstruktur des Seitenauges von *Lepisma saccharina* (Thysanura). *Zoologische Beiträge (N.F.)* **5**: 291-300.
- Brandt JF. 1841. Recueil de mémoires relatifs à l'ordre des Insectes Myriapodes. Extrait du Bulletin scientifique de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg : X-IX. Petersburg, Leipzig, 189 p.
- Brusca RC & Brusca GJ. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts, 922 p.
- Burghause FMHR. 1979. Die strukturelle Spezialisierung des dorsalen Augenteils der Grillen (Orthoptera, Grylloidea). *Zoologische Jahrbücher (Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere)* **83**: 502-525.
- Burke JJ. 1979. A new millipede genus, *Myriacanthepestes* (Diplopoda, Archipolypoda) and a new species, *Myriacanthepestes bradebirksi*, from the English coal measures. *Kirtlandia* **30**: 1-23.
- Burton PR & Stockhammer KA. 1969. Electron microscopic studies of the compound eye of the toadbug, *Gelastocoris oculatus*. *Journal of Morphology* **127**: 233-258.
- Butler L, Roppel R & Zeigler J. 1970. Post emergence maturation of the eye of the adult Black Carpet Beetle, *Attagenus megatoma* (Fab.): an electron microscope study. *Journal of Morphology* **130**: 103-128.
- Buschbeck EK. 2005. The compound lens eye of Strepsiptera: morphological development of larvae and pupae. *Arthropod Structure & Development* **34**: 315-326.
- Cals P. 1974. Mise en évidence, par la microscope électronique à balayage, de champs morphogénétiques polarisés, exprimés par les cellules épidermiques normales dans l'appendice locomoteur des Arthropodes: *Tylos latreilli* (Audouin) (Crustacé, Isopode) et *Periplaneta americana* (L.) (Insecte, Dictyoptère). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris (Sér. D)* **279**: 663-666.
- Carlson SD & Chi C. 1979. The functional morphology of the insect photoreceptor. *Annual Reviews of Entomology* **24**: 379-416.
- Carlson SD, Saint Marie RL & Chi C. 1984. The photoreceptor cells. In: King RC & Akai H. (Hrsg.), *Insect ultrastructure*, Vol. 2: 397-433, Plenum Press, New York London.
- Caveney S. 1986. The phylogenetic significance of ommatidium structure in the compound eyes of polyphagan beetles. *Canadian Journal of Zoology* **64**: 1787-1819.
- Clarkson ENK. 1979. The visual system of trilobites. *Palaeontology* **22**: 1-22.

- Cloarec A. 1984. Development of the compound eyes of the water stick insect, *Ranatra linearis*. *Physiological Entomology* **9**: 253-262.
- Condé B. 1969. Essai sur l'évolution des Diplopodes Pénicillates. *Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle Paris (Supplement 2)* **24**: 113-114.
- Cook CE, Smith LM, Telford MJ, Bastianello A & Akam M. 2001. *Hox* genes and the phylogeny of the arthropods. *Current Biology* **11**: 759-763.
- Crabill RE Jr. 1959. Notes on *Mecistocephalus* in the Americas, with a redescription of *Mecistocephalus guildingii* Newport (Chilopoda: Geophilomorpha: Mecistocephalidae). *Journal of the Washington Academy of Science* **49**: 188-192.
- Crabill RE Jr. 1960. A new *Nuevobius*, with a review of the genus (Chilopoda: Lithobiomorpha: Lithobiidae). *Bulletin of the Brooklynnean Entomological Society* **55**: 121-133.
- Dahl E. 1951. On lenses and sensory hairs in the cornea of some crustacean orders. *Arkiv för Zoologi (2. Serie)* **2**: 535-549.
- Debaisieux P. 1944. Les yeux des Crustacées: structures, développement, réactions à l'éclaircissement. *Cellule* **50**: 5-122.
- Demoll R. 1914. Die Augen von *Limulus*. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **38**: 443-464.
- Deutsch JS. 2001. Are Hexapoda members of the Crustacea? Evidence from comparative developmental genetics. In: Deuve T (Hrsg.), Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 41-49, Paris.
- Deuve T. 2001. The epineural field in hexapods. In: Deuve T (Hrsg.), Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 195-231, Paris.
- Dohle W. 1965. Über die Stellung der Diplopoden im System. *Zoologischer Anzeiger (Supplement)* **28**: 597-606.
- Dohle W. 1980. Sind die Myriapoden eine monophyletische Gruppe? Eine Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen der Antennaten. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **23**: 45-104.
- Dohle W. 1985. Phylogenetic pathways in Chilopoda. *Bijdragen tot de Dierkunde* **55**: 55-66.
- Dohle W. 1988. Myriapoda and the ancestry of insects. Manchester Polytechnic, Manchester, 28 p.
- Dohle W. 1990. Some observations on morphology and affinities of *Craterostigma tasmanianus* (Chilopoda). In: Minelli A (Hrsg.), Proceedings of the 7<sup>th</sup> International Congress of Myriapodology: 69-79, Brill, Leiden.
- Dohle W. 1996. Chilopoda, Hundertfüßer. In: Westheide W & Rieger R (Hrsg.), Spezielle Zoologie Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere: 585-591, Verlag Gustav Fischer, Stuttgart Jena.
- Dohle W. 1997. Are the insects more closely related to the crustaceans than to the myriapods? In: Enghoff E. (Hrsg.), Proceedings of the 10<sup>th</sup> International Congress of Myriapodology: *Entomologica Scandinavica (Supplement)* **51**: 7-16.
- Dohle W. 2001. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name 'Tetraconata' for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. In: Deuve T (Hrsg.), Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 85-103, Paris.
- Dohle W. 2007. Diplopoda, Doppelfüßer (Kapitel 4.2.3). In: Westheide W & Rieger R (Hrsg.), Spezielle Zoologie Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere (2. Aufl.): 548-554, Elsevier (Spektrum Akademischer Verlag), München.
- Doughtie DG & Rao KR. 1984. Ultrastructure of the eyes of the grass shrimp, *Palaemonetes pugio*. General morphology, and light and dark adaptation at noon. *Cell Tissue Research* **238**: 271-288.

- Dove H & Stollewerk A. 2003. Comparative analysis of neurogenesis in the myriapod *Glomeris marginata* (Diplopoda) suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Development* **130**: 2161-2171.
- Duman-Scheel M & Patel NH. 1999. Analysis of molecular marker expression reveals neuronal homology in distantly related arthropods. *Development* **126**: 2327-2334.
- Dunger W. 1993. 2. Überklasse Antennata. 1. Klasse Chilopoda. In: Gruner H-E (Hrsg.), Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta): 1047-1093, Verlag Gustav Fischer, Stuttgart Jena.
- Eakin RM & Brandenburger JL. 1971. Fine structure of the eyes of jumping spiders. *Journal of Ultrastructure Research* **37**: 618-663.
- Edgecombe GD. 2004. The henicopid centipede *Haasiella* (Chilopoda; Lithobiomorpha): new species from Australia, with a morphology-based phylogeny of Henicopidae. *Journal of Natural History* **38**: 37-76.
- Edgecombe GD. 2006. Homology of cephalic sutures in Chilopoda: the antennocellar sutures of Scutigermorpha. *Tijdschrift voor Entomologie* **149**: 67-70.
- Edgecombe GD & Giribet G. 2002. Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda. In: Llorente Bousquets J & Morrone J (Hrsg.), Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento: 143-168, Mexico: Prensas de Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México).
- Edgecombe GD & Giribet G. 2004. Adding mitochondrial sequence data (16S rRNA and cytochrome *c* oxidase subunit I) to the phylogeny of centipedes (Myriapoda: Chilopoda): an analysis of morphology and four molecular loci. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **42**: 89-134.
- Edgecombe GD & Giribet G. 2005. Centipede phylogeny and the relationships of Scutigermorpha. Abstractband des 13<sup>th</sup> International Congress of Myriapodology (Bergen, 24.-29.7.2005): p. 14.
- Edgecombe GD & Giribet G. 2007. Evolutionary biology of centipedes (Myriapoda: Chilopoda). *Annual reviews of Entomology (Harvard)* **52**: 151-170.
- Edgecombe GD, Giribet G & Wheeler WC. 1999. Filogenia de Chilopoda: Combinando secuencias de los genes ribosómicos 18S y 28S y morfología. In: Melic A, de Haro JJ, Mendez M & Ribera I (Hrsg.), Evolución y Filogenia de Arthropoda. *Boletín de la Sociedad de Entomología Aragonesa* **26**: 293-331.
- Edgecombe GD, Giribet G & Wheeler WC. 2002. Phylogeny of Henicopidae (Chilopoda: Lithobiomorpha): a combined analysis of morphology and five molecular loci. *Systematic Entomology* **27**: 31-64.
- Edgecombe GD, Richter S & Wilson GDF. 2003. The mandibular gnathal edges: homologous structures throughout Mandibulata. *African Invertebrates* **44**: 115-135.
- Edgecombe GD, Wilson GDF, Colgan DJ, Gray MR & Gerasimos C. 2000. Arthropod cladistics: Combined analysis of Histone H3 and U2 snRNA sequences and morphology. *Cladistics* **16**: 155-203.
- Edwards JS & Meyer MR. 1990. Conservation of antigen 3G6: a crystalline cone constituent in the compound eyes of arthropods. *Journal of Neurobiology* **21**: 441-452.
- Eggenreich U & Kral K. 1990. External design and field of view of the compound eyes in a raptorial neuropteran insect, *Mantispa styriaca*. *Journal of Experimental Biology* **148**: 353-365.
- Eguchi E & Waterman TH. 1966. Fine structure patterns in crustacean rhabdoms. In: Bernhard CG (Hrsg.), The functional organization of the compound eye: 105-124, Pergamon Press, Oxford.
- Eisenbeis G & Wichard W. 1987. Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart New York, 434 p.



- Elofsson R. 1966. The nauplius eye and frontal organs of non-Malacostraca (Crustacea). *Sarsia* **25**: 1-128.
- Elofsson R. 1969. The development of the compound eyes of *Penaeus duorum* (Crustacea: Decapoda) with remarks on the nervous system. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **97**: 323-350.
- Elofsson R. 1970. Brain and eyes of *Zygentoma* (Thysanura). *Entomologica Scandinavica (Lund University)* **1**: 1-20.
- Elofsson R. 1973. A peculiar kind of pigment cell in the compound eye of *Lepisma saccharina* L. (Thysanura). *Entomologica Scandinavica (Lund University)* **4**: 87-90.
- Elofsson R & Odselius R. 1975. The anostracan rhabdom and the basement membrane. An ultrastructural study of the *Artemia* compound eye (Crustacea). *Acta Zoologica (Stockholm)* **56**: 141-153.
- Enghoff H. 1984. Phylogeny of millipedes – a cladistic analysis. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **22**: 8-26.
- Enghoff H. 1990. The ground-plan of chilognathan millipedes (external morphology). In: Minelli A (Hrsg.), Proceedings of the 7<sup>th</sup> International Congress of Myriapodology: 1-24, EJ Brill, Leiden.
- Engström K. 1961. Cone types and cone arrangement in the retinae of some gadids. *Acta Zoologica (Stockholm)* **42**: 227-243.
- Ernst A. 1976. Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von *Geophilus longicornis* Leach (Myriapoda, Chilopoda). I. Die Sensilla trichoidea. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **96**: 586-604.
- Ernst A. 1983. Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von *Geophilus longicornis* Leach (Myriapoda, Chilopoda). IV. Die Sensilla microtrichoidea. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **109**: 521-546.
- Ernst A. 2000. Struktur und Verbreitung verschiedener Cuticularsensillen bei *Geophilus longicornis* Leach (Chilopoda, Geophilomorpha: Geophilidae). *Fragmenta Faunistica (Supplement)* **43**: 113-129.
- Ernst A, Rosenberg J, Mesibov R & Hilken G. 2002. Sensilla coeloconica on the maxillipede of the centipede *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (Chilopoda: Craterostigmomorpha). *Abhandlungen des Berliner Naturkundemuseums* **72**: 207-214.
- Exner S. 1891. Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Verlag Franz Deuticke, Leipzig Wien, 206 p.
- Fahlander K. 1938. Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden. *Zoologiska Bidrag Från Uppsala* **17**: 1-148.
- Fanenbruck M, Harzsch S & Wägele JW. 2004. The brain of the Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* **101**: 3868-3873.
- Fahrenbach WH. 1969. The morphology of the eyes of *Limulus*. II. Ommatidia of the compound eye. *Zeitschrift für Zellforschung* **93**: 451-483.
- Fahrenbach WH. 1975. The visual system of the horseshoe crab *Limulus polyphemus*. *International Review of Cytology* **41**: 285-349.
- Fahrenbach WH 1999. Merostomata. In: Harrison FW & Foelix RF (Hrsg.), Microscopic anatomy of invertebrates, Vol. 8A, Chelicerate Arthropoda: 21-115, John Wiley & Sons, New York Chichester.
- Faucheux MJ. 1987. Ultrastructure de l'oeil composé de la mite des vêtements *Tineola bisselliella* Humm. (Lepidoptera: Tineidae). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France (nouv. Sér.)* **9**: 117-126.
- Field KG, Olsen GJ, Lane J, Giovannoni SJ & Ghiselin MT. 1988. Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science* **239**: 748-753.

- Fischer A & Horstmann G. 1971. Der Feinbau des Auges der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera). *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **116**: 275-304.
- Fischer C, Mahner M & Wachmann E. 2000. The rhabdom structure in the ommatidia of the Heteroptera (Insecta), and its phylogenetic significance. *Zoomorphology* **120**: 1-13.
- Fleissner G & Fleissner G. 1999. II-2. Simple eyes of arachnids. In: Eguchi E & Tominaga Y (Hrsg.), Atlas of arthropod sensory receptors. Dynamic morphology in relation to function: 55-70, Springer, Tokyo.
- Foelix RF. 1996. Biology of spiders. Oxford University Press, Oxford, New York, 336 p.
- Friedrich M, Rambold I & Melzer RR. 1996. The early stages of ommatidial development in the flour beetle *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Development Genes Evolution* **206**: 136-146.
- Friedrich M. 2003. Evolution of insect eye development: first insights from fruit fly, grasshopper and flour beetle. *Integrative and Comparative Biology* **43**: 505-521.
- Friedrich M & Benzer S. 2000. Divergent decapentaplegic expression patterns in compound eye development and the evolution of insect metamorphosis. *Journal of Experimental Zoology* **288**: 39-55.
- Friedrich M & Tautz D. 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature* **376**: 165-167.
- Friedrich M & Tautz D. 2001. Arthropod rDNA phylogeny revisited: a consistency analysis using Monte Carlo simulation. In: Deuve T (Hrsg.), Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 21-40, Paris.
- Fryer G. 1996. Reflections on arthropod evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* **58**: 1-55.
- Fryer G. 1998. A defence of arthropod polyphyly. In: Fortey RA & Thomas RH (Hrsg.), Arthropod relationships: 23-33, Chapman and Hall, London.
- Fusco G, Brena C & Minelli A. 2000. Cellular processes in the growth of lithobiomorph centipedes (Chilopoda: Lithobiomorpha). A cuticular view. *Zoologischer Anzeiger* **239**: 91-102.
- Füller H. 1960. Untersuchungen über den Bau der Stigmen bei Chilopoden. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **78**: 129-144.
- Gai Y-H, Song D-X, Sun H-Y & Zhou K-Y. 2006. Myriapod monophyly and relationships among myriapod classes based on nearly complete 28S and 18S rDNA sequences. *Zoological Science* **23**: 1101-1108.
- Gál J, Horváth G, Clarkson ENK & Haiman O. 2000. Image formation by bifocal lenses in a trilobite eye. *Vision Research* **40**: 843-853.
- Gaten E. 1998. Optics and phylogeny: is there an insight? The evolution of superposition optics in the Decapoda (Crustacea). *Contributions to Zoology* **67**: 223-236
- Gebhardt I. 1983. Vergleichend-morphologische und histologische Untersuchungen an Augen von Spinnentieren unter besonderer Berücksichtigung der Pseudoscorpiones, Uropygi und Amblypygi. Dissertationsarbeit, Universität Freiburg i. Breisgau.
- Giribet G & Edgecombe GD. 2006. Conflict between datasets and phylogeny of centipedes: an analysis based on seven genes and morphology. *Proceedings of the Royal Society B* **273**: 531-538.
- Giribet G & Ribera C. 1998. The position of arthropods in the animal kingdom: A search of a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**: 481-488.
- Giribet G & Ribera C. 2000. A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics* **16**: 204-231.

- Giribet G & Wheeler WC. 1999. The position of arthropods in the animal kingdom: Ecdysozoa, islands, trees, and the “parsimony ratchet”. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**: 619-623.
- Giribet G, Edgecombe GD & Wheeler WC. 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature* **413**: 157-161.
- Giribet G, Edgecombe GD, Wheeler WC & Babbitt C. 2002. Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* **18**: 5-70.
- Giribet G, Richter S, Edgecombe GD & Wheeler WC. 2005. The position of crustaceans within Arthropoda – Evidence from nine molecular loci and morphology. In: Koenemann S & Jenner R (Hrsg.), Crustacean and arthropod relationships: 307-352, CRC Press, Taylor & Francis Book Incorporation, New York.
- Giribet G, Carranza S, Baguna J, Ruitort M, & Ribera C. 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Molecular Biology Evolution* **13**: 76-84.
- Giribet G, Carranza S, Ruitort M, Baguna J & Ribera C. 1999. Internal phylogeny of the Chilopoda (Myriapoda, Arthropoda) using complete 18S rDNA and partial 28S rDNA sequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* **354**: 215-222.
- Gokan N & Meyer-Rochow VB. 2000. Morphological comparisons of compound eyes in Scarabaeoidea (Coleoptera) related to the beetles’ daily activity maxima and phylogenetic positions. *Journal of Agricultural Science (Tokyo)* **45**: 15-61.
- Gokan N, Nagashima T, Visscher SN & Ando H. 1979. Fine structure of the eye of *Galloisiana nipponensis* (Caudell et King) (Grylloblattodea: Grylloblattidae. *Kontyû* **47**: 258-271.
- Goloboff PA. 1998. NONA, version 2.0. Program and documentation available at <ftp.unt.edu.ar/pub/parsimony>.
- Goodman LJ. 1970. The structure and function of the insect dorsal ocellus. In: Beament JW, Treherne JE & Wigglesworth VB (Hrsg.), Advances in insect physiology. Volume 7: 97-195, Academic Press, London, New York.
- Goodman LJ, Mobbs PG & Kirkham JB. 1979. The fine structure of the ocelli of *Schistocerca gregaria*. The neural organisation of the synaptic plexus. *Cell Tissue Research* **196**: 487-510.
- Görner P. 1959. Optische Orientierungsreaktionen bei Chilopoden. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **42**: 1-5.
- Graber V. 1879. Über das unicorneale Tracheaten- und speciell das Arachnoideen- und Myriapoden-Auge. *Archiv für Mikroskopie und Anatomie* **17**: 58-94.
- Grenacher H. 1879. Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und der Crustaceen. Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen, 188 p.
- Grenacher H. 1880. Über die Augen einiger Myriapoden. Zugleich eine Entgegnung an V. Graber. *Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik* **1**: 415-467.
- Grimaldi M & Engel MS. 2005. Evolution of the insects. Cambridge university press, Cambridge New York, 755 p.
- Haase E. 1881. Beitrag zur Phylogenie und Ontogenie der Chilopoden. *Zeitschrift für Entomologie (N.F.)* **8**: 93-115.
- Hafner GS & Tokarski TR. 1998. Morphogenesis and pattern formation in the retina of the crayfish *Procambarus clarkii*. *Cell Tissue Research* **293**: 535-550.
- Hafner GS & Tokarski TR. 2001. Retinal development in the lobster *Homarus americanus*. Comparison with compound eyes of insects and other crustaceans. *Cell Tissue Research* **305**: 147-158.
- Hallberg E. 1977. The fine structure of the compound eyes of mysids (Crustacea: Mysidacea). *Cell Tissue Research* **184**: 45-65.

- Hallberg E. 1982. The fine structure of the compound eye of *Argulus foliaceus* (Crustacea: Branchiura). *Zoologischer Anzeiger (Jena)* **208**: 227-236.
- Hallberg E & Elofsson R. 1989. Construction of the pigment shield of the crustacean compound eye: a review. *Journal of Crustacean Biology* **9**: 359-372.
- Hallberg E & Hagberg M. 1986. Ocellar fine structure in *Caenis robusta* (Ephemeroptera), *Trichostegia minor*, *Agrypnia varia*, and *Limnephilus flavicornis* (Trichoptera). *Protoplasma* **135**: 12-18.
- Hallberg E, Nilsson HL & Elofsson R. 1980. Classification of amphipod compound eyes – the fine structure of the ommatidial units (Crustacea, Amphipoda). *Zoomorphology* **94**: 279-306.
- Hanström B. 1924. Untersuchungen über das Gehirn, insbesondere die Sehganglien der Crustaceen. *Arkiv för Zoologi (Lund)* **16**: 1-119
- Hanström B. 1926. Eine genetische Studie über die Augen und Sehzentren von Turbellarien, Anneliden und Arthropoden (Trilobiten, Xiphosuren, Erypteriden, Arachnoiden, Myriapoden, Crustaceen und Insekten). *Kungl. Svenska Vetenskaps-Akademik Handlingar* **4**: 1-176.
- Hanström B. 1934. Bemerkungen über das Komplexauge der Scutigleriden. *Lunds Universitets Årsskrift (N.F.)* **30**: 3-14.
- Harzsch S. 2002. The phylogenetic significance of crustacean optic neuropils and chiasmata: a re-examination. *Journal of Comparative Neurology* **453**: 10-21.
- Harzsch S & Dawirs RR. 1995/96. Maturation of the compound eyes and eyestalk ganglia during larval development of the brachyuran crustaceans *Hyas araneus* L. (Decapoda, Majidae) and *Carcinus maenas* L. (Decapoda, Portunidae). *Zoology* **99**: 189-204.
- Harzsch S & Hafner G. 2006. Evolution of eye development in arthropods: phylogenetic aspects. *Arthropod Structure & Development* **35**: 319-340.
- Harzsch S & Walossek D. 2001. Neurogenesis in the developing visual system of the branchiopod crustacean *Triops longicaudata* (LeConte, 1846): corresponding patterns of compound eye formation in Crustacea and Insecta? *Development Genes Evolution* **211**: 37-43.
- Harzsch S, Benton J, Dawirs RR, Beltz B. 1999. A new look at embryonic development of the visual system in decapod crustaceans: neuropil formation neurogenesis and apoptotic cell death. *Journal of Neurobiology* **39**: 294-306.
- Harzsch S, Müller CHG & Wolf H. 2005. From variable to constant cell numbers: cellular characteristics of the arthropod nervous system argue against a sister-group relationship of Chelicerata and “Myriapoda” but favour the Mandibulata concept. *Development, Genes & Evolution* **215**: 53-68.
- Harzsch S, Melzer RR & Müller CHG. 2006. Eye development in Myriapoda: implications for arthropod phylogeny. *Norwegian Journal of Entomology* **53**: 287-291.
- Harzsch S, Melzer RR & Müller CHG. 2007. Mechanisms of eye development and evolution of the arthropod visual system: the lateral eyes of Myriapoda are not modified insect ommatidia. *Organisms, Diversity & Evolution* **7**: 20-32.
- Harzsch S, Vilpoux K, Blackburn DC, Platchetzki D, Brown NL, Melzer RR, Kernpler KE & Batelle BA. 2006. Evolution of arthropod visual systems: development of the eyes and central visual pathways in the horseshoe crab *Limulus polyphemus* Linnaeus, 1758 (Chelicerata, Xiphosura). *Developmental Dynamics* **235**: 2641-2655.
- Haupt J. 1979. Phylogenetic aspects of recent studies on myriapod sense organs. In: Camatini M. (Hrsg.), *Myriapod biology*: 391-406, Academic Press, London (u. a.).
- Hemenway J. 1900. The structure of the eye of *Scutigera (Cermatia) forceps*. *Biological Bulletin* **1**: 205-213.
- Hennig W. 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. Verlag W. Kramer, Frankfurt am Main, 436 p.



- Hennig W. 1981. Insect phylogeny. J. Wiley & Sons, Chichester New York, 537 p.
- Hennings C. 1906. Die systematische Stellung und Einteilung der Myriopoden. Anschauungen und Erfahrungen 1758-1905. *Zoologische Annalen* **2**: 47-70.
- Hesse R. 1901. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VII. Von den Arthropoden Augen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* **70**: 347-473.
- Heymons R. 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica (Stuttgart)* **33**: 1-244.
- Heß M, Melzer RR & Smola U. 1996. The eyes of a “nobody”, *Anoplodactylus petiolatus* (Pantopoda; Anoplodactylidae). *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **50**: 25-36.
- Hilken G. 1997. Tracheal systems in Chilopoda: A comparison under phylogenetic aspects. *Entomologica Scandinavica (Supplement)* **51**: 49-60.
- Hilken G. 1998. Comparison of tracheal systems and implications on phylogenetic origins. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **37**: 5-94.
- Hilken G & Kraus O. 1994. Struktur und Homologie der Komponenten des Gnathochilarium der Chilognatha (Tracheata, Diplopoda). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **34**: 33-50.
- Hilken G, Brockmann C & Rosenberg J. 2003. The maxillary organ gland: Description of a new head gland in *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda, Notostigmophora). *African Invertebrates* **44**: 175-184.
- Hilken G, Rosenberg J & Brockmann C. 2005. Ultrastructure of the epidermal maxilla II-gland of *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda, Notostigmophora) and the ground pattern of epidermal gland organs in Myriapoda. *Journal of Morphology* **264**: 53-61.
- Homann H. 1950. Die Nebenaugen der Araneen. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **71**: 1-144.
- Homann H. 1971. Die Augen der Araneae. Anatomie, Ontogenie und Bedeutung für die Systematik (Chelicerata, Arachnida). *Zeitschrift für die Morphologie der Tiere* **69**: 201-272.
- Homberg U & Paech A. 2002. Ultrastructure and orientation of ommatidia in the dorsal rim area of the locust compound eye. *Arthropod Structure & Development* **30**: 271-280.
- Honegger H-W, Reif H & Müller W. 1979. Sensory mechanisms of eye cleaning behaviour in the cricket *Gryllus campestris*. *Journal of Comparative Physiology* **129**: 247-256.
- Hopkin SP & Read HJ. 1992. The biology of millipedes. Oxford University Press, Oxford, New York, 233 p.
- Horridge GA & Barnard PBT. 1965. Movement of palisade in locust retinula cells when illuminated. *Quarterly Journal of Microscopic Science* **106**: 131-135.
- Horváth G & Varjú D. 2004. Polarized light in animal vision. Polarization patterns in nature. Springer Verlag, Berlin, 447 p.
- Hwang UW, Friedrich M, Tautz D, Park CJ & Kim W. 2001. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature* **413**: 154-157.
- Ichikawa T. 1999. II. Photoreceptor organs other than compound eyes. II-1. Stemmata. In: Eguchi E. & Tominaga Y (Hrsg.), Atlas of arthropod sensory receptors. Dynamic morphology in relation to function: 47-54, Springer, Tokyo.
- Ioannides AC & Horridge GA. 1975. The organization of visual fields in the hemipteran acone eye. *Proceedings of the Royal Society B* **190**: 373-391.
- Jamault-Navarro C. 1992. Sur la presence d'une structure rhabdomerique localisée intracerebralement dans le protocerebron de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). In: Meyer E, Thaler K & Schwedl W. (Hrsg.), Advances in Myriapodology, Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Congress of Myriapodology, *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins Innsbruck (Supplement)* **10**: 81-86, Innsbruck.

- Jamieson BGM. 1986. The spermatozoa of Chilopoda (Uniramia): An ultrastructural review with data on dimorphism in *Ethmostigmus rubripes* and phylogenetic discussion. *Journal of Submicroscopical Cytology* **18**: 543-558.
- Jamieson BGM. 1987. The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa. Cambridge University Press, Cambridge, 320 p.
- Jeram AJ, Seldon PA & Edwards D. 1990. Land animals in the Silurian: arachnids and myriapods from Shropshire, England. *Science (London)* **250**: 658-661.
- Joly R. 1969. Sur l'ultrastructure de l'oeil de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris (Sér. D)* **268**: 3180-3182.
- Joly R & Herbaut C. 1968. Sur la régénération oculaires chez *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). *Archive de Zoologie Expérimentale & Générale* **109**: 591-612.
- Juberthie-Jupeau L & Crouau Y. 1977/78. The tegumental glands of a troglobitic Crustacea. *International Journal of Speleology* **9**: 309-319.
- Kadner D & Stollewerk A. 2004. Neurogenesis in the chilopod *Lithobius forficatus* suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Development Genes Evolution* **214**: 367-369.
- Kaiser T & Alberti G. 1991. The fine structure of the lateral eyes of *Neocarus texanus* Chamberlain and Mulaik, 1942 (Opilicarida, Acari, Arachnida, Chelicerata). *Protoplasma* **163**: 19-33.
- Keil TA. 1975. Die Antennensinnes- und Hautdrüsenorgane von *Lithobius forficatus* L. Eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung. Dissertation der Freien Universität zu Berlin (FB 23), 61 p.
- Keil TA. 1997. Comparative morphogenesis of sensilla: a review. *International Journal of Insect Morphology & Embryology* **26**: 151-160.
- Keil TA & Steinbrecht RA. 1984. Mechanosensitive and olfactory sensilla of insects. In: King RC & Akai H (Hrsg.), *Insect ultrastructure*. Volume 2: 477-516, Plenum Press, New York.
- Keskinen E & Meyer-Rochow VB. 2004. Postembryonic photoreceptor development in the fishlouse *Argulus coregoni* Thorell, 1865 (Crustacea, Branchiura). *Acta Parasitologica* **49**: 336-347.
- Kinzelbach R. 1971. Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung. *Zoologica (Stuttgart)* **41**: 1-256.
- Kirschfeld K. 1967. Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von *Musca*. *Experimental Brain Research* **3**: 248-270.
- Klass K-D & Kristensen NP. 2001. The ground plan and affinities of hexapods: recent progress and open problems. In: Deuve T (Hrsg.), *Origin of the Hexapoda*. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 265-298, Paris.
- Knoll HJ. 1974. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Scutigera coleoptrata* L. (Chilopoda). *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **92**: 47-132.
- Koch M. 1997. Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). *Pedobiologia* **41**: 9-12.
- Koch M. 2000. The cuticular cephalic endoskeleton of primarily wingless hexapods: ancestral state and evolutionary changes. *Pedobiologia* **44**: 374-385.
- Koch M. 2003. Monophyly of the Myriapoda? Reliability of current arguments. *African Invertebrates* **44**: 137-153.
- Kolb G & Autrum H. 1972. Die Feinstruktur im Auge der Biene bei Hell- und Dunkeladaptation. *Journal of Comparative Physiology* **77**: 113-125.
- Kovoor J, Muñoz-Cuevas A & Ortega Escobar J. 1993. Microanatomy of the anterior median eyes and its possible relation to polarized-light reception in *Lycosa tarentula* (Araneae, Lycosidae). *Bollettino di Zoologia* **60**: 367-375.

- Kraus O. 1974. On the morphology of palaeozoic diplopods. *Symposia of the Zoological Society of London* **32**: 13-22.
- Kraus O. 1979-1980. Die Tracheentiere. In: Grzimek B (Hrsg.), Grzimeks Tierleben. Band 1. Niedere Tiere: 507-516, Deutscher Taschenbuch Verlag.
- Kraus O. 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In: Fortey RA & Thomas RH (Hrsg.), Arthropod relationships. *Systematics Association (special volume series)* **55**: 295-303, Chapman & Hall, London.
- Kraus O. 2001. "Myriapoda" and the ancestry of Hexapoda. In: Deuve T (Hrsg.), Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 105-127, Paris.
- Kraus O. 2005. On the structure and biology of *Arthropleura* species (Atelocerata, Diplopoda; Upper Carboniferous/Lower Permian). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **41**: 5-23.
- Kraus O & Brauckmann C. 2003. Fossil giants and surviving dwarfs. Arthropleurida and Pselaphognatha (Atelocerata, Diplopoda): characters, phylogenetic relationships and construction. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **40**: 5-50.
- Kraus O & Kraus M. 1993. Phylogenetisches System der Tracheata: Die Frage nach der Schwestergruppe der Insecta. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **8**: 441-446.
- Kraus O & Kraus M. 1994. Phylogenetic system of the Tracheata (Mandibulata): on "Myriapoda"-Insecta interrelationships, phylogenetic age and primary ecological niches. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **34**: 5-31.
- Kraus O & Kraus M. 1996. On myriapod/insect relationships. In: Geoffroy JJ, Mauriès J-P & Nguyen Duy-Jacquemin M (Hrsg.), Acta Myriapodologica. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* **169**: 283-290, Éditions du Muséum Paris, Paris.
- Krebs W. 1972. The fine structure of the retinula of the compound eye of *Astacus fluviatilis*. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **133**: 399-414.
- Kristensen NP. 1975. The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **13**: 1-44.
- Kukalová-Peck J. 1983. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropod leg. *Canadian Journal of Zoology* **61**: 1618-1669.
- Kukalová-Peck J. 1998. Arthropod phylogeny and "basal" morphological structures. In: Fortey RA & Thomas RH (Hrsg.), Arthropod relationships. *Systematics Association (special volume series)* **55**: 249-268, Chapman & Hall, London.
- Kusche K & Burmester T. 2001. Diplopod hemocyanin sequence and the phylogenetic position of the Myriapoda. *Molecular Biology and Evolution* **18**: 1566-1573.
- Kusche K, Ruhberg H & Burmester T. 2002. A hemocyanin from the Onychophora and the emergence of respiratory proteins. *Proceedings of the National Academy of Science* **99**: 10545-10548.
- Kusche K, Hembach A, Hagner-Soller S, Gebauer W & Burmester T. 2003. Complete subunit sequences, structure and evolution of the 6X6-mer hemocyanin from the common house centipede, *Scutigera coleoptrata*. *European Journal of Biochemistry* **270**: 2860-2868.
- Labhart T & Meyer EP. 1999. Detectors for polarized skylight in insects: a survey of ommatidial specialisations in the dorsal rim area of the compound eye. *Microscopy Research and Technique* **47**: 368-379.
- Lamarck J-B. 1801. *Système des animaux sans vertèbres*. Deterville, Paris, 432 p.
- Land MF. 1972. Mechanism of orientation and pattern recognition by jumping spiders. In: Wehner R (Hrsg.), Information processing in the visual systems of arthropods: 231-247, Springer Verlag, Berlin.

- Land MF. 1981. Optics and vision in invertebrates. In: Autrum H-J (Hrsg.), Handbook of sensory physiology. Vol. VII/6B: 471-592, Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Land MF. 1989. Evolution of invertebrate visual systems. In: Erber J, Menzel R, Pflüger H-J & Todt D (Hrsg.), Neural mechanisms and behaviour: 143-154. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Land MF & Nilsson D-E. 2002. Animal eyes. Oxford University Press, Oxford New York, 221 p.
- Lankester ER. 1904. The structure and classification of the Arthropoda. *Quarterly Journal of the Microscopical Society* **47**: 523-582.
- Lawrence PA. 1966. Development and determination of hairs and bristles in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae, Hemiptera). *Journal of Cell Science* **1**: 475-498.
- Laughlin SB, Menzel R & Snyder AW. 1975. Membranes, dichroism and receptor sensitivity. In: Snyder AW & Menzel R (Hrsg.), Photoreceptor optics: 237-262. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Lauterbach K-E. 1980. Schlüsselereignisse in der Evolution des Grundplans der Arachnata (Arthropoda). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (N.F.)* **23**: 163-327.
- Lauterbach K-E. 1983. Synapomorphien zwischen Trilobiten- und Cheliceratenzweig der Arachnata. *Zoologischer Anzeiger* **210**: 213-238.
- Lauterbach K-E. 1988. Zur Position angeblicher Crustacea aus dem Ober-Kambrium im Phylogenetischen System der Mandibulata (Arthropoda). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (N.F.)* **30**: 409-467.
- Leach WE. 1814. Crustaceology. In: Brewster D (Hrsg.), *The Edinburgh Encyclopaedia. Blackwood (Edinburgh)* **7**: 383-437.
- Lewis JGE. 1981. The biology of centipedes. 476 p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Lindström M, Fortelius W & Meyer-Rochow VB. 1991. Exposure to bright light has little effect on eye sensitivity and ultrastructure of *Saduria entomon* (Crustacea, Isopoda, Valvifera). *Zoological Science* **8**: 653-663.
- Lindström M, Nilsson HL & Meyer-Rochow VB. 1988. Recovery from light-induced sensitivity loss in the eye of the crustacean *Mysis relicta* in relation to temperature: a study of ERG-determined V/log I relationships and morphology at 4°C and 14°C. *Zoological Science* **5**: 743-757.
- Liu Z & Friedrich M. 2004. The *Tribolium* homologue of glass and the evolution of insect larval eyes. *Developmental Biology* **269**: 36-54.
- Locket A. 2001. Eyes and vision. In: Brownell P & Polis G (Hrsg.), Scorpion biology and research: 79-106, Oxford University Press, New York.
- Loesel R, Nässel DR & Strausfeld NJ. 2002. Common design in a unique midline neuropil in the brains of arthropods. *Arthropod Structure & Development* **31**: 77-91.
- Maddison WP & Maddison DR. 2003. MacClade 4: Interactive Analysis of phylogeny and character evolution. Sutherland (MA), Sinauer Associates.
- Mallatt J & Giribet G. 2006. Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **40**: 772-794.
- Mallatt JM, Garey JR & Shultz JW. 2004. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**: 178-191.
- Manton SM. 1964. Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. *Philosophical Transactions of the Royal Society (London) B* **247**: 1-183.
- Manton SM. 1965. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms, part 8. Functional requirements and body design in Chilopoda, together with a comparative account of their skeleto-muscular systems and an appendix on a comparison between burrowing



- forces of annelids and chilopods and its bearing upon the evolution of the arthropodan haemocoel. *Journal of Linnaean Society (London)* **46**: 254-378.
- Manton SM. 1973. Arthropod phylogeny – A modern synthesis. *Journal of Zoology* **171**: 111-130.
- Manton SM. 1977. The Arthropoda: habits functional morphology and evolution. Clarendon Press, Oxford, 527 p.
- Manton SM. 1979. Functional morphology and the evolution of the hexapod classes. In: Gupta AP (Hrsg.), Arthropod phylogeny: 387-465, Van Nostrand Reinhold, New York.
- Maruzzo D, Bonato L, Brena C, Fusco G & Minelli A. 2005. Appendage loss and regeneration in arthropods: a comparative view. In: Koenemann S & Jenner R (Hrsg.), Crustacean and arthropod relationships: 215-245, CRC Press, Taylor & Francis Book Incorporation, New York.
- Mazokhin-Porshnyakov GA. 1969. Insect vision. Plenum Press, New York. 306 p.
- McLean M & Horridge GA. 1977. Structural changes in light- and dark-adapted compound eyes of the Australian earwig *Labidura riparia truncata* (Dermaptera). *Tissue & Cell* **9**: 653-666.
- Meadors S, McGuinness C, Dodge FA & Barlow RB. 2001. Growth, visual field, and resolution in the juvenile *Limulus* lateral eye. *Biological Bulletin* **201**: 272-274.
- Meglitsch PA. 1972. Invertebrate Zoology. 2<sup>nd</sup> Edition. Oxford University Press, London New York, 834 p.
- Meinert F. 1868. Danmark's Scolopendrer og Lithobier. *Naturhistorisk Tidsskrift* **5**: 241-268.
- Meinertzhagen IA. 1991. Evolution of the cellular organization of the arthropod compound eye and optic lobe. In: Cronly-Dillon JR & Gregory RL (Hrsg.), Vision and visual dysfunction: 341-363. Macmillan Press, London.
- Melzer RR & Paulus HF. 1989. Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten – Die Stemmata der höheren Dipteren und ihre Abwandlung zum Bolwig-Organ. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **27**: 200-245.
- Melzer RR & Paulus HF. 1991. Morphology of the visual system of *Chaoborus crystallinus* (Diptera: Chaoboridae). I. Larval compound eyes and stemmata. *Zoomorphology* **110**: 227-238.
- Melzer RR & Paulus HF. 1994. Post-larval development of compound eyes and stemmata of *Chaoborus crystallinus* (DeGeer, 1776) (Diptera: Chaoboridae): stage-specific reconstructions within individual organs of vision. *International Journal of Insect Morphology & Embryology* **23**: 261-274.
- Melzer RR, Michalke C & Smola U. 2000. Walking on insect paths? Early ommatidial development in the compound eye of the ancestral crustacean, *Triops cancriformis*. *Naturwissenschaften* **87**: 308-311.
- Melzer RR, Petyko Z & Smola U. 1996/97. Photoreceptor axons and optic neuropils in *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda, Lithobiidae). *Zoologischer Anzeiger* **235**: 177-182.
- Melzer RR, Diersch R, Nicastro D & Smola U. 1997. Compound eye evolution: highly conserved retinula and cone cells patterns indicate a common origin of the insect and crustacean ommatidium. *Naturwissenschaften* **84**: 542-544.
- Menzel R. 1979. Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In: Autrum H-J (Hrsg.), Handbook of sensory physiology. Vol. VII/6A. Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates: 503-580, Springer Verlag, Berlin.
- Menzel R & Snyder AW. 1974. Polarized light detection in the bee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology* **88**: 247-270.
- Meyer EP & Labhart T. 1981. Pore canals in the cornea of a functionally specialized area of the honey bee's compound eye. *Cell Tissue Research* **216**: 491-501.

- Meyer-Rochow VB. 1971. A crustacean-like organization of insects-rhabdoms. *Cytobiologie* **4**: 241-258.
- Meyer-Rochow VB. 1972. The eyes of *Creophilus erythrocephalus* F. and *Sartallus signatus* sharp (Staphylinidae: Coleoptera). Light-, interference-, scanning electron and transmission electron microscope examinations. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **133**: 59-86.
- Meyer-Rochow VB. 1974a. Fine structural changes in dark-light adaptation in relation to unit studies of an insect compound eye with a crustacean-like rhabdom. *Journal of Insect Physiology* **20**: 573-589.
- Meyer-Rochow VB. 1974b. Structure and function of the larval eye of the sawfly, *Perga* (Hymenoptera). *Journal of Insect Physiology* **20**: 1565-1591.
- Meyer-Rochow VB. 1975. Larval and adult eye of the western rock lobster (*Panulirus longipes*). *Cell Tissue Research* **162**: 439-457.
- Meyer-Rochow VB. 1987. Aspects of the functional anatomy of the eyes of the whipscorpion *Thelyphonus caudatus* (Chelicerata: Arachnida) and a discussion of their putative performance as photoreceptors. *Journal of the Royal Society of New Zealand* **17**: 325-341.
- Meyer-Rochow VB. 1994. Light-induced damage to photoreceptors of spiny lobsters and other crustaceans. *Crustaceana* **67**: 95-109.
- Meyer-Rochow VB. 2001. The crustacean eye: dark/light adaptation, polarization sensitivity, flicker fusion frequency and photoreceptor damage. *Zoological Science* **18**: 1175-1197.
- Meyer-Rochow VB & Stringer IAN. 1993. A system of regular ridges instead of nipples on a compound eye that has to operate near the diffraction limit. *Vision Research* **33**: 2645-2647.
- Meyer-Rochow VB, Kashiwagi T & Eguchi E. 2000. Effects of photic and thermal stress on distal and proximal rhabdomeres in the crayfish eye: why are the visual membranes of the 8<sup>th</sup> retinula cell more resilient than the others? *Protoplasma* **210**: 156-163.
- Meyer-Rochow VB, Kashiwagi T & Eguchi E. 2002. Selective photoreceptor damage in four species of insects induced by experimental exposures to UV-irradiation. *Micron* **33**: 23-31.
- Meyer-Rochow VB, Müller CHG & Lindström M. 2006. Spectral sensitivity of the eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Scutigeraomorpha: Scutigeridae). *Applied Entomology and Zoology* **41**: 117-122.
- Meyer-Rochow VB, Stephan H & Moro SD. 1991. Morphological and anatomical observations on the hairy eyes of males and females of the marine amphipod *Dulichia porrecta* (Crustacea; Amphipoda; Podoceridae). *Bollettino di Zoologia* **58**: 59-69.
- Miller WH. 1957. Morphology of the ommatidia of the compound eye of *Limulus*. *Journal of Biophysics Biochemistry and Cytology* **3**: 421-428.
- Miller WH, Møller AR & Bernhard CG. 1966. The corneal nipple array. In: Bernhard CG (Hrsg.), The functional organization of the compound eye. Proceedings of the International Symposium held in Stockholm, October 25<sup>th</sup>-27<sup>th</sup> 1965: 21-33, Pergamon Press, Oxford London.
- Miller WH. 1979. Ocular optical filtering. In: Autrum H-J (Hrsg.), Handbook of sensory physiology. Vol. VII/6A. Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates: 69-143, Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Minelli A. 1993. Chilopoda. In: Harrison FW & Rice ME (Hrsg.), Microscopic anatomy of invertebrates, Vol. 12 Onychophora, Chilopoda, and lesser Protostomata: 57-114, Wiley-Liss, New York.

- Minelli A & Bortoletto S. 1990. Segmentation in centipedes and its taxonomic implications. In: Minelli A (Hrsg.), Proceedings of the 7<sup>th</sup> International Congress of Myriapodology: 81-88, Brill, Leiden.
- Mischke U. 1981. Die Ultrastruktur der Lateralaugen und des Medianauges der Süßwassermilbe *Hydrophantes ruber* (Acarina: Parasitengona). *Entomologia Generalis* **7**: 141-156.
- Müller CHG. 2001. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Komplexauge einiger Einsiedlerkrebse (Crustacea: Paguroidea) und Veränderungen der Ultrastruktur der Ommatidien im Hell-Dunkel-Rhythmus. Diplomarbeit Universität Rostock, 110 p.
- Müller CHG & Meyer-Rochow VB. 2006a. Fine structural organization of the lateral ocelli in two species of *Scolopendra* (Chilopoda: Pleurostigmophora): an evolutionary evaluation. *Zoomorphology* **125**: 13-26.
- Müller CHG & Meyer-Rochow VB. 2006b. Fine structural description of the lateral ocelli of *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (Chilopoda: Craterostigmomorpha) and phylogenetic considerations. *Journal of Morphology* **267**: 850-865.
- Müller CHG & Rosenberg J. 2006. Homology of lateral ocelli in the Pleurostigmophora? New evidence from the retinal fine structure in some lithobiomorph species (Chilopoda: Lithobiidae). *Norwegian Journal of Entomology* **53**: 265-286.
- Müller CHG, Rosenberg J & Hilken G. 2005. On the fine structure of epidermal glands in Chilopoda: structure and phylogenetic aspects. Abstractband des 13<sup>th</sup> International Congress of Myriapodology (Bergen, 24.-29.7.2005): p. 30.
- Müller CHG, Rosenberg J & Meyer-Rochow VB. 2003a. Hitherto undescribed interommatidial exocrine glands in Chilopoda. *African Invertebrates* **44**: 185-197.
- Müller CHG, Sombke A & Rosenberg J. 2007. The fine structure of the eyes of some bristly millipedes (Penicillata, Diplopoda): additional support for the homology of mandibulate ommatidia. *Arthropod Structure & Development* **36** (im Druck).
- Müller CHG, Rosenberg J, Richter S & Meyer-Rochow VB. 2003b. The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural reinvestigation that adds support to the Mandibulata concept. *Zoomorphology* **122**: 191-209.
- Müller M-L, Honegger H-W, Nickel E & Westphal C. 1978. The ultrastructure of campaniform sensilla on the eye of the cricket, *Gryllus campestris*. *Cell Tissue Research* **195**: 349-357.
- Muñoz-Cuevas A. 1984. Photoreceptor structures and vision in arachnids and myriapods. In: Ali MA (Hrsg.), Photoreception and vision in invertebrates: 335-399, Plenum Press, New York.
- Nagashima T & Meyer-Rochow VB. 1993. Ultrastructure of the compound eye of the footspinner *Oligotoma japonica* Okajima (Insecta; Embioptera): Winged males. *Biocell* **17**: 39-59.
- Nagashima T & Meyer-Rochow VB. 1995. Ommatidial structure of the adult stonefly *Oyamia lugubris* (McLachlan) (Plecoptera: Perlidae). *Japanese Journal of Entomology* **63**: 503-514.
- Nardi F, Spinsanti G, Boore JL, Carapell A, Dallai R & Frati F. 2003. Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic. *Science* **299**: 1887-1889.
- Neese V. 1965. Zur Funktion der Augenborsten bei der Honigbiene. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **49**: 543-585.
- Neese V. 1966. Zur Bedeutung der Augenborsten bei der Flugeschwindigkeitsregulation der Honigbiene. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **52**: 149-154.
- Negrisoló E, Minelli A & Valle G. 2004. The mitochondrial genome of the house centipede *Scutigera* and the monophyly versus paraphyly of myriapods. *Molecular Biology and Evolution* **21**: 770-780

- Newport G. 1844. On the reproduction of lost parts in Myriapoda and Insecta. *Philosophical Transactions of the Royal Linnean Society London* **18**: 283-294.
- Nielsen C. 2001. Animal evolution. Interrelationships of the living phyla. Oxford University Press, Oxford New York, 563 p.
- Nilsson D-E. 1989. Optics and evolution of the compound eye. In: Stavenga DG & Hardie RC (Hrsg.), *Facets of Vision*: 30-73, Springer Verlag, Berlin.
- Nilsson D-E. 1990. Three unexpected cases of refracting superposition eyes in crustaceans. *Journal of Comparative Physiology A* **167**: 71-78.
- Nilsson D-E & Kelber A. 2007. A functional analysis of compound eye evolution. *Arthropod Structure & Development* **36** (im Druck).
- Nilsson D-E & Osorio D. 1998. Homology and parallelism in arthropod sensory processing. In: Fortey RA & Thomas RH (Hrsg.), *Arthropod relationships. Systematics Association Special Volume Series* **55**: 333-347, Chapman & Hall, London.
- Nilsson D-E & Pelger S. 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proceedings of the Royal Society of London B* **256**: 53-58.
- Nilsson D-E, Hallberg E & Elofsson R. 1986. The ontogenetic development of refracting superposition eyes in crustaceans: transformation of optical design. *Tissue & Cell* **18**: 509-519.
- Nilsson HL & Lindström M. 1983. Retinal damage and sensitivity loss of a light-sensitive crustacean compound eye (*Cirolana borealis*): electron microscopy and electrophysiology. *Journal of Experimental Biology* **107**: 277-292.
- Neufeld TP & Hariharan IK. 2002. Regulation of growth and cell proliferation during eye development. In: Moses K (Hrsg.), *Drosophila eye Development. Results and problems in cell differentiation* **37**: 107-133, Springer Verlag, Berlin.
- Nguyen Duy-Jacquemin M. 2006. *Condexenus*, a new genus of the millipede family Synxenidae (Diplopoda, Polyxenidae) from Namibia. *Norwegian Journal of Entomology* **53**: 237-248.
- Nguyen Duy-Jacquemin M & Geoffroy J-J. 2003. A revised comprehensive checklist, relational database, and taxonomic system of reference for the bristly millipedes of the world (Diplopoda, Polyxenida). *African Invertebrates* **44**: 89-101.
- Nixon KC. 1999-2002. Winclada v. 1.00.08. Ithaca (NY), Cornell University.
- Nolte J & Brown JE. 1969. The spectral sensitivities of single cells in the median ocellus of *Limulus*. *Journal of General Physiology* **54**: 636-649.
- Nowikoff M. 1931. Untersuchungen über die Komplexaugen von Lepidoptera nebst einigen Bemerkungen über die Rhabdome der Arthropoden im allgemeinen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* **138**: 1-67.
- Oakley TH. 2003. On homology of arthropod compound eyes. *Integrative and Comparative Biology* **43**: 522-530.
- Oakley TH & Cunningham CW. 2002. Molecular phylogenetic evidence for the independent evolutionary origin of an arthropod compound eye. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* **99**: 1426-1430.
- Odselius R & Elofsson R. 1981. The basement membrane of the insect and crustacean compound eye: definition, fine structure, and comparative morphology. *Cell Tissue Research* **216**: 205-214.
- Osorio D, Averof M & Bacon JP. 1995. Arthropod evolution: great brains, beautiful bodies. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 449-454.
- Packard D. 1880. The eyes and brain of *Cermatia forceps*. *American Naturalist* **14**: 602-603.
- Parker AR, Hegedus Z & Watts RA. 1998. Solar-absorber antireflector on the eye of an Eocene fly. *Proceedings of the Royal Society (London) B* **265**: 811-815.
- Parker GH. 1891. The compound eyes in crustaceans. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard* **21**: 45-140.



- Paulus HF. 1972. Zum Feinbau der Komplexaugen einiger Collembolen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung (Insecta). *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **89**: 1-116.
- Paulus HF. 1974. Die phylogenetische Bedeutung der Ommatidien der apterygoten Insekten (Collembola, Archaeognatha, Zygentoma). *Pedobiologia* **14**: 123-133.
- Paulus HF. 1975. The compound eyes of apterygote insects. In: Horridge GA (Hrsg.), *The compound eye and vision of insects*: 1-20, Clarendon Press, Oxford.
- Paulus HF. 1977. Das Doppelauge von *Entomobrya muscorum* (Collembola). *Zoomorphologie* **87**: 277-293.
- Paulus HF. 1979. Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: Gupta AP (Hrsg.), *Arthropod Phylogeny*: 299-383, Van Nostrand Reinhold, New York.
- Paulus HF. 1986. Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten – ein Modell für die Entstehung und die Ableitung der ozellulären Lateralaugen der Myriapoda von Fazettenaugen. *Zoologische Jahrbücher für Systematik* **113**: 353-371.
- Paulus HF. 2000. Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **38**: 189-208.
- Paulus HF. 2003. Von den Augen der Collembola zur Phylogenie der Arthropoda: Können Augenstrukturen Argumente zu den Fragen der Monophylie der Pancrustacea, Tracheata und Hexapoda liefern? *Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse (Wien)* **141**: 29-67.
- Paulus HF. 2007. Euarthropoda, Gliederfüßer i.e.S. In: Westheide W & Rieger R (Hrsg.), *Spezielle Zoologie Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere* (2. Aufl.): 463-473, Elsevier (Spektrum Akademischer Verlag), München.
- Paulus HF & Schmidt M. 1978. Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten. I. Die Augen der Trichoptera und Lepidoptera. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **16**: 345-367.
- Peabody EB. 1939. Development of the eye of the isopod *Idothea*. *Journal of Morphology* **64**: 519-553.
- Peitsalmi M & Pajunen I. 1992. Eye growth in *Choneiulus palmatus* (Němec) and *Nopoiulus kochii* (Gervais) (Dilopoda Blaniulidae). *Annales Zoologici Fennici* **29**: 39-46.
- Penzlin H. 2005. *Lehrbuch der Tierphysiologie* (7. Auflage). Elsevier (Akademischer Verlag Spektrum), Heidelberg Jena, 684 p.
- Phillis WA & Cromroy HL. 1977. The microanatomy of the eye of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) and resultant implications of its structure. *Journal of Medical Entomology* **13**: 685-698.
- Piekos WB. 1986. The role of reflecting pigment cells in the turnover of crayfish photoreceptors. *Cell Tissue Research* **244**: 645-654.
- Pisani D, Poling LL, Lyons-Weiler M & Hedges SB. 2004. The colonization of land by animals: molecular phylogeny and divergence times among arthropods. *BMC Biology* **2**: 1-10.
- Plateau F. 1886. Recherches sur la perception de la lumière par les myriapodes aveugles. *Journal of Anatomy and Physiology* **22**: 431-457.
- Plateau F. 1887. Recherches expérimentales sur la vision chez les arthropodes. *Bulletins de l'Académie des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique* **3 (14. Sér.)**: 407-448.
- Pocock RI. 1893. On the classification of the tracheate Arthropoda. *Zoologischer Anzeiger* **16**: 271-275.
- Prunescu C-C. 2006. A new classification of the class Chilopoda: subclass Ovodispersa and subclass Ovoconecta. *Norwegian Journal of Entomology* **53**: 401-402.

- Quenedey A. 2000. Perspectives on four decades of transmission-electron microscopy on insect exocrine glands. *Atti dell'Accademia Nazionale Italiana di Entomologia (Rendiconti)* **48**: 85-116.
- Ready DF. 2002. *Drosophila* compound eye morphogenesis: blind mechanical engineers? In: Moses K (Hrsg.), *Drosophila* eye development. Results and problems in cell differentiation 37: 191-204, Springer Verlag, Berlin.
- Ready DF, Hanson TE, Benzer S. 1976. Development of the *Drosophila* retina: a neurocrystalline lattice. *Developmental Biology* **53**: 217-240.
- Reddy GV & Rodrigues V. 1999. Sibling cell fate in the *Drosophila* adult external sense organ lineage is specified by Prospero function, which is regulated by Numb and Notch. *Development* **126**: 2083-2092.
- Regier JC & Shultz JW. 2001a. Elongation factor-2: A useful gene for arthropod phylogenetics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **20**: 136-148.
- Regier JC & Shultz JW. 2001b. A phylogenetic analysis of the Myriapoda (Arthropoda) using two nuclear protein-encoding genes. *Zoological Journal of the Linnean Society (London)* **132**: 469-486.
- Regier JC, Shultz JW & Kambic RE. 2005. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proceedings of the Royal Society B* **272**: 395-401.
- Richter S. 1999. The structure of the ommatidia of the Malacostraca (Crustacea) – a phylogenetic approach. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* **38**: 161-204.
- Richter S. 2002. The Tetraconata concept: hexapod-crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. *Organisms Diversity & Evolution* **2**: 217-237.
- Richter S. 2003. Evolution of optical design in the Malacostraca (Crustacea). In: Wiese K (Hrsg.), *The crustacean nervous system*: 512-524, Springer Verlag, Berlin.
- Richter S & Wirkner C. 2004. Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Euarthropoda. In: Richter S & Sudhaus W (Hrsg.), *Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin* **43 (N.F.)**: 73-102, Verlag Goecke & Evers, Keltern.
- Roach JLM & Wiersma CAG. 1974. Differentiation and degeneration of crayfish photoreceptors in darkness. *Cell Tissue Research* **153**: 137-144.
- Rosenberg J, Henning U & Langer H. 2000/01. Diurnal changes of the fine structure in the compound eyes of the ghost crab *Ocypode ryderi* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Acta Biologica Benrodis* **11**: 53-70.
- Rosenberg J, Müller CHG & Hilken G. 2006. Ultrastructural organization of the anal organs in the anal capsule of *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (Chilopoda, Craterostigmomorpha). *Journal of Morphology* **267**: 265-272.
- Rosenstadt B. 1896. Zur morphologischen Beurtheilung der Augen von *Scutigera*. *Zoologischer Anzeiger* **19**: 369-375.
- Sakamoto K, Seki T, Koseki S, Kashiwagi T & Eguchi E. 1998. Comparative studies on compound eyes of larvae and adults of an aeshnid dragonfly, *Anax nigrofasciatus nigrofasciatus* (I) Dorsal part. *International Journal of Odonatology* **1**: 15-31.
- Saller K. 1959. Der Begriff des Kryptotypus. *Scientia (Milano)* **94**: 158-165.
- Saudray Y. 1953. Développement post-embryonnaire d'un Iulide indigène *Cylindroiulus (Aneuloboiulus) silvarum* Meinert. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* **89** : 1-14.
- Schachtner J, Schmidt M & Homberg U. 2005. Organization and evolutionary trends of primary olfactory brain centers in Tetraconata (Crustacea + Hexapoda). *Arthropod Structure & Development* **34**: 257-299.

- Scheuring L. 1913. Die Augen der Arachnoideen. 1. Teil. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **33**: 335-636.
- Scheuring L. 1914. Die Auge der Arachnoideen. 2. Teil. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **37**: 369-464.
- Schileyko AA. 1992. Scolopenders of Vietnam and some aspects of the system of Scolopendromorpha (Chilopoda, Epimorpha). Part 1. *Arthropoda selecta* **1**: 5-19.
- Schileyko AA. 1996. Some problems in the systematics of the order Scolopendromorpha (Chilopoda). In: Geoffroy J-J, Mauriès J-P & Nguyen Duy-Jacquemin M (Hrsg.), *Acta Myriapodologica. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris)* **169**: 293-297.
- Schliwa M. 1979. The retina of the phalangid, *Opilio ravennae*, with particular reference to arhabdomeric cells. *Cell Tissue Research* **204**: 473-495.
- Schliwa M & Fleissner G. 1979. Arhabdomeric cells of the median eye retina of scorpions. *Journal of Comparative Physiology* **130**: 265-270.
- Schliwa M & Fleissner G. 1980. The lateral eyes of the scorpion, *Androctonus australis*. *Cell Tissue Research* **206**: 95-114.
- Schmitt M, Mischke U & Wachmann E. 1982. Phylogenetic and functional implications of the rhabdom patterns in the eyes of Chrysomeloidea (Coleoptera). *Zoologica Scripta* **11**: 31-44.
- Schneider JW & Werneburg R. 1998. *Arthropleura* und Diplopoda (Arthropoda) aus dem Unter-Rotliegend (Unter-Perm, Assel) des Thüringer Waldes (Südwest-Saale-Senke). *Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen* **13**: 19-36.
- Scholtz G & Edgecombe GD. 2005. Heads, Hox and the phylogenetic position of trilobites. In: Koenemann S & Jenner R (Hrsg.), *Crustacean and arthropod relationships*: 139-165, CRC Press, Taylor & Francis Book Incorporation, New York.
- Scholtz G & Edgecombe GD. 2006. The evolution of arthropod heads: reconciling morphological, developmental and palaeontological evidence. *Development Genes Evolution* **216**: 395-415.
- Scholtz G, Mittmann B & Gerberding M. 1998. The pattern of *distal-less* expression in the mouthparts of crustaceans, myriapods and insects: new evidence for a gnathobasic mandible and the common origin of Mandibulata. *International Journal of Developmental Biology* **42**: 801-810.
- Schröer W-D. 1974. Zum Mechanismus der Analyse polarisierten Lichtes bei *Agelena gracilens* C. L. Koch (Araneae, Agelenidae). I. Die Morphologie der Retina der vorderen Mittelaugen (Hauptaugen). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* **79**: 215-231.
- Sellier R. 1978. Notes et documents sur l'oeil composé des Insectes: observations ultrastructurales en microscopie électronique à balayage. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* **76**: 61-170.
- Sharov AG. 1966. Basic arthropodan stock with special reference to insects. Pergamon Press, Oxford, 271 p.
- Shaw R & Stowe S. 1982. Photoreception. In: Atwood HL & Sandemann DC (Hrsg.), *The biology of Crustacea*. Vol. 3. Neurobiology: structure and function: 291-367, Academic Press, New York.
- Shear WA. 1998. The fossil record and evolution of the Myriapoda. In: Fortey RA & Thomas RH (Hrsg.), *Arthropod relationships. Systematics Association Special Volume Series* **55**: 211-219, Chapman & Hall, London.
- Shear WA & Bonamo PM. 1988. Devonobiomorpha, a new order of centipedes (Chilopoda) from the Middle Devonian of Gilboa, New York state, U.S.A., and the phylogeny of centiped orders. *American Museum Novitates* **2927**: 1-30.

- Shear WA, Jeram AJ & Seldon PA. 1998. Centipede legs (Arthropoda, Chilopoda, Scutigermorpha) from the Silurian and Devonian of Britain and the Devonian of North America. *American Museum Novitates* **3231**: 1-16.
- Shelley RM. 2002. A synopsis of the North American centipedes of the order Scolopendromorpha (Chilopoda). *Virginia Museum of Natural History Memoires* **5**: 1-108.
- Shinohara K. 1970. On the phylogeny of Chilopoda. *Proceedings of the Japanese Society of Systematics and Zoology* **65**: 35-42.
- Shultz JW & Regier JC. 1997. Progress toward a molecular phylogeny of the centipede orders (Chilopoda). *Entomologica Scandinavica (Supplement)* **51**: 25-32.
- Shultz JW & Regier JC. 2000. Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustaceans + hexapod clade. *Proceedings of the Royal Society B* **267**: 1011-1019.
- Sierwald P, Shear WA, Shelley RM & Bond JE. 2003. Milliped phylogeny revisited in the light of the enigmatic order Siphoniulida. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **41**: 87-99.
- Siewing R. 1960. Zum Problem der Polyphylie der Arthropoda. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* **164**: 238-270.
- Silvestri G. 1895. Chilopodi e Dilopodi della Papusia. *Annali di Museo Civico della Historia Naturale Genova (a)* **XIV**: 23-52.
- Simpson P. 2001. A review of early development of the nervous system in some arthropods: comparison between insects, crustaceans and myriapods. In: Deuve T (Hrsg.), Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 71-84, Paris.
- Smith K, Ridings C, Dodge FA & Barlow RB. 2002. Development of the lateral eyes of juvenile *Limulus*. *Biological Bulletin* **203**: 222-223.
- Snodgrass RE. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora, and Arthropoda. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **96**: 1-159.
- Sograff N. 1879. Vorläufige Mittheilungen über die Organisation der Myriapoden. *Zoologischer Anzeiger* **2**: 16-18.
- Sograff N. 1880. Anatomy of *Lithobius forficatus* (Text in russischer Originalsprache). *Izvestija Imperatorskago Obscestva Ljubitelej Estestvoznaniija, Antropologii i Etnografii (Moskovskij Universitet)* **32**: 1-34.
- Spies T. 1981. Structure and phylogenetic interpretation of diplopod eyes (Diplopoda). *Zoomorphology* **98**: 241-260.
- Spreitzer A & Melzer RR. 2003. The nymphal eyes of *Parabuthus transvaalicus* Purcell, 1899 (Buthidae): an accessory lateral eye in a scorpion. *Zoologischer Anzeiger* **242**: 137-143.
- Stavenga DG, Foletti S, Palasantzas G & Arikawa K. 2006. Light on the moth-eye corneal nipple array of butterflies. *Proceeding of the Royal Society (London) B* **273**: 661-667.
- Stein M, Waloszek D & Maas A. 2005. *Oelandocaris oelandica* and the stem lineage of Crustacea. In: Koenemann S & Jenner R (Hrsg.), Crustacean and arthropod relationships: 55-71, CRC Press, Taylor & Francis Book Incorporation, New York.
- Stollewerk A & Chipman AD. 2006. Neurogenesis in chelicerates and myriapods and its importance for understanding arthropod relationships. *Integrative and Comparative Biology* **46**: 195-206.
- Stollewerk A & Simpson P. 2005. Evolution of early development of the nervous system: a comparison between arthropods. *BioEssays* **27**: 874-883.
- Stormer L. 1976. Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany. Part 5. Myriapoda and additional forms, with general remarks on



- fauna and problems regarding invasion of land by arthropods. *Senckenbergiana Lethaea* **57**: 87-183.
- Stowe S. 1980. Rapid synthesis of photoreceptor membrane and assembly of new microvilli in a crab at dusk. *Cell Tissue Research* **211**: 419-440.
- Strausfeld NJ. 1998. Crustacean – Insect relationships: the use of brain characters to derive phylogeny amongst segmented invertebrates. *Brain, Behaviour and Evolution* **52**: 186-206.
- Strausfeld NJ. 2005. The evolution of crustacean and insect optic lobes and the origin of chiasmata. *Arthropod Structure & Development* **34**: 235-256.
- Tichy H. 1973. Untersuchungen über die Feinstruktur des Tömösvarýschen Sinnesorgans von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda) und zur Frage seiner Funktion. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)* **91**: 93-139.
- Tichy H. 1975. Unusual fine structure of sensory hair triad of the millipede *Polyxenus*. *Cell Tissue Research* **156**: 229-238.
- Tiegs OW. 1947. The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus sylvaticus*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **88**: 165-336.
- Tiegs OW & Manton SM. 1958. The evolution of the Arthropoda. *Biological Reviews* **33**: 255-337.
- Toh Y & Kuwabara M. 1975. Synaptic organization of the fleshfly ocellus. *Journal of Neurocytology* **4**: 271-287.
- Toh Y & Mizutani A. 1994. Structure of the visual system of the larva of the of the tiger beetle (*Cicindela chinensis*). *Cell Tissue Research* **278**: 125-134.
- Toh Y & Sagara H. 1982. Ocellar system of the swallowtail butterfly larva. I. Structure of the lateral ocelli. *Journal of Ultrastructure Research* **78**: 107-119.
- Toh Y & Waterman TH. 1982. Diurnal changes in compound eye fine structure in the blue crab *Callinectes*. *Journal of Ultrastructure Research* **78**: 40-59.
- Toh Y & Yokohari F. 1988. Postembryogenic development of the dorsal ocellus of the american cockroach. *Journal of Comparative Neurology* **269**: 157-167.
- Toh Y, Tominaga Y & Kuwabara M. 1971. The fine structure of the dorsal ocellus of the fleshfly. *Journal of Electron Microscopy* **20**: 56-66.
- Towe K. 1973. Trilobite eyes: calcified lenses in vivo. *Science (New York)* **179**: 1007-1009.
- Trujillo-Cenóz O. 1972. The structural organization of the compound eye in insects. In: Autrum H-J (Hrsg.), Handbook of sensory physiology. Physiology of photoreceptor organs. Vol. VII/2: 5-62, Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Turbeville JM, Pfeifer DM, Field KG & Raff RA. 1991. The phylogenetic status of arthropods, as inferred from 18S rRNA sequences. *Molecular Biology and Evolution* **8**: 669-686.
- Turcato A & Minelli A. 1990. Fine structure of the ventral glands of *Pleurogeophilus mediterraneus* (Meinert) (Chilopoda Geophilomorpha). In: Minelli A (Hrsg.), Proceedings of the 7<sup>th</sup> International Congress of Myriapodology: 165-173, EJ Brill, Leiden.
- Uehara A, Toh Y & Tateda H. 1977. Fine structure of the eyes of orb-weavers, *Argiope amoena* L. Koch (Aranae: Argiopidae). 1. The anteromedial eyes. *Cell Tissue Research* **182**: 81-91.
- Uehara A, Toh Y & Tateda H. 1978. Fine structure of the eyes of orb-weavers, *Argiope amoena* L. Koch (Aranae: Argiopidae). 2. The anterolateral, posteriolateral and posteromedial eyes. *Cell Tissue Research* **186**: 435-452.
- Ugolini A, Vignali B, Castellini C & Lindström M. 1996. Celestial orientation and spectral filtering in *Talitrus saltator* Montagu (Amphipoda, Talitridae). *Journal of the Marine Biological Association U.K.* **76**: 377-389.

- Verhoeff KW. 1902-25. Klasse Chilopoda. In: Bronn HG (Hrsg.), Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Band 5(II), Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 725 p.
- Wachmann E. 1970. Zum Feinbau der Ommatidien von *Pteronemobius heydeni* (Fisch.) (Orthoptera, Gryllidae). *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **108**: 46-58.
- Wachmann E. 1972. Das Auge des Hühnerfloh *Ceratophyllus gallinae* (Schrank) (Insecta, Siphonaptera). *Zeitschrift Morphologie der Tiere* **73**: 315-324.
- Wachmann E. 1975. Feinstruktur der Lateralaugen einer räuberischen Milbe (*Microcaeculus*) (Acari: Prostigmata: Caeculidae). *Entomologica Germanica* **1**: 300-307.
- Wachmann E. 1977. Vergleichende Analyse der feinstrukturellen Organisation offener Rhabdome in Augen der Cucujiformia (Insecta, Coleoptera), unter besonderer Berücksichtigung der Chrysomelidae. *Zoomorphologie* **88**: 95-131.
- Wachmann E. 1979. Untersuchungen zur Feinstruktur der Augen von Bockkäfern (Coleoptera, Cerambycidae). *Zoomorphologie* **92**: 19-48.
- Wachmann E, Pfannenstiel H-D, Wellmann H & Shelton PMJ. 1983. Morphogenesis of open rhabdome in ommatidia of *Leptinotarsa decemlineata* and *Crioceris asparagi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Zoomorphology* **103**: 165-176.
- Walla P, Barth FG & Eguchi E. 1996. Spectral sensitivity of single photoreceptor cells in the eyes of the ctenid spider *Cupiennius salei* Keys. *Zoological Science* **13**: 199-202.
- Walossek D & Müller KJ. 1998. Cambrian "Orsten"-type arthropods and the phylogeny of Crustacea. In: Fortey RA & Thomas RH (Hrsg.), Arthropod relationships. *Systematics Association (special volume series)* **55**: 139-153, Chapman & Hall, London.
- Warrant EJ. 1999. Seing better at night: life style, eye design and the optimum strategy of spatial and temporal summation. *Vision Research* **39**: 1611-1630.
- Waterman TH. 1961. Light sensitivity and vision. In: Waterman TH (Hrsg.), The physiology of Crustacea. Vol. II: 1-64, Academic Press, New York.
- Wägele JW & Stanjek G. 1995. Arthropod phylogeny inferred from partial 12 SrRNA revisited: monophyly of the Tracheata depends on sequence alignment. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **33**: 75-80.
- Weber H. 1933. Lehrbuch der Entomologie. Gustav Fischer Verlag, Jena, 550 p.
- Weber H & Weidner H. 1974. Grundriß der Insektenkunde. 5. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 640 p.
- Weber G & Renner M. 1976. The ocellus of the cockroach, *Periplaneta americana* (Blattariae). Receptory area. *Cell Tissue Research* **168**: 209-222.
- Wenning A, Greisinger U & Proux JP. 1991. Insect-like characteristics of the malpighian tubules of a non-insect: fluid secretion in the centipede *Lithobius forficatus* (Myriapoda: Chilopoda). *Journal of Experimental Biology* **158**: 165-180.
- Weygoldt P. 1986. Arthropod interrelationships – the phylogenetic systematic approach. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **19**: 19-35.
- Weygoldt P. 2000. Whip spiders (Chelicerata: Amblypygi). Their biology, morphology and systematics. Apollo Books, Stenstrup, 163 p.
- Wheeler WC, Cartwright P & Hayashi CY. 1993. Arthropod phylogeny – A combined approach. *Cladistics* **9**: 1-39.
- Whittington PM. 1995. Conversation versus change in early axonogenesis in arthropod embryos: a comparison between myriapods, crustaceans and insects. In: Breidbach O & Kutsch W (Hrsg.), The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach: 181-219, Birckhäuser, Basel.
- Whittle AC. 1976. Reticular specializations in photoreceptors: a review. *Zoologica Scripta* **5**: 191-206.
- Widmann E. 1908. Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* **90**: 258-312.

- Wildt M & Harzsch S. 2002. A new look at an old visual system: structure and development of compound eyes and optic ganglia of the brine shrimp *Artemia salina* Linnaeus, 1758 (Branchiopoda, Anostraca). *Journal of Neurobiology* **52**: 117-132.
- Willem V. 1891a. On the structure of the ocelli of *Lithobius*. *Annals and Magazine of Natural History* **8**: 482-483.
- Willem V. 1891b. Sur la structure des ocelles de la Lithobie. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris (Sér. D)* **113**: 43-45.
- Willem V. 1892. Les ocelles de *Lithobius* et de *Polyxenus*. *Annales de la Société Royale Malacologique de Belgique* **27**: 69-71.
- Williams DS. 1980. Organisation of the compound eye of a tipulid fly during the day and night. *Zoomorphologie* **95**: 85-104.
- Willmann R. 2003. Die phylogenetischen Beziehungen der Insecta: Offene Fragen und Probleme. *Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentages 2001 (Löbbecke Museum, Düsseldorf)*: 1-64.
- Wirkner CS & Pass G. 2002. The circulatory system in Chilopoda: functional morphology and phylogenetic aspects. *Acta Zoologica (Stockholm)* **83**: 193-202.
- Wolff T & Ready DF. 1991. The beginning of pattern formation in the *Drosophila* compound eye: the morphogenetic furrow and the second mitotic wave. *Development* **113**: 841-850.
- Wolken JJ. 1971. Invertebrate photoreceptors. Academic Press, New York, 245 p.
- Wunderer H & Smola U. 1982. Morphological differentiation of the central visual cells R7/8 in various regions of the blowfly eye. *Tissue & Cell* **14**: 341-358.
- Wunderer H, Weber G & Seifert P. 1988. The fine structure of the dorsal ocelli in the mail bibionid fly. *Tissue & Cell* **20**: 145-155.
- Wunderer H, Seifert P, Pilstl F, Lange A & Smola U. 1990. Crustacean-like rhabdoms at the dorsal rim of several dipteran eyes (Syrphidae, Tabanidae). *Naturwissenschaften* **77**: 343-345.
- Yamamoto K & Toh Y. 1975. The fine structure of the lateral ocellus of the dobsonfly larva. *Journal of Morphology* **146**: 415-430.
- Yamashita S. 1984. Photoreceptor cells in the spider eye: spectral sensitivity and efferent control. In: Barth FG (Hrsg.), *Neurobiology of arachnids*: 103-117, Springer Verlag, Berlin.
- Zrzavý J & Štys P. 1997. The basic body plan of arthropods: insights from evolutionary morphology and developmental biology. *Journal of Evolutionary Biology* **10**: 353-367.

## Kurzzusammenfassung der Dissertationsschrift

### Abstract (deutsch)

Augen gehören zu den eindrucklichsten und wichtigsten Sinnesorganen im Tierreich. Neben einem diffusen Hautlichtsinn wurden die verschiedensten Typen einfacher Grubenaugen, Linsenaugen sowie Komplexaugen entwickelt. Gerade Komplexaugen und ihre optischen Einheiten, die so genannten Ommatidien, spielen eine wichtige Rolle bei der Klärung offener Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Höheren Gliedertiere (Euarthropoda). Obwohl die Auswertung ommatidialer Merkmale schon zahlreiche Phylogenetiker beschäftigt hat, führten die Analysen wegen mangelhafter Kenntnisse über den Aufbau der Augen wichtiger Teilgruppen der Euarthropoda nicht zu einem befriedigenden Ergebnis. Eine solche diesbezüglich bislang schlecht untersuchte Teilgruppe mit phylogenetischer Schlüsselstellung ist die der Hundertfüßer (Chilopoda). Auf der Basis elektronenmikroskopischer, histologischer und entwicklungsbiologischer Studien konnte nun gezeigt werden, daß die ursprünglichste aller Teilgruppen der Chilopoda, die Spinnenläufer (Scutigermorpha), Komplexaugen besitzen, deren Ommatidien strukturell und bezüglich ihrer Entwicklung den Ommatidien der Krebse und Insekten sehr ähnlich sind. Der vermutete gemeinsame Ursprung der Komplexaugen und ihrer Ommatidien stützt nunmehr die Annahme, daß die Insekten, Krebse und die nächst höhere Verwandtschaftsgruppe der Hundertfüßer, die Tausend- oder Doppelfüßer (Myriapoda), eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft bilden (Mandibulata). Die unicornealen Punktaugen (Lateralozellen) der übrigen Teilgruppen der Hundertfüßer weichen vom Aufbau der Ommatidien der Spinnenläufer erheblich ab. Zum ersten Mal konnte im Rahmen einer vergleichend-feinstrukturellen Studie gezeigt werden, daß die Augen der Steinläufer (Lithobiomorpha), Riesenläufer (Scolopendromorpha) und Craterostigmomorpha zwar hoch komplex gestaltet sind, aber von einander homologen Zelltypen aufgebaut werden, so daß im Hinblick auf die Entstehung der Lateralozellen von einem einmaligen Evolutionsereignis in der Schwestergruppe der Scutigermorpha, den Pleurostigmophora, auszugehen ist. Die vorliegende Promotionschrift beruht auf einer Zusammenfassung von acht Originalveröffentlichungen (fünf davon mit Erstautorenschaft) und einem Reviewbeitrag.

### Abstract (englisch)

Eyes are impressive and essential sense organs in the animal kingdom. Besides light sensitive epithelia, as for instance the epidermis, pinhole eyes, camera-type eyes with or without lenses as well as compound eyes have been developed in various animal groups. Compound eyes and in particular their optical units, the so-called ommatidia, have played a pivotal role in the still ongoing discussion about arthropod interrelationships. Even if the description and coding of eye characters have already attracted many scientists dealing with euarthropod systematics, the phylogenetic analyses suffered from the fact that there was poor knowledge of the architecture of eyes in some euarthropod subgroups, however relevant for the discussion. One of these poorly investigated subgroups with a phylogenetic key role are the centipedes (Chilopoda). Based on electron microscopic, histological and developmental studies, it could be demonstrated that the presumably most basal centipede subgroup, the house centipedes (Scutigermorpha), possess compound eyes with ommatidia of a type very similar to that found in crustaceans and insects. It is therefore legitimate to assume that there is a common origin of scutigermorph, crustacean and insect ommatidia and compound eyes, respectively. In this context, ommatidial characters can be used to reinforce the recently questioned hypothesis, according to which the crustaceans, insects and the myriapods (including centipedes and millipedes) may be traced back to one last common ancestor, thereby forming

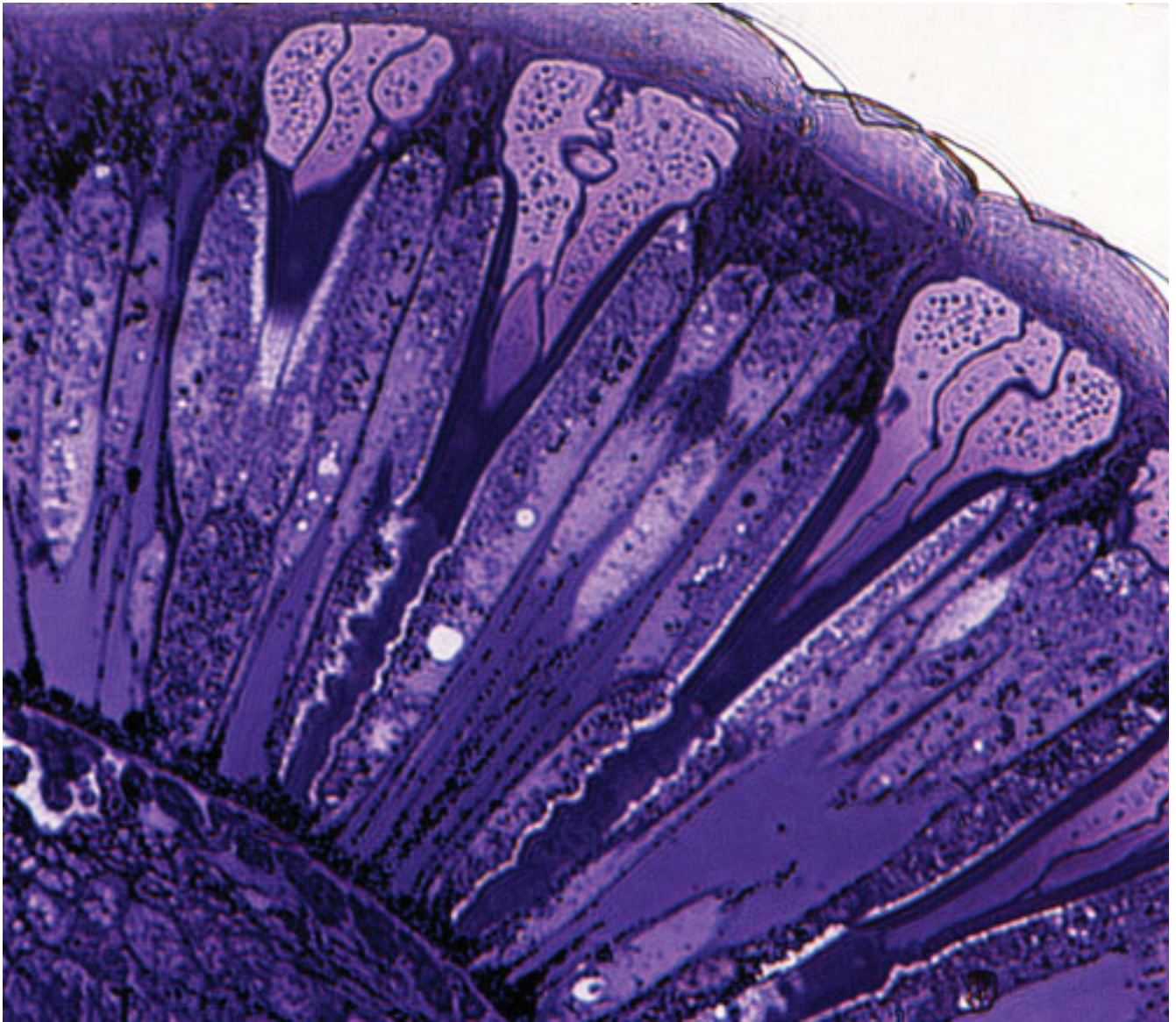


a monophyletic group. The camera-type lens eyes (lateral ocelli) occurring in the remaining subgroups of the Chilopoda show a structure considerably different from that observed in the ommatidia of house centipedes. However, comparative ultrastructural data reveal that the lateral ocelli of stone centipedes (Lithobiomorpha), giant centipedes (Scolopendromorpha) and Craterostigmomorpha display a structure of high complexity and are made up by the homologous cell types. Thus, the lateral ocelli have most probably been evolved only once in the natural history of non-scutigeromorph centipedes, the Pleurostigmophora. The present thesis is based on eight original papers (five of which released as corresponding author) and one review contribution.

**Anhang der in die Dissertationsschrift einbezogenen Veröffentlichungen (in der Reihenfolge ihrer Abhandlung in der Zusammenfassung)**

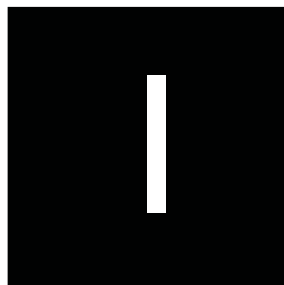
- I.** Müller CHG, Rosenberg J, Richter S & Meyer-Rochow VB. 2003b. The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural reinvestigation that adds support to the Mandibulata concept. *Zoomorphology* **122**: 191-209.
- II.** Müller CHG & Rosenberg J. 2006. Homology of lateral ocelli in the Pleurostigmophora? New evidence from the retinal fine structure in some lithobiomorph species (Chilopoda: Lithobiidae). *Norwegian Journal of Entomology* **53**: 265-286.
- III.** Müller CHG & Meyer-Rochow VB. 2006a. Fine structural organization of the lateral ocelli in two species of *Scolopendra* (Chilopoda: Pleurostigmophora): an evolutionary evaluation. *Zoomorphology* **125**: 13-26.
- IV.** Müller CHG & Meyer-Rochow VB. 2006b. Fine structural description of the lateral ocelli of *Craterostigmus tasmanianus* Pocock, 1902 (Chilopoda: Craterostigmomorpha) and phylogenetic considerations. *Journal of Morphology* **267**: 850-865.
- V.** Müller CHG, Rosenberg J & Meyer-Rochow VB. 2003a. Hitherto undescribed interommatidial exocrine glands in Chilopoda. *African Invertebrates* **44**: 185-197.
- VIa.** Harzsch S, Melzer RR & Müller CHG. 2006. Eye development in Myriapoda: implications for arthropod phylogeny. *Norwegian Journal of Entomology* **53**: 287-291.
- VIb.** Harzsch S, Melzer RR & Müller CHG. 2007. Mechanisms of eye development and evolution of the arthropod visual system: the lateral eyes of Myriapoda are not modified insect ommatidia. *Organisms, Diversity & Evolution* **7**: 20-32.
- VII.** Meyer-Rochow VB, Müller CHG & Lindström M. 2006. Spectral sensitivity of the eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Scutigeroidea: Scutigerae). *Applied Entomology and Zoology* **41**: 117-122.
- VIII.** Harzsch S, Müller CHG & Wolf H. 2005. From variable to constant cell numbers: cellular characteristics of the arthropod nervous system argue against a sister-group relationship of Chelicerata and "Myriapoda" but favour the Mandibulata concept. *Development, Genes & Evolution* **215**: 53-68.

# Feinstruktur scutigeromorpher Ommatidien



Eigener Beitrag:

Fragestellung, Materialbeschaffung und -fixierung, Erstellung v. Schnittserien, elektronenmikroskopische Untersuchung, Auswertung, Textverfassung (anteilig, ca. 80 %)



Carsten H. G. Müller · Jörg Rosenberg ·  
Stefan Richter · V. Benno Meyer-Rochow

## The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural reinvestigation that adds support to the Mandibulata concept

Received: 3 March 2003 / Accepted: 11 May 2003 / Published online: 20 August 2003  
© Springer-Verlag 2003

**Abstract** The lateral compound eye of *Scutigera coleoptrata* was examined by electron microscopy. Each ommatidium consists of a dioptric apparatus, formed by a cornea and a multipartite eucone crystalline cone, a bilayered retinula and a surrounding sheath of primary pigment and interommatidial pigment cells. With reference to the median eye region, each cone is made up of eight cone segments belonging to four cone cells. The nuclei of the cone cells are located proximally outside the cone near the transition area between distal and proximal retinula cells. The connection between nuclear region and cone segment is via a narrow cytoplasmic strand, which splits into two distal cytoplasmic processes. Additionally, from the nuclear region of each cone cell a single cytoplasmic process runs in a proximal direction to the basement membrane. The bilayered rhabdom is usually made up of the rhabdomeres of 9–12 distal retinula cells

and four proximal retinula cell. The pigment shield is composed of primary pigment cells (which most likely secrete the corneal lens) and interommatidial pigment cells. The primary pigment cells underlie the cornea and surround, more or less, the upper third of the crystalline cone. By giving rise to the cornea and by functioning as part of the pigment shield these pigment cells serve a double function. Interommatidial pigment cells extend from the cornea to the basement membrane and stabilise the ommatidium. In particular, the presence of cone cells, primary pigment cells as well as interommatidial pigment cells in the compound eye of *S. coleoptrata* is seen as an important morphological support for the Mandibulata concept. Furthermore, the phylogenetic significance of these cell types is discussed with respect to the Tetraconata.

**Keywords** Centipedes · *Scutigera* · Facets · Cone cells · Retina · Pigment cells · Phylogeny · Vision · Mandibulata

C. H. G. Müller (✉)  
Institute for Biodiversical Research,  
General and Systematic Zoology,  
University of Rostock,  
Universitätsplatz 2, 18051 Rostock, Germany  
e-mail: carsten.mueller@biologie.uni-rostock.de  
Fax: +49-381-4986262

J. Rosenberg  
Faculty of Biology, Department of Animal Physiology,  
Ruhr-University Bochum,  
P.O. Box 102148, 44780 Bochum, Germany

S. Richter  
Institute for Biology, Comparative Zoology,  
Humboldt-University Berlin,  
Philippstrasse 13, 10115 Berlin, Germany

V. B. Meyer-Rochow  
Faculty of Engineering and Science (Biology),  
International University Bremen,  
Campus Ring 1, 28759 Bremen, Germany

V. B. Meyer-Rochow  
Department of Biology,  
University of Oulu,  
90014 Oulu, Finland

### Introduction

Chilopoda mostly possess eyes that consist of two laterally positioned clusters of relatively large ocelli with circular lenses. The interocellar distances are almost always greater than the distances between neighbouring ommatidia in insect or crustacean compound eyes, but sizes and total numbers of the ocelli in chilopod eyes vary widely from species to species. Frequently the eyes are reduced [for example, only a single pair of ocelli remains in the Henicopidae (Lithobiomorpha) and Craterostigmomorpha] or even completely absent [for example, in the Cryptopidae (Scolopendromorpha) and Geophilomorpha]. Only in the Scutigeraomorpha do we find eyes of 100–600 units, arranged as closely packed hexagonal facets and, thus, resembling typical insect or crustacean compound eyes (Hanström 1934).

The frontolaterally positioned compound eyes of the Scutigeraomorpha have been the topic of numerous older light microscopic (LM) investigations, involving the



**Table 1** Survey of earlier findings on cellular components of scutigermorph eyes, and terminologies used by various authors

	Müller et al. (2003) <i>S. coleoptrata</i>	Paulus (1979) <i>S. coleoptrata</i>	Hansström (1934) (a) <i>Thereuonema tuberculata</i> (b) <i>T. clunifera</i>	Hemenway (1900) <i>S. forceps</i> (= <i>S. coleoptrata</i> )	Adensamer (1894a, b) <i>S. coleoptrata</i>	Grenacher (1880) <i>S. coleoptrata</i>
Dioptic apparatus	Cornea (secreted by: distal pigment cells) Crystalline cone with “cone segments” ( $n=8$ )	Cornea (secreted by: distal pigment cells) Vitreal body (without nuclei!) secreted by: distal pigment cells; cone segments variable	Cornealins (secreted by: corneal Zellen) Kristallkegel (nuclei not proved)	Cornea Crystalline body (without nuclei!) ( $n=10-12$ )	Cornea (secreted by: Hypodermis-zellen) Kristallkörper ( $n=5-6$ , max. 9 segments) 6 distal “nuclei” in young specimen ( $<5$ mm)	Linsenfacette Kristallkörper with “segments” (without nuclei!) ( $n=6-9$ )
Retinula cells	Nuclei of cone cells ( $n=4$ )  Distal retinula cells  (a) Central region ( $n=9-11$ ) (b) Eye margins ( $n=10-12$ ) Proximal retinula cells ( $n=4$ )	Supporting cells ( $n=4$ )  Distal retinula cells  Median ( $n=7-10$ ) Dorsolateral ( $n=9-23$ ) Proximal retinula cells ( $n=4$ )	(a) ( $n=7-8$ ) (b) ( $n=6-7$ ) Proximale Pigmentzellen (Pp)  (a) ( $n=4?$ ) (b) ( $n=4$ ) Distale Sehzellen ( $n=10-12$ )	Clear or supplementary cells ( $n=4$ )  Middle tier of cells ( $t_2$ ) ( $n=10-12$ )  Inner tier of cells ( $t_3$ ) ( $n=3-4$ )	Pigmentzellen Kategorie III (Pgz. III) ( $n=4$ )  Obere Retinula-zellen ( $n=9-12$ )  Untere Retinula-zellen ( $n=3-4$ )	Pigmentzellen (Pg <sup>II</sup> ) ( $n=4$ )  Äussere Retinula-zellen (R1 <sup>U</sup> ) ( $n=9-12$ )  Innere Retinula-zellen (R1 <sup>I</sup> ) ( $n=3-4$ ) Pigmentzellen (pg) ( $n=8-10$ )
Pigment cells	Primary pigment cells ( $n=8-10$ )  Interommatidial pigment cells ( $n=14-16$ )	Distal pigment cells (dpc) ( $n=8-13$ )  (-)	Corneagene Zellen  (a) ( $n=11-13$ ) (b) ( $n=14-15$ ) (-)	Outer tier of cells ( $t_1$ ) ( $n=12$ )  Elongated pigment cells ( $n=16-18$ )  (-)	Hypodermiszellen (Hpz.) ( $n=8-12$ )  Pigmentzellen Kategorie I (Pgz. I) ( $n=8-10$ ) Pigmentzellen Kategorie II (Pgz. II) ( $n=?$ )	(-)  Pigmentzellen (Pg <sup>I</sup> ) ( $n=ca$ 9)
Interommatidial exocrine glands	Interommatidial glands (nuclei of secretory cell)	(-)	Distale Pigmentzellen (Dp)  (a) ( $n=ca$ 20) (b) ( $n=ca$ 24)	(-)		

genera *Scutigera* and *Thereuopoda* (Sograff 1879; Grenacher 1880; Packard 1880; Adensamer 1894a, b; Rosenstadt 1896; Hemenway 1900; Hesse 1901; Hanström 1926, 1934). As a result of these investigations, scutigermorph eyes were thought to consist of repetitive optical units each with a cornea, a large crystalline cone-like vitreous body without nuclei, a bilayered rhabdom and up to three different kinds of pigment cells. Only Adensamer (1894b) reported to have detected five to seven nuclei in the distal part of the crystalline body in the eyes of very small specimens (>5 mm). In older specimens these nuclei were said to have vanished. Hanström (1934) reviewed the different cell types and provided information on the various names given to them by different investigators (cf. Table 1).

The first fine-structural information concerning rhabdom and dioptric system of the eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) was provided by Paulus (1979). He confirmed the existence of a double-layered rhabdom and the finding that the crystalline cone-like vitreous body was without any obvious nuclei. In a schematic reconstruction of the *S. coleoptrata* ommatidium, Paulus (1979) showed the presence of four different cell types: distal pigment cells, supporting cells and distal as well as proximal retinula cells. The cornea and the crystalline body, according to Paulus (1979), were secreted by the distal pigment cells.

Because of the obvious deviations from the compound eyes of insects and crustaceans, Adensamer, as early as 1894, introduced the term "Pseudofacettenauge", indicating the putative secondary nature of the eyes in the Scutigermorpha. And indeed, even with the knowledge of today it is difficult to see how the eyes of the Scutigermorpha would fit into the ommatidial scheme of the Mandibulata. This has led to an increasingly interesting debate on the phylogenetic position of the Scutigermorpha and the evolution of its ommatidium (Kraus and Kraus 1994; Borucki 1996; Dohle 1998; Paulus 2000; Kraus 2001; Richter 2002).

Paulus (1986, 2000) had suggested the stemmata of the larvae of holometabolous insects as potential models for the evolution of myriapod eyes with either the aggregation of stemmata-like eyes or the secondary modification of *Scutigera* ommatidia as starting points. Following Paulus' (2000) "pseudocompound eye" hypothesis, the lateral eyes in chilopods and diplopods (without cone-like structures as in the stemmata) would have to be interpreted as a newly derived character amongst the Myriapoda (or convergently evolved with regard to Chilopoda and Progoneata). Consequently, the cone structures in the scutigermorph ommatidia would have to represent newly evolved components originating from the lateral ocelli without cones. However, the lack of sufficiently detailed fine-structural data, at that time, severely hampered his conclusions.

During our own study of the eye of *S. coleoptrata*, we noticed the presence of interommatidial exocrine glands, whose nuclei, in the past, frequently seem to have been confused with those of primary pigment cells (Müller et

al. 2003). We also discovered the positions of the nuclei of the crystalline cone cells. This new information enables us to correct long-held earlier views on the morphological organisation of the *Scutigera* eye. The aims of this paper have, therefore, been to: (a) give a detailed and up-to-date structural description of the ommatidia of *S. coleoptrata*, (b) critically compare our findings with those of earlier investigators and (c) discuss, whether the ommatidia of the *S. coleoptrata* eye are homologous to those characteristic of the typical crustacean and hexapod compound eye or not.

## Materials and methods

Specimens of *S. coleoptrata* measuring up to 15 mm in total body length (total body length without appendages) were collected from the islands of Šipan (Croatia) and Ibiza (Spain). Individuals, whose eyes became part of this study, were decapitated under dark conditions at approximately 1.00 a.m. after 6 h of dark adaptation. Severed heads were split in halves along their sagittal planes and then fixed for ca 12 h in a cold solution of Karnovsky's prefixative (1965), consisting of 2% glutaraldehyde, 2% paraformaldehyde, 1.52% NaOH and 1.2 g D-glucose, dissolved in 2.25% sodium hydrogen phosphate buffer (pH 7.4).

The specimens were then fixed for 2 h in 1% OsO<sub>4</sub> solution at room temperature and, following dehydration in a graded series of acetone, embedded in epoxide resin (Araldite; Fluka). Serial semithin sections (approximately 1 µm thick) were prepared and stained using 1% toluidine blue in a solution of 1% sodium tetraborate (borax). Ultrathin sections were stained with uranyl acetate and lead citrate for 5 min each and then examined under a Zeiss 902A transmission electron microscope, operated at 80 kV.

For observations by scanning electron microscopy (SEM) prefixed head-halves (see above) were critical-point dried, coated with gold and observed at an accelerating voltage of 15–30 kV under a Zeiss DSM 960A scanning electron microscope.

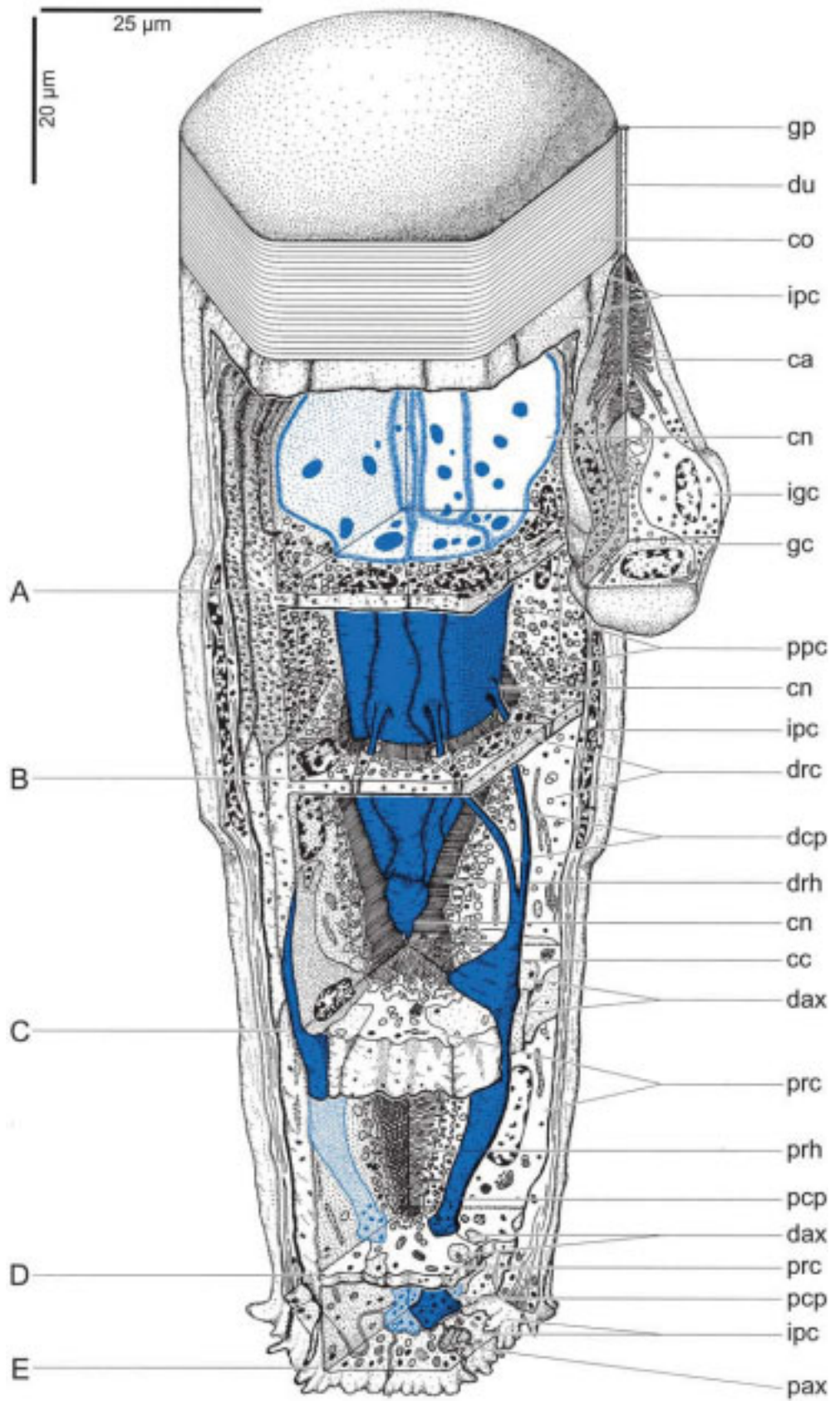
## Results

### General structural organisation

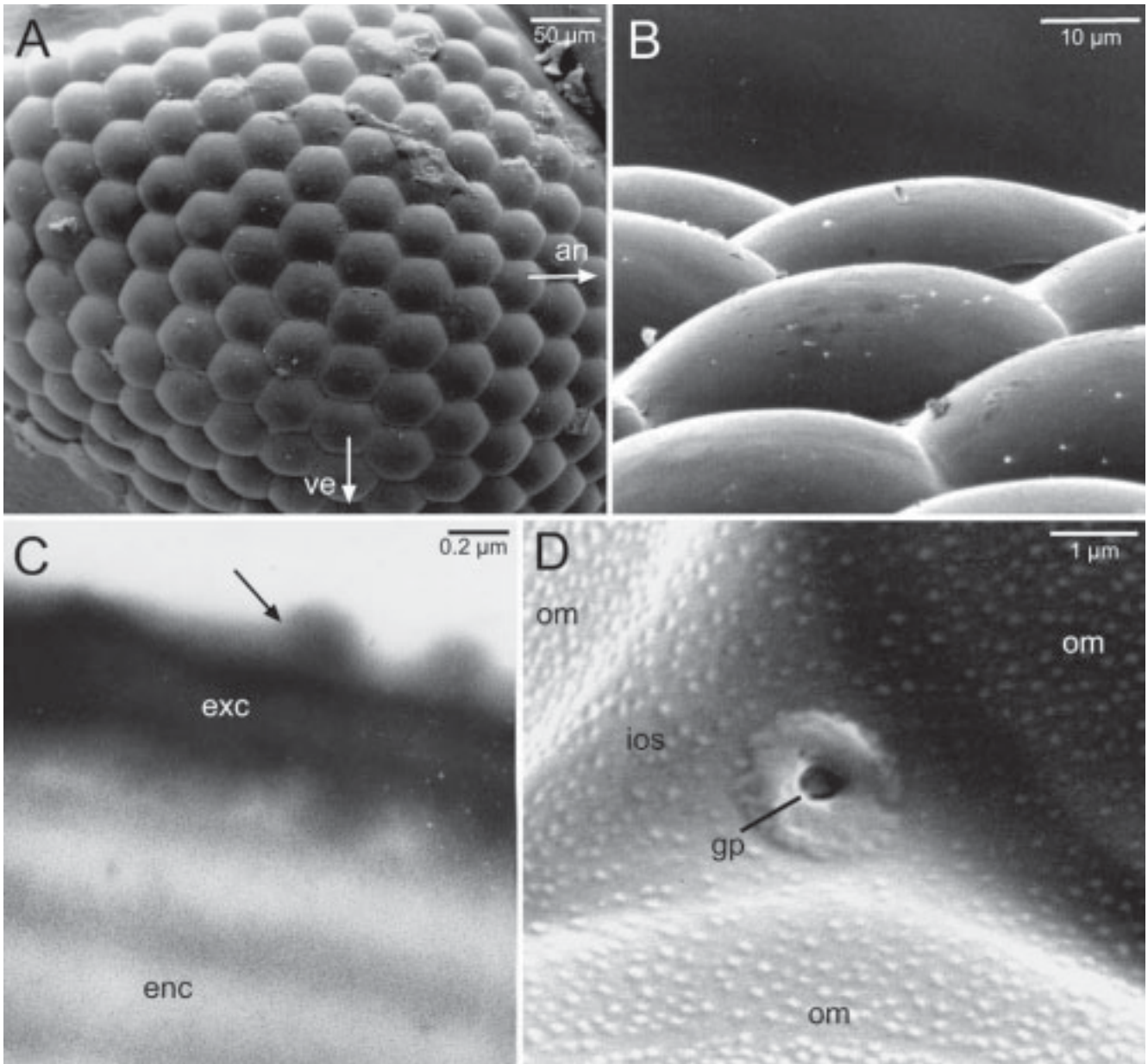
The triangular compound eye of a 15-mm-long specimen of *S. coleoptrata* has a maximum width (dorsoventral axis) of approximately 550 µm and contains about 150 ommatidia (Fig. 2A). Each cuticular lens shows an almost biconvex profile, especially pronounced along its distal surface (Fig. 2B). SEM observations reveal that in the apical region of the eye the ommatidia are hexagonal with centre-to-centre distances of 50–55 µm, but along the eye's lateral margins ommatidial outlines change to slightly more pentagonal contours. The ommatidia range in length between 140 and 160 µm in the median eye region and measure approximately 110 µm in length at the lateral eye margins.

Each ommatidial unit contains a dioptric apparatus, consisting of a multilayered cornea and a genuine crystalline cone with four cone cell nuclei, and a photoreceptive retina divided into two consecutive areas with 9–12 distal and 4 proximal retinula cells. Furthermore, each ommatidium contains 8–10 primary pigment cells and 14–16 interommatidial pigment cells, the latter

**Fig. 1** *Scutigera coleoptrata*, compound eye. Semischematic, longitudinal cutaway view of one median ommatidium plus one associated interommatidial gland. The basal lamina and subretinal structures are not shown. Cutaway sections are interrupted by several cross-sections of distinct ommatidial areas: *A* nuclear region of the primary pigment cells (*ppc*) and the secretory gland cell (*gc*), *B* beginning of the nuclear region of the distal retinula cells (*drc*), *C* nuclear region of the cone cells (*cc*) near the tips of the proximal retinula cells (*prc*), *D* proximal end of proximal rhabdom (*prh*) and *E* basalmost portion. The entire or cut cone cells and the related cone compartments are highlighted by blue colouration. *ca* Canal cell, *cn* crystalline cone, *co* cornea, *dax* distal retinula axon, *dcp* distal process of cone cell, *drh* distal rhabdom, *du* cuticular gland ductule, *gp* gland pore, *igc* intermediary gland cell, *ipc* interommatidial pigment cell, *pax* proximal retinula axon, *pcp* proximal process of cone cell







**Fig. 2A–D** *Scutigera coleoptrata*, compound eye, surface structure of the cornea. **A** SEM. Frontal view of right compound eye with densely packed hexagonal facets. **B** SEM. Lateral view of several median ommatidia demonstrating their strongly convex profile. **C** TEM. Longitudinal section of distal part of corneal lens showing

the outer exocuticular layer with conspicuous protuberances (arrow). **D** SEM. Lateral view of one interommatidial gland pore. *an* Anterior eye region, *enc* endocuticle, *exc* exocuticle, *gp* interommatidial gland pore, *ios* interommatidial space, *om* ommatidium, *ve* ventral eye region

extending from the cornea down to the basement membrane. Furthermore, interommatidial exocrine glands have to be added to the basic ommatidial outfit (see scheme in Fig. 1). Up to four glands, each situated in one of maximally six interommatidial spaces, can be counted per hexagonal ommatidium. A regular arrangement pattern is not noticed. The total number of cells in a single ommatidium varies with the eye region. Generally, the number of all contributing cell types (except for proximal retinula cells) is a little higher in the marginal (lateral)

ommatidia, even if the latter are somewhat shorter than the medially placed ones.

#### Dioptical apparatus

##### Cornea

Each ommatidium is covered by an almost biconvex cornea (Fig. 2B), which is seemingly the secretory product of the primary pigment cells. The multilayered



cornea consists of an extensive endocuticle with 22–25 endocuticular lamellae. Because of corneal biconvexity, each lamella reaches a thickness of maximally 700 nm in the centre of the ommatidium, but only 200 nm in the interommatidial region. The epicuticle forms small, irregularly arranged and sometimes coalesced protrusions, circular in outline and measuring 0.15–0.20  $\mu\text{m}$  in diameter and 0.05–0.15  $\mu\text{m}$  in height (Fig. 2C). At higher SEM magnifications the entire cornea appears rough and speckled, but at the interommatidial spaces, especially in the immediate vicinity of the pores of the exocrine glands, the number of those protrusions is considerably reduced (Fig. 2D). According to the terminology introduced by Bernhard et al. (1970), these structures were identified as a variant of the so-called “group I protrusions”, because of their size and unspecific arrangement on the corneal surface.

#### *Crystalline cone and cone cells*

The cone cells give rise to a composite spheroidal crystalline cone of eucone characteristics (cf. Grenacher 1880), which can be divided into: (a) a strongly widened distal part, (b) a median zone of insertion of the distal cone cell processes (see below) and (c) a proximal, mostly asymmetrical part (Fig. 1). The cone is in physical contact with the corneal cuticle and shows no obvious cytoplasmic differentiations of its apical cell membrane (Fig. 7A). In cross-sections, the cone appears circular (see, for example, Fig. 1). Referring to centre eye regions, each crystalline cone is made up of eight longitudinal cone segments from four cone cells (Fig. 3B). All cone segments display an osmiophilic sheath on the outside, but centrally a voluminous, possibly glycogen-rich vitreous body of lower electron density is developed. The latter frequently contains small spherical, osmiophilic bodies (0.5–2  $\mu\text{m}$  in diameter; see Fig. 3A, B). Transverse sections across the median region of the cone show five or six cone segments with triangular or rectangular outlines. The remaining cone segments are only represented by small inclusions, which are located peripherally, but not visible in LM sections (Fig. 3B). More proximally their rounded lumina widen to become the dominant, but unequally sized segments, which are occasionally able to reach up to 6  $\mu\text{m}$  in diameter (Fig. 3C).

The huge bean-shaped nuclei of the cone cells, measuring up to 15  $\mu\text{m}$  in length, are located interretinularly a short distance beneath the transition area between distal and proximal retinula cells, but outside the crystalline region of the cone cells. At this level the cone cells display their widest extensions. The four cell lobes occupy intercellular spaces between the four proximal retinula cells (Figs. 1, 5C, 6A). The elongated nuclei are characterised by their rather electron dense karyoplasms, surrounded by heterochromatin. Although poorly endowed with organelles, the cytoplasm also appears very electron dense. It is clearly very rich in microtubules, microfilaments and some cisternae of the rough endo-

plasmic reticulum (ER; see Figs. 3D, 4A). Continuity between the nuclear zones of the four cone cells with their eight corresponding crystalline cone segments is provided by narrow, distally running cytoplasmic strands, which are richly supplied with aggregated microtubules (Fig. 4A, B). Each of the strands splits into two cytoplasmic processes (Figs. 1, 4C), which pass along interretinular spaces between distal retinula cells (Fig. 4D). In the presence of 11 distal retinula cells and the eight branches of the four cone cells, maximally three interretinular spaces have to remain unoccupied. Immediately above the rhabdomeres of the distal retinula cells, the eight cytoplasmic processes of the cone cells unite with the eight associated crystalline cone segments within a projection zone (Figs. 1, 4A, B, E).

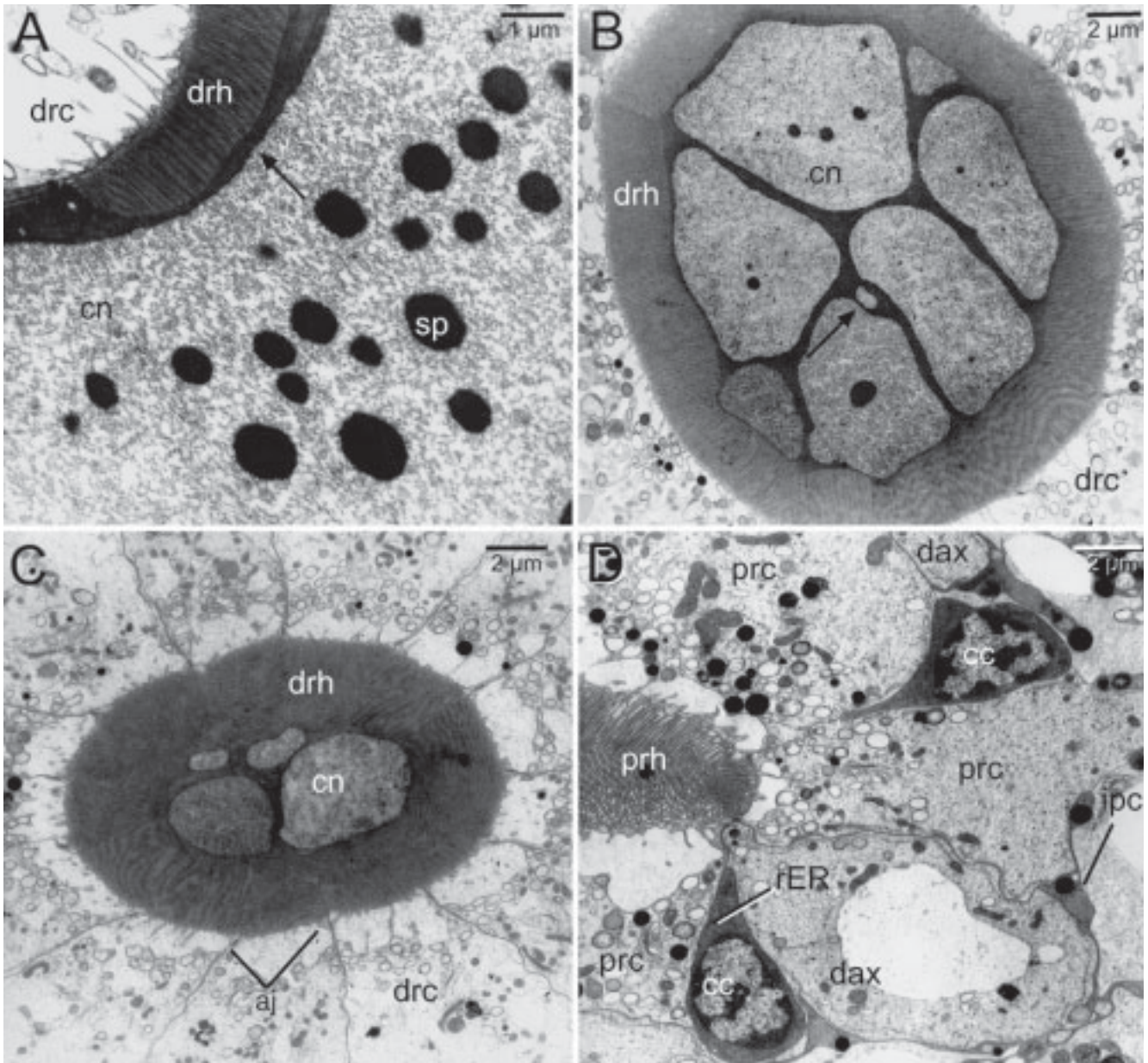
Starting from the nuclear region of each cone cell, a single, in cross-section circular, cytoplasmic process runs down to the basement membrane. Before reuniting with the others near the basement membrane, the swollen terminals envelope the most proximal region of the proximal rhabdom tip. At this level the highly electron dense cytoplasm is heavily pigmented (granules of up to 0.8  $\mu\text{m}$  in diameter can be seen) and houses numerous seemingly empty or moderately osmiophilic vacuoles of 0.5  $\mu\text{m}$  in diameter (Figs. 1, 4F, 5E). A tendency of the cone segment numbers to increase from central to peripheral eye areas exists (up to ten segments are observable) and this is most likely due to the presence of an additional fifth cone cell, whose nucleus-bearing region is displaced peripherally (also see scheme given in Fig. 6B).

#### *Retinula cells and rhabdom*

The rhabdom of central ommatidia within the compound eye of *S. coleoptrata* is usually made up of the rhabdomeres of 9–11 (or 9–12 along the margins of the eye) distal retinula cells, collectively creating an open rhabdom, and of 4 proximal retinula cells, forming a fused rhabdom.

#### *Distal retinula cells*

In the ommatidia of the eye's central region usually 11, but sometimes only 9 or 10, distal retinula cells give rise to a distal and open rhabdom, which occupies approximately the second third (30–40  $\mu\text{m}$ ) of the total ommatidial length. The distal retinula cells are surrounded by processes of the cone cells, by interommatidial pigment cells and, most distally, by the proximal ends of the primary pigment cells (Figs. 1, 4B–E). Because of their circular arrangement around the proximal tip of the crystalline cone, the retinula cells form an open rhabdom, consisting of nearly trapezoidal rhabdomeres (dark blue in toluidine blue-stained LM sections). On transverse sections, each rhabdomere of a distal retinula cell at that plane of sectioning contains numerous highly ordered



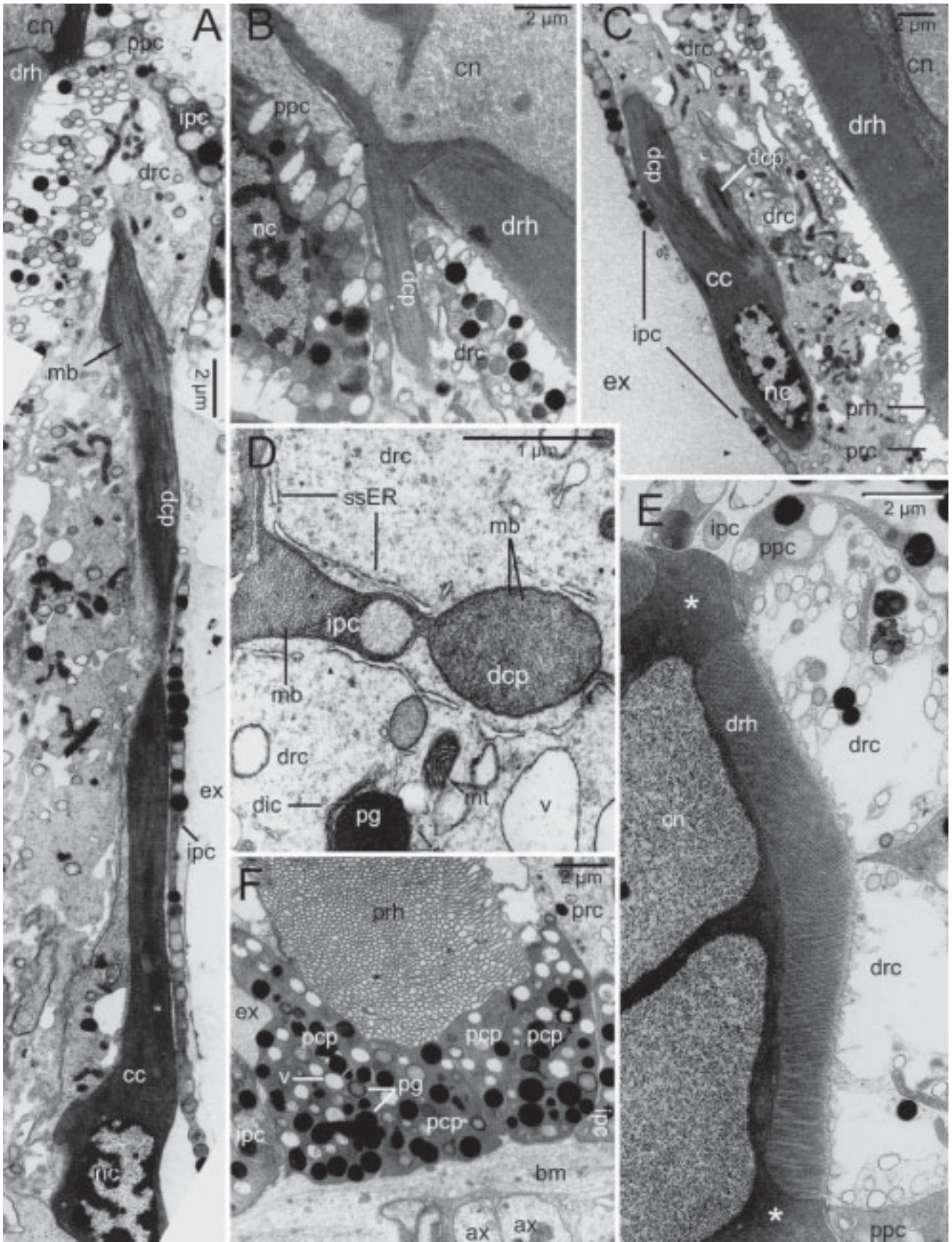
**Fig. 3A–D** *Scutigera coleoptrata*, compound eye, TEM. Arrangement of crystalline cone and cone cells within a median ommatidium (osmiophilic peripheral layer indicated by *arrows* in **A** and **B**). **A** Aggregation of osmiophilic spheres (*sp*) within a distal crystalline cone segment. **B** Upper middle region of crystalline cone containing five large distal and three compressed proximal segments. **C** Proximal region of crystalline cone (*cn*) with

broadened lumen of proximal segments. **D** Nuclear region of two cone cells (*cc*) embedded in the transition zone of both retinula layers. *aj* Adhering junction (*macula adhaerens*), *dax* distal retinula axon, *drc* distal retinula cell, *drh* distal rhabdom, *ipc* interommatidial pigment cell, *prc* proximal retinula cell, *prh* proximal rhabdom, *rER* rough endoplasmic reticulum

microvilli. The number per rhabdomere varies from 80 to 90 close to the cell apex down to 30 to 40 near the proximal cone tip (Figs. 3B, C, 5A). The microvilli emanate from attenuated cytoplasmic sheets traversing large perirhabdomeric cisternae (“palisade ER”) by means of thin cytoplasmic bridges and measure 50–100 nm in diameter. The rather electron translucent cytoplasm is rich in dictyosomes, cisternae of smooth or rough ER, free ribosomes, a variety of pigment granules (electron-lucent

and osmiophilic), several successive stages of the lysosomal complex (multivesicular and multilamellar bodies, peroxisomes), electron-lucent vacuoles aggregating mostly outside the perirhabdomeric ER and numerous mitochondria of the tubular type. The mitochondria often appear branched, building a conspicuous network within the cytoplasm. Special appearances of the smooth ER either occur as a hardly visible system of submicrovillar cisternae (smER; after Bedini 1968) between the rhabdom





and the perirhabdomeric ER or as a so-called “subsurface” ER (ssER; after Bähr 1971) whose channels are arranged along the peripheral plasmalemma (Figs. 4D, 5A, D). The nucleus is circular in cross-section (about 8  $\mu\text{m}$  in diameter) and occurs rarely directly beneath the distal cell boundary. Perirhabdomeric *maculae adhaerentes* ensure stable cohesion between neighbouring distal retinula cells (see, for example, Fig. 3C). More proximally the retinula cells turn into axonal strands (see below).

#### Proximal retinula cells

Over a distance roughly corresponding to the last (proximal) third (45–55  $\mu\text{m}$ ) of the ommatidial length, four additional retinula cells are crammed into the remaining space between distal retinula cells and basement membrane. Three of these retinula cells are of equal size and are termed “regular retinula cells”, but the fourth is always considerably smaller and is given the name “irregular retinula cell”. Perirhabdomeric *maculae adhaerentes* provide similar interretinular cohesion to that described above. All four of these proximal retinula cells together contribute to a fused rhabdom that, in transverse section, is triangular in shape. On transverse sections of rhabdomeres belonging to the regular retinula cells, 75–80 microvilli can be counted, but with only 15–20 microvilli attributable to the rhabdomere of the irregular retinula cell, the contribution of the latter to the proximal rhabdom is much smaller than that of the former (Fig. 5B, C). Compared with the distal retinula cells, the proximal microvilli are considerably wider (100–150 nm), partly swollen, less orderly arranged (Fig. 5D) and less intensively coloured in LM sections stained by toluidine blue. An average of three cisternae of the perirhabdomeric ER appear to be developed around the edges of the regular rhabdomeres, but generally the same organelles, known from the cytoplasm of the distal retinula cells, are present in the proximal cells

(Fig. 5B, C). Only the number of dark pigment granules increases as one approaches the basement membrane. The nuclei of the four proximal retinula cells are nearly spherical and grouped together at a common level just 10–15  $\mu\text{m}$  below the retinular transition zone.

The proximal retinula cells are accompanied by: (a) the thin tracts of the cone cells, which pass along the interretinular spaces, (b) the thin sheaths of the interommatidial pigment cells and (c) the axonal processes of the distal retinula cells (Figs. 5C, 6). The closed rhabdom decreases progressively as one approaches the basement membrane and 4–6  $\mu\text{m}$  above the basement membrane it disappears completely (Figs. 1, 4F). At this level the proximal retinula cells turn into axons and become embedded between the widened terminations of the interommatidial pigment cells (Fig. 5E, F). The cytoplasm of the axons contains numerous microtubules (neurotubules) and longish, peripherally arranged mitochondria. Once grouped into axon bundles, they penetrate the basement membrane together with their enveloping glial cells (Fig. 5E, F). Later the axons assemble into larger bundles (second-order type), which pass through the surrounding connective tissue to their ganglionic target neurons (Fig. 5G).

Based on the number of the axonal processes of the distal retinula cells, it is possible to unambiguously identify the proximal retinula cells in a cluster. If the number of the distal axons is odd and does not exceed 11, the irregular cell will always be accompanied by two distal axons, and the opposite regular cell will have four. The remaining axons are, therefore, distributed amongst the other regular cells. According to the system that Shaw and Stowe (1982) suggested for the crustacean eye, the irregular cell would be called the “fourth” cell and the regular, opposite, cell would be the “second”. The first cell would then be characterised by possessing more accompanying distal axons than its counterpart. Thus, an axon ratio of 3:2 would result from the presence of 11 distal retinula cells (see scheme in Fig. 6A), and if 9 distal retinula cells occurred, a ratio of 2:1 could be expected (Fig. 5C). However, in the rare cases of 10 or 12 distal retinula cells (as in some lateral eye regions), this numbering system would become unusable, because then the six remaining axons would get distributed in terms of an unspecific 2:2 or 3:3 ratio among the first and the third cell (see scheme in Fig. 6B).

#### Pigment cells

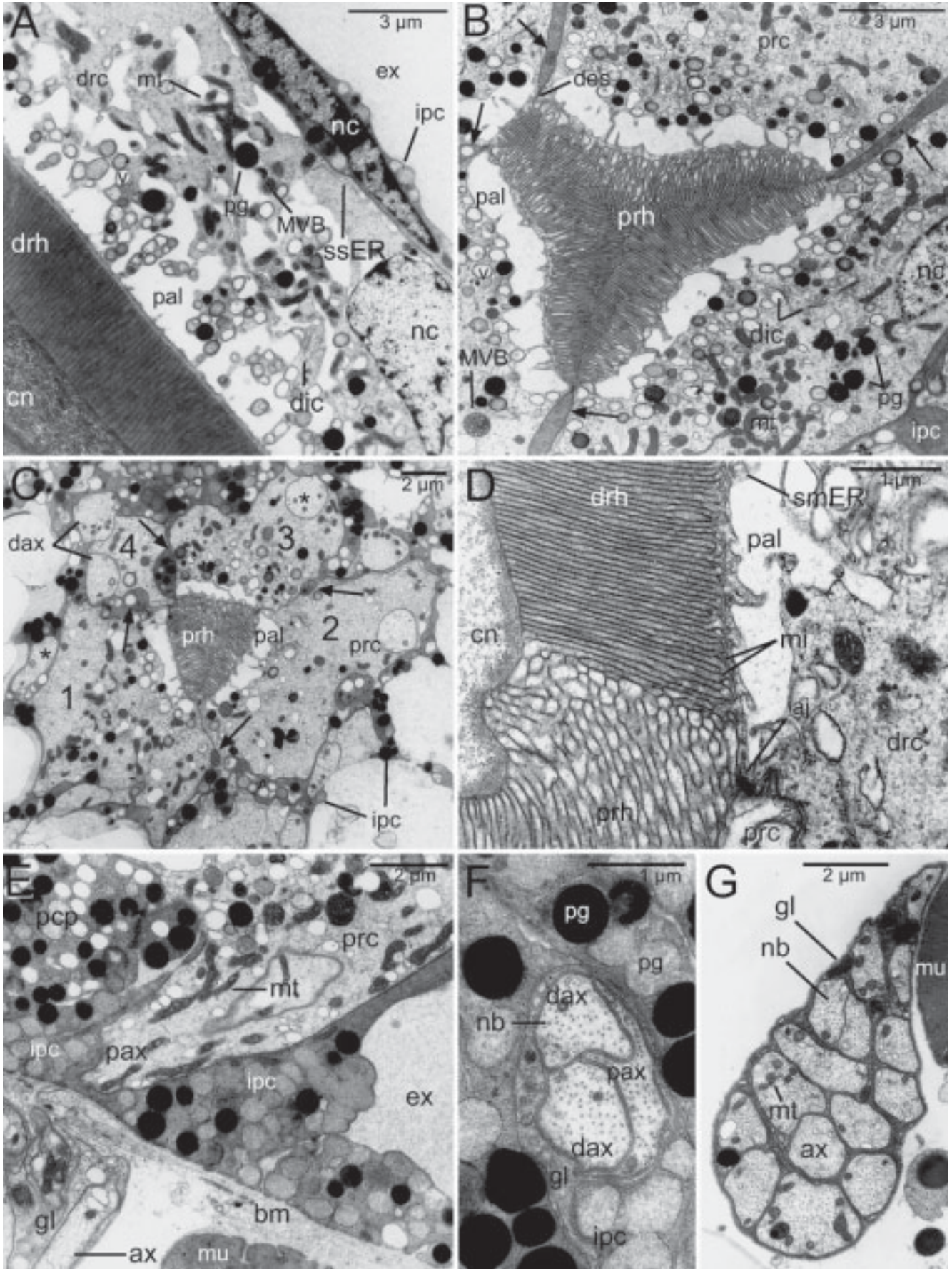
The pigment shield is composed of primary and interommatidial pigment cells.

#### Primary pigment cells

Eight to ten primary pigment cells are in direct contact with the underside of the corneal cuticle, each forming a wide contact area against the cornea (Fig. 4A, C), and

**Fig. 4A–F** *Scutigera coleoptrata*, compound eye, TEM. Arrangement of crystalline cone (*cn*) and cone cells (*cc*) within a median ommatidium. **A** Oblique-longitudinal section of distal retinula region giving an almost complete view of the connection between one middle cone projection and the associated cone cell (figure combined). **B** Longitudinal section through the transition zone of the proximal ending of one primary pigment cell (*ppc*) nuclear region and the successive apex of distal retinula cell (*drc*) separated by distalmost part of distal cone cell process (*dcp*) attaching to one radial cone projection. **C** Oblique-longitudinal section of nuclear region of one cone cell producing two diverging distal branches. **D** Cross-section of one distal interretinular space showing differing ultrastructure of cytoplasm in a cone cell process and a neighbouring interommatidial pigment cell (*ipc*). **E** Cross-section of middle region of a crystalline cone (projection zone, projections indicated by *white stars*). **F** Oblique-longitudinal section of terminations of proximal cone cell processes (*pcp*). *ax* Retinular axon, *bm* basal lamina, *dic* Golgi stack, *drh* distal rhabdom, *ex* extracellular space, *mb* microtubules, *mt* mitochondrion, *nc* nucleus, *pg* pigment granule, *prc* proximal retinula cell, *prh* proximal rhabdom, *ssER* “subsurface” ER, *v* electron-lucent vacuole





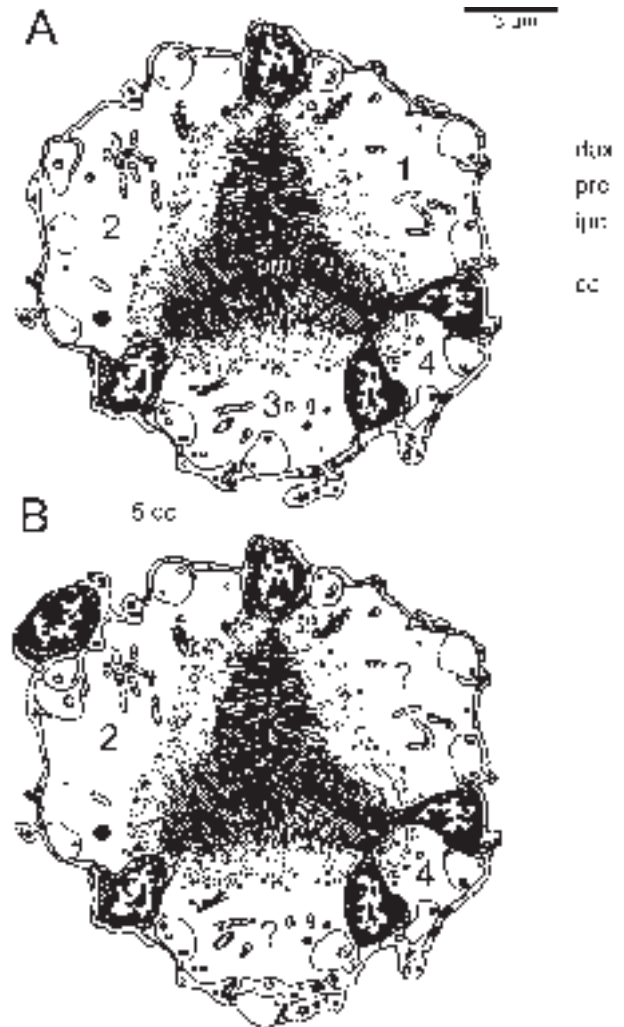
their radial, partly thinned lobes envelope the uppermost voluminous two thirds (about 30–35  $\mu\text{m}$ ) of the crystalline cone (Fig. 1). Two distinct cytoplasmic regions of a typical primary pigment cell can be distinguished: (a) the distal part with its particularly dense cytoplasm (Fig. 7A), some aggregations of free ribosomes and several cisternae of rough ER, arranged in parallel with the peripheral cone boundary (Fig. 7B) and (b) a more proximal voluminous part, which houses the small and globular nucleus and contains numerous pigment granules of different size, shape and electron density. The uniformly and highly osmiophilic pigment granules (0.45–0.9  $\mu\text{m}$  in diameter) resemble ommochrome-containing absorbing pigments, described from the eyes of insects and crustaceans; larger cytoplasmic inclusions of lower electron density (0.6–1.2  $\mu\text{m}$  in diameter) might be interpreted as lipid granules (Fig. 4A, B).

Some distance below the nuclei, the primary pigment cells become displaced peripherally by the enlargement of the lobes of the distal retinula cells (Figs. 1, 4E). In the distalmost part each pigment cell sends a single thin, hardly identifiable cytoplasmic thread into the narrow spaces between apical cone surface and cornea. Small osmiophilic aggregations within the first endocuticular lamella strengthen the connection between the cornea and the corneagenous cytoplasmic threads (Fig. 7A). Furthermore, restricted desmosome-like adhering junctions (*maculae adhaerentes*) provide stable adhesion with some of the surrounding interommatidial pigment cells (Fig. 7C).

#### Interommatidial pigment cells

An average of 15 interommatidial pigment cells are located within the interommatidial space and surround a specific sector of a single ommatidium along its longitudinal axis (Fig. 1). Each pigment cell forms a thin,

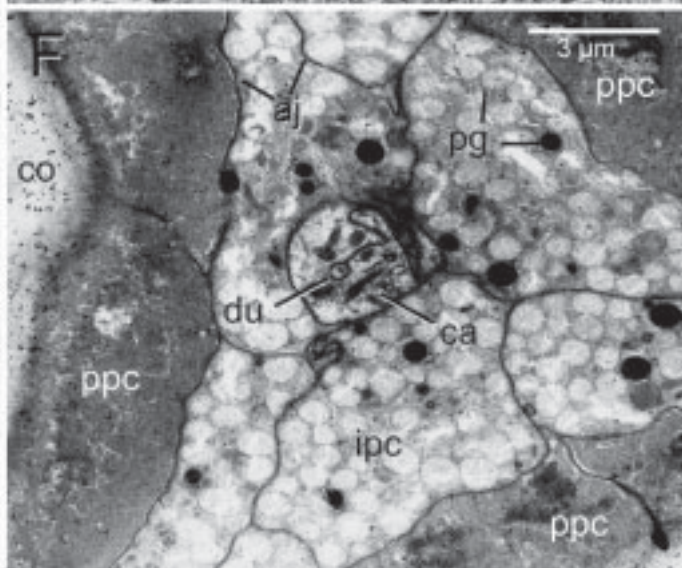
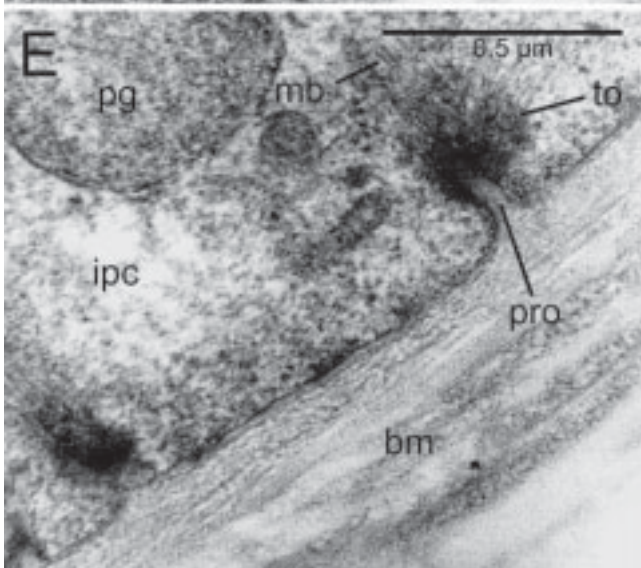
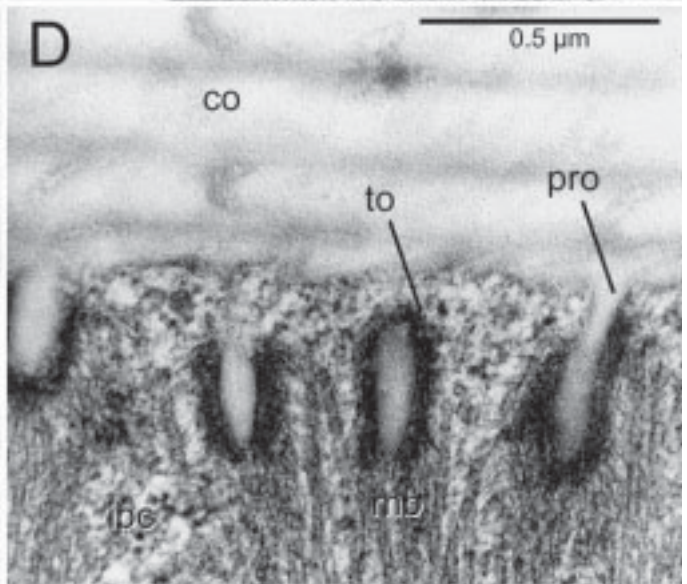
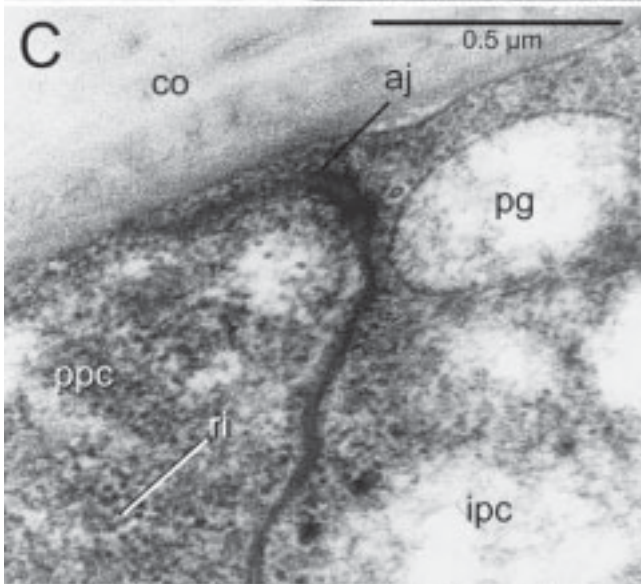
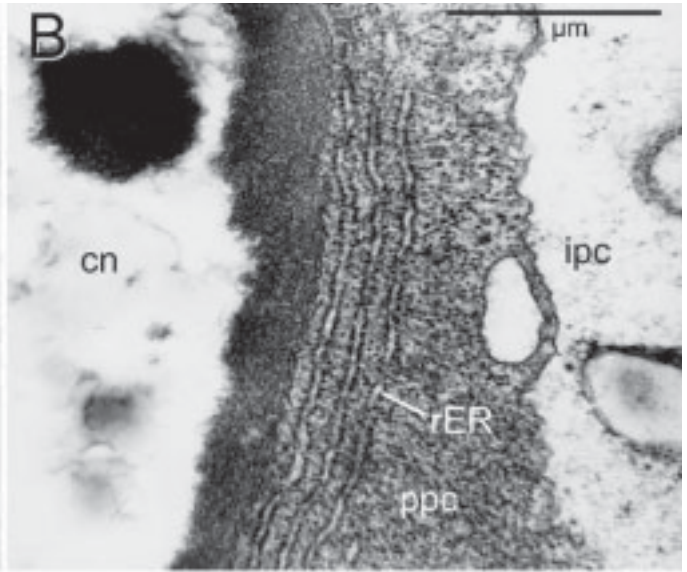
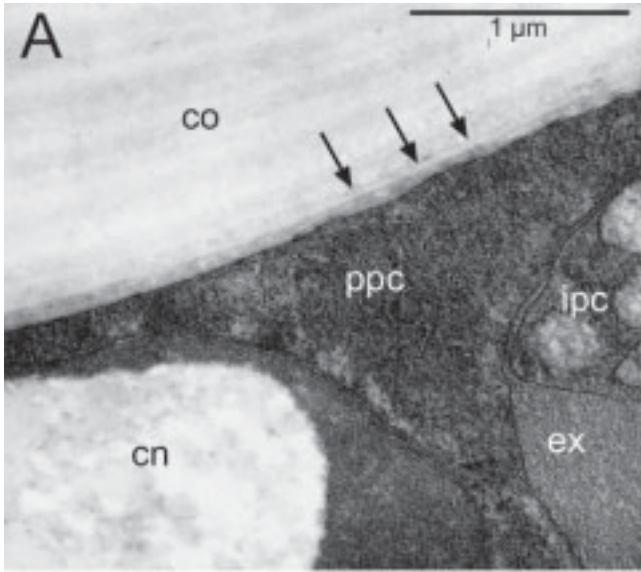
**Fig. 5A–G** *Scutigera coleoptrata*, compound eye, TEM. Arrangement and cytoplasmic characteristics of retinula cells and rhabdoms within a median ommatidium. **A** Longitudinal section through a distal retinula cell (*drc*) nuclear region. **B** Cross-section through upper part of the proximal retinula, perirhabdomeric inclusions of cone cells are indicated by *dark arrows*. **C** Cross-section through lowest part of the proximal retinula. Cell numbering conforms to the distribution of nine distal retinular axons marked by *dark asterisks* (2:1 ratio). Inclusions of proximal cone cell processes (*pcp*) are indicated by *dark arrows*. **D** Longitudinal section through transition zone between distal (*drc*) and proximal rhabdom (*prh*). **E** Longitudinal section through one proximal retinula cell transforming into an axonic process (*pax*) and passing through small openings of the basal lamina (*bm*). **F** Cross-section of an early suprabasal axon bundle. **G** Cross-section of a late subretinal axon bundle. *aj* Adhering junction (*macula adhaerens*), *ax* retinular axon, *cn* crystalline cone, *dax* distal retinula axon, *dic* Golgi stack, *drc* distal retinula cell, *ex* extracellular space, *gl* glial cell, *ipc* interommatidial pigment cell, *mi* microvillus, *mt* mitochondria, *mu* musculature, *MVB* multivesicular body, *nb* neurotubules, *nc* nucleus, *pal* perirhabdomeric ER, proximal retinula axon, *pg* pigment granule, *prc* proximal retinula cell, *smER* submicrovillar ER, *ssER* "subsurface" ER, *v* electron-lucent vesicle



**Fig. 6A, B** *Scutigera coleoptrata*, compound eye. Cross-sections, semischematically redrawn from TEMs of proximal rhabdom (*prc*) regions with particular cell constellation (beneath nuclear zone). A typical median ommatidium with 11 distal retinula and 4 cone cells (*cc*) is given in **A**, where the numbering of proximal retinula cells can be practised completely (unequal axon ratio between cells 1 and 3). For comparison, a peripherally placed ommatidium with one additional cone and distal retinula cell ( $n=12$ ) is represented in **B**. Here the numbering of proximal retinula cells has to remain incomplete (equal axon ratio). *dax* Distal retinula axon, *ipc* interommatidial pigment cell

approximately 1- $\mu\text{m}$ -wide, distal cytoplasmic process that ends at the cornea (see, for example, Fig. 7C) and a proximal one, which reaches the basement membrane (see, for example, Figs. 5E, 7E). The distal process, filled with numerous bundles of axially arranged microtubules, is attached to the cornea by way of conspicuous and spacious cuticular projections (450 nm in length), which are covered by a highly osmiophilic layer and penetrate the cytoplasm. Additionally, those projections function as points of attachment for numerous tonofibrils (Fig. 7D). The proximal process widens near the basement membrane and there encounters one or two proximal, axially located processes of the cone cells. Both cell types





enclose the first axon bundles built by the distal and proximal retinula cells (Fig. 5E, F). Proximal terminations are attached to the basement membrane by microtubules and intermediate filaments (tonofibrils) affixed to small extracellular projections (Fig. 7E). Generally, the mode of attachment resembles that encountered within distal terminations, but the density of projections seems to be considerably lower along the basement membrane.

The most distal and proximal regions of an ommatidium are the only areas where the interommatidial pigment cells are somewhat more voluminous and equipped with a wide range of different, mostly rather osmiophilic pigment granules (approximately 0.4–0.8  $\mu\text{m}$  in diameter). Additionally, large vesicles of lower electron density can be observed in the terminal evaginations (approximately 0.5–1.2  $\mu\text{m}$  in diameter; see Figs. 5E, F, 7F). Elsewhere these pigment cells are spindle-shaped and always very thin in cross-section. Sometimes neighbouring cells become entwined and then can hardly be held apart (Fig. 5C). There are, however, cases where these processes are clearly separated by radial extensions of the extracellular spaces (Fig. 3D). The electron-dense cytoplasm, especially around the middle region, is sparsely endowed with pigment granules. Microtubules are, however, present and arranged in large bundles (Fig. 4D). The nuclei of the cells are usually very elongated and narrow, but nearly circular or somewhat triangular in cross-section (Figs. 1, 5A). Most commonly there is a distinct nuclear zone, approximately 35  $\mu\text{m}$  long, which begins on the proximal level of the primary pigment cells and sometimes extends to the transition zone of distal and proximal retinula cells (Fig. 1).

#### Basement membrane and supporting cells

The basement membrane separates the retinal region of the eye from the adjacent neuropil and other non-optical tissues of the head capsule. It represents the most proximal surface of an ommatidium to which retinal and dioptric elements can be attached. The basement membrane consists of an extracellular (for example, basal lamina of cone and interommatidial pigment cells) and cellular portion (for example, swollen proximal processes

of cone cells and interommatidial pigment cells, reticular cell axons as well as underlying muscle bundles, haemocytes and glial cells; see Figs. 4F, 5E). The well-developed and homogeneously structured basal lamina is approximately 0.9–1.5  $\mu\text{m}$  thick and apparently made up of a dense mat of collagen fibres and microfilaments (Fig. 7E). Bundles of retinula cell axons, surrounded by thin sheaths of glial cells with rather electron dense cytoplasm and scores of mitochondria as well as a few dark pigment granules, pass through the basement membrane at particular specialised perforations (Fig. 5E, G).

#### Interommatidial exocrine gland

Conspicuous pore openings (0.5–0.6  $\mu\text{m}$  in diameter), each surrounded by a cuticular bulge, are arranged at regular intervals between the hexagonally faceted ommatidia (Figs. 1, 2D). The pore openings belong to epidermal exocrine glands. These so-called interommatidial exocrine glands extend to at least 50–60  $\mu\text{m}$  from the surface of the cornea down to the nuclear region of the primary pigment cells. They are composed of three different cell types: a single secretory gland cell, an intermediary (“accessory”) cell and a distal canal cell. Both intermediary and canal cells surround onion-like the distal and median parts of the secretory cell. All components of the glandular apparatus are enveloped by thin distal processes of the interommatidial pigment cells (see Figs. 1, 7F).

A detailed fine-structural description of these glandular complexes is given in Müller et al. (2003).

### Discussion

With the present knowledge on the fine-structural organisation of the compound eye of *S. coleoprata* and the interommatidial exocrine glands between the ommatidia (Müller et al. 2003), it is possible to reinterpret the findings of the early histological and electron microscopic studies on the eyes of the Scutigermorpha (see Table 1). It is astonishing that all researchers had seen the four nuclei of the crystalline cone cells, but had failed to recognise them as cone cell nuclei. In most cases they were described as the nuclei of the pigment cells (Grenacher 1880; Adensamer 1894b; Hanström 1934), but in others they were thought to be supplementary (Hemenway 1900) or supporting cells (Paulus 1979). Only Adensamer (1894b) erroneously notified to have detected “nuclei” in the distal part of the cone segments of very young animals (obviously anamorphic larvae), but not the adults. These “nuclei” were termed “rudimentary nuclei” by Paulus (1979), but according to our findings these “nuclei” belong to small osmiophilic spheres, commonly seen in the cone segments. Based on the first fine-structural data, Paulus (1979) assumed the crystalline cone-like vitreous body to be without any visible nuclei. He believed the cone segments to be extracellular secretions of the distal (primary) pigment cells with each

**Fig. 7A–F** *Scutigera coleoprata*, compound eye, TEM. Arrangement of primary and interommatidial pigment cells (*ipc*) within a median ommatidium. **A** Longitudinal section through distal part of a primary pigment cell (*ppc*) enveloping distal tip of the crystalline cone (*cn*) (osmiophilic corneal aggregations indicated by *arrows*). **B** Longitudinal section through lateral sheath of a primary pigment cell. **C** Subcorneal interconnections between pigment cells (longitudinal section). Specialised attachment structures providing adhesion of interommatidial pigment cells to **D** the cornea as well as to **E** the basal lamina (*bm*) (longitudinal sections). **F** Cross-section through distally widened interommatidial space including distal rest of glandular canal cell (*ca*). *aj* Adhering junction (*zonula adhaerens*), *co* corneal lens, *du* cuticular gland ductule, *ex* extracellular space, *mb* microtubules, *pg* pigment granule, *pro* extracellular projection, *rER* rough endoplasmic reticulum, *ri* free cytoplasmic ribosomes, *to* intermediate filaments



cell producing more than one segment in its lifetime. The presence of a double-layered rhabdom was described by all researchers. Whereas the number of the distal retinula cells varied from 7 to 12, that of the proximal retinula cells was found to be rather constant (see Table 1). Through comparisons between central and marginal eye regions, the wide range of distal retinula cell numbers given by Paulus (1979) can now be assessed more precisely. Although not supported by statistical data, our results have revealed that the number of distal retinula cells, cone cells and cone segments may be closely correlated. If the number of cone segments exceeds eight, an additional, fifth cone cell and usually more than 11 distal retinula cells can be detected.

The existence of various kinds of pigment cells in the *Scutigera* eye has been known for a long time. Up to three pigment cell types were described and primary pigment cells were always recognised. Only Hemenway (1900) identified interommatidial pigment cells as elongated pigment cells extending the entire length of the ommatidium. The nuclei of the secretory cells, now known to belong to the interommatidial exocrine glands were confused with pigment cells by Grenacher (1880), Adensamer (1894b) and Hanström (1934).

#### Homology of ommatidial components within Chilopoda

As far as is known to date by light and electron microscopic examinations, the eyes of the Chilopoda can be divided into two main groups: (a) compound eyes with ommatidia possessing a crystalline cone made up by four cone cells and a bilayered rhabdom (Scutigermorpha) and (b) ocelli with ommatidia without a crystalline cone, but a corneal lens. Here the rhabdom is described as a single-layered rhabdom in Scolopendromorpha (Grenacher 1880), as a bilayered rhabdom in *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758) (Lithobiomorpha) (Joly 1969; Bähr 1971, 1974) or as a multilayered rhabdom in *Polybothrus fasciatus* (Newport, 1844) (Lithobiomorpha) (Bedini 1968). In Craterostigmomorpha only a single pair of ocelli, not yet investigated in sufficient detail, appears to exist, but in Geophilomorpha eyes are completely absent.

Some cell types or intracellular microstructures, occurring in scutigermorph eyes, may be homologised with derived structures found in the ommatidia of *L. forficatus*. Based on the study of Bähr (1971, 1974), the conservation of a bilayered rhabdom (distally made up by thin, cuneiform and regularly arranged, fused rhabdomeres, proximally by open arrowhead-like rhabdomeres), the cytoplasmic equipment of distal and proximal retinula cells which are described as “hair cells” and “basal cells” (for example, conspicuous “subsurface ER”, massive “palisade ER”), the presence and cytoplasmic composition of multilayered interommatidial pigment cells (“covering cells”; for example, microtubules in proximal–distal direction, lipid granules), the occurrence of fused, slightly modified interommatidial exocrine

glands (Grenacher 1880; Müller et al. 2003) as well as distal remains of primary pigment cells (apparently, but poorly, endowed with dark pigment granules) in the ommatidium of *L. forficatus*, support the assumption that these cell types might be homologous with those typical of the scutigermorph ommatidium. This would speak for the congruency of evolutionary pathways as given by Paulus (1979, 2000), but with scutigermorph-like eyes as starting point. Based on the well-accepted phylogenetic relationships within the Chilopoda with the Scutigermorpha as the sister group to all other Chilopoda (see, for example, Dohle 1985; Borucki 1996; Edgecombe et al. 1999; Edgecombe and Giribet 2002), compound eyes might have been dissolved and transformed into lateral eyes only once in the Pleurostigmophora. However, the exact mode of transformation of *Scutigera* ommatidia into derived ommatidia like those of *L. forficatus* still remains unclear and further morphological, especially ontogenetic studies, are needed and should involve different taxa of the Lithobiomorpha and Scolopendromorpha.

#### Significance of compound eyes for mandibulate phylogeny

Compound eyes, and in particular the structural organisation of their ommatidia, play an important role in the recent discussions on arthropod relationships. Paulus (1979) called attention to the high degree of similarity between crustacean and hexapod ommatidia and suggested that the ground pattern of the Mandibulata ommatidium involved two corneagenous cells (or primary pigment cells), four cone cells, eight retinula cells and a variable number of accessory pigment cells. The lateral eyes of myriapods, including those of the Scutigermorpha, were suggested to have been derived from the described pattern. However, the latter conclusion hinged mainly on the acceptance of the Atelocerata concept implying a closer phylogenetic relationship of myriapods and hexapods. More recently, however, several molecular (and combined) systematic analyses favour instead a closer relationship between hexapods and crustaceans (see, for example, Friedrich and Tautz 2001; Giribet et al. 2001; Hwang et al. 2001). Support for this view also appears to come from work on the gene order of the mitochondrial genome (Boore et al. 1998) and certain morphological characters, including lateral neuroblasts (Dohle 2001) and particular pioneer neurons (Whittington 1996). However, the most important morphological character complex supporting this new concept is the ommatidial structure, which led Dohle (2001) to introduce the name Tetraconata (with reference to the crystalline cones produced by four cone cells) for the monophylum comprising Crustacea and Hexapoda (see also Richter 2002). Yet, not only the Atelocerata concept, but also the Mandibulata has been challenged by molecular systematic analyses, which instead favour a sister-group relationship between myriapods and chelicerates (Cook et al. 2001; Hwang et al. 2001; Kusche and

Burmester 2001). Our new findings on the ommatidial structure of *Scutigera* are important in this context, because the ommatidial structure has also been used in support of the Mandibulata concept, albeit in assumptions of the basal position of the crustaceans and the monophyly of the Atelocerata (see, for example, Wägele 1993; Ax 1999). Against this background of conflicting phylogenetic hypotheses Paulus (2000) recently discussed possible pathways for the evolution of mandibulate ommatidia.

#### Homology of ommatidial components in Mandibulata

##### *Tetrapartite “crystalline” cones*

In order to establish homologies of certain ommatidial components, ommatidia of the Scutigermorpha need to be compared with those of crustaceans and hexapods. The most striking similarity involves the presence of four cone cells, contributing to the formation of the cone. Crystalline cones, built by four cone cells, have been described for all hexapods with eucone eyes (including Collembola, Archaeognatha and Zygentoma; Paulus 1979, 2000) and many crustaceans like the Leptostraca (Claus 1888) and Stomatopoda (Schönenberger 1977) as well as the Decapoda (see, for example, Meyer-Rochow 1975), all within Malacostraca. Tetrapartite crystalline cones are also present in Branchiura (Meyer-Rochow et al. 2001), a taxon within the Maxillopoda (Hallberg 1982), the Anostraca (see, for example, Elofsson and Odselius 1975) and in the Notostraca as belonging to the Branchiopoda (Diersch et al. 1999). Crystalline cones built by other numbers of cone cells have been interpreted as derived from this pattern (see, for example, tripartite cones in the Ascothoracida and Cirripedia: Hallberg et al. 1985; bipartite cones amongst the Malacostraca: Richter 1999, 2002). Apart from the obvious difference of consisting of eight compartments in the scutigermorph cone (achieved by splitting of the four cone cells), the position of the cone cell nuclei can also be considered different from what has been suggested to represent the “typical” tetraconate ommatidium (i.e. cone cell nuclei in the distal part of the ommatidia: Paulus 1979). However, at least in the studied Ostracoda (Andersson 1979; see also Richter 2002 for a redrawing) and Branchiura (Hallberg 1982) the cone cell nuclei are found more proximally. In the Scutigermorpha, and similarly in the Ostracoda (Andersson 1979), the regions of the cone cells containing the nuclei are connected by relatively thin processes with those parts of the cone cells that are involved in forming the crystalline cone components. Comparable processes (although proximally not leading to the nuclear compartments) that extend in many cases to the basement membrane are also known from other crustacean and hexapod ommatidia. The arrangement of the cone cell processes in relation to the retinula cells, which is exactly the same in many crustaceans and hexapods, actually contributes to the homology of the

tetraconate ommatidium (Melzer et al. 1997; Dohle 2001). However, the different number of retinula cells in the scutigermorph ommatidium makes a detailed comparison of the arrangement difficult.

##### *Primary pigment cells*

The presence of primary pigment cells resembles the condition in hexapods, in which also the same cell type secretes the cornea and produces a primary pigment shield around the cone, whereas in crustaceans the corneagenous cells do not contain pigments (Paulus 1979, 2000). Most challenging in homologising scutigermorph and hexapod/crustacean primary pigment/corneagenous cells are their different numbers. As mentioned above, there are only two of these cells in the crustacean and hexapod ommatidium and up to ten in the scutigermorph ommatidium. Nevertheless, the distal position directly beneath the cornea (pigment sheath around the crystalline cone), the twofold function, also represented by the two distinct cytoplasmic regions (in dark adapted eyes), and correspondences in cytoplasmic composition (for example, several, partly enlarged—although not to the same extent as in hexapods—highly osmiophilic pigment granules, numerous free ribosomes and a conspicuous network of rough ER cisternae) suggest a homology between the scutigermorph and the hexapod primary pigment cells. The homology with the crustacean corneagenous cells would be the consequence of their homology with the hexapod primary pigment cells. The absence of pigment granules in the crustacean corneagenous cells, however, would then have to be interpreted as a derived condition (contrary to Paulus 1979, 2000).

##### *The bilayered rhabdom*

The scutigermorph eye is characterised by a bilayered rhabdom, consisting of a distal component made up of the rhabdomeres of about 9–12 retinula cells, and a proximal component made up of four retinula cells (which are different from those involved in forming the distal rhabdom). A bilayered rhabdom is also present in *L. forficatus* (Lithobiomorpha), but then both parts contain many more retinula cells and tend to merge into each other indistinctly (Bedini 1968; Joly 1969; Bähr 1971, 1974). In *P. fasciatus* (Lithobiomorpha) Bedini (1968) described a multilayered rhabdom with uniform retinula cells, but with specific arrangement of the rhabdomeres. A bilayered rhabdom consisting of three distal and four proximal retinula cells is also present in the eyes of the Pselaphognatha (the putative sister group to the remaining Diplopoda). The rhabdom of the chilognath diplopods is multilayered and built up by a large number of retinula cells (Spies 1981). Large numbers of retinula cells can also occur in some hexapods (up to 22 per ommatidium have, for instance, been reported for the eyes of passalid beetles: Gokan and Meyer-Rochow 2000). But, as men-

tioned earlier, the basic number of retinula cells in crustacean and hexapod eyes appears to be eight, and one of these cells, the so-called irregular cell, is frequently not even contributing to the formation of the major rhabdom (Paulus 1975; Shaw and Stowe 1982; Richter 1999; Rosenberg et al. 2000/01). A bilayered rhabdom is also not exactly rare in some basal hexapod taxa. Within the Collembola it is present in the Poduromorpha whereas in other collembolans the rhabdom is single-layered (Paulus 1979). In the *Zygentoma* (Paulus 1979) as well as the Plecoptera (Nagashima and Meyer-Rochow 1995), the rhabdom is bilayered with a distal component of four cells and a proximal one of three. It is interesting to note that some of the Archaeognatha studied possess a banded rhabdom with a periodic change of the direction of microvilli belonging to four and three regular rhabdomeres (Paulus 1975, 1979). This is similar to the conditions in most malacostracan taxa where also a banded rhabdom with one band formed by three, the adjacent bands by four retinula cells is found (Meyer-Rochow 1975; Hallberg 1977; Nilsson 1990; Richter 1999; Rosenberg et al. 2000/01). One could speculate that such a banded rhabdom derived by multiplication from a bilayered rhabdom and probably evolved independently in some insect groups (Meyer-Rochow 1971) and malacostracans (Elofsson 1976). Branchiura (Hallberg 1982), Ostracoda (Andersson 1979), Anostraca (Elofsson and Odselius 1975) and Cirripedia larvae (Hallberg and Elofsson 1983) seem to possess single-layered rhabdoms, although cells might participate unequally in the formation of the rhabdom at different levels. Therefore, the bilayered rhabdom of the Scutigermorpha could be tentatively homologised with the bilayered rhabdoms of other taxa although a number as high as 11 for the cells of the distal part is not found in any other group. In addition, the distribution of this character, in particular the situation in the non-malacostracan taxa, makes the homology somewhat doubtful.

#### *Interommatidial pigment cells*

The compound eyes in Scutigermorpha possess interommatidial pigment cells, which surround the whole ommatidium and extend from the cornea down to the basement membrane (definition after Hallberg and Elofsson 1989). Their numbers may vary, but considerable similarities exist between those of crustaceans (cf. the crab *Ocypode ryderi* Kingsley, 1843; Rosenberg et al. 2000/01) and insects (cf. the meal moth *Ephestia kuehniella* Zeller, 1798; Fischer and Horstmann 1971). Additional examples in support of their homology with those of other mandibulate taxa are: (a) the longitudinal extension of the cell bodies, (b) the distal position of their nuclei, (c) the cytoplasmic composition (absorbing pigment granules, large bundles of microtubules) and (d) the specific mode of attachment to the cornea and the basement membrane. Furthermore, the above-mentioned ultrastructural traits suggest at least a double function. Firstly,

because of the massive microtubular system and associated attachments to the cornea or basement membrane, there is a mechanical support to stabilise the extended ommatidium. Secondly, the pigment granules are able to provide an optical isolation between adjacent ommatidia.

#### *Basal lamina*

Several characters of the basement membrane of *S. coleoptrata* such as the distal processes of glial cells penetrating the basal lamina and enveloping the early retinular axon bundles, the tendency of forming lateral axonal evaginations as well as the constellation of cell types contributing to its forming (distal: cone cells, interommatidial/accessory pigment cells, retinula cell axons; proximal: glial cells, musculature) bear a strong resemblance to the basement membrane developed within the ommatidia of some insect groups ("Blattodean-Orthopteran type"; Odselius and Elofsson 1981). Basement membranes, always consisting of an extracellular (basal lamina) and a cellular portion, are also present in various crustacean taxa, with compound eyes, cone cells and interommatidial cells often contributing to their formation (Odselius and Elofsson 1981). In this case that complex is termed "fenestrated membrane", because the cellular portion clearly dominates and causes its reticulate-like appearance.

#### Phylogenetic interpretation of the scutigermorph ommatidium

Several characters (for example, crystalline cones formed by four cone cells, the presence of primary and interommatidial pigment cells as well as of a basement membrane) support the homology of the scutigermorph ommatidia with those of crustaceans and hexapods. Some of the other features, common to crustacean and hexapod ommatidia, like the specific arrangement of the cone cell processes, the restriction to eight retinula cells (at least in the ground pattern of both taxa) and the presence of only two corneagenous/primary pigment cells, are not shared by the scutigermorph ommatidia. Apart from the older work of Knoll (1974), little is known to date about the cell recruitment in the development of the scutigermorph ommatidia, but in hexapods and crustaceans, ommatidial development follows a common path (Hafner and Tokarski 1998; Melzer et al. 2000). Although optimisation (i.e. interpretation of which state is derived) of these characters is somewhat ambiguous, we do not think that our findings seriously challenge the Tetraconata concept. Concerning number and pattern of cell types the close similarities in crustacean and hexapod eyes can still be interpreted as autapomorphies supporting a monophylum Tetraconata, although the choice of the name might now be considered as somewhat unfortunate. There is no reason to believe that all the tetraconate characters were already present in the mandibulate ground pattern and



have then secondarily been lost in the myriapod taxa. This assumption, however, would be necessary if the Atelocerata were monophyletic (see Paulus 2000).

Irrespective of the alternative relationships within mandibulates, our findings add support to the monophyly of the entire Mandibulata, most importantly through the discovery of crystalline cones produced by four cone cells in the scutigermorph eye. Here, it seems of particular interest to note that in the pselaphognath diplopod *Polyxenus lagurus* (Linnaeus, 1758) belonging to the other major myriapod taxon, the Progoneata, two to four so-called “vitreous body cells” have been described (Paulus 2000; Spies 1981 reported only two of them) and interpreted as remnants of Semper cells. A comparison with the ommatidia in the Xiphosura suggests that the presence of a cone produced by four cone cells can be interpreted as a derived character. The so-called “cone-cells” in the xiphosuran eye are completely different from those described herein and most probably not homologous. The dioptric apparatus in xiphosurans is only represented by a thick, infolded cornea (Fahrenbach 1999). Another character shared by representatives of the three mandibulate taxa, but not by the Xiphosura is the presence of the interommatidial pigment cells. In addition to the distal pigment cells, the xiphosuran ommatidia contain so-called intraommatidial pigment cells (Fahrenbach 1999), which cannot be homologised with the mandibulate interommatidial cells, because typical microtubular aggregations and associated attachment structures to the cornea or basement membrane are lacking. Incidentally, an “effective blood–retinal barrier”, represented for example by a basement membrane, does not exist within a xiphosuran ommatidium (Fahrenbach 1999). Unfortunately, a comparison with the trilobite eyes is difficult. It is generally accepted that within trilobites the holochroal eye represents the plesiomorphic condition, from which the schizochroal type is derived (Horváth et al. 1997; Levi-Setti et al. 1998). Therefore, only the holochroal type is important for the comparison with other euarthropod taxa. Although Levi-Setti et al. (1998) suggested that trilobites with holochroal eyes “probably had an ommatidium-like unit below each lens, and functioned like the eyes of crustaceans” this seems to be quite speculative, because nothing is known of the internal structure of these eyes.

#### Homology of compound eyes in Mandibulata

Until now we have focused on the ommatidial structure rather than the compound eye itself. It is important to distinguish between these two entities because acceptance of the homology of the ommatidial structure not necessarily implies homology of the compound eyes. Based on the different arrangement of the optical neuropils, Nilsson and Osorio (1998), for example, surmised that the entomostracan compound eye evolved independently from that of malacostracans and hexapods, in spite of identical ommatidia. However, studies on the develop-

ment of crustacean (including Branchiopoda) and hexapod eyes have added support to the view that the compound eye in the crustaceans (including entomostracans) and hexapods are homologous (Harzsch and Walossek 2001). But what can now be concluded regarding the apparently “pseudofaceted” or “pseudocompound” eye in the Scutigermorpha (Adensamer 1894b; Paulus 1979, 2000)? Regarding to the presence of—although differently structured—compound eyes in Trilobita and Xiphosura our results indicate that *S. coleoprata* really has true compound eyes and that the terms “pseudofaceted” or “pseudocompound” are unwarranted. Detailed studies on the development of the compound eyes in the Scutigermorpha as well as their optic neuropils could validate the homology of the entire compound eyes with those of crustaceans and hexapods.

**Acknowledgements** For their considerable support we are grateful to Prof. Dr. Ludwig Jonas and his employees working at the Electron Microscopic Centre of the Medical Faculty of the University of Rostock. We also wish to thank Prof. Dr. Ragnar Kinzelbach (University of Rostock) for having suggested some excellent points for the discussion and for having critically read our manuscript. Cand. rer. nat. Andy Sombke provided assistance with sampling of *Scutigera coleoprata* on the islands of Ibiza and Šipan. Furthermore, the skilful technical assistance of Dr. Hans Pohl (University of Rostock) with regard to editing our figures and tables is gratefully acknowledged.

#### References

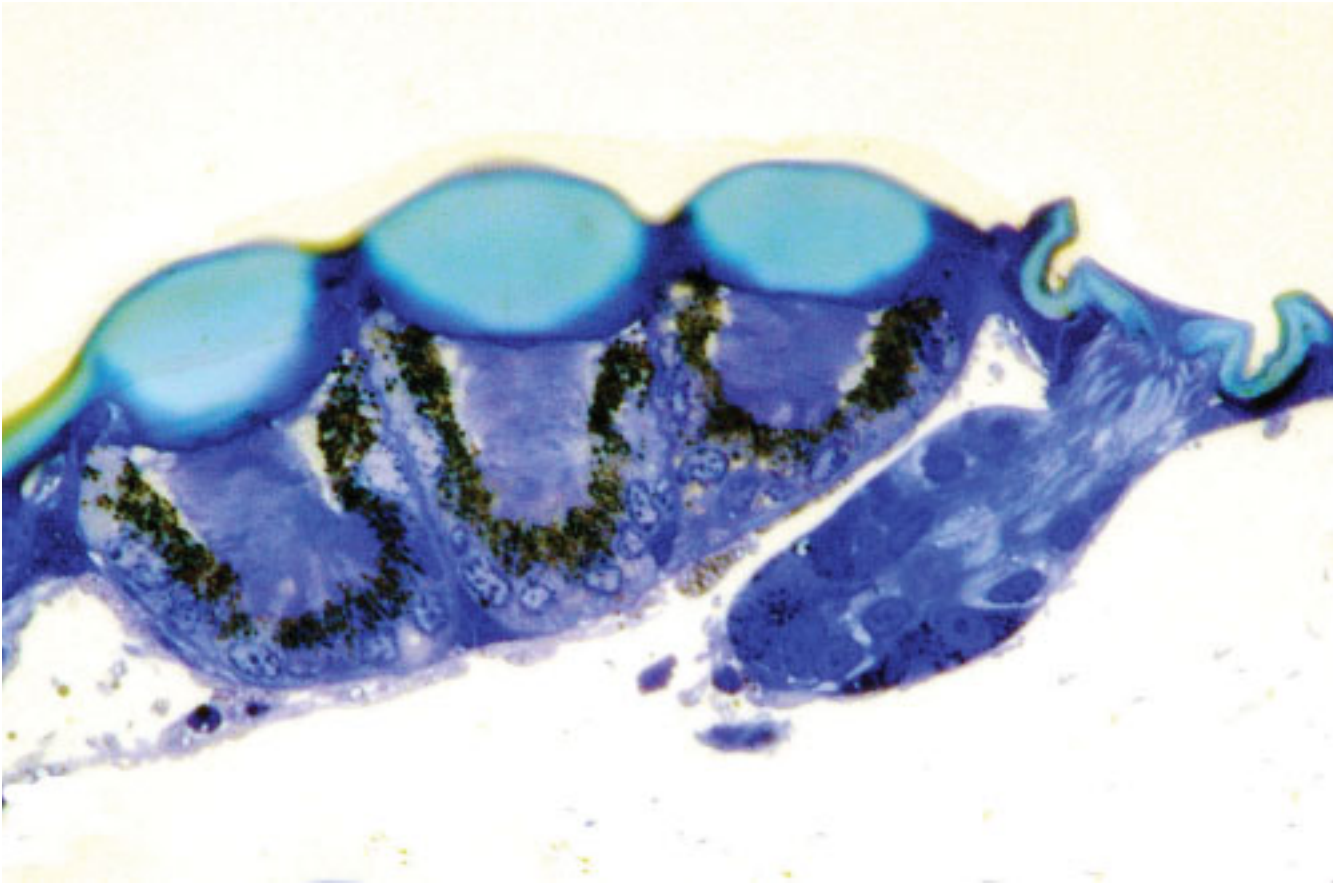
- Adensamer T (1894a) Über das Auge von *Scutigera coleoprata*. Verh Zool Bot Ges Wien 43:8–9
- Adensamer T (1894b) Zur Kenntnis der Anatomie und Histologie von *Scutigera coleoprata*. Verh Zool Bot Ges Wien 43:573–578
- Andersson A (1979) Cerebral sensory organs in ostracodes (Crustacea). Ph.D. Dissertation, University of Lund, Lund
- Ax P (1999) Das System der Metazoa. II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. Fischer, Stuttgart
- Bähr R (1971) Die Ultrastruktur der Photorezeptoren von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda: Lithobiidae). Z Zellforsch Mikrosk Anat 116:70–93
- Bähr R (1974) Contribution to the morphology of chilopod eyes. Symp Zool Soc Lond 32:388–404
- Bedini C (1968) The ultrastructure of the eye of a centipede *Polybothrus fasciatus* (Newport). Monit Zool Ital (NS) 2:31–47
- Bernhard CG, Gemne G, Sällström J (1970) Comparative ultrastructure of corneal surface topography in insects with aspects on phylogenesis and function. Z Vgl Physiol 67:1–25
- Boore JL, Lavrov DV, Brown WM (1998) Gene translocation links insects and crustaceans. Nature 392:667–668
- Borucki H (1996) Evolution und phylogenetisches System der Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). Verh Naturwiss Ver Hamburg (NF) 35:95–226
- Claus C (1888) Über den Organismus der Nebaliiden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arb Zool Inst Wien 8:1–148
- Cook CE, Smith ML, Telford MJ, Bastianello A, Akam M (2001) *Hox* genes and the phylogeny of the arthropods. Curr Biol 11:759–763
- Diersch R, Melzer RR, Smola U (1999) Morphology of the compound eyes of two ancestral phyllopoets, *Triops cancriformis* and *Lepidurus apus* (Notostraca: Triopsidae). J Crustac Biol 19:313–323



- Dohle W (1985) Phylogenetic pathways in the Chilopoda. *Bijdr Dierk* 55:55–66
- Dohle W (1998) Myriapod–insect relationships as opposed to an insect–crustacean sister group relationship. In: Fortey RA, Thomas RH (eds) *Arthropod relationships*. Chapman and Hall, London, pp 305–315
- Dohle W (2001) Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name ‘Tetraconata’ for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. In: Deuve T (ed) *Origin of the Hexapoda*. *Ann Soc Entomol Fr (NS)* 37:85–103
- Edgecombe GD, Giribet G (2002) Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda. In: Llorente Bousquets J, Morrone J (eds) *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, pp 143–168
- Edgecombe GD, Giribet G, Wheeler WC (1999) Phylogeny of Chilopoda: combining 18S and 28S rRNA sequences and morphology. In: Melic A, de Haro JJ, Mendez M, Ribera I (eds) *Evolución y Filogenia de Arthropoda*. *Bol Soc Entomol Aragonesa* 26:293–331
- Elofsson R (1976) Rhabdom adaptation and its phylogenetic significance. *Zool Scr* 5:97–101
- Elofsson R, Odselius R (1975) The anostracan rhabdom and the basement membrane. An ultrastructural study of the *Artemia* compound eye (Crustacea). *Acta Zool* 56:141–153
- Fahrenbach WH (1999) Merostomata. In: Harrison FW, Foelix RF (eds) *Microscopic anatomy of invertebrates*, vol 8A. Chelicerate Arthropoda. Wiley, New York, pp 21–115
- Fischer A, Horstmann G (1971) Der Feinbau des Auges der Mehlmotte, *Ephesia kuehniella* Zeller (Lepidoptera, Pyralidae). *Z Zellforsch* 116:275–304
- Friedrich M, Tautz D (2001) Arthropod rDNA phylogeny revisited: a consistency analysis using Monte Carlo simulation. In: Deuve T (ed) *Origin of the Hexapoda*. *Ann Soc Entomol Fr (NS)* 37:21–40
- Giribet G, Edgecombe GD, Wheeler WC (2001) Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature* 413:157–161
- Gokan N, Meyer-Rochow VB (2000) Morphological comparisons of compound eyes in *Scarabaeoidea* (Coleoptera) related to the beetles’ daily activity maxima and phylogenetic positions. *J Agric Sci* 45:15–61
- Grenacher H (1880) Über die Augen einiger Myriapoden. Zugleich eine Entgegnung an V. Graber. *Arch Mikrosk Anat Entwicklunsmech* 18:415–467
- Hafner GS, Tokarski TR (1998) Morphogenesis and pattern formation in the retina of the crayfish *Procambarus clarkii*. *Cell Tissue Res* 293:535–550
- Hallberg E (1977) The fine structure of the compound eyes of mysids (Crustacea: Mysidacea). *Cell Tissue Res* 184:45–65
- Hallberg E (1982) The fine structure of the compound eye of *Argulus foliaceus* (Crustacea: Branchiura). *Zool Anz* 208:227–236
- Hallberg E, Elofsson R (1983) The larval compound eye of barnacles. *J Crustac Biol* 3:17–24
- Hallberg E, Elofsson R (1989) Construction of the pigment shield of the crustacean compound eye: a review. *J Crustac Biol* 9:359–372
- Hallberg E, Elofsson R, Grygier MJ (1985) An ascothoracid compound eye (Crustacea). *Sarsia* 70:167–171
- Hanström B (1926). Eine genetische Studie über die Augen und Sehzentren von Turbellarien, Anneliden und Arthropoden (Trilobiten, Xiphosuren, Eruypteriden, Arachnoiden, Myriapoden, Crustaceen und Insekten). *Kungl Sven Vetenskapsakad Handl* 4:1–176
- Hanström B (1934) Bemerkungen über das Komplexauge der Scutigerriden. *Lunds Univ Årsskrift* /2 N.F. 30:1–14
- Harzsch S, Walossek D (2001) Neurogenesis in the developing visual system of the branchiopod crustacean *Triops longicaudatus* (LeConte, 1846): corresponding patterns of compound-eye formation in Crustacea and Insecta? *Dev Genes Evol* 211:37–43
- Hemenway J (1900) The structure of the eye of *Scutigera (Cermatia) forceps*. *Biol Bull* 1:205–213
- Hesse R (1901) Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VII. Von den Arthropoden-Augen. *Z Wiss Zool* 70:347–473
- Horváth G, Clarkson ENK, Pix W (1997) Survey of modern counterparts of schizochroal trilobite eyes: structural and functional similarities and differences. *Hist Biol* 12:229–263
- Hwang UW, Friedrich M, Tautz D, Park CJ, Kim W (2001) Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature* 413:154–157
- Joly R (1969) Sur l’ultrastructure de l’oeil de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). *C R Acad Sci Paris Ser D* 268:3180–3182
- Karnovsky MJ (1965) A formaldehyde–glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *J Cell Biol* 27:137–138
- Knoll HJ (1974) Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Scutigera coleoptrata* L. (Chilopoda). *Zool Jahrb Anat* 92:47–132
- Kraus O (2001) “Myriapoda” and the ancestry of the Hexapoda. In: Deuve T (ed) *Origin of the Hexapoda*. *Ann Soc Entomol Fr* 37:105–127
- Kraus O, Kraus M (1994) Phylogenetic system of the Tracheata (Mandibulata): on “Myriapoda”–Insecta interrelationships, phylogenetic age and primary ecological niches. *Verh Naturwiss Ver Hamburg (NF)* 34:5–31
- Kusche K, Burmester T (2001) Diplopod hemocyanin sequence and the phylogenetic position of the Myriapoda. *Mol Biol Evol* 18:1566–1573
- Levi-Setti R, Clarkson ENK, Horváth G (1998) The eye: paleontology. In: *Italian Encyclopedia*, part 1. Origin and evolution of life. Istituto della Enciclopedia Italiana, Rome, pp 379–395
- Melzer RR, Diersch R, Nicasro D, Smola U (1997) Compound eye evolution: highly conserved retinula and cone cell patterns indicate a common origin of the insect and crustacean ommatidium. *Naturwissenschaften* 84:542–544
- Melzer RR, Michalke C, Smola U (2000) Walking on insect paths? Early ommatidial development in the compound eye of the ancestral crustacean, *Triops cancriformis*. *Naturwissenschaften* 87:308–311
- Meyer-Rochow VB (1971) A crustacean-like organization of insect rhabdoms. *Cytobiology* 4:241–258
- Meyer-Rochow VB (1975) Larval and adult eye of the western rock lobster (*Panulirus longipes*). *Cell Tissue Res* 162:439–457
- Meyer-Rochow VB, Au D, Keskinen E (2001) Photoreception in fishlike (Branchiura): the eyes of *Argulus foliaceus* Linne, 1758 and *A. coregoni* Thorell, 1865. *Acta Parasitol* 46:321–331
- Müller CHG, Rosenberg J, Meyer-Rochow VB (2003) Hitherto undescribed interommatidial exocrine glands in Chilopoda. *Afr Invertebrates* 44:(in press)
- Nagashima T, Meyer-Rochow VB (1995) Ommatidial structure of the adult stonefly *Oyamia lugubris* (McLachlan) (Plecoptera: Perlidae). *Jpn J Entomol* 63:503–514
- Nilsson D-E (1990) Three unexpected cases of refracting superposition eyes in crustaceans. *J Comp Physiol A* 167:71–78
- Nilsson D-E, Osorio D (1998) Homology and parallelism in arthropod sensory processing. In: Fortey RA, Thomas RH (eds) *Arthropod relationships*. Chapman and Hall, London, pp 317–332
- Odselius R, Elofsson R (1981) The basement membrane of the insect and crustacean compound eye: definition, fine structure, and comparative morphology. *Cell Tissue Res* 216:205–214
- Packard D (1880) The eyes and brain of *Cermatia forceps*. *Am Nat* 14:602–603
- Paulus HF (1975) The compound eyes of apterygote insects. In: Horridge GA (ed) *The compound eye and vision of insects*. Clarendon, Oxford, pp 3–19

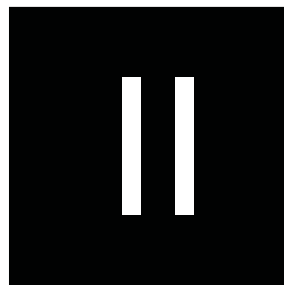
- Paulus HF (1979) Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: Gupta AP (ed) Arthropod phylogeny. Van Nostrand Reinhold, New York, pp 299–383
- Paulus HF (1986) Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten: Ein Modell für die Entstehung und Ableitung der ozellären Lateralaugen der Myriapoda von Facettenaugen. Zool Jahrb Syst 113:353–371
- Paulus HF (2000) Phylogeny of the Myriapoda–Crustacea–Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. J Zool Syst Evol Res 38:189–208
- Richter S (1999) The structure of the ommatidia of the Malacostraca (Crustacea): a phylogenetic approach. Verh Naturwiss Ver Hamburg (NF) 38:161–204
- Richter S (2002) The Tetraconata concept: Hexapod–crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. Org Div Evol 2:217–237
- Rosenberg J, Henning U, Langer H (2000/01) Diurnal changes of fine structure in the compound eyes of the ghost crab *Ocypode ryderi* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). Acta Biol Benrodis 11:53–70
- Rosenstadt B (1896) Zur morphologischen Beurtheilung der Augen von *Scutigera*. Zool Anz 19:369–375
- Schönenberger N (1977) The fine structure of the compound eye of *Squilla mantis* (Stomatopoda). Cell Tissue Res 176:205–233
- Shaw R, Stowe S (1982) Photoreception. In: Atwood HL, Sandeman DC (eds): The biology of Crustacea, vol 3. Neurobiology: structure and function. Academic, New York, pp 291–367
- Sograff N (1879) Vorläufige Mittheilungen über die Organisation der Myriapoden. Zool Anz 2:16–18
- Spies T (1981) Structure and phylogenetic interpretation of diplopod eyes (Diplopoda). Zoomorphology 98:241–260
- Wägele JW (1993) Rejection of the “Uniramia” hypothesis and implications of the Mandibulata concept. Zool Jahrb Syst 120:253–288
- Whittington PM (1996) Evolution of neural development in the arthropods. Semin Cell Dev Biol 7:605–614

# Feinstruktur lithobiomorpher Lateralozellen



Eigener Beitrag:

Fragestellung, Materialfixierung, Erstellung v. Schnittserien, elektronenmikroskopische  
Untersuchung, Auswertung, Textverfassung



## Homology of lateral ocelli in the Pleurostigmophora? New evidence from the retinal fine structure in some lithobiomorph species (Chilopoda: Lithobiidae)

Carsten H. G. Müller & Jörg Rosenberg

Müller, C. H. G. & Rosenberg, J. 2006. Homology of lateral ocelli in the Pleurostigmophora? New evidence from the retinal fine structure in some lithobiomorph species (Chilopoda: Lithobiidae). Norw. J. Entomol. 53, 165-186.

The morphology of the lateral ocelli of adult lithobiid centipedes (*Eupolybothrus fasciatus* (Newport, 1844), *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758), *L. dentatus* C.L. Koch, 1844 and *L. mutabilis* L. Koch, 1862) was examined by light and electron microscopy. In all species examined a triangular ocellar field with 11-24 lateral ocelli, arranged in 4-5 longitudinal rows, is present at both frontolateral cephalic borders. The lateral ocelli are cup-shaped and vary in diameters. Giant ocelli are found along the posteriodorsal margin of each ocellar cluster. A flat and pigmentless epithelium secretes a biconvex, sculpturated cornea. The retinula is made up of two photoreceptive cell types, distinguishable by cellular shape, orientation and rhabdomic arrangement. The distal retinula cells have a cubical or prismatic shape and are aligned in one or more transverse circles. The microvilli of the monodirectional distal rhabdomeres are always closely attached to each other and may emanate either from flattened (*Lithobius*) or fingerlike (circumapical rhabdomeres of *E. fasciatus*) apices. The proximal retinula cells are club-shaped, occupy the proximal half or third of the optic cup and show an epithelial arrangement. Their bidirectional rhabdomeres contain a fan-shaped hem of microvilli, which run perpendicular to those of overlying distal retinula cells. The rhabdomeres of all neighbouring proximal retinula cells interdigitate, producing a fused rhabdom, which, depending on ocellar size and species examined, appears star or net-like in cross sections. The entire retinula is surrounded by two different types of sheath cells. An inner multilayer of circumretinular sheath cells surrounds the retinula cells whereas the outer multilayer of interocellar sheath cells remains limited to the interocellar spaces. A thin basal matrix and subjacent sheet of external pigment cells cover the entire ocellar field. The re-described fine structure of the lateral ocelli of *E. fasciatus* and *Lithobius* differs considerably from earlier reports. Many characters speak for the homology of the lateral ocelli of the Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha and Scolopendromorpha. Complex morphological correspondencies between lithobiomorph (*E. fasciatus*) and scolopendromorph (*Scolopendra* spp.) eyes may be used as additional arguments for the monophyly of the Pleurostigmophora.

Keywords: Chilopoda, *Eupolybothrus*, *Lithobius*, dual type retinula, sheath cells, eye evolution, vision, phylogeny

Carsten H. G. Müller (corresponding author), Universität Rostock, Institut für Biowissenschaften, Lehrstuhl für Allgemeine & Spezielle Zoologie, Universitätsplatz 2, D-18051 Rostock, Germany, E-mail: carsten.mueller@uni-rostock.de)

Jörg Rosenberg, Universität Duisburg-Essen, Universitätsklinikum Essen, Zentrales Tierlaboratorium, Hufelandstr. 55, D-45122 Essen, Germany, E-mail: Sommerhaus-Rosenberg@t-online.de)



## INTRODUCTION

Investigation of the lateral eyes in Chilopoda, and Lithobiomorpha in particular, have a long history and can be divided into two distinct phases. Referring to the lateral ocelli of the Lithobiomorpha, the classical histological epoch at the end of the 19<sup>th</sup> century brought out valuable data of the retinal anatomy (Sograff 1879, 1880, Grenacher 1880, Willem 1891a,b, 1892, Hesse 1901). These early studies were followed by the period of electron microscopical examinations, which started at the end of the 1960ies and provided an additional insight into the fine structure of the lateral ocelli of the lithobiid species *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758) (see Joly 1969, Bähr 1971, 1972, 1974) and *Eupolybothrus fasciatus* (Newport, 1844) (see Bedini 1968). The relatively high number of papers let Lewis (1981, p. 112) conclude that “the eyes of lithobiids are better known than those of other centipedes”.

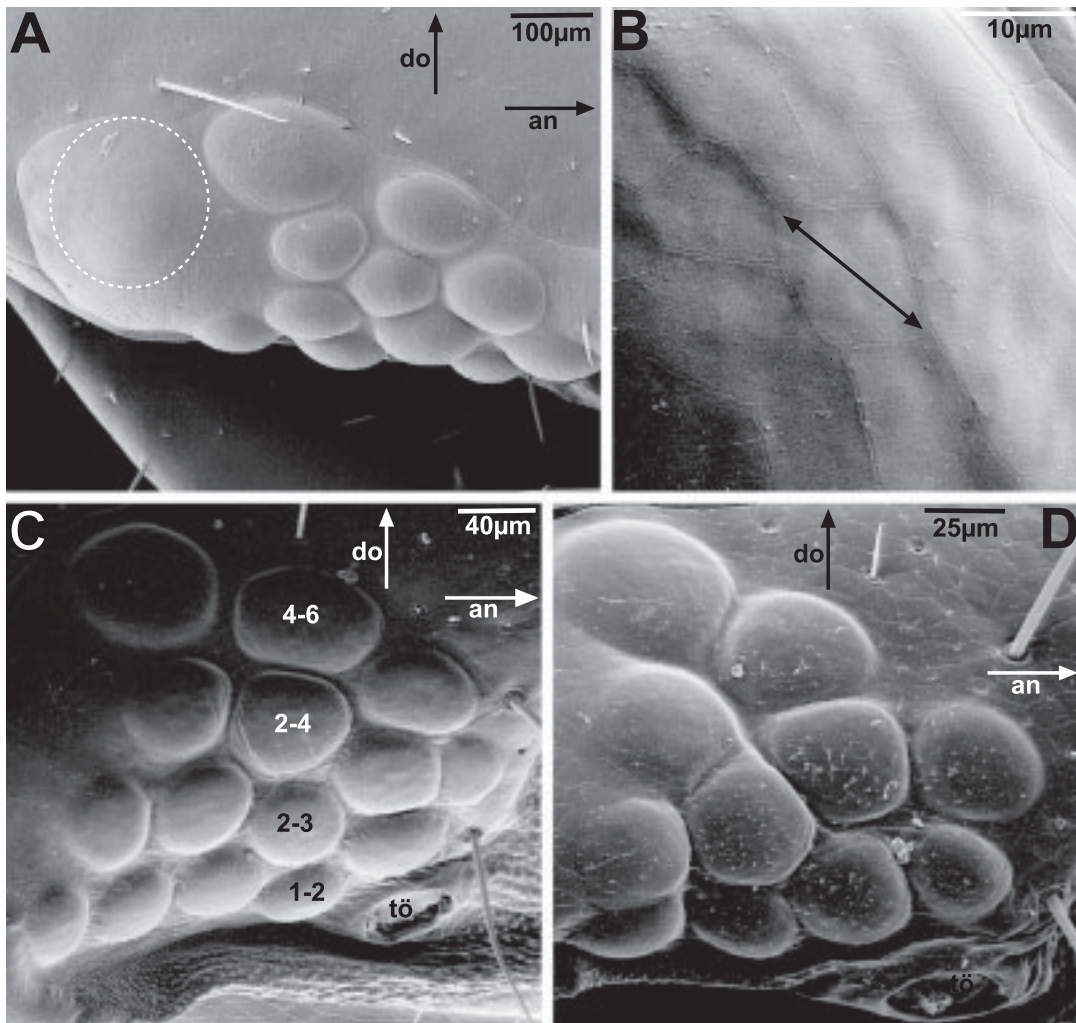
In connection with the recently revived debate about the phylogenetic interrelationships among the Euarthropoda (Mandibulata: e.g. Edgecombe et al. 2003, Giribet et al. 2005; Paradoxopoda: e.g. Kadner & Stollewerk 2004, Mallatt et al. 2004) in general as well as the Mandibulata (Myriapoda: e.g. Edgecombe 2004, Giribet et al. 2005; Tracheata: e.g. Kraus 2001; Tetraconata: e.g. Dohle 2001, Richter 2002) and the Chilopoda (e.g. Borucki 1996, Edgecombe & Giribet 2002, 2004, Giribet & Edgecombe 2006) in particular, the structure and development of the lateral eyes of the Chilopoda became an important subject for morphological investigations and phylogenetic considerations (Paulus 1979, 2000, Müller et al. 2003b, Bitsch & Bitsch 2005, Harzsch et al. 2005, Müller & Meyer-Rochow 2006a,b). The homology of notostigmophoran ommatidia and pleurostigmophoran lateral ocelli are only weakly supported by the dual type retinula whereas many characters can be given for homologizing the lateral eyes of the eye-bearing Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha and Scolopendromorpha. The lateral ocelli of *E. fasciatus* with its multi layered retinula is assumed to represent a combination of characters belonging to the ground

pattern of the Pleurostigmophora. However, some characters that have been described in lithobiomorph eyes (absence of external pigment cells, lacking of proximal retinula cells in *E. fasciatus* (Bedini 1968), massive reduction of the formerly multi-layered system of distal retinula cells to one single layer in *L. forficatus* (Bähr 1974)) make it more difficult to explain the evolutionary transformation of lateral ocelli in the pleurostigmophoran stem lineage. Especially the described absence of a dual type retinula only in *E. fasciatus* appears to be doubtful.

In order to obtain a better understanding of the morphology and evolution of the lateral ocelli in the Pleurostigmophora and in particular the Lithobiomorpha we set out to re-investigate the fine structural organization of the lateral ocelli of *E. fasciatus* and several *Lithobius* species (including those of *L. forficatus*). Furthermore, we evaluate our findings in terms of the still controversial phylogeny of the Chilopoda.

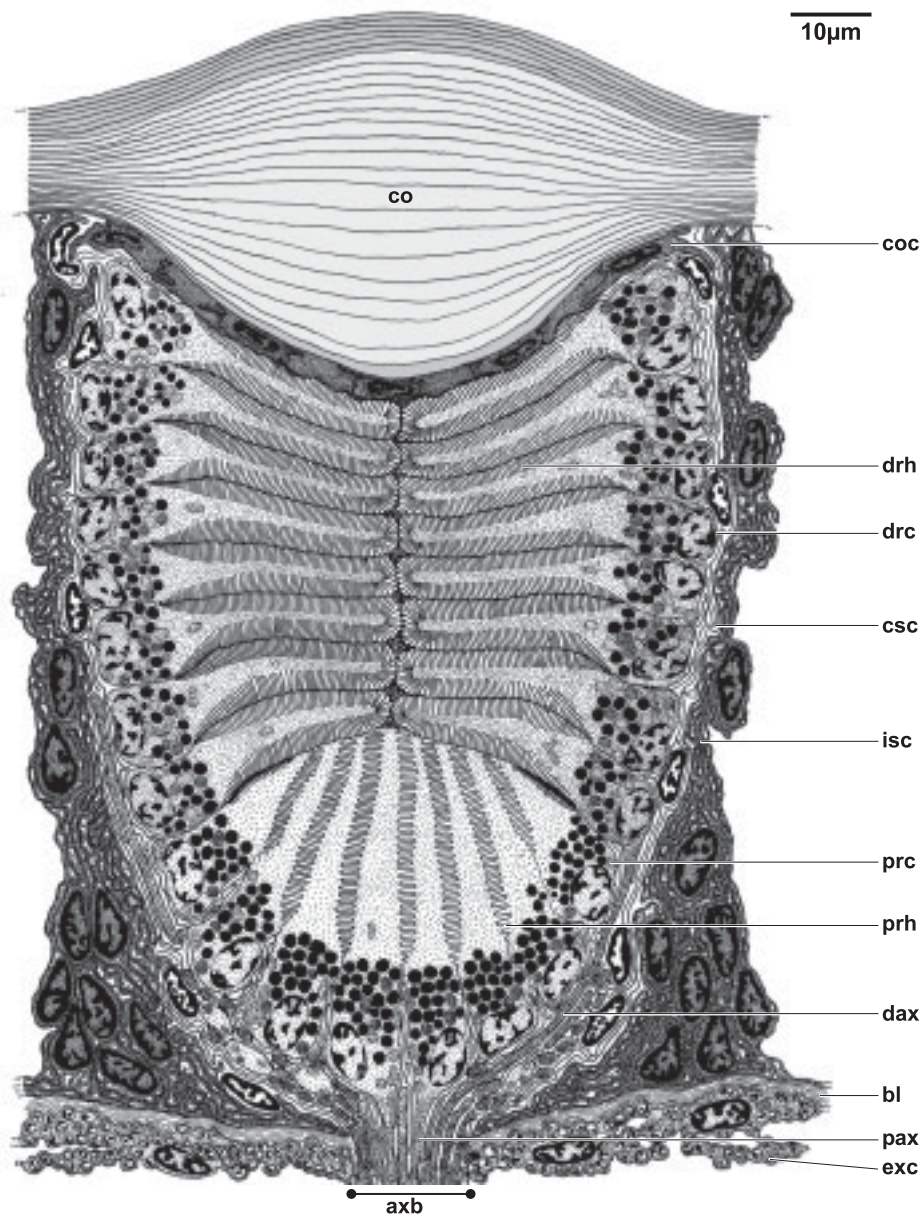
## MATERIAL AND METHODS

Adult specimens of *Eupolybothrus fasciatus*, 26-38 mm in length, were sampled in June 2005 by Marzio Zapparoli and Abou Jaoudi under woody litter in a forest near the eastern side of Monte Fogliano (Provincia Viterbo, Italy). Adult (15-25 mm in length) specimens of *Lithobius forficatus*, *Lithobius dentatus* C.L. Koch, 1844 and *Lithobius mutabilis* L. Koch, 1862 were collected in September 2003 by Karin Voigtländer in the soil of agricultural fields, under the bark of dead forest trees and under woody litter near-by Görlitz (Germany). Individuals were kept in spacious plastic boxes in a room exposed to natural light changes (12:12 rhythm). The individuals were decapitated *in vivo* under artificial light at 13.00 h after five hours of light adaptation and under dim red light at 02.00 h in a fully dark adapted state. Severed heads were split in halves along their sagittal planes and then fixed for 12 hours in a cold solution of Karnovsky's prefixative (1965), consisting of 2 % glutaraldehyde, 2 % paraformaldehyde, 1.52 % NaOH, and



**Figure 1 A-D.** Outer appearance of lateral ocelli in Lithobiomorpha. SEM. **A.** Right ocellar field of *Eupolybothrus fasciatus*, the posterior, back-pointing ocellus is indicated by *white dashed circle*. **B.** Detailed view of the corneal surface pattern of a lateral ocellus situated in the middle of the right ocellar field of *Eupolybothrus fasciatus*; the *double arrows* illustrate the maximal extension (length) of a single corneal scute. **C.** Right ocellar field of *Lithobius dentatus*; the numeric ranges represent the number of distal retinula layers in a given lateral ocellus. **D.** Right ocellar field of *Lithobius mutabilis*.

*an* anterior body region, *do* dorsal body region, *SEM* scanning electron micrographs, *tö* organ of Tömösváry.



**Figure 2.** Semi-schematic, longitudinal reconstruction of a medially placed lateral ocellus in *Eupolybothrus fasciatus* including subjacent cell types. The cytoplasmic composition of the retinal constituents represents the dark-adapted state. For technical reasons the total number of the retinula cells (including the number of distal retinular layers) and the cornea-secreting epithelial cells have been reduced. The palisade-like system of perirhabdomeric ER in the distal retinula cells is not drawn.

*axb* retinular axon bundle, *bl* basal matrix, *co* cornea, *coc* cornea-secreting epithelial cell, *csc* circumretinular sheath cell, *dax* distal retinula axon, *drc* distal retinula cell, *drh* distal rhabdomere, *exc* external pigment cell, *isc* interocellular sheath cell, *pax* proximal retinula axon, *prc* proximal retinula cell, *prh* proximal rhabdomere.



1.2 g d-glucose, dissolved in 2.25 % Na-hydrogenphosphate buffer (pH 7.4). After washing in the same buffer, the specimens were then fixed for four hours in 1 %  $O_5O_4$  solution (same buffer) at room temperature and, following dehydration in a graded series of acetone, embedded in epoxide resin (Araldite, FLUKA). Serial semithin sections (approximately 1  $\mu\text{m}$  thick) were prepared and stained using 1 % toluidine blue in a solution of 1 % Na-tetraborate (borax). Serial ultrathin sections were stained with uranyl acetate and lead citrate for five minutes each and then examined under a Zeiss 902A transmission electron microscope, operated at 80 kV. Total number of distal and proximal retinula cells was counted by means of cross sections through the subretinal axonic bundles. Each axon included was marked digitally and counted by using the image analysis programm EsiVision (analySIS<sup>®</sup>). The number of sheath cells could only be estimated by analyzing complete series of semithin sections under a Olympus BH-2 light microscope. Some of the TEM-images shown (e.g. Figures 3E, 6B) were compound on the PC with the aid of EsiVision, consisting of up to 12 single digital micrographs. For observations by scanning electron microscopy prefixed head-halves (see above) were critical point dried, coated with gold, and observed at an accelerating voltage of 15-30 kV under a Zeiss DSM 960A scanning electron microscope. Total number of cornea-secreting epithelial cells was determined by counting the polygonal "scutes" (term after Cals 1974) visible on the corneal surface. To distinguish epidermal from corneal "scutes" the length of up to 20 polygons were measured on the cornea around the ocellar tip and close-by the ocellar margins as well as on the surrounding cuticle. According to Müller & Meyer-Rochow (2006a), the maximal length of each polygon was given by the range between two opposing angles of maximal distance (see also Figure 1B). Statistical tests were carried out with SPSS-software to determine whether epidermal and corneal polygons differ significantly (normal distribution: Kolmogorov-Smirnov test; significance: Student's t-test).

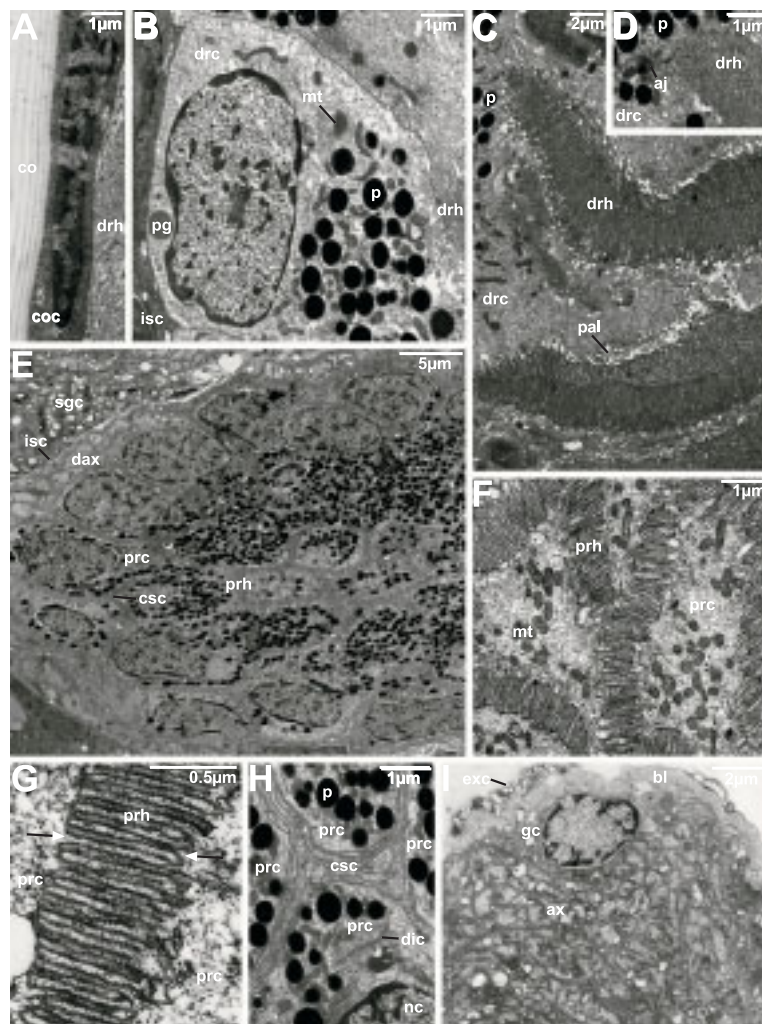
## RESULTS

### Topography and general organization

*Eupolybothrus fasciatus* and all of the examined *Lithobius* species bear a triangular field of 11-32 circular or elliptical eyes (Figures 1A,C-D), termed in the following "lateral ocelli", near the frontolateral edge of the cephalon and posterior to the antennae. These lateral ocelli, strongly varying in diameter, are densely packed and aligned in 3-5 vertical rows. Expressed as ocellar formulae, the following configurations were found: 1+2,4,4,3 in *E. fasciatus* (Figure 1A), 1+2,4,4,3,1 in *L. dentatus* (Figure 1C), 2+4,3,2 in *L. mutabilis* (Figure 1D) and 1+2,5,5,5,4,4,3,2,1 in *L. forficatus*. Generally, the smallest dimensions are associated with ocelli located at the anterioventral part of the ocellar field, near the organ of Tömösvary (diameter: 85-105  $\mu\text{m}$  in *E. fasciatus*, 44-52  $\mu\text{m}$  in *Lithobius* spp.), whereas the biggest diameters are measured in those eyes lining the posteriodorsal region of the ocellar field. The most posteriodorsal eye (with diameters of 126-190  $\mu\text{m}$  in *E. fasciatus* and 74-80  $\mu\text{m}$  in *Lithobius* spp.) is always the largest one (hence the name "giant ocellus"), which is either fully integrated into the ocellar field (*Lithobius*, see Figures 1C-D) or considerably distanced from the remaining eyes (*E. fasciatus*, see Figure 1A). In *E. fasciatus* the posterior interocellar epidermis produces a conspicuous, knob-like structure which let the visual field of the giant ocellus point away from those of the other ocelli (Figure 1A). As a result of the underlying corneagenous epithelium the corneal surface of all ocelli shows a distinct sculpturation of polygons (Figure 1B) or "scutes" (after Cals 1974). The corneal scutes look very similar to those on the head cuticle outside the ocellar field. In all species examined the corneal and interocellar (produced by sheath cells) scutes are nearly identical in length and significantly shorter than the scutes on the head cuticle ( $p < 0.003$ ).

A general view of the fine structural organization of the lateral ocelli of *E. fasciatus* and *Lithobius* spp. is given in Figures 2 and 5. The lateral ocelli of the three analysed *Lithobius* species do not show any interspecific discrepancies in gross and fine





**Figure 3 A-I.** Fine structure of the cornea-secreting epithelium and dual type retinula of the lateral ocelli of *Eupolybothrus fasciatus*. TEM. **A.** Longitudinal section through the soma of an axially placed cornea-secreting epithelial cell (*coc*). **B.** Cytoplasmic composition of a single distal retinula cell (*drc*). Cross section. **C.** Multilayered distal retinula with compact circumapical rhabdomeres (*drh*) in longitudinal section. **D.** Detailed longitudinal view of the basal part of two circumapical rhabdomeres. **E.** Cross section through the nuclear zone of proximal retinula cells (*prc*) with net-like arrangement of proximal rhabdomeres (*prh*). **F.** Detailed view of the apical area of two proximal retinula cells showing bidirectional rhabdomeres. **G.** Longitudinal section through neighbouring proximal rhabdomeres with interdigitating microvilli (arrows). **H.** Middle part of the proximal retinula densely wrapped by numerous processes of circumretinular sheath cells (*csc*). Cross section. **I.** Axon bundle of the posterior giant ocellus in cross section.

*aj* adhering junction (*macula adhaerens*), *ax* retinular axons, *bl* basal matrix, *co* cornea, *dax* distal retinula axon, *dic* Golgi stack, *exc* external pigment cell, *gc* glial cell, *isc* interocellular sheath cells, *mt* mitochondrion, *nc* nucleus, *p* osmiophilic retinular pigment granule, *pal* perirhabdomeric ER-cisternae, *pg* moderately osmiophilic pigment granule, *sgc* secretory gland cell, *TEM* transmission electron micrographs.

morphology, only the total number of the cellular constituents seem to vary to small percentage (5-10 %). Each lateral ocellus appears cup-shaped and consists of a biconvex corneal lens secreted by a flattened corneagenous epithelium, a multi-layered retinula with two types of photoreceptor cells, two types of sheath cells as well as several layers of subjacent external pigment cells. Eyes situated in the centre of the ocellar field are delimited by a thin basal matrix only around their basal margin, whereas peripheral eye cups are also lined along their entire outer half. The basal matrix is produced from inside the eye by the peripheralmost lobes of the interocellar sheath cells as well as by the innermost layer of the external pigment cells (Figures 4A-B). Furthermore, tracheoles and granular hemocytes are occasionally observed being attached to the basal matrix from outside the eye (Figure 4A). Referring to adult specimens only, the lengths of the eye cups measure 100-180  $\mu\text{m}$  in *E. fasciatus* and 60-110  $\mu\text{m}$  in *Lithobius* species. The morphometric range is positively correlated to the particular position of one eye within the ocellar field and, moreover, seems to depend on the individual's age. The anteriorly and medially positioned ocelli show a coaxial arrangement, perpendicular to the cephalic cuticle, whereas the two posteriodorsal ocelli have their optical axes either obliquely or, as seen in the distanced giant ocellus of *E. fasciatus*, almost parallelly to the head's cuticle. The interocellar space is sometimes interrupted by the openings of "interommatidial glands" (Müller et al. 2003a).

#### Cornea and cornea-secreting epithelium

A single-layered epithelium of 40-310 cells produces the corneal lens, which considerably varies in width (*E. fasciatus*: 35-70  $\mu\text{m}$ ; *Lithobius* spp.: 13-40  $\mu\text{m}$ ). Quantitative and morphometric variations are positively correlated with increasing diameters of a given ocellus and thus also depend on the particular position within the ocellar field. Each corneal lens appears bi-convex and asymmetrical in longitudinal sections. The internal vault of the lens is somewhat deeper curved (Figures 2, 5). The corneal endo- and exocuticle consists of up to 38 lamellae in *E. fasciatus* and

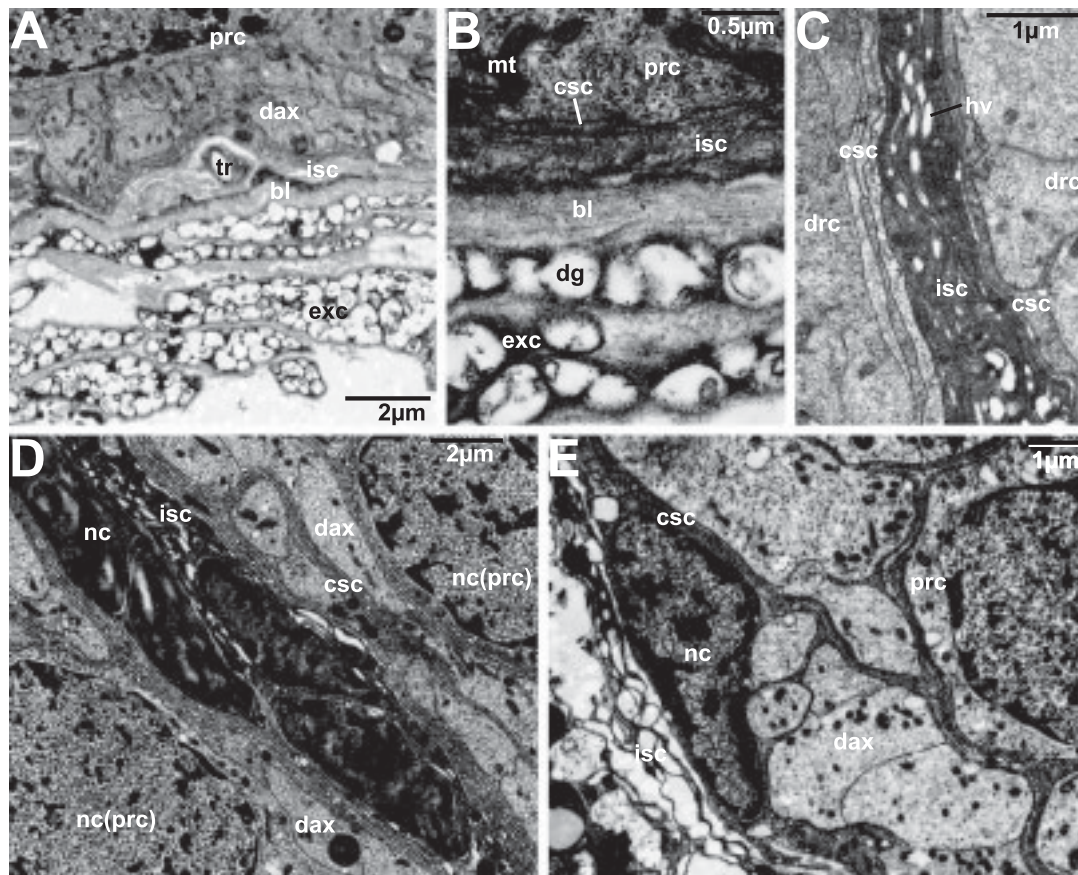
about 20 lamellae in various *Lithobius* species. Each lamella displays a highly osmiophilic lamina in which the microfibrilles are ordered in parallel layers and a less osmiophilic layer containing microfibrilles which turn 180° and abut to alternating laminae. The cornea-secreting epithelial cells look flattened from longitudinal perspective (0.5  $\mu\text{m}$  in minimum width, Figures 3A, 6A,C) and show cubical outlines when seen in transverse sections. The cells abut directly to the cornea (Figures 3A, 6A). Neighbouring cornea-secreting epithelial cells interdigitate along their inferior cell borders. Apical cell-cell adhesion structures, like for example belt desmosomes (*maculae adhaerentes*), additionally stabilize the corneagenous epithelium (Figure 6A). The elongated and heterochromatin-rich nuclei are found in any position within the corneagenous epithelium (Figures 2, 5). In all species examined the cytoplasm of the cornea-secreting epithelial cells is very electron dense and granular. It houses a conspicuous network of rough ER, free ribosomes, partly bundled microtubules, some electron lucent vacuoles and several mitochondria of the cristaetype (e.g. Figure 6C).

#### Retinula cells and rhabdom

Depending on the species examined, the individual's age and the relative position of a lateral ocellus within the ocellar field, the retinulae of *E. fasciatus* and *Lithobius* spp. contain 36-750 photoreceptive cells. Two different sorts of retinula cells are found in the lateral ocelli of *E. fasciatus* and *Lithobius* spp.: a distal type with compact rhabdomeres and a proximal type with irregular rhabdomeres (Figures 2, 5).

##### *Distal retinula cells*

24-615 distal retinula cells can be counted in the lateral ocelli of a lithobiid centipede. Depending on the ocellar size, these cells may appear cubical (e.g. Figure 5) or cylindrical in shape (e.g. Figures 2, 6B). They are stably linked to each other by compact desmosomes (*maculae adhaerentes*, Figures 3D, 6D). The distal retinula cells are arranged in 1-12 horizontal circle(s) that occupy approximately 50-75 % of the optic cup (Figures 2, 5). In a lateral ocellus of a lithobiid



**Figure 4 A-E.** Fine structure of accessory pigment and sheath cells in the lateral ocelli of *Eupolybothrus fasciatus*. TEM. **A.** Longitudinal section through basal part of a frontally located lateral ocellus underlied by a thin basal matrix (*bl*) and external pigment cells (*exc*). **B.** Region around the basal matrix in detail. Longitudinal section. **C.** Cross section through the distal half of two neighbouring lateral ocelli showing the extensive sheath cell system. **D.** Proximal aggregation of the soma of interocellular sheath cells (*isc*). Longitudinal section. **E.** Longitudinal view of partly arborized circumretinular (*csc*, including one soma) and interocellular sheath cells associated with the proximal periphery of the posterior giant ocellus.

*dax* distal retinula axon, *dg* pigment granule (with desintegrated matrix), *drc* distal retinula cell, *exc* external pigment cell, *hv* hyaline vacuole, *mt* mitochondrium, *nc* nucleus, *prc* proximal retinula cell, *tr* tracheole.

centipede a distal retinula cell may be generally subdivided into four distinct compartments: (a) the axial region including the rhabdomere, (b) the perirhabdomeric region (“Schaltzone” after Hesse (1901), “intercalary zone” after Bähr (1974)), (c) the soma containing the nucleus and cytoplasmic organelles and (d) the terminal axonal region.

However, in the lateral ocelli of *E. fasciatus* and the three *Lithobius* species some of these regions may be either absent or considerably reduced in size.

In *E. fasciatus*, each distal retinula cell tapers into a fingerlike process extending towards the



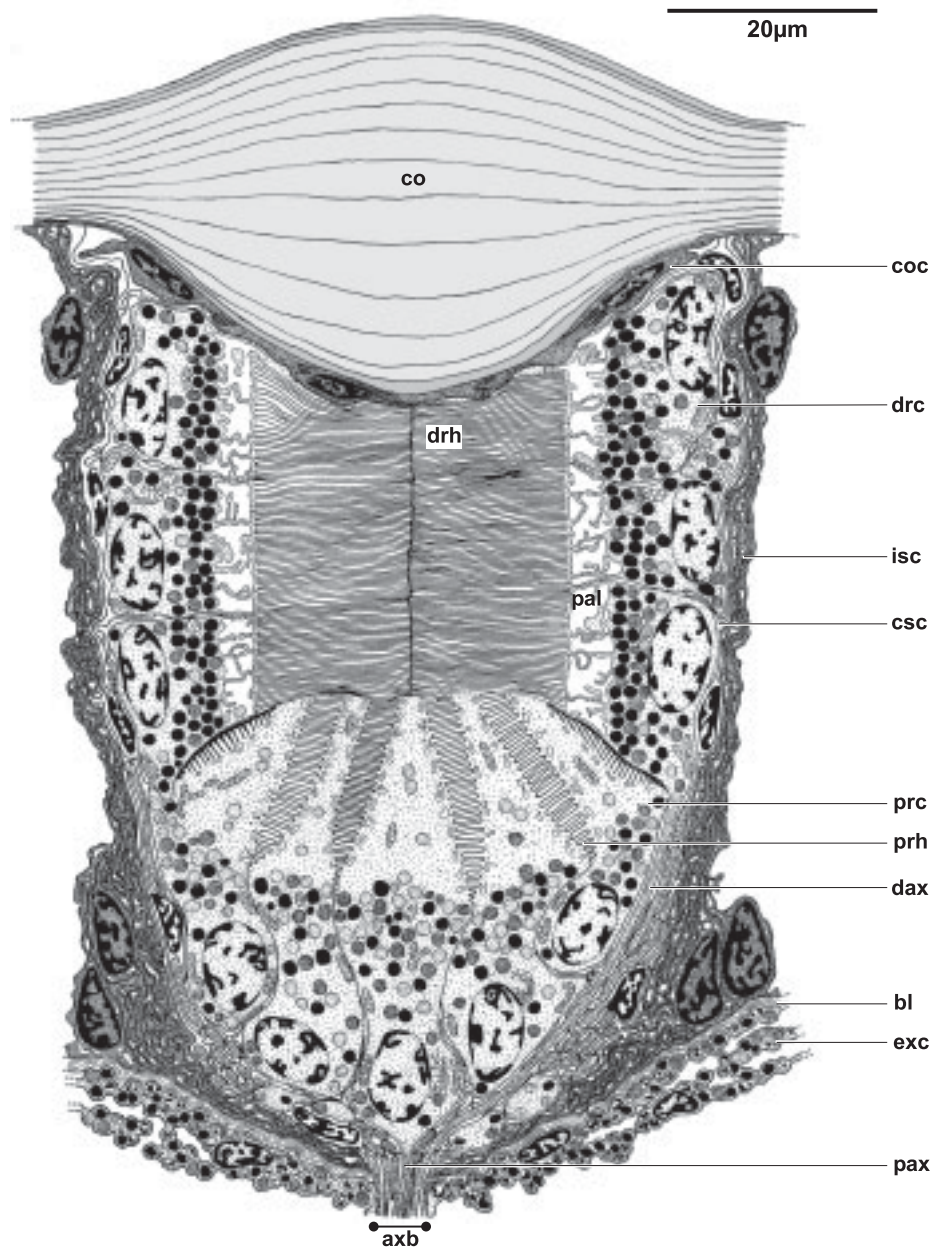
centre of the eye (Figures 2, 3C). Each process, approximately 1-2  $\mu\text{m}$  in diameter, forms the rhabdomere in a circumapical alignment. The rhabdomeres are compact with microvilli closely attached to each other. Opposing rhabdomeres are always separated by distinct radii (Figure 3D). All distal retinula cells produce a fused, but extensively ramified rhabdom which is widely circular in cross sections. The total number of distal retinula cells and distinct horizontal retinula cell layers show a strong regional variation. In the smallest ocelli, situated at the anteroventral margin of the ocellar field, one can count approximately 140 distal retinula cells which are fairly equally distributed among 4-6 layers; medially placed ocelli have about 270-345 distal retinula cells distributed among 7-9 layers whereas the posteriodorsal ocelli (including the irregular giant ocellus) possess 460-615 distal retinula cells spread over 9-12 layers. In *E. fasciatus*, the perirhabdomeric region, represented by dense palisades of mostly lengthened smooth ER cisternae, is rather compressed, inconspicuous and integrated into the thin axial projection (Figure 3C). The voluminous somatic part carries the large and spherical nucleus, weakly supplied with heterochromatin (Figure 3B). The soma of the distal retinula cells turns into an axonal process, with a diameter decreasing progressively from initially 1.5  $\mu\text{m}$  to 0.5  $\mu\text{m}$  subretinally and containing centrally placed microtubules (Figure 2). The distal retinular axons always run on a strict proximal course and remain lateral to the proximal retinula cells (Figures 4A, D-E). Just before breaking through the basal matrix all retinular axons of one particular ocellus become grouped together into a distinct bundle embedded by glial cells (Figure 3I).

In all *Lithobius* species the distal retinula cells are arranged in circles distributed among one or several layer(s) and display a straight apex from which almost rectangular rhabdomeres emerge. The compact structure of the rhabdomeres results in the formation of a fused rhabdom (Figures 5, 6B). The total number of distal retinula cells, distal retinula cells, the number of distinct the number of distinct horizontal layers as well as

the cross profile of the distal rhabdom change regionally (Figure 1C). 24-48 distal retinula cells, distributed among 1-2 layer(s) and building up a circular rhabdom, are found in the small anteroventral ocelli whereas medium-sized ocelli have their 70-220 cells organized in 2-4 layers producing a more elliptical rhabdom (Figure 6B). The two posteriodorsal ocelli (including the giant ocellus) are equipped with 242-336 distal retinula cells aligned in 4-6 layers; the rhabdom appears U-shaped in cross sections. The perirhabdomeric zone is conspicuous in *Lithobius* eyes, in particular if light adapted. The remarkable network of sac-like and electron lucent vacuoles (Figure 6C) is normally seen in direct vicinity of or merged into the likewise elaborated system of perirhabdomeric ER cisternae (Figure 6C). The voluminous cisternae are traversed by thin cytoplasmic bridges, which establish contacts between the main cytoplasm and the attenuated (submicrovillar) sheets from which the microvilli emerge (Figures 5, 6B-D). The photoperiodical increase (dark adaptation) or break-down (light adaptation) of the volume of the distal rhabdom in *Lithobius* species are in good accordance with the data already given by Bähr (1971, 1974). The structure and course of somatic (Figures 5, 6B) and axonal part (Figures 5, 6G-H) of each distal retinula cell in *Lithobius* fits well the description given for *E. fasciatus*.

In *E. fasciatus* and various *Lithobius* species the distal retinula cells, especially in their somatic and axonal part, are extraordinarily rich in different types of organelles which are embedded into a cytoplasm of moderate electron density (Figures 3B-C, 6B-D, 7B). Numerous small, partly branched mitochondria (cristae type), free or aggregated ribosomes, rounded and highly osmiophilic pigment granules (0.4-0.7  $\mu\text{m}$  in diameter), small hyaline vacuoles of various shape and lipid droplets are always observed and do therefore not depend on a particular cytophysiological condition. On the other hand, many organelles known to be involved in the synthesis of membrane material, as multilayered cisternae of the rough ER, cisternae of the smooth ER in their vesicular form and Golgi





**Figure 5.** Semi-schematic, longitudinal reconstruction of a medially placed lateral ocellus in *Lithobius* spp. including subjacent cell types. The cytoplasmic composition of the retinal constituents represents the dark-adapted state. For technical reasons the total number of the proximal retinula cells has been reduced.

*axb* retinular axon bundle, *bl* basal matrix, *co* cornea, *coc* cornea-secreting epithelial cell, *csc* circumretinular sheath cell, *dax* distal retinula axon, *drc* distal retinula cell, *drh* distal rhabdomere, *exc* external pigment cell, *isc* intercellular sheath cell, *pal* perirhabdomeric ER, *pax* proximal retinula axon, *prc* proximal retinula cell, *prh* proximal rhabdomere.

stacks, are only found in dark adapted eyes. Different developmental stages of lysosomes (e.g., multi-vesicular and multilamellated bodies), peroxisomes, granular pigment granules (0.3-0.6  $\mu\text{m}$  in diameter) as well as large polymorphic vacuoles (usually 1-2  $\mu\text{m}$  in diameter) are predominant in the distal retinula cells when light adapted (Figures 6B, 7C). In dark-adapted eyes highly osmiophilic pigment granules aggregate and build up a screening shield around the entire retinula (Figures 2, 5). In *E. fasciatus* these "dark" pigment granules are concentrated around the basis of the axial process (Figures 3B,C), in *Lithobius* they tightly encompass the palisade system of the perirhabdomeric ER (Figure 6C).

#### *Proximal retinula cells*

The arrangement and ultrastructural organisation of the conical or club-shaped proximal retinula cells in the lateral ocelli of *E. fasciatus* and the various *Lithobius* species very much resemble each other (Figures 2, 5). Only the total number of cells may differ but can be explained by the double-sized dimensions of *Eupolybothrus*-ocelli in relation to *Lithobius*. In the lateral ocelli of *E. fasciatus* one can count 44-135 proximal retinula cells (15-30 % of the total retinula cell number) whereas 12-66 of them (15-40 % of the total retinula cell number) are present in *Lithobius* species. In all ocelli investigated the proximal retinula cells form a single layer, which occupies the entire bottom of the optic cup, tantamount to the proximal third in *E. fasciatus* (Figure 2) and the proximal half in *Lithobius* species (Figure 5). The elevated cell bodies of the lateroproximal retinula cells usually remain shorter than the most basal ones.

The most important ultrastructural peculiarity of a proximal retinula cell is given by the bi-directional pectinate rhabdomeres with microvilli considerably distanced from each other. These proximal rhabdomeres always exceed a length of 5  $\mu\text{m}$  and interdigitate with those of the neighbouring proximal retinula cells (Figures 3E-G, 6E-F). The proximal rhabdomeres are mainly oriented perpendicular to the overlying rhabdomeres of the distal retinula cells. The whole

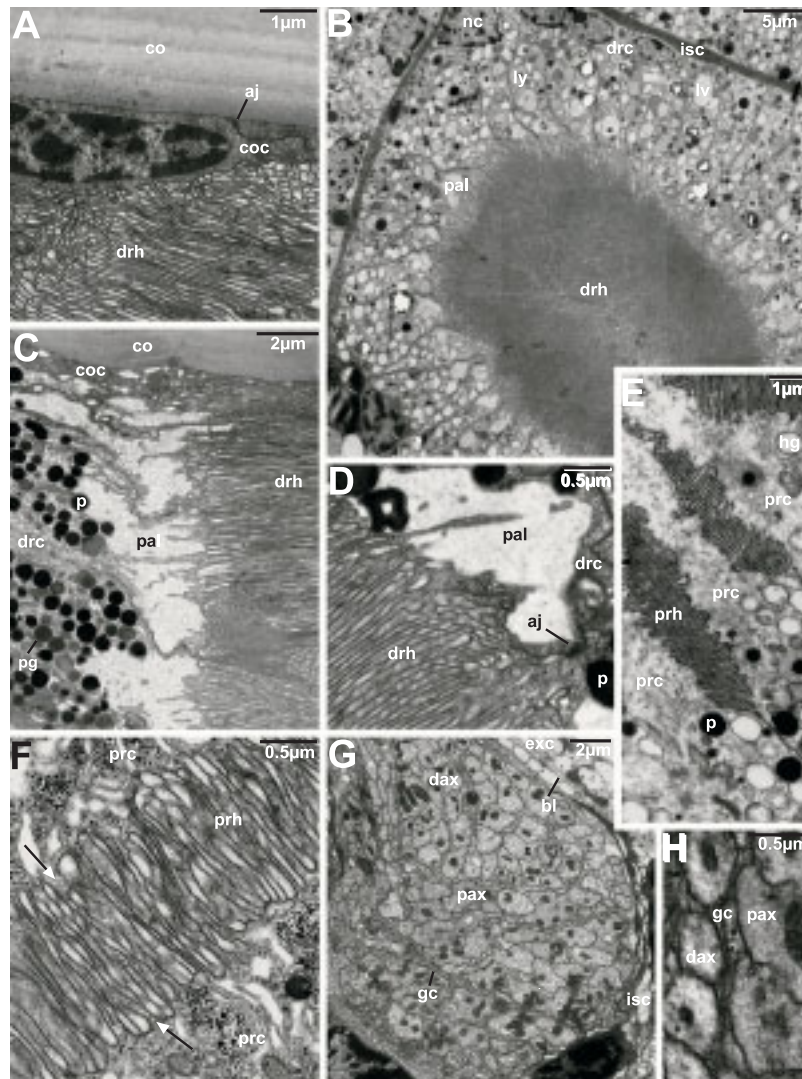
proximal retinular layer produces a more or less fused rhabdom which, in cross sections, appears star-like in smaller anteroventral eyes or lace-like in those eyes located in the centre and at the posteriodorsal part of the ocellar field (Figure 3E). In light adapted eyes the length of the rhabdomeric microvilli is reduced to approximately 50% of the night level. The apicalmost membrane of each cytoplasmic process is not equipped with a microvillar seam and therefore directly adjoins the rhabdomere of the proximalmost distal retinular layer (Figures 2, 5). The perirhabdomeric zone in a proximal retinula cell is weakly developed at any time as only some indistinct smooth ER cisternae are visible (Figures 3G, 6F). The cytoplasmic composition (including the nuclear ultrastructure) of the proximal retinula cells generally resembles that of the distal retinula cells (Figures 3E-F,H, 6E, 7A), even though in dark adapted ocelli more pigment granules of high electron density seem to exist (Figures 2, 3E, 5). The axonal strands of the proximal retinula cells in any eye remain limited to the central areas of the related axon bundle (Figures 6G-H).

#### **Sheath cells**

In *E. fasciatus* and examined *Lithobius* species the distal and proximal retinula cells are tightly enveloped by approximately 50-350 sheath cells. Their exact number depends on the eye diameter (the particular position of the eye within the ocellar field, respectively) and the examined species. Sheath cells show two different compartments, the widened soma which contains the small and elongated nucleus and several, massively elongated cytoplasmic processes emanating from the soma in axial or vertical directions. Based on the retinal topography and the cytoplasmic composition, two different types of sheath cells can be distinguished in all examined lithobiomorphs (Figures 2, 5).

#### *Circumretinular sheath cells*

In the direct vicinity of the retinula cells (including the distalmost part of the retinular axons) one can find a dense sheet of approximately 20-150 extremely flattened cells, the so-called circumretinular sheath cells (Figures 2, 5). The arrangement of these cells does not seem to



**Figure 6 A-H.** Fine structure of the cornea-secreting epithelium and dual type retinula of the lateral ocelli of various *Lithobius* species. TEM. **A.** Longitudinal section through the soma of an axially placed cornea-secreting epithelial cell (*coc*). **B.** Cross section through one layer of distal retinula cells (*drc*) in a medially positioned ocellus. **C.** Longitudinal view of the distal part of one postero-dorsal ocellus showing four distinct layers of distal retinula cells producing compact apical rhabdomeres (*drh*). **D.** Basal region of one distal rhabdomere accompanied by voluminous perirhabdomeric ER-cisternae (*pal*). Longitudinal section. **E.** Apical area of three proximal retinula cells (*prc*) forming bidirectional rhabdomeres (*prh*) in longitudinal section. **F.** Longitudinal section through two neighbouring proximal rhabdomeres with interdigitating microvilli (*arrows*). **G.** Crosssectioned axon bundle of a medially placed ocellus. **H.** Highly magnified cross section through one retinular axon bundle with smaller peripheral axons (*dax*) and wider central axons (*pax*).

*aj* adhering junction (*macula adhaerens*), *bl* basal matrix, *co* cornea, *exc* external pigment cell, *gc* glial cell, *hg* hyaline pigment granule, *isc* interocellar sheath cells, *lv* large polymorphic vacuole, *ly* lysosome, *nc* nucleus, *p* osmiophilic retinular pigment granule, *pg* moderately osmiophilic pigment granule.



follow a regular pattern, no clusters can be seen at any section level. The somatic part of each circumretinular sheath cell bears the nucleus which contains high concentrations of heterochromatin (Figure 4E). The circumretinular sheath cell tapers into (a) axial processes running towards the centre of the eye by being crammed into the infraretinular interspaces (Figures 3H, 4D-E) and (b) vertical ones covering the peripheral borders of numerous retinula cells (Figures 4C, 7C). In addition, the axial and vertical processes may arborize, which makes it difficult to assign every process to its mother soma. At those regions where the ramified processes meet the sheet of circumretinular sheath cells appears multilayered (Figures 3H, 4C, 7C). The very distal circumretinular sheath cells are attached to the interocellar cuticle and produce thin axial processes separating the cell bodies of the distalmost retinula cells from overlying corneogeneous epithelium (Figures 2, 5, 7B). The most striking feature of the circumretinular sheath cells is their poorness in cytoplasmic organelles. Only a few mitochondria (cristae type), cisternae of rough ER, loosely arranged microtubules and translucent vacuoles can be observed in a moderately osmiophilic cytoplasm (Figure 4C).

#### *Interocellar sheath cells*

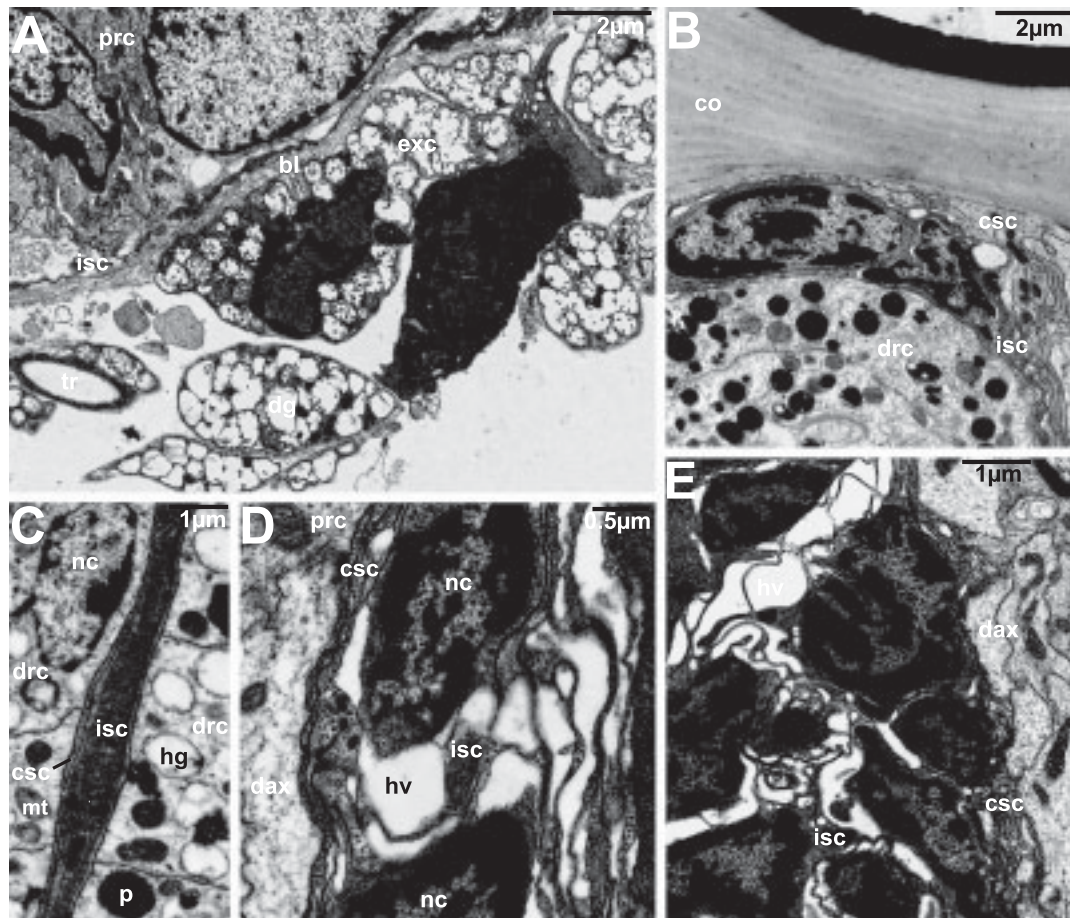
One can observe 30-200 interocellar sheath cells which build up the interocellar space and are located radially to the circumretinular sheath cell multilayer (Figures 2, 5). The somatic part of an interocellar sheath cell mostly has a cuneiform profile and includes an elongated or drop-shaped nucleus rich in heterochromatin (Figures 4D, 7B). In *Lithobius* species the somata of the interocellar sheath cells are aggregated in the most distal and proximal region of the interocellar space (Figures 5, 7B,D-E). In *E. fasciatus* a third nuclear zone is observed in the middle of the interocellar space (Figure 2). In all species investigated the majority of interocellar sheath cells is concentrated in the most proximal interocellar interstitium where they contribute to the formation of the basal matrix (Figures 2, 4D, 5, 7E). Axial projections running into the infraretinular space are never seen. As with the circumretinular sheath cells, vertical and oblique cytoplasmic processes, sometimes

smaller than 50  $\mu\text{m}$  in diameter, emanate from the somatic part. These long-reaching distal and proximal processes may also ramify and then intertwine with neighbouring cells (Figures 4C, 6B, 7C). Thereby, the sheet of interocellar sheath cells looks multilayered - 6-10 parallel layers are usually visible-, even in their nuclear zone. The cytoplasm of the interocellar sheath cells is generally more electrondense than that of the aforescribed circumretinular sheath cells and contains several small mitochondria (cristae type), minute osmiophilic granules (much likely lipid droplets), disorganised cisternae of the smooth and rough ER and dispersed microtubules. However, the shape and cytoplasmic composition of the interocellar sheath cells may strongly vary with the photoadaptational state of the eye. In dark adapted condition the entire cytoplasm is heavily endowed with polymorphic vacuoles of considerable size (0.5-1.2  $\mu\text{m}$  in diameter) and weak osmiophily (Figures 2, 4C, 5, 7D-E). In light adapted interocellar sheath cells these hyaline vacuoles are widely absent (Figures 6B, 7C).

#### **External pigment cells**

Numerous external pigment cells surround the entire ocellar field and extend from the posterior border of the antenna to the middle of the lateral cephalic fold. In all examined species the lobes of the external pigment cells are thin and utricular. They are arranged into a plexus of one or two contiguous rows subjacent to the basal matrix of the lateral ocelli and the neighbouring epidermis. External pigment cells also cover the optical nerve branching off the ocellar field's basis in its distal part. The innermost layer contributes to and usually adjoins the basal matrix (Figures 2, 4A-B, 5, 7A). Each pigment cell measures about 1-4  $\mu\text{m}$  in thickness and contains a highly osmiophilic cytoplasm including a polymorphic but mostly elongated nucleus, only a few mitochondria of the cristae type, elliptical and granular pigment granules of moderate osmiophily (0.2-0.4  $\mu\text{m}$  in diameter) and unorderly distributed cisternae of rough ER (Figure 7A). Predominating organelles are, however, large polymorphic pigment granules (0.4-0.8  $\mu\text{m}$  in diameter) whose inner matrix





**Figure 7 A-E.** Fine structure of accessory pigment and sheath cells in the lateral ocelli of various *Lithobius* species. TEM. **A.** Longitudinal section through basal part of a lateral ocellus underlined by a thin basal matrix (*bl*) and thick sheath of external pigment cells (*exc*). **B.** Distalmost interocellar region with two soma of interocellar sheath cells (*isc*) and one circumretinular sheath cell process (*csc*) attaching to the periphery of the corneal lens (*co*). Longitudinal section. **C.** Crosscut multilayer of various sheath cell processes in mediobasal part of two neighbouring eyes. **D.** Detailed longitudinal view of different cytoplasmic compositions in both sheath cell types. **E.** Proximal aggregation of several interocellar sheath cell bodies containing massively broadened hyaline vacuoles (*hv*). Longitudinal section.

*dax* distal retinular axon, *dg* pigment granule (with desintegrated matrix), *drc* distal retinular cell, *exc* external pigment cell, *hg* hyaline pigment granule, *mt* mitochondrion, *nc* nucleus, *p* osmiophilic retinular pigment granule, *prc* proximal retinular cell, *tr* trachea.

appears to be disrupted or agglutinated, showing a central globule and radiating spokes of similar material (Figures 4A-B, 7A).

## DISCUSSION

### The lateral ocelli of the Lithobiomorpha: new vs. literature data

The fine structure of the lateral ocelli of various Lithobiomorpha (except Henicopidae) is presented with a special focus on comparative morphology. We investigated the lateral ocelli of altogether four representatives of the Lithobiidae: *Eupolybothrus fasciatus*, *Lithobius forficatus*, *L. dentatus* and *L. mutabilis*. The data presented here on the ocellar fine structure of *E. fasciatus* and various *Lithobius* species led to refinements or new interpretations of the lithobiomorph eye. Our re-examination also enables us to correct earlier morphological descriptions by Bedini (1968), Joly (1969) and Bähr (1971, 1972, 1974) with regard to details essential for phylogenetic considerations.

#### Ocellar diameter

The morphometric range of ocellar diameters in *E. fasciatus* according to Bedini (1968) (400-800  $\mu\text{m}$ ) is about four times greater than measured in our study. The maximal body length of *E. fasciatus* of about 45 mm (Brolemann 1930) does not differ considerably from our specimens. We therefore do not believe that the lateral ocelli of *E. fasciatus* reach the dimensions given by Bedini (1968). Even the lateral ocelli of the larger *Scolopendra cingulata* Latreille, 1789 barely exceed diameters of 300  $\mu\text{m}$  (Müller & Meyer-Rochow 2006a).

#### Cornea and corneagenous epithelium

In *E. fasciatus* and the three *Lithobius* species the corneal surface displays a polygonal sculpturation which has not been described by previous authors (Bedini 1968, Joly 1969, Bähr 1971, 1974). Bähr (1971, 1974) found the somata of the cornea-secreting epithelial cells to be displaced only to the distolateral regions of the corneal lens in *L. forficatus*. However, this discontinuous arrangement could not be confirmed by our study as, in accordance with Hesse (1901), corneagenous

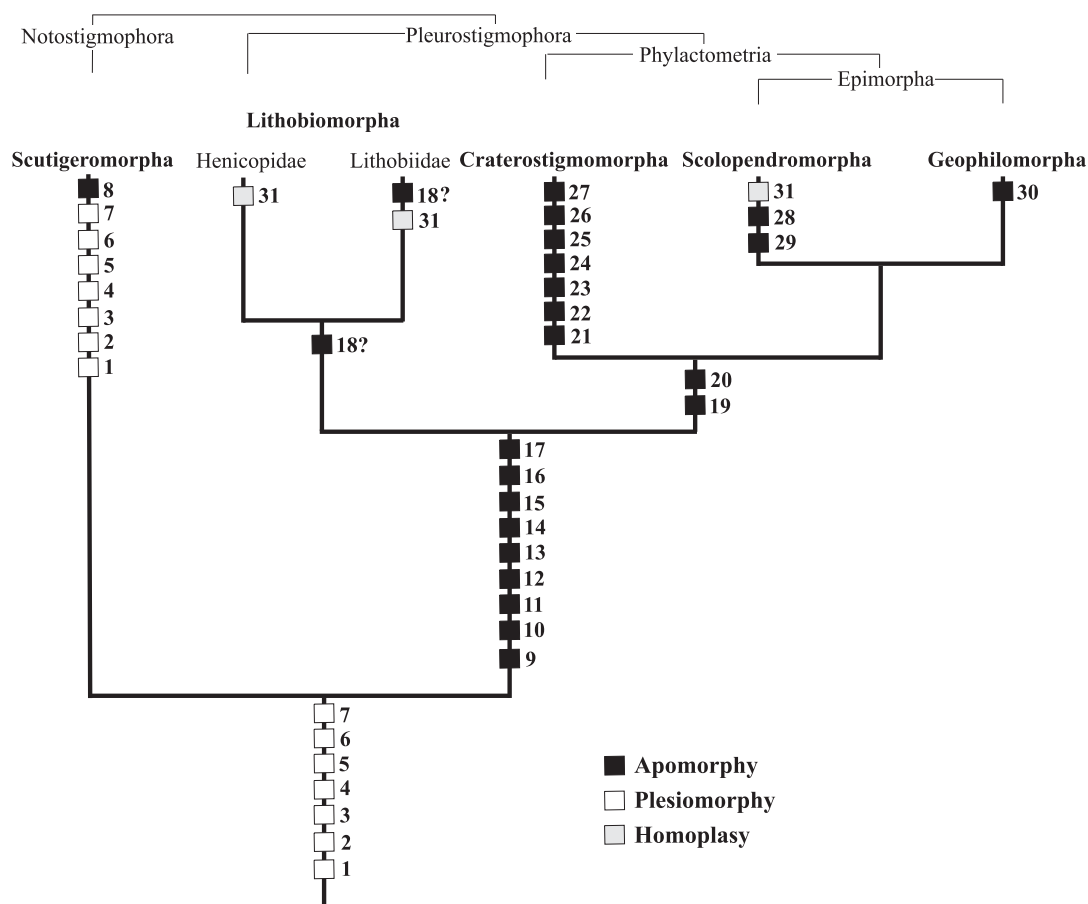
somata are regularly observed along the entire internal surface of the corneal lens. On the other hand, Bedini's (1968) illustration (see Figure 12, p. 41) of the corneagenous layer in *E. fasciatus* appears too idealized to reflect the real proportions of the cornea-secreting epithelial cells, which are spread out underneath the corneal lens.

#### Dual type retinula

The suspicion that a dual type retinula may also be present in *E. fasciatus* (Müller & Meyer-Rochow 2006a) has now become a fact. Bedini (1968) already illustrated the proximal retinula cells with their interdigitating bidirectional rhabdomeres (see Figures 2, 12, pp. 33, 41) but did not identify them correctly. In the lateral ocelli of *L. forficatus*, Bähr (1971) discovered only single- or bi-layered distal retinulae. However, in his following paper, Bähr (1974) presented a semischematic reconstruction of a *L. forficatus*-ocellus (Figure 1, p. 385) only equipped with one single layer of distal retinula cells (= "distal receptors or hair cells"). It has become now clear that in *Lithobius* species the distal retinula is normally multi-layered. The occurrence of several horizontal rings of distal retinula cells ("Haarzellen" after Grenacher (1880) in *L. forficatus*) has already been recorded and illustrated by Hesse (1901, see Figure 4 in Table 10), arranged in up to three layers of unequal size. The currently cited diagram of Hesse (1901) has been replaced by the scheme of Bähr (1974) by many review and textbook authors (Paulus 1979, 2000, Lewis 1981, Minelli 1993, Ax 1999). Perhaps Bähr's (1971, 1974) erroneous assumption of a single-layered distal retinula in *L. forficatus* resulted from studies focusing more on the anterior region of the ocellar field, where single- or bi-layered retinulae are occasionally realized in the smallest ocelli. This focus on a particular eye region might also explain why Bähr (1971, 1974) failed to mention the strongly elliptical or U-shaped diameter of the distal retinulae in the more posteriorly located ocelli.

#### Sheath cells

The characterisation and differentiation of the circumretinular and interocellar sheath cells which surround the retinulae of *E. fasciatus* and



**Figure 8.** Eye characters mapped onto a tree depicting the Pleurostigmophora concept after Pocock (1902), Dohle (1985), Edgecombe & Giribet (2004) and Giribet & Edgecombe (2006). Details of all listed characters are given in the text. The assessment of eye characters has been modified from the phylogenetic evaluations of Edgecombe & Giribet (2004) and Müller & Meyer-Rochow (2006b). In the aim to reconstruct possible pathways of eye evolution in the Chilopoda, proposed retinal plesiomorphies, with respect to the Mandibulata, have been added to the ground pattern of the Chilopoda and Scutigeroformorpha (= Notostigmophora).

the *Lithobius* species has never been done before. Indeed, previous studies have brought forward the existence of sheath cells in lithobiomorph eyes, like the “satellite cells” in *E. fasciatus* (Bedini 1968) as well as the “covering cells” (Bähr 1971, 1974), “cellules périphériques” (Joly 1969) or “cellules bordantes” (Joly & Herbaut 1968) in *L. forficatus*. In our opinion, all these terms should be regarded as synonyms for the circumretinal sheath cells because previous authors did not report on the extensive system of hyaline and

polymorphic vacuoles which are typical for the interocellar sheath cells. In agreement with Land (1972), we propose that these hyaline vacuoles in dark adapted ocelli underline the tapetal function of the interocellar sheath cell multilayer. However, the occurrence of pigment or tapetal cells in *E. fasciatus* was denied by Bedini (1968).

#### Basal matrix

Joly (1969) and Bähr (1971, 1974) made no explicit comments on a basal matrix in *L.*

*forficatus*. The semischematic reconstruction (Figure 2, p. 33) of Bedini (1968) let us assume that each lateral ocellus in *E. fasciatus* is completely enveloped by a basal matrix. However, with the present study it could be demonstrated that in *E. fasciatus* and *Lithobius* species the basal matrix delimitates the whole ocellar field but not a single ocellus.

#### *External pigment cells*

The plexus of external pigment cells around the ocellar field of *E. fasciatus* and *L. forficatus* has not been noticed by Bedini (1968), Joly (1969) and Bähr (1971, 1974). The obvious difficulties previous authors had to trace these cells might be attributed to fixation artefacts as it is well known that accessory pigment cells in arthropod eyes are often badly affected by potential loss of osmotic pressure during the fixation and dehydration procedure (e.g. Gottlieb 1974). The external pigment cells were already seen by Grenacher (1880) but misinterpreted as a sort of basal matrix ("cuticulares Septum, durchbohrt von Opticusfaserbündeln", p. 442).

#### *Interommatidial glands*

Interommatidial glands, hitherto only described in *L. forficatus* (Müller et al. 2003a), were now also found in *E. fasciatus*, *L. dentatus* and *L. mutabilis*. These organs were already detected by Grenacher (1880) ("Pigmentzellen") and Joly & Herbaut (1968, see Figure 1, p. 595), but were not seen by Bedini (1968) and Bähr (1971, 1974).

In summary, our fine structural investigations revealed that the lateral ocellus of a lithobiid centipede possesses an uniconal lens, built by a single-layered corneagenous epithelium, and a dual type retinula, consisting of a multilayered distal portion with horizontally arranged cells (circumapical rhabdomeres: *E. fasciatus*, simple apical rhabdomeres: *Lithobius* spp.) and a singlelayered proximal portion of obliquely or vertically arranged cells forming bidirectional and interdigitating rhabdomeres. The lateral ocelli are surrounded by a multilayered system of circumretinular and interocellar sheath cells. The entire ocellar field is covered by a thin

basal matrix and a subjacent network of external pigment cells.

### **Homology of the lateral eyes in Chilopoda**

Based on the presence of a dioptric system, Müller et al. (2003b) defined two main classes of lateral eyes in Chilopoda: (a) plesiomorphic compound eyes with ommatidia, possessing a crystalline cone formed by four cone cells (Scutigermorpha = Notostigmophora) (Müller et al. 2003b) and (b) derived lateral ocelli without a crystalline cone, but with an uniconal lens (Lithobiomorpha: Bedini (1968), Joly (1969), Bähr (1971, 1974), this study; Scolopendromorpha: Paulus (1979), Müller & Meyer-Rochow (2006a); Craterostigmomorpha: Müller & Meyer-Rochow (2006b)). With the newly obtained fine structural data on lithobiid eyes the definition given above can now be substantially improved.

Except for the dual type retinula, the ommatidia of the Notostigmophora and the lateral ocelli of the Pleurostigmophora have almost nothing in common. However, even the value of this character for confirming a potential homology of these eye types is considerably reduced by differing modes of rhabdomeric interactions between proximal retinula cells (Müller et al. 2003a, Müller & Meyer-Rochow 2006a,b, this study). In contrast, our results show that the lateral ocelli of the Lithobiomorpha and Scolopendromorpha share many homologous structures. Such structures are the uniconal lens which is more or less sunk into the eye cup, the singlelayered and pigmentless corneagenous epithelium, circumretinular sheath cells, and external pigment cells. The dual type retinulae consist of a multilayered system of horizontally oriented distal retinula cells and a single layer of proximal retinula cells at the basis of each eye cup. The specific quality of homologous fine structures seems to be particularly evident if one compares the lateral ocelli of *E. fasciatus* and *S. cingulata* (Müller & Meyer-Rochow 2006a). In both species the distal retinula cells produce axial processes with circumapical rhabdomeres. The distal retinula cells of *Lithobius* with its simple apical rhabdomeres are reduced in complexity and



thereby, despite its multi-layered appearance, more closely resemble the distal retinula arrangement seen in *Scutigera coleoptrata* Linnaeus, 1758 (Müller et al. 2003b). A “bi-layered retinula” with distal and proximal retinula cells being arranged in each one single horizontal layer (Müller et al. 2003b), is only regularly found in scutigermorph ommatidia. Similar to *S. coleoptrata*, the strict parallel and unidirectional course of microvilli within the distal retinula rhabdomeres enables *Lithobius* to perceive lineary polarised light (see chapters 16.7.2.-5. in Horváth & Varjú 2004). This specific quality of vision is unique among all other scototactical Pleurostigmophora whose eye structures have been analysed so far. A high polarisation sensitivity would imply that vision in general and the orientation in the illuminated field in particular plays an important role in the life of a *Lithobius* (cf. Hosey et al. 1985). In addition, the ocellar clusters of lithobiid centipedes may functionally work as compound eyes. The enhanced visual capability of lithobiid eyes might have evolved in adaptation to diurnal activity and to the necessity of seasonal or weather-induced movements between variously illuminated microhabitats (e.g. Monteith 1976).

Interocellar sheath cells and “interommatidial glands” (Müller et al. 2003a) are not associated with the lateral ocelli of *Scolopendra* (Müller & Meyer-Rochow 2006a) and *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (Müller & Meyer-Rochow 2006b).

#### **Possible evolution of retinal characters and their importance for chilopod phylogeny**

The present data on the ultrastructure of the lateral ocelli of *E. fasciatus* and *Lithobius* spp. (Lithobiomorpha) as well as recently documented data of the lateral eyes of other eye-bearing chilopod representatives (Scutigermorpha, Craterostigmomorpha, Scolopendromorpha) now enable us to use retinal characters for a phylogenetic reconstruction of the Chilopoda (Müller et al. 2003a,b, Harzsch et al. 2005, Müller & Meyer-Rochow 2006a,b). The given set of eye characters seems to be most compatible with the

‘Pleurostigmophora-concept’ of Pocock (1902), which has found general acceptance by authors using morphological (Dohle 1985, Borucki 1996, Wirkner & Pass 2002), molecular genetic (Giribet et al. 1999) and combined cladistic approaches (Edgecombe & Giribet 2002, 2004, Giribet & Edgecombe 2006). By developing further the phylogenetic views of Müller et al. (2003b), Müller & Meyer-Rochow (2006b) and Harzsch et al. (2006) (see cladogram in Figure 8), we propose that the stem species of the Chilopoda and, subsequently, also the last common ancestor of the Scutigermorpha (Notostigmophora) has retained compound eyes with ommatidia containing (1) several dozens of contributing cells, (2) some cell types with fixed numbers, (3) dual type retinulae primarily arranged in two distinct layers, (4) crystalline cones of four cone cells producing four infraretinular proximal processes, (5) pigmented corneagenous cells (“primary pigment cells”), (6) interommatidial pigment cells and (7) interommatidial organs (glands) from the ground pattern of the Mandibulata (numbers refer to character ordering given in Figure 8). The (8) presence of distal cytoplasmic cone cell processes each branching into two secondary processes and being responsible for the formation of two cone compartments (see Müller et al. 2003b) may be considered an apomorphy of the Scutigermorpha.

A lateral ocellus of the last common ancestor of the Pleurostigmophora was most likely (9) cup-like and (10) had no crystalline cone. As other apomorphies are known: (11) a flat and pigmentless corneagenous epithelium, (12) a multi-layered distal retinula with cells forming compact, primarily circumapical rhabdomeres, (13) a single-layered proximal retinula with cells forming bi-directional and interdigitating rhabdomeres (star- or net-like rhabdom), (14) unpigmented circumretinular sheath cells, and (15) a thin and homogeneous basal matrix. Furthermore, (16) the presence of a subretinal plexus of external pigment cells, and (17) of a sculptured corneal surface (“scutes”), formerly believed to define the Phylactometria (Müller & Meyer-Rochow 2006b), have now to be reassessed

additional apomorphies of the Pleurostigmophora. Since all representatives of the non-lithobiid Lithobiomorpha, the Henicopidae, lack ocellar clusters (Edgecombe et al. 2002), it is still impossible to decide whether the (18) possession of interocellar sheath cells may be regarded as an apomorphic character of the Lithobiomorpha or of the Lithobiidae alone. By following the principle of parsimony it seems however reasonable to assume that this cell type has evolved in the stem lineage of the Lithobiidae. Generally, there are functional morphological and phylogenetic arguments (Edgecombe & Giribet 2004, Figure 14) to maintain that in the Lithobiidae the lateral ocelli of the *Lithobius*-type represent the derived condition. However, both hypotheses remain preliminary as long as substantial data on ocellar fine structure of representatives of the assumed sister group Henicopidae (Edgecombe & Giribet 2004) are not included.

With respect to eye structures, the more derived Phylactometria, which include the Craterostigmomorpha and Epimorpha (Scolopendromorpha + Geophilomorpha) as sister groups (Edgecombe & Giribet 2004) shall now be defined by (19) the presence of large lateral ocelli with extraordinarily high cell numbers (retinula: > 1000 cells) and (20) proximal retinula cells partly with monodirectional rhabdomeres (Müller & Meyer-Rochow 2006a,b).

The Craterostigmomorpha bear strongly derived eyes with many structures not to be found in other Chilopoda (Müller & Meyer-Rochow 2006b). Therefore, (21) a bipartite eye cup, (22) intraocellar epidermal glands, (23) inverse photoreceptor cells, (24) distal retinula cells with bilobed apices (forming an irregular, vertically partitioned and arborized rhabdom), (25) proximal retinula cells being separated into dual cell units, (26) reticular axon bundles running through the center of the optic cup, and (27) peripheral, wedge-shaped aggregations of sheath cell somata should have already been present in the stem species of the Craterostigmomorpha.

The Scolopendromorpha show the following

retinal apomorphic features: (28) differentiation of the corneagenous epithelium into extremely flattened proximal cells and more cubical distal cells producing specific attachment structures to the cornea as well as (29) an enormously developed and ramified basal matrix.

The (30) complete absence of eyes is interpreted as an apomorphy of the Geophilomorpha, whereas (31) the partial lack of eyes in some remaining chilopod groups (on the subordinal, generic or species level), as reported from some cavernicolous Lithobiidae (Lithobiomorpha), few Henicopidae and all Cryptopidae (Scolopendromorpha) (Lewis 1981, Edgecombe et al. 2002, Edgecombe & Giribet 2004), may be understood as a derived, homoplastic character.

Alternative views on the phylogenetic interrelationships among centipedes exist indeed, but seem to be implausible with respect to eye structures as in too many cases the convergent development of retinal characters would have to be accepted. However, this would in a variety of ways contradict the principle of parsimony. The 'Anamorpho-concept' (Haase 1881), which presumes the Scutigermomorpha and Lithobiomorpha to be sister taxa, implies an independent evolution of either scutigermorph ommatidia or lateral ocelli of the pleurostigmophoran type in the stem lineage of the Anamorpha. But it becomes clear that the lateral ocelli of the lithobiid *E. fasciatus* and of the scolopendrid *Scolopendra. cingulata* (Müller & Meyer-Rochow 2006a) share many homologous features, which appear too complex to be considered merely the result of convergence. The acceptance of the 'Heteroterga-concept' (Ax 1999) requires that ommatidia, homologous to those of insects and crustaceans, must have been re-invented in the then mostly derived taxon, the Scutigermomorpha.

**Acknowledgements.** We are grateful to Dr. Karin Voigtländer, Staatliches Museum für Naturkunde, Görlitz, Germany for her kind help in collecting and identifying various individuals of *Lithobius dentatus* and *L. mutabilis*. Prof. Dr. Marzio Zapparoli, Università della Tuscia, Viterbo, Italy

sent us five specimens of *Eupolybothrus fasciatus*. Furthermore, for their great technical support and the opportunity to use their electron microscopes we would like to acknowledge Prof. Ludwig Jonas and his employees from the Electron Microscopic Centre of the Medical Faculty of the University of Rostock. PD Dr. Gero Hilken, Universitätsklinikum Essen, Germany kindly allowed us to use also their TEM for our studies. We express our special thanks to Prof. Dr. Ragnar Kinzelbach, Universität Rostock and Prof. Dr. V. Benno Meyer-Rochow, International University Bremen, Germany for providing useful comments to the discussion and correcting our manuscript. Cand. rer. nat. Andy Sombke, Universität Rostock provided great technical assistance with editing our figure plates. This study was financially supported by a scholarship (“Landesgraduiertenförderung”) of the State Mecklenburg-Vorpommern.

## REFERENCES

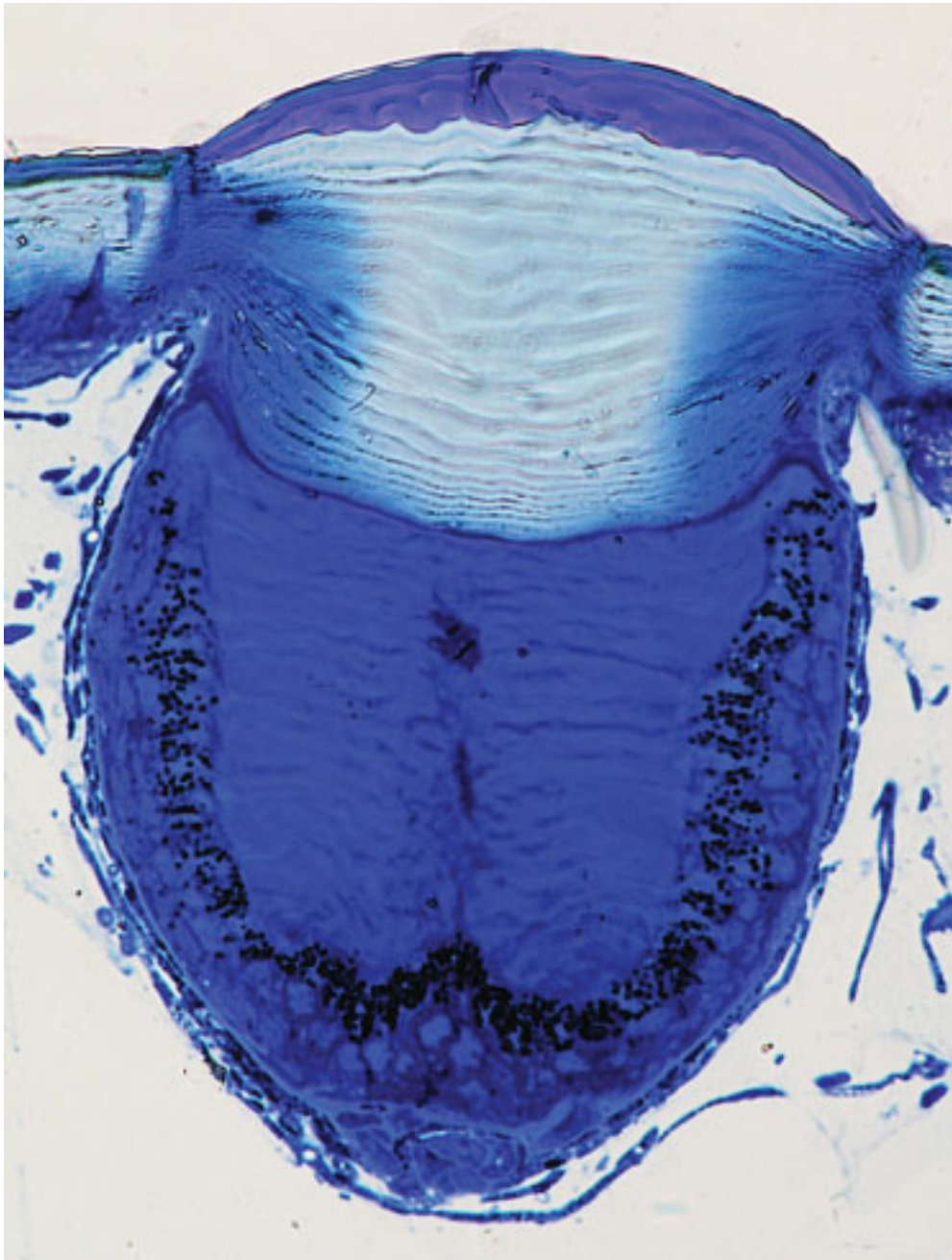
- Ax, P. 1999. Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. 383pp. Jena, Gustav Fischer.
- Bähr, R. 1971. Die Ultrastruktur der Photorezeptoren von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda: Lithobiidae). Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 116, 70-93.
- Bähr, R. 1972. Light- and dark-adaptive changes in the visual cells of *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda: Lithobiidae). Cytobiol. 6, 214-233.
- Bähr, R. 1974. Contribution to the morphology of Chilopod eyes. Symp. Zool. Soc. London 32, 388-404.
- Bedini, C. 1968. The ultrastructure of the eye of a centipede *Polybothrus fasciatus* (Newport). Monitore Zool. Ital. (N.S.) 2, 31-47.
- Bitsch, C. & Bitsch, J. 2005. Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. Pp. 185-214 in Koenemann, S. & Jenner, R.A. (eds.), Crustacea and arthropod relationships. Taylor & Francis, London.
- Borucki, H. 1996. Evolution und phylogenetisches System der Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). Verh. Nat. Ver. Hamburg (NF) 35, 95-226.
- Brolemann, H.W. 1930. Éléments d'une Faune des Myriapodes de France – Chilopodes. 405 pp. Toulouse, Imprimerie Toulousaine.
- Cals, P. 1974. Mise en évidence, par la microscope électronique à balayage, de champs morphogénétiques polarisés, exprimés par les cellules épidermiques normales dans l'appendice locomoteur des Arthropodes: *Tylos latreilli* (Audouin) (Crustacé, Isopode) et *Periplaneta americana* (L.) (Insecte, Dictyoptère). C. R. Acad. Sci. Paris (D) 279, 663-666.
- Dohle, W. 1985. Phylogenetic pathways in the Chilopoda. Bijdr. Dierk. 55, 55-66.
- Dohle, W. 2001. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name 'Tetraconata' for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 37, 85-103.
- Edgecombe, G.D. 2004. Morphological data, extant Myriapoda, and the myriapod stem-group. Contr. Zool. 73, 207-252.
- Edgecombe, G.D. & Giribet, G. 2002. Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda. In: Llorente Bousquets, J. & Morrone, J. (eds.). Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento, 143-168, Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Edgecombe, G.D. & Giribet, G. 2004. Adding mitochondrial sequence data (16S rRNA and cytochrome c oxidase subunit I) to the phylogeny of centipedes (Myriapoda: Chilopoda): an analysis of morphology and four molecular loci. J. Zool. Syst. Evol. Res. 42, 89-134.
- Edgecombe, G.D., Giribet, G. & Wheeler, W.C. 2002. Phylogeny of Henicopidae (Chilopoda: Lithobiomorpha): a combined analysis of morphology and five molecular loci. Syst. Ent. 27, 31-64.
- Edgecombe, G.D., Richter, S., Wilson, G.D.F. 2003. The mandibular gnathal edges: homologous structures throughout Mandibulata? Afr. Invertebrates 44, 115-135.
- Giribet, G. & Edgecombe, G.D. 2006. Conflict between datasets and phylogeny of centipedes: an analysis based on seven genes and morphology. Proc. Roy. Soc. B 273, 531-538.
- Giribet, G., Riutort, M., Baguna, J. & Ribera, C. 1999. Internal phylogeny of the Chilopoda (Myriapoda, Arthropoda) using complete 18S rDNA and partial 28S rDNA sequences. Phil. Trans. Roy. Soc. London (Biol. Sci.) 354, 215-222.
- Giribet, G., Richter, S., Edgecombe, G.D. & Wheeler, W.C. 2005. The position of crustaceans within Arthropoda – Evidence from nine molecular loci and morphology. Pp. 307-352 in Koenemann, S.

- & Jenner, R.A. (eds.), Crustacea and arthropod relationships. Taylor & Francis, London.
- Gottlieb, F.J. 1974. Connections between adjacent retinula cell columns in the eye of *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera, Pyralididae). Cell Tiss. Res. 153, 189-193.
- Grenacher, H. 1880. Über die Augen einiger Myriapoden. Zugleich eine Entgegnung an V. Graber. Arch. Mikrosk. Anat. Entw. 1, 415-467.
- Haase, E. 1881. Beitrag zur Phylogenie und Ontogenie der Chilopoden. Z. Ent. (NF) 8, 93-115.
- Harzsch, S., Müller, C.H.G. & Wolf, H. 2005. From variable to constant cell numbers: cellular characteristics of the arthropod nervous system argue against a sister-group relationship of Chelicerata and "Myriapoda" but favour the Mandibulata concept. Dev. Genes. Evol. 215, 53-68.
- Harzsch, S., Melzer, R.R. & Müller, C.H.G. 2006. Mechanisms of eye development and evolution of the arthropod visual system: the lateral eyes of Myriapoda are not modified insect ommatidia. Org. Div. Evol. 6, in press.
- Hesse, R. 1901. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VII. Von den Arthropoden Augen. Z. wiss. Zool. 70, 347-473.
- Horváth, G. & Varjú, D. 2004. Polarized light in animal vision. Polarization patterns in nature. 447pp. Berlin, Springer.
- Hosey, G.R., Wood, M., Thompson, R.J. & Druck, P.L. 1985. Social facilitation in a 'non-social' animal, the centipede *Lithobius forficatus*. Beh. Proc. 10, 123-130.
- Joly, R. 1969. Sur l'ultrastructure de l'oeil de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). C. R. Acad. Sci. Paris Sér. D 268, 3180-3182.
- Joly, R. & Herbaut, C. 1968. Sur la régénération oculaires chez *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). Arch. Zool. Exp. Gen. 109, 591-612.
- Kadner, D. & Stollewerk, A. 2004. Neurogenesis in the chilopod *Lithobius forficatus* suggests more similarities to chelicerates than to insects. Dev. Gen. Evol. 214, 367-379.
- Karnovsky, M.J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. J. Cell Biol. 27, 137-138.
- Kraus, O. 2001. "Myriapoda" and the ancestry of the Hexapoda. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 37, 105-127.
- Land, M.F. 1972. Mechanism of orientation and pattern recognition by jumping spiders. Pp. 231-247 in Wehner, R. (ed.), Information processing in the visual systems of arthropods. Berlin, Springer.
- Lewis, J.G.E. 1981. The biology of centipedes. 476pp. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Mallatt, J.M., Garey, J.R. & Shultz, J.W. 2004. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin. Mol. Phyl. Evol. 31, 178-191.
- Minelli, A. 1993. Chapter 3. Chilopoda. Pp. 57-114 in Harrison, F.W. & Rice, M.E. (eds.), Microscopic anatomy of invertebrates. Volume 12: Onychophora, Chilopoda, and lesser Protostomata. New York, Wiley-Liss.
- Monteith, L.G. 1976. Field studies of potential predators of the apple maggot *Rhagoletis pomonella* (Diptera; Tephritidae) in Ontario. Proc. ent. Soc. Ont. 107, 23-30.
- Müller, C.H.G., Rosenberg, J. & Meyer-Rochow, V.B. 2003a. Hitherto undescribed interommatidial exocrine glands in Chilopoda. Afr. Invertebrates 44, 185-197.
- Müller, C.H.G., Rosenberg, J., Richter, S., & Meyer-Rochow, V.B. 2003b. The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural reinvestigation that adds support to the Mandibulata concept. Zoomorph. 122, 191-209.
- Müller, C.H.G. & Meyer-Rochow, V.B. 2006a. Fine structural organization of the lateral ocelli in two species of *Scolopendra* (Chilopoda: Pleurostigmophora): an evolutionary evaluation. Zoomorph. 125, 13-26.
- Müller, C.H.G. & Meyer-Rochow, V.B. 2006b. Fine structural description of the lateral ocellus of *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (Chilopoda: Craterostigmomorpha) and phylogenetic considerations. J. Morph. 267, 850-865.
- Paulus, H.F. 1979. Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. Pp. 299-383 in Gupta, A.P. (ed.), Arthropod Phylogeny. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Paulus, H.F. 2000. Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. J. Zool. Syst. Evol. Res. 38, 189-208.
- Pocock, R.I. 1902. A new and annectant type of chilopod. Quart. J. micr. Sci. (NS) 45, 417-448.
- Richter, S. 2002. The Tetraconata concept: hexapod-crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. Org. Div. Evol. 2, 217-237.
- Sograff, N. 1879. Vorläufige Mittheilungen über die Organisation der Myriapoden. Zool. Anz. 2, 16-18.
- Sograff, N. 1880. Anatomy of *Lithobius forficatus* (in russian). Izvestija Imperatorskago Obscestva



- Ljubitelej Estestvoznanija, Antropologii i Etnografii (Moskovskij Universitet) 32, 1-34.
- Willem, V. 1891a. On the structure of the ocelli of *Lithobius*. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. Sér. 8, 482-483.
- Willem, V. 1891b. Sur la structure des ocelles de la Lithobie. C. R. Acad. Sci., Sér. D 113, 43-45.
- Willem, V. 1892. Les ocelles de *Lithobius* et de *Polyxenus*. Anns. Soc. malacol. Belgique 27, LXIX-LXXI.
- Wirkner, C.S. & Pass, G. 2002. The circulatory system in Chilopoda: functional morphology and phylogenetic aspects. Acta Zool. (Stockholm) 83, 193-202.

# Feinstruktur scolopendromorpher Lateralzellen



Eigener Beitrag:  
Fragestellung, Materialbeschaffung und -fixierung, Erstellung v. Schnittserien,  
elektronenmikroskopische Untersuchung, Auswertung, Textverfassung



Carsten H. G. Müller · V. Benno Meyer-Rochow

## Fine structural organization of the lateral ocelli in two species of *Scolopendra* (Chilopoda: Pleurostigmophora): an evolutionary evaluation

Received: 4 March 2005 / Accepted: 12 August 2005 / Published online: 22 November 2005  
© Springer-Verlag 2005

**Abstract** The lateral ocelli of *Scolopendra cingulata* and *Scolopendra oraniensis* were examined by electron microscopy. A pigmented ocellar field with four eyes arranged in a rhomboid configuration is present fronto-laterally on both sides of the head. Each lateral ocellus is cup-shaped and consists of a deeply set biconvex corneal lens, which is formed by 230–2,240 cornea-secreting epithelial cells. A crystalline cone is not developed. Two kinds of photoreceptive cells are present in the retinula. 561–1,026 cylindrical retinula cells with circumapically developed microvilli form a large distal rhabdom. Arranged in 13–18 horizontal rings, the distal retinula cells display a multilayered appearance. Each cell layer forms an axial ring of maximally 75 rhabdomeres. In addition, 71–127 club-shaped proximal retinula cells make up uni- or bidirectional rhabdomeres, whose microvilli interdigitate. 150–250 sheath cells are located at the periphery of the eye. Radial sheath cell processes encompass the soma of all retinula cells. Outside the eye cup there are several thin layers of external pigment cells, which not only ensheath the ocelli but also underlie the entire ocellar field, causing its darkly pigmented. The cornea-secreting epithelial cells, sheath cells and external pigment cells form a part of the basal matrix extending around the entire eye cup. Scolopendromorph lateral ocelli differ remarkably with respect to the eyes of other chilopods. The dual type retinula in scolopendromorph eyes supports the

hypothesis of its homology with scutigermorph ommatidia. Other features (e.g. cup-shaped profile of the eye, horizontally multilayered distal retinula cells, interdigitating proximal rhabdomeres, lack of a crystalline cone, presence of external pigment and sheath cells enveloping the entire retinula) do not have any equivalents in scutigermorph ommatidia and would, therefore, not directly support homology. In fact, most of them (except the external pigment cells) might be interpreted as autapomorphies defining the Pleurostigmophora. Certain structures (e.g. sheath cells, interdigitating proximal rhabdomeres, discontinuous layer of cornea-secreting epithelial cells) are similar to those found in some lithobiid ocelli (e.g. *Lithobius*). The external pigment cells in *Scolopendra* species, however, must presently be regarded as an autapomorphy of the Scolopendromorpha.

**Keywords** Centipedes · *Scolopendra* · Dual type retinula · Retina · Sheath cells · Pigment cells · Eye evolution · Phylogeny · Vision · Mandibulata

### Introduction

Most of the species of the Chilopoda possess eyes that are concentrated in paired clusters around the fronto-lateral borders of the head. Only species of the scutigermorph Chilopoda have compound eyes, which consist of 100–600 ommatidia and contain a eucone crystalline cone made up of four cells (Müller et al. 2003b). Among the Pleurostigmophora, initially, closely apposed ommatidia have become more and more dispersed so that their spherical optical units, now termed “lateral ocelli”, decrease in number, but gain larger diameters. In the Henicopidae (Lithobiomorpha) (Edgecombe et al. 2002) and the Craterostigmomorpha (Dohle 1990) only a single pair of ocelli is present. Some cave-dwelling Lithobiidae (Lithobiomorpha), the Cryptopidae (Scolopendromorpha) as well as all Geophilomorpha, have no eyes (e.g. Dunger 1993). Based on Dohle’s (1985) phylogenetic hypothesis, the

C. H. G. Müller (✉)  
Institut für Biowissenschaften, Lehrstuhl Allgemeine & Spezielle  
Zoologie, Universität Rostock, Universitätsplatz 2,  
18051 Rostock, Germany  
E-mail: carsten.mueller@uni-rostock.de  
Fax: +49-0381-4986262

V. B. Meyer-Rochow  
Faculty of Engineering and Science (Biology),  
International University Bremen (IUB), Campus Ring 1,  
28759 Bremen, Germany  
E-mail: b.meyer-rochow@iu-bremen.de

V. B. Meyer-Rochow  
Department of Biology, University of Oulu, 90014 Oulu, Finland

number of cellular components seems to increase in more derived taxa of the Pleurostigmophora. In *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) one can find 13–16 retinula cells (Müller et al. 2003b); in *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758) their number lies between 37–100 (Bähr 1971, 1974), and Paulus (1979) counted about 1,000 in an unknown *Scolopendra* species.

However, the above-mentioned apparent increase of structural complexity of the eyes within the Chilopoda needs to be confirmed by transmission electron microscopy, since, to date, fine structural studies on the eyes of certain subgroups of the chilopods are still missing. Anatomical accounts of retinal structure of the Chilopoda, especially with respect to the eyes of the more derived pleurostigmophoran taxa, have been confined to light microscopical observations more than a century ago (e.g. Graber 1880; Grenacher 1880; Willem 1892; Hesse 1901). Fine structural data are restricted to the ommatidia of *S. coleoptrata* (Paulus 1979), recently revisited by Müller et al. (2003b), and to the eyes of some Lithobiomorpha (*L. forficatus*: Joly 1969; Bähr 1971, 1972, 1974 and *Eupolybothrus fasciatus* (Newport, 1844): Bedini 1968). No detailed fine structural descriptions have ever been provided for the lateral ocelli of Scolopendromorpha and Craterostigmomorpha.

From the classical works of Grenacher (1880) and Heymons (1901) we know that a scolopendromorph lateral ocellus consists of a biconvex cornea, a multi-layered retinula and a border structure of numerous “covering cells”. Illustrations in these older publications indicate that the cellular components of scolopendromorph ocelli are, to a large extent, homologous to those present in the Lithobiomorpha.

The aims of this paper are (a) to give a detailed ultrastructural description of the ocelli of two common European *Scolopendra* species, (b) to compare our findings with those of Grenacher (1880) and Heymons (1901) and (c) to discuss whether there are cellular structures in the scolopendromorph ocelli that might be homologized with those of scutigermorph ommatidia and/or with those eyes known from other Pleurostigmophora.

## Material and methods

Adult specimens of *Scolopendra cingulata* Latreille, 1789 (total body size—referring to total body length without appendages—ranging from 90–120 mm) and *Scolopendra oraniensis* H. Lucas, 1846 (total body size between 55 and 75 mm) were collected in the immediate vicinity of Tuoro near Lago di Trasimeno (Italy) and the Balearic Island of Ibiza (Spain). Individuals, whose eyes became a part of this study, were decapitated under dark conditions at approximately 01.00 a.m., after 6 h of dark adaptation. Severed heads were split in halves along their midsagittal planes and then fixed for about 12 h in a cold solution of Karnovsky’s prefixative (1965), consisting of 2% glutaraldehyde, 2% paraformaldehyde,

1.52% NaOH and 1.2 g d-glucose, dissolved in 2.25% Na-hydrogenphosphate buffer (pH 7.4).

The specimens were then fixed for 2 h in 1% OsO<sub>4</sub> solution (with Na-hydrogenphosphate buffer, pH 7.4) at room temperature and, following dehydration in a graded series of acetone, embedded in epoxide resin (Araldite, FLUKA). Serial semithin sections were prepared and stained, using 1% toluidine blue in a solution of 1% Na-tetraborate (borax). Ultrathin sections were stained with uranyl acetate and lead citrate for 5 min each and then examined under a Zeiss 902A transmission electron microscope, operated at 80 kV. Total numbers of distal and proximal retinula cells were obtained by examining cross sections through the beginning of terminal axon bundles. Each axon included was then marked digitally and counted by using the image-analysing programme EsiVision (analySIS<sup>®</sup>). The length or diameter of rhabdomeric microvilli, mitochondria and various pigment granules were also measured with EsiVision. The total numbers of sheath cells and external pigment cells were estimated on the basis of analyses from five complete series of semithin cross sections.

For observations by scanning electron microscopy (SEM), alcohol-fixed heads were critical point dried, coated with gold and observed at an accelerating voltage of 15–30 kV under a Zeiss DSM 960A scanning electron microscope. The number of cornea-secreting epithelial cells was directly determined from SEM pictures by counting conspicuous scutes on the corneal surface. In *S. cingulata* only one-fourth of the corneal surface was examined and the cornea-secreting epithelial cells were then calculated for each lateral ocellus. The lengths of polygonal fields on the cornea and surrounding head cuticle, hereafter termed “scutes” according to Cals (1974), were measured parallel to the dorso-median line across the furthest two corners.

Statistical tests were carried out with SPSS programme to determine whether certain morphometric datasets differed significantly (check for normal distribution: Kolmogorov–Smirnov test; check for significance: Student’s *t* test).

## Results

### Outer morphology and general organization

Close to the frontolateral edges of the head and posterior to the antennae, both *Scolopendra* species that are examined bear a group of four ocelli (Fig. 2a). These lateral ocelli are integrated into a distinct ocellar field of concentric outline that appears blackish because of the presence of external pigment cells (see below). The four lateral ocelli are arranged in a rhomboid configuration with one eye each pointing in an anterior, ventral, dorsal and posterior direction. The dimensions of the lateral ocelli vary interspecifically and also depend on the individual age. From anterior to posterior regions



ocellar shapes change from circular to elliptical in *S. oraniensis* or from circular to bilobular in *S. cingulata*. In *S. oraniensis* the ocellar sizes/diameters vary from 100 to 132  $\mu\text{m}$ , while in *S. cingulata* they range from 197 to 293  $\mu\text{m}$  (Table 1). In both species the dorsal ocellus is the smallest, whereas bigger diameters are found in either ventral (*S. cingulata*) or posterior (*S. oraniensis*) ocelli. The transverse axis of the posterior eye is always oriented towards the dorso-ventral line. As a result of the underlying corneagenous epithelium the corneal surface shows a mosaic of pentagonal, hexagonal or polygonal pattern of scutes (Fig. 2b) which is very similar to that seen on the surrounding head cuticle. The lengths of the scutes are significantly shorter than those of regular cuticular scutes in both species ( $P < 0.001$ ). The number of cornea-secreting epithelial cells can thus be precisely determined by counting the scutes on the corneal surface. While their average lengths on the corneal surface ranged from 5.2 (*S. cingulata*) to 5.5  $\mu\text{m}$  (*S. oraniensis*), we found them to be approximately 30% larger in the areas around the lateral ocelli of both species (*S. cingulata*: 7.13  $\mu\text{m}$ , *S. oraniensis*: 7.59  $\mu\text{m}$ ).

A general view of the organization of a *Scolopendra*-ocellus is given in Fig. 1. Each eye, sectioned longitudinally, appears cup-shaped and consists of a biconvex corneal lens with numerous cornea-secreting epithelial cells, a multilayered retinula with two different cell types, sheath cells as well as several layers of subjacent external pigment cells. The eye cup is delimited by a basal matrix, which is structurally highly complex and interwoven with the lobes of the external pigment cells. The transverse profile turns from circular (in the distal retinula) into slightly elliptical in the proximal retinula and the adjacent neuropile. Longitudinal dimensions of the eye cups measure 160–175  $\mu\text{m}$  in *S. oraniensis* and 165–220  $\mu\text{m}$  in *S. cingulata*. The morphometric range possibly depends on an individual's age and the position of each lateral ocellus within the ocellar field.

### Cornea and cornea-secreting epithelium

The cornea-secreting epithelial cells secrete a biconvex and multilayered corneal lens, which is deeply sunk into the eye cup and up to 80  $\mu\text{m}$  thick. The corneal cuticle consists of 26–30 endo- and exocuticular lamellae, which

can be up to 4  $\mu\text{m}$  thick, appear somewhat condensed around the periphery of the eye (Fig. 1) and do not seem to be affected by the surface sculpturations (see above). Each lamella consists of an electron dense lamina in which the microfibrils are arranged horizontally and a less osmiophilic layer with arched microfibrils connected to alternating laminae turned 180°.

The number of cornea-secreting epithelial cells is always high. The pattern of scutes on the corneal cuticle makes it possible to count their exact number, which then corresponds to the number of cornea-secreting epithelial cells. In this way ranges from 230 in the dorsal ocellus of *S. oraniensis* to 2,240 in the ventral ocellus of *S. cingulata* were determined (Table 1). Generally, the cytoplasm appears extremely electron dense and granular. It houses an advanced network of rough ER, loosely dispersed microtubules, several mitochondria of the cristae-type, and an elongated nucleus (2–4  $\mu\text{m}$  in length) with massive heterochromatin (Fig. 2c). The lateral margins of all cornea-secreting epithelial cells look frayed and bear resemblance to a basal labyrinth. They produce a basal lamina which contributes to a remarkably thick basement membrane (Fig. 2c).

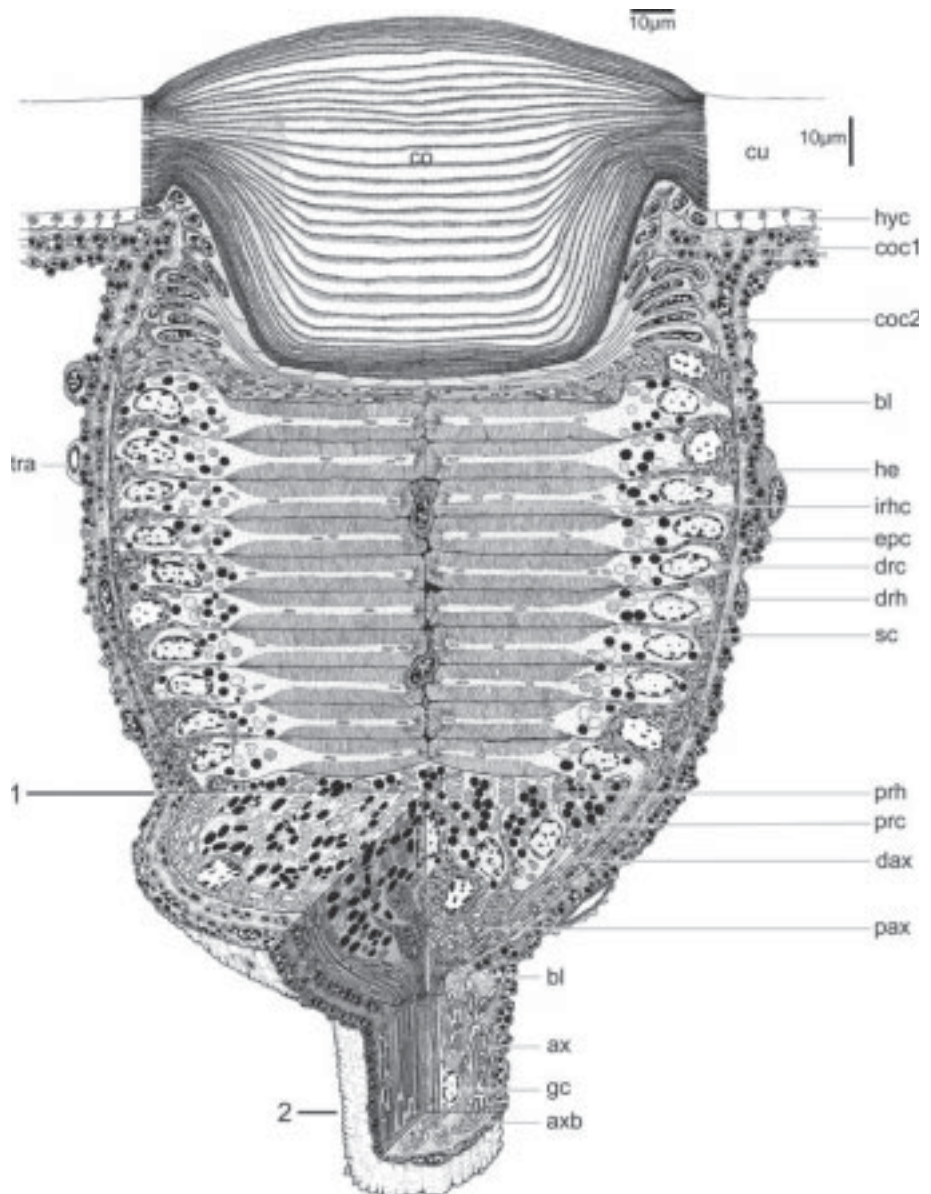
There are two different sorts of cornea-secreting epithelial cells in both *Scolopendra* species, which can clearly be defined by their location, shape, distribution and cytoplasmic equipment. The first type is characterized by short, plate-like cells that only surround the lateral margins of the corneal lens (Figs. 1, 2c). The lateral type of cornea-secreting cells has broadly flattened apical microvilli. Firm adhesion between those peripheral cornea-secreting cells and the corneal cuticle is provided by various corneal protrusions (0.4–0.6  $\mu\text{m}$  in length), which reach into the interspaces of the corneagenous microvilli. The tips of these club-shaped protrusions are coated with a highly osmiophilic substance to which numerous microtubules are attached (Fig. 2d). The second type is limited to the most proximal part of the corneal lens (Figs. 1, 4d–f). Based on longitudinal sections, the somata of 4–6 extremely flattened cells are found clustered at the proximolateral region of the corneal lens (Fig. 2c). Lacking particular attachment structures, minute cytoplasmic processes, free of organelles, emanate from these cells and dilate toward the central subcorneal region of the eye (Fig. 4f). Across their entire lengths they overlie the apices of the

**Table 1** Quantitative and morphometric aspects of the retinula and corneagenous epithelium with special reference to the position of the eye in the ocellar field. The data are based on specimens with total body lengths of approximately 65 mm (*S. oraniensis*) and 100 mm (*S. cingulata*)

	<i>Scolopendra oraniensis</i>				<i>Scolopendra cingulata</i>			
	Shape	Diameter ( $\mu\text{m}$ )	Number coc	Number rc	Shape	Diameter ( $\mu\text{m}$ )	Number coc	Number rc
Anterior ocellus	Spherical	124	386	740	Spherical	225	1,740	908
Ventral ocellus	Spherical	127	452	740	Spherical	278	2,240	1,154
Dorsal ocellus	Spherical	100	230	600	Spherical	197	1,100	632
Posterior ocellus	Elliptical	132	394	930	Bilobed	293	1,524	792

coc cornea-secreting epithelial cells, rc retinula cells

**Fig. 1** Semischematic, mediosagittal cut-away view of a single *Scolopendra* ocellus including subjacent cell types. Cross sections are given (1) at the level of the proximal retinula through the proximal rhabdom and (2) at the level of the axonal processes running in distinct bundles (*axb*). To avoid cluttering up the illustration, the total number of contributing cells (including the number of distal retinular layers) has been reduced. *ax* retinular axon, *bl* basal matrix, *co* cornea, *coc1* distal cornea-secreting epithelial cell (with adhering structures), *coc2* proximal cornea-secreting epithelial cell (without adhering structures), *cu* cuticula, *dax* distal retinula axon, *drc* distal retinula cell, *drh* distal rhabdom, *epc* external pigment cell, *gc* glial cell, *he* haemocyte, *hyc* epidermal cell, *irhc* infrarhabdomeric cell, *pax* proximal retinula axon, *prc* proximal retinula cell, *prh* proximal rhabdom, *sc* sheath cell, *tra* tracheole



uppermost retinula (Fig. 2c) and distally located sheath cells (Fig. 4d). Finally, each process becomes attached to a small central sector of the proximalmost corneal lamella. The particular position of a given sector depends on the relative position of the cell body within the proximolateral cluster. The deeper the cell is placed, the longer the process extends towards the eye centre (Fig. 1). The nuclei of the proximal cornea-secreting cells are considerably longer (5–7  $\mu\text{m}$ ) than those of the distal areas of the corneagenous epithelium (approx. 3  $\mu\text{m}$ ) and are mostly stacked at the proximolateral margins of the corneal lens (Fig. 2c).

#### Retinula cells and rhabdom

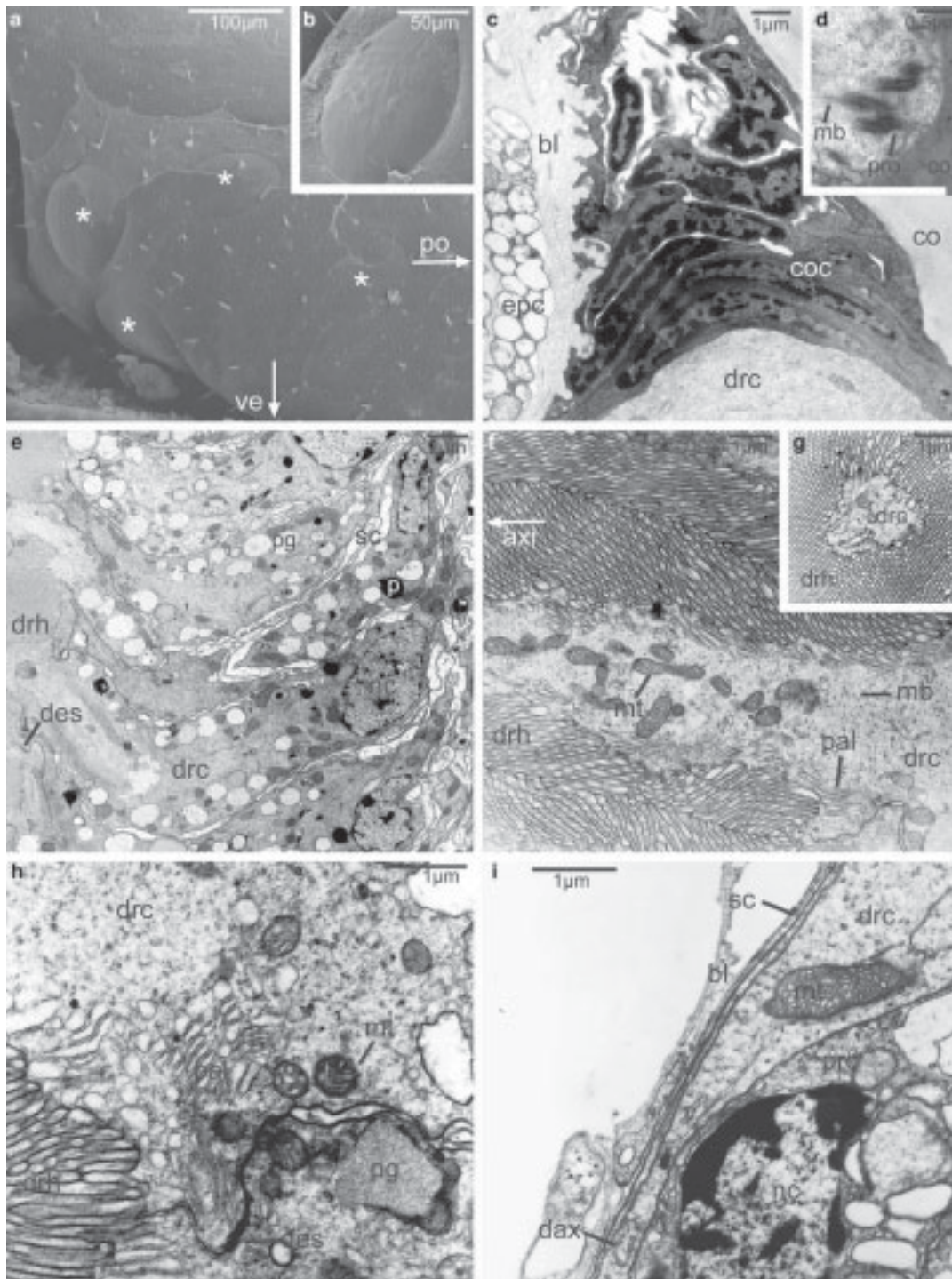
A scolopendromorph ocellus comprises approximately 600–1,200 retinula cells, depending on the particular

position in the ocellar field (Table 1). According to the numbers, shapes and connections of the rhabdomeres, one can distinguish two types of retinula cells: (a) a distal one characterized by a circumpolar rhabdomere and (b) a proximal one with uni- or bidirectional arrangements of the microvilli.

#### Distal retinula cells

The distal retinula cells are arranged in 10–15 (*S. oraniensis*) or 12–18 (*S. cingulata*) horizontal layers (Figs. 1, 2e), each consisting of 55–72 (distal layers) and 30–42 (more proximal layers) cylindrical cells. A distal retinula cell in both *Scolopendra* species (Fig. 3a) has four distinct compartments: (a) the central process bearing the rhabdomeric portion, (b) the intercalary zone, (c) the main cell body with the nucleus and (d) the





**Fig. 2 a-i** Scanning electron and transmission electron micrographs (SEM and TEM) showing the ocellar field, corneal surface, corneagenous sheath and distal retinula of a lateral ocellus of *Scolopendra oraniensis*. **a, b** SEM. Lateral overview of the left ocellar field (**a**, ocelli indicated by *asterisks*) and detailed view of the anterior left ocellus with surface pattern (**b**). **c** Longitudinal section through a lateral cluster of cornea-secreting epithelial cells (*coc*) in their nuclear region (TEM). **d** Detailed longitudinal view through attachment apparatus in a distally placed cornea-secreting epithelial cell (TEM). **e** Longitudinal section through several layers of distal retinula cells (TEM). **f, g** Fingerlike process of a single distal retinula cell with circumapical rhabdomere (TEM, **f** longitudinal

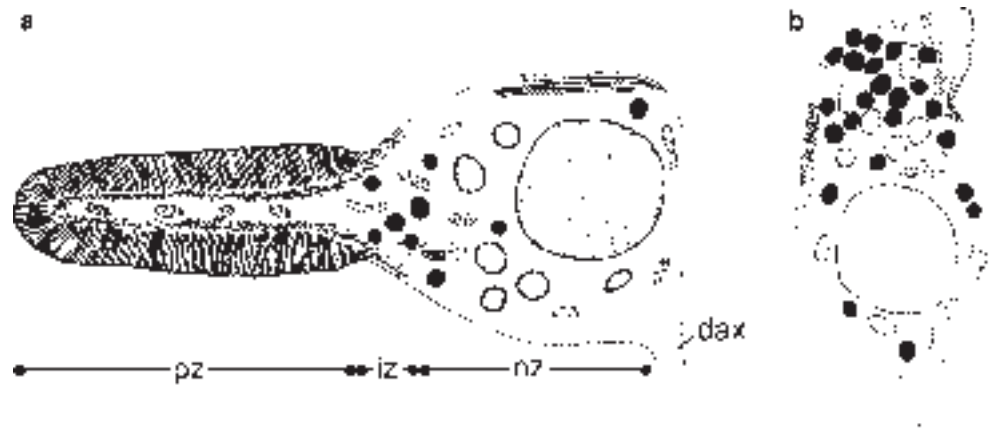
section, **g** cross section). **h** Cross section through perirhabdomeric cytoplasm of two distal retinula cells (TEM). **i** Longitudinal section through the transition zone of distal and proximal retinula with one beginning distal axonal process (*dax*, TEM). *aj* adhering junction (*zonula adhaerens*), *axi* axial (central) region, *bl* basal matrix, *co* corneal lens, *des* desmosome (*macula adhaerens*), *drc* distal retinula cell, *drh* distal rhabdom, *epc* external pigment cell, *mb* microtubules, *mt* mitochondrion, *nc* nucleus, *p* dark pigment granule, *pal* perirhabdomeric ER, *pg* large polymorphic pigment granule, *po* posterior head region, *prc* proximal retinula cell, *pro* corneal protrusion, *sc* sheath cell, *ve* ventral head region

**Table 2** Comparison of potentially homologous (sub-)structures observed in the lateral eyes of various chilopods. Terminologies used by the earlier investigators are given in brackets

	Scutigera <i>Scutigera coleoptrata</i> (after Müller et al. 2003a, b)	Lithobiomorpha <i>Lithobius forficatus</i> (after Bähr 1971, 1972, 1974; Joly 1969)	Lithobiomorpha <i>Eupolybothrus fasciatus</i> (after Bedini 1968)	Scolopendromorpha <i>Scolopendra cingulata</i> (present study)
Eye type	Ommatidium	Lateral ocellus	Lateral ocellus	Lateral ocellus
Corneal lens	Biconvex; surface with nipples	Biconvex, sunk ?	Biconvex, sunk ?	Biconvex, deeply sunk; surface with pattern
Corneogenous cells	8–10 primary pigment cells	Lateral cluster (undet. number)	Flat epithelial sheet (undet. number)	Flat epithelial sheet + lateral cluster ( $n = 1, 100-2, 240$ )
Crystalline cone	Eucone ( $n = 4-5$ cells)	Not present	Not present	Not present
Retinula + rhabdom	Dual type, bilayered	Dual type, bilayered	One type, multilayered	Dual type, multilayered
a) Distal retinula	9–12 cells in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	25–70 cells in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	Undet. number, many layers, in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	561–1,026 cells, many layers, in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact
b) Proximal retinula	4 cells in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	12–30 cells in circular arrangement; star-like rhabdom, microvilli interdigitated	Not present	71–127 cells in cluster-like arrangement; lace-like open rhabdom, microvilli interdigitated
Interommatidial pigment cells	Present ( $n = 14-16$ )	Not present	Not present	Not present
Sheath cells	Not present	“Hüllzellen”, “covering cells”, “cellules périphériques” (undet. number)	“Satellite cells” (undet. number)	Sheath cells ( $n = 150-250$ )
External pigment cells	Not present	Not present	Not present	Present
Basal matrix	Present, complex	Present, simple	Present, simple	Present, highly complex
Interommatidial exocrine glands	Present (Müller et al. 2003a)	Present (Müller et al. 2003a)	Not present	Not present



**Fig. 3 a, b** Schematic reproduction of distal and proximal retinula cells in *Scolopendra*. Longitudinal view. **a** Distal retinula cell with circumapical rhabdomere, including subdivisions of cytoplasmic compartments. **b** Proximal retinula cell with small unidirectional rhabdomere. *dax* distal retinular axon, *iz* intercalary zone, *nz* nuclear (metabolic) zone, *pz* projection zone (including rhabdomere)



terminal axonal region (Fig. 3a). Each distal retinula cell tapers into a fingerlike process running towards the centre of the eye. The lengths of these processes vary between 44–58  $\mu\text{m}$  in the distalmost and 31–34  $\mu\text{m}$  in the most proximal layer. Each process is approximately 1.3  $\mu\text{m}$  in diameter and forms the rhabdomere in a circumapical alignment (Figs. 1, 2f, g). The microvilli typically have a diameter of about 100 nm and a length of approximately 2.5  $\mu\text{m}$ . The distal retinula cells are endowed with more or less fused and multilayered rhabdoms (Fig. 1). All along the finger-like processes of the distal retinula cells, a dense palisade of lengthened and swollen cisternae of smooth ER, about 1.2  $\mu\text{m}$  in length and 0.7  $\mu\text{m}$  in diameter, is visible directly underneath the microvillar bases (Fig. 2g, h). Loosely dispersed microtubules are found beneath the perirhabdomeric ER and seem to stabilize each thin cytoplasmic process from within (Fig. 2f). Some ER cisternae are particularly voluminous and penetrate the intercalary zone. Depending on its intracellular position and ultrastructural characteristics, the intercalary zone may therefore be considered a special form of the perirhabdomeric or “palisade” ER. It is traversed by thin cytoplasmic bridges, which establish contacts between the main cytoplasm and the attenuated (submicrovillar) sheets from which the microvilli emerge.

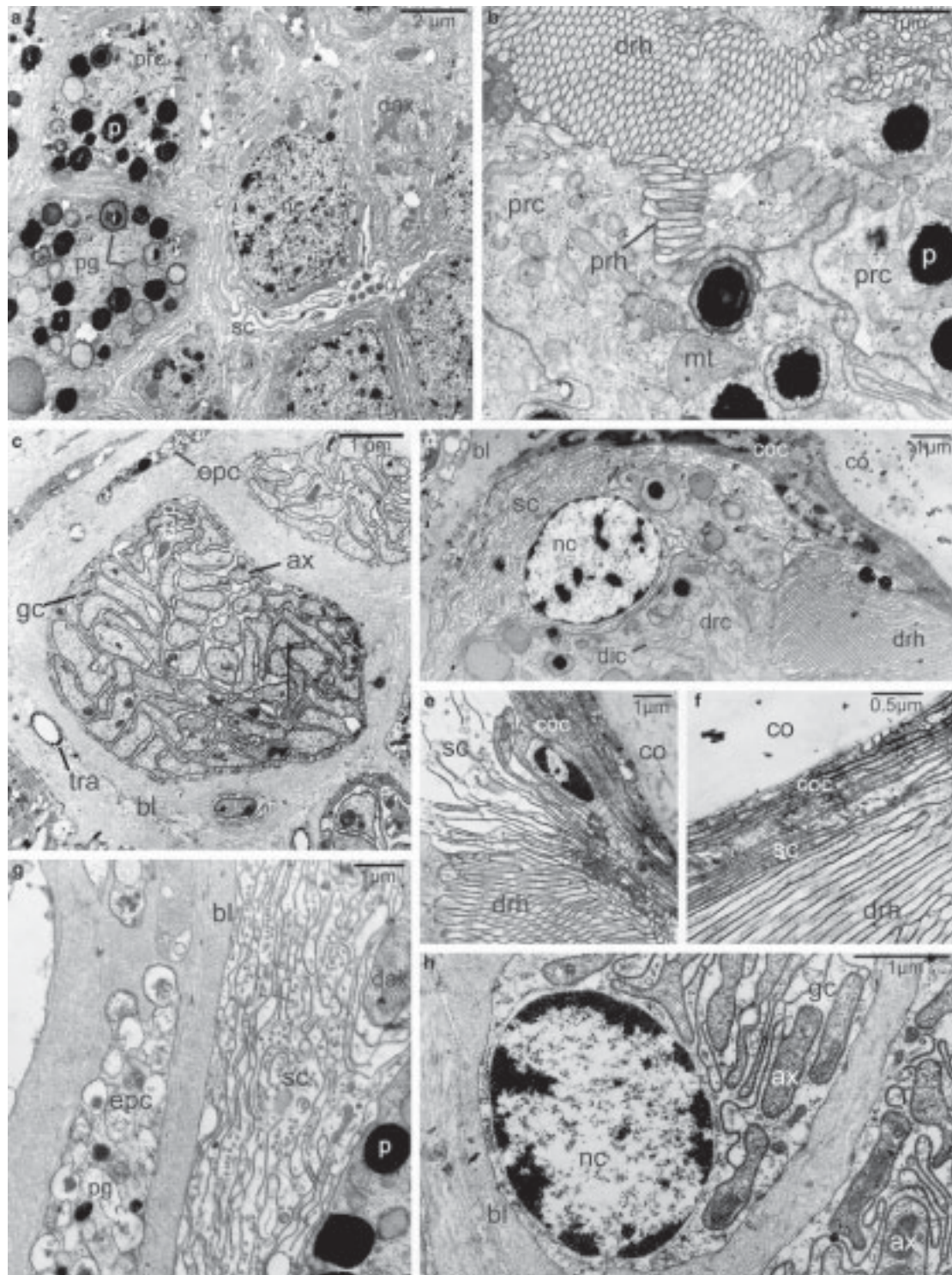
The region of the distal retinula cell housing the nucleus has an almost cylindrical profile and is always displaced towards the margin of the eye cup (Figs. 1, 2e). Here, the cytoplasm shows moderate electron density and contains numerous small, partly branched mitochondria of the cristae type, free or aggregated ribosomes, partly multilayered cisternae of the rough ER, different stages of lysosomes (e.g. multivesicular and multilamellated bodies), peroxisomes, Golgi stacks, electron lucent polymorphic vacuoles (measuring approximately 0.8  $\mu\text{m}$  in diameter) and cisternae of vesicular ER. Various shapes of pigment granules are also recognizable. Some of them are spherical with average diameters of 0.7  $\mu\text{m}$  and contain highly osmiophilic, and mostly homogenous, granular material.

Others exhibit irregular and disrupted osmiophilic substances, which could be fixation or sectioning artefacts. Additional types of pigment granules (Fig. 2e, see also Fig. 4a, b) include those with either a fine granular, less osmiophilic matrix (about 0.6  $\mu\text{m}$  in diameter) or those with an internal gradient of electron opacity of about 0.8  $\mu\text{m}$  in diameter. The nuclei of the distal retinula cells are spherical, relatively large and apparently lack in heterochromatin. Each cell is linked to its neighbouring cell by a compact desmosome (*macula adhaerens*) (Fig. 2e, h).

Close to the borders of the eye cup, the distal retinula cells turn into axons (Fig. 2i) and their diameters decrease progressively from initially 1.0–1.5  $\mu\text{m}$  to 0.5  $\mu\text{m}$  subretinally. The axoplasm contains several mitochondria, a few dark pigment granules, some ribosomes and centrally placed microtubules. Just before traversing the basal matrix the axons become grouped together into distinct bundles, each containing 8–30 axons (including those of the proximal retinula cells, see below) and embedded by glial cells (Fig. 4c, h). The total number of approximately 60 (*S. oraniensis*) or 80 (*S. cingulata*) axon bundles, about 2  $\mu\text{m}$  beneath the basal lamina, corresponds well to the number of the uppermost layer of the distal retinula cells. It may therefore be assumed that a single axon bundle hails from all the retinula cells of a certain retinal sector. The highly variable numbers of axons in those bundles may then be explained by the fact of heterogeneity of cellular arrangements. Since the eye cup diameter decreases as one reaches more proximal regions, the number of distal retinula cells is continuously reduced from distal to proximal layers. Deeper-located distal retinula cells cannot be clearly assigned according to the pattern of retinal (optical) sectors defined by the distalmost layers. Thus, no retinal sector is able to house the same number of axons.

#### Proximal retinula cells

The 71–127 club-shaped proximal retinula cells correspond to approximately 10% of the total number of



**Fig. 4 a–h** Fine structural features of a lateral ocellus of *S. oraniensis* with proximal retinula and sheath cells (TEM). **a** Cross section through nuclear region of several proximal retinula cells. **b** Longitudinal section through the transition zone of distal and proximal retinulae showing parts of distal (*drh*) and proximal (*prh*) rhabdomeres. **c** Cross section through axon bundles (approximately 10  $\mu\text{m}$  underneath the eye cup). **d–f** Sheath cells (*sc*). **d** Longitudinal section through one distalmost sheath cell with nucleus (*nc*), enveloping a distal retinula cell (*drc*) of the uppermost layer. **e, f** Longitudinal sections through lateral eye cup with

narrowing, axially directed processes of a sheath cell, separating the distalmost rhabdom layer (*drh*) from the corneagenous cells (*coc*) and the proximal tip of the corneal lens (*co*), (**e**) proximolateral to or (**f**) below the cornea. **g** Longitudinal section through part of the basal matrix (*bl*) together with sheath cells as well as parts of the external pigment cells (*epc*). **h** Cross section through a subretinal axon bundle containing many retinular axons (*ax*) and a single glial cell (*gc*). *dax* distal retinular axon, *dic* dictyosome, *mt* mitochondrion, *p* dark pigment granule, *pg* polymorphic pigment granule, *prc* proximal retinula cell, *tra* tracheole



retinula cells (Table 1). They form a single horizontal layer, which occupies the entire bottom of the eye cup (Fig. 3b, see also Table 2). The cell bodies usually remain short, approximately 15  $\mu\text{m}$  in length, and build up one (unidirectional) or two (bidirectional) minute rhabdomeres at their distolateral borders (Fig. 3b). These rhabdomeres are mainly oriented perpendicular to those of the distal retinula cells (Fig. 1). The whole proximal reticular layer produces a seemingly lace-like open rhabdom in transverse sections. With an average diameter of 127 nm the microvilli are significantly broader than those making up the distal rhabdomeres ( $P < 0.003$ ). In addition, the microvilli are very much shorter (0.6–0.9  $\mu\text{m}$  in length) and less regular. Cells with a bidirectional arrangement of microvilli (1.2  $\mu\text{m}$  in length) are always limited to the central region of the eye cup (Fig. 1). The horizontally directed microvilli of neighbouring proximal retinula cells interdigitate and produce a compact structure of 3  $\mu\text{m}$  maximum length (Fig. 4b). The cytoplasm of a proximal retinula cell contains several ellipsoid mitochondria (cristae type), cisternae of rough and smooth ER as well as a few lysosomal bodies. In contrast to the distal retinula cells the proximal cytoplasm is more electron dense and lacks a distinct intercalary zone. Furthermore, it seems to include more pigment granules, especially osmiophilic ones (Figs. 1, 4a). The nuclei are spherical and poorly supplied with heterochromatin. Axons of distal and proximal retinula cells cannot be distinguished and, hence, their distribution within the axon bundles remains unclear. Since the number of the proximal retinula cells tallies with the number of the axon bundles, one could argue that one proximal cell axon is added to one axon bundle serving a certain optical sector.

#### Sheath cells

Distal and proximal retinula cells are tightly surrounded by peripheral sheath cells (Figs. 1, 4a). They contribute to the formation of a conspicuous basal lamina and, thus, contribute to the complexity of the basal matrix. In both *Scelopendra* species the number of sheath cells could only be estimated (approximately 150–200 cells per ocellus), because this cell type is heavily dispersed throughout the whole eye cup and lacks a particular nuclear zone. The spherical or ovoid nuclei display moderate concentrations of heterochromatin (Fig. 4d). The entire sheath cell complex produces radial and axially directed arborizations, which are crammed into the entirety of the infraretinular space and often reach the perirhabdomeric zone. Close to the proximal border of the corneal lens, these processes run between the subcorneal corneogeneous sheet and the first rhabdomeric layer. Before entering that interspace, the projections taper (Fig. 4e) and then extend into the middle of the eye (Fig. 4f, g). The weakly osmiophilic and partly swollen cytoplasm of a typical sheath cell is generally very poorly supplied with organelles. If present, they are

more frequently close to the nucleus. Among them are a few small mitochondria of the cristae type, lipid droplets, a few cisternae of rough ER, some filled osmiophilic vesicles and free ribosomes (Fig. 4a, d).

#### Basal matrix

The basal matrix, also called basement membrane, separates each lateral ocellus from haemolymph and adjacent neuropil. Its proximalmost part is perforated by traversing axon bundles (Fig. 1). According to Odselius and Elofsson (1981), the basal matrix consists of an extracellular portion, represented by the basal laminae of sheath cells, cornea-secreting epithelial cells and external pigment cells, as well as of a cellular portion given by the sheath cells and the partly embedded lobes of the external pigment cells (Figs. 1, 5a–c). The extracellular portion is about 1.4  $\mu\text{m}$  thick and formed by a dense network of collagen fibres (Fig. 5b). Close to the distalmost margins of the eye, at the level of the corneal lens, the entire basal matrix appears much more complex and enormously enlarged (about 15  $\mu\text{m}$ , Fig. 5a). Here it interferes with the basal lamina of the neighbouring epidermal cells.

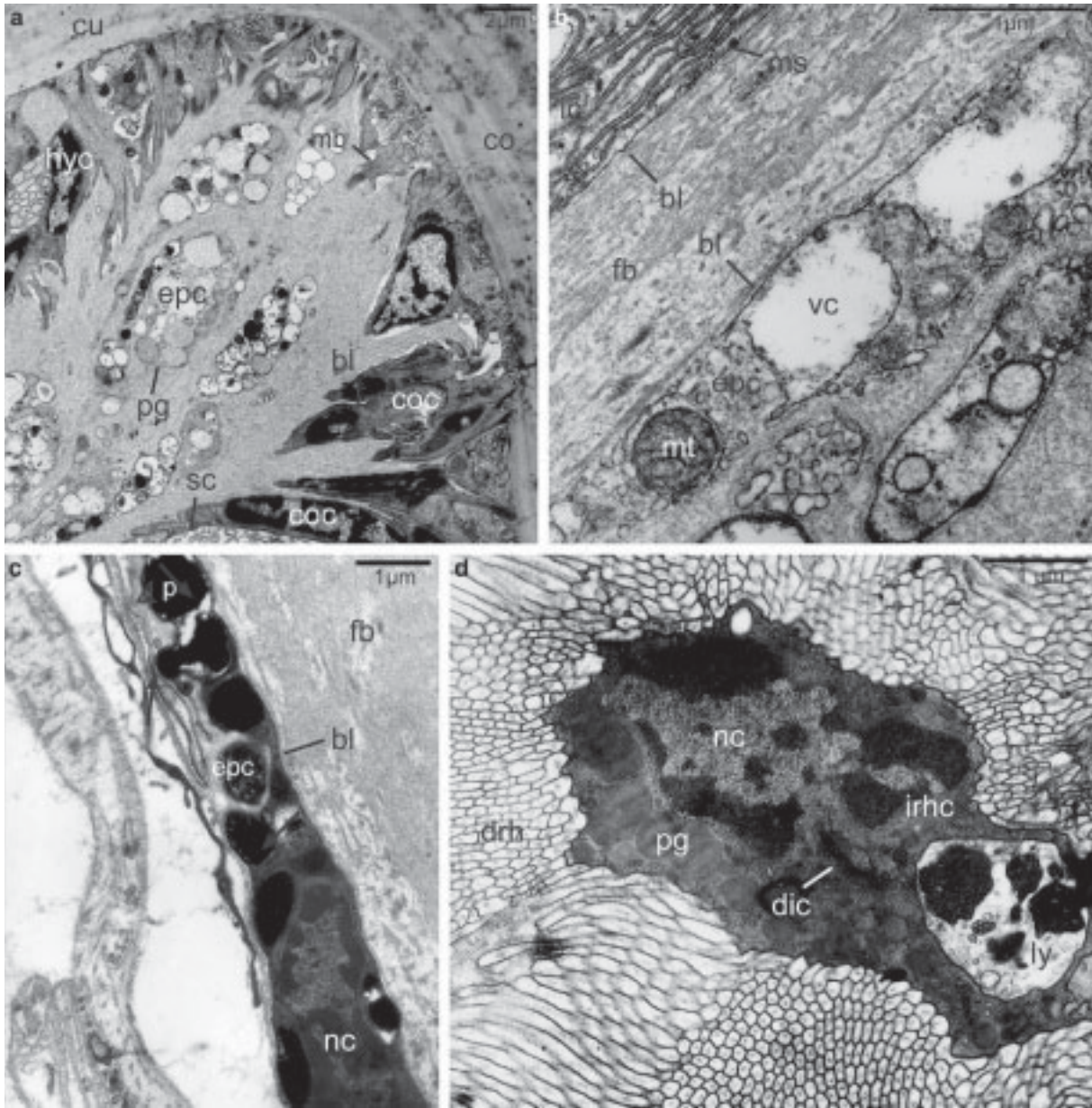
#### External pigment cells

The external pigment cells surrounding the eye cup are clearly the dominant cell type in the eyes of both *Scelopendra* species. Their thin and utricular lobes are arranged into a plexus of two or three contiguous rows surrounding the entire eye cup. The innermost layer usually adjoins the basal matrix to which it contributes with a basal lamina of its own (Figs. 1, 5a–b). External pigment cells also underlie the epidermal cells located between and around the four ocelli.

Each pigment cell measures about 1–4  $\mu\text{m}$  in thickness and contains moderately osmiophilic cytoplasm which includes a small, elongated nucleus, numerous round and dark pigment granules (0.4–0.8  $\mu\text{m}$  in diameter), polymorphic granules of moderate osmiophily (about 0.5  $\mu\text{m}$  in diameter), a few mitochondria of the cristae type, small electron-lucent vacuoles and loosely dispersed cisternae of rough ER (Fig. 5c). The dark pigment granules are of variable appearance. They may be homogeneous, but frequently their inner matrix appears to be disrupted or agglutinated, showing a central globule and radiating spokes of similar material. Large numbers of highly electron-lucent vesicles are distributed throughout a weakly osmiophilic cytoplasm (Figs. 2c, 4g, 5a–c).

#### Infrarhabdomeric cells

Where the stacks of circumapical rhabdomeres face each other and leave a small extracellular space, highly



**Fig. 5 a–d** Fine structure of the lateral ocelli of *S. oraniensis*. Characteristics of the basal matrix (bl) and infrarhabdomeric cell (TEM). **a** Longitudinal section through transitional zone between two ocelli, including the locally expanded basal matrix showing sheath cells (sc), some arborized external pigment cells (epc), epidermal cells (hyc) and corneagenous cells (coc). **b** Detailed structure of the basal matrix (longitudinal section, medioproximal eye region) with basal laminae and an internal matrix of

filamentous collagen material (fb). **c** Detailed view of part of a basal pigment cell with its nuclear zone (nc) (longitudinal section, proximal eye region). **d** Longitudinal section through hitherto unidentified, infrarhabdomeric cell type (irhc) containing a giant lysosome (ly). co corneal lens, cu cuticula, dic dictyosome, drh distal rhabdom, mb microtubular bundles, ms membranous stack, mt mitochondrion, p dark pigment granule, pg large polymorphic pigment granule, vs vesicle

osmiophilic, sac-like cells can be observed (Fig. 1). They occur in irregular numbers (mostly 2–4 in one longitudinal section) at the axial region of the distal retinula. Their cytoplasm resembles that of proximal retinula cells by possessing cisternae of rough/smooth ER, several Golgi stacks, different successional stages of lysosomes (multilamellated and multivesicular bodies), a few mitochondria of the cristae-type and vari-

ous sorts of polymorphic granules of low electron density and diameters of 0.5–1.2  $\mu\text{m}$  (cf. Fig. 5d). The small and irregularly shaped nuclei display elongated and jagged outlines and contain much heterochromatin. These cells neither seem to be interconnected nor do they contribute to the formation of the adjoining rhabdom. The function of these enigmatic cells remains unknown.



## Discussion

### Ommatidia, stemmata or ocelli—typology of scolopendromorph and lithobiomorph eyes

Confusion in literature still reigns with regard to the terms “ocellus” and “stemma” and the “lateral eyes” of lithobiid centipedes, which were held to represent variations of holometabolous stemmata (e.g. Spies 1981; Paulus 1979, 2000; Bitsch and Bitsch 2005). Yet, eyes of the Pleurostigmophora were termed ocelli by Bedini (1968), Joly (1969) and Bähr (1971, 1974). Regardless of any morphological variations, stemmata used to be described as the larval eyes of holometabolous insects (e.g. Meyer-Rochow 1974; Paulus 1979; Ichikawa 1999). The definition of median and lateral ocelli was based on either their location on the head, the mode of innervation from the brain and their anatomy (e.g. Paulus 1979). Other terms were used as “modified ommatidia” in Diplopoda (Spies 1981) or “stemmata” in Chilopoda (Borucki 1996). A new ambitious approach to dissolve this confusion was made by Bitsch and Bitsch (2005: 187). Their definitions imply that “stemmata” or “stemma-like eyes” consist of a dioptric apparatus (biconvex corneal lens + crystalline cone) and a retina, which is “most often composed of a variable number of photoreceptor cells arranged around an axial rhabdom”. By that definition the lateral ocelli of pleurostigmophoran chilopods would have to be classified as “stemma-like eyes”. However, the proximal retinula cells of hitherto examined *Scolopendra* and *Lithobius* species produce a lace- or star-like proximal rhabdom in one horizontal plane instead of an axial rhabdom and lack the crystalline cone (Bähr 1971, 1974; Paulus 1979, this study). In our opinion, the Pleurostigmophora have unicorneal lens eyes of the ocellus type.

### General organization of scolopendromorph lateral ocelli

A comparison with the classical investigations of Grenacher (1880) and Heymons (1901) reveals that the eyes of the Scolopendromorpha generally share a common architecture. The presence of several structures that previously were merely described on the light microscopical level could be confirmed by our fine structural data: e.g. deeply invaginated corneal lens (“Linse”); lens-forming sheath of cornea-secreting epithelial cells (“Glaskörperzellen”, “lenticene Zellen”); multilayered distal retinula cells (“Retinazellen”); external pigment cells (“Pigmentzellen”), integument (“Cutis”). Others had to be redescribed, like the “Nervenzellen” which turned out to be the peripheral sheath cells, and the “Cuticula” (or “membrana cuticularis externa”) which represents the basal matrix of the eye. A crystalline cone, finally, that Grenacher (1880) thought to be present in the lateral

ocelli of various Scolopendromorpha (*Scolopendra*, *Rhysida*, *Cormocephalus* and *Ethmostigmus* species) is definitely not present. The author probably mistook cornea-secreting epithelial cells for crystalline cone cells.

The mosaic-like appearance of the corneal surface, the occurrence of two distinctive types of cornea-secreting epithelial cells, distinguishable by their shapes, the circumapical arrangement of the distal rhabdomeres and the presence of proximal retinula cells with their uni- or bidirectional rhabdomeres represent new findings. The discovery of a distinct proximal retinula is particularly interesting with regard to the homology of chilopod eyes and will be discussed below.

### Homology of eyes in Chilopoda

The lateral eyes in Chilopoda can be divided into two main groups: (a) compound eyes with ommatidia, possessing a crystalline cone formed by four cone cells (Scutigermorpha: Müller et al. 2003b) and (b) lateral ocelli without a crystalline cone, but a corneal lens (Lithobiomorpha: Bedini 1968; Bähr 1971, 1974; Scolopendromorpha: Paulus 1979; this study).

Generally, the lateral ocelli of the Scolopendromorpha appear to be more similar to those of the Lithobiomorpha (Bedini 1968; Joly 1969; Bähr 1971, 1974) than to the ommatidia of the Scutigermorpha (Müller et al. 2003b). Certain structures like sheath cells, interdigitating proximal rhabdomeres and the discontinuous epithelium of cornea-secreting epithelial cells are most likely homologous to those found in *Lithobius forficatus* (see Joly 1969; Bähr 1971, 1974). The multilayered arrangement of the distal retinula closely resembles that present in the lateral ocelli of *Eupolybothrus fasciatus* (Bedini 1968). A comprehensive overview of those retinal characters which are considered to be homologous among hitherto studied Chilopoda are given in Table 2.

### Cornea and cornea-secreting epithelial cells

The unequally biconvex profile of the cornea in the examined *Scolopendra* species is similar to that found in *L. forficatus* (Bähr 1971). The proximal part of the lens is much more submerged and may function as a substitute for the crystalline cone. The lamellae of the endo- and exocuticle resemble those in lithobiomorph species (Bedini 1968; Bähr 1971, 1974). As known earlier, the corneal surface of the Chilopoda is differently structured: the surface bears ‘nipples’ in *S. coleoptrata* (Müller et al. 2003b), or presents a polygonal sculpturation which is either incomplete as in *L. forficatus* (Müller et al. 2003a) or complete as in *S. cingulata* and *S. oraniensis*. The number of cornea-secreting epithelial cells seems to be extraordinarily high in *Scolopendra* species, probably one of the

highest ever counted in all lateral eyes amongst the Euarthropoda. It is possible that still higher cell numbers may be reached in the corneagenous layer of larger species of *Scolopendra*.

The discontinuous arrangement of adhesion structures in the cornea-secreting epithelium, as documented now in *S. cingulata* and *S. oraniensis*, has never been described in any euarthropod eye. In contrast, a homogeneously shaped corneagenous layer without proximo-lateral clusters of nuclei is only seen in the flattened eyes of *E. fasciatus* (Bedini 1968). Screening pigment granules are rather frequent in the primary pigment cells of the ommatidia of *S. coleoprata* (Müller et al. 2003b), but are missing in the cornea-secreting epithelial cells of *Scolopendra* species or are extremely rare in those of *L. forficatus* (Bähr 1971, 1974) and *E. fasciatus* (Bedini 1968). Considerable differences in cell shape, arrangement and pigmentation as well as functional variations of lens profiles, influencing the homogeneity of the corneagenous layer, make it difficult to find enough complex correspondencies to convincingly homologize the cornea-secreting epithelial cells of the Pleurostigmophora with the primary pigment cells of the Notostigmophora.

#### Retinula with two kinds of photoreceptive cells

Due to the fine structural data on the lateral ocelli of *S. cingulata* and *S. oraniensis* the term “bilayered retinula”, recently introduced by Müller et al. (2003b) for the retina of *S. coleoprata* must be redefined. A dual photoreceptive system in Chilopoda therefore consists of distal rhabdomeres with compact, radii-separated microvilli as well as of proximal rhabdomeres with either compact or interdigitating microvilli. With respect to a possible homology of chilopod eyes, we herewith want to suggest the term “dual type retinula”. A dual type retinula arranged in only two distinct layers is present in *S. coleoprata* (Müller et al. 2003b) and *L. forficatus* (Joly 1969; Bähr 1974). In contrast, the dual type retinulae of *S. cingulata*, *S. oraniensis* and *E. fasciatus* show numerous layers of distal retinula cells (see Table 2). Except the lateral ocelli of *E. fasciatus* (Bedini 1968), all hitherto studied eyes of the Pleurostigmophora have proximal retinula cells with interdigitating rhabdomeres (Table 2). However, we believe that Bedini’s (1968) description of the retinula of *E. fasciatus* is incorrect in this particular point as Fig. 12 (p. 41) given in her paper indicates the existence of interdigitating microvilli. The proximal retinula of *S. coleoprata* (Müller et al. 2003b) as well as the retinulae of all hitherto examined Mandibulata (e.g. Paulus 1979) lack interdigitating microvilli. We therefore suggest that the dual type retinula in *S. cingulata* and *S. oraniensis* is the plesiomorphic condition retained from the mandibulate ancestor, but the interdigitating microvilli are interpreted as autapomorphy of the Pleurostigmophora.

#### Sheath cells

In all chilopod eyes examined thus far, the cells surrounding the retina show great diversity in number, size, shape, distribution and cytoplasmic composition (Table 2). In *S. coleoprata* interommatidial pigment cells extend from the cornea to the basal matrix and form advanced attachment structures, which fix the position of the ommatidia (Müller et al. 2003b). Interommatidial pigment cells were not found in the lateral ocelli of the Pleurostigmophora. In the examined *Scolopendra* species, one finds hundreds of sheath cells completely enveloping the distal and proximal retinula cells. In Lithobiomorpha, a similar, but less elaborate system of sheath cells exists. In the lateral ocelli of *E. fasciatus*, the so-called “satellite cells” occur in a peripheral circle and wrap around the retinula over the entire length of the eye cup, but do not send any radial processes into the intraretinular spaces (Bedini 1968). *L. forficatus* possesses thin layers of the so-called “covering cells” (Bähr 1971, 1974), “cellules périphériques” (Joly 1969) or “cellules bordantes” (Joly and Herbaut 1968). In topographical relation to the retinal set-up, a homology hypothesis with scutigermorph interommatidial pigment cells cannot be supported. The sheath cells of the Pleurostigmophora are most likely homologous, even though their number and degree of circumretinular distribution are different.

Increasing complexity of the sheath cells may be related to their function. In *L. forficatus* and *E. fasciatus* fully enveloped retinular cells seem to be limited to the proximal region of the eye (Bedini 1968; Bähr 1971, 1974). Sheath cells, in particular, may serve “the morphological and mechanical separation of the ocelli from each other” as well as for “the isolation of one or more axons” in *L. forficatus* (Bähr 1974: 388). In the Scolopendromorpha the quality of isolation is related to an increasing eye diameter and retinula cell number. In terms of function, improved isolation between locally grouped axons might have become necessary in order to transmit rapid, unambiguous signals and to maintain spatial resolution as reliably as possible. Similar functional constraints might have led to the development of sheath cells (“covering cells”) in the lateral ocelli of the Chilognatha which may contain up to 500 retinula cells in *Craspedosoma simile* (Verhoeff 1896) (see Spies 1981). Additionally, bioelectric isolation is probably linked to tapetal function as in arachnid ocelli (Fleissner and Fleissner 1999). In *S. cingulata* and *S. oraniensis*, sheath cell processes provide a multilayered system of cytoplasmic compartments with high- and low-refractive indices. According to Land (1972), only ten of those layers are needed to reflect nearly 100% of the incident light. Since members of the Lithobiomorpha and Scolopendromorpha are strongly nocturnal, having an internal reflecting layer would lead to a significant increase in their eyes’ absolute visual sensitivity.

## External pigment cells

To date, pigment cells placed outside the eye cup have not been observed in any other chilopod eye. Their existence in *S. cingulata* and *S. oraniensis* does not support a homology of the lateral ocelli of the Scutigermorpha, Lithobiomorpha and Scolopendromorpha. Moreover, they are apparently not homologous with the basal pigment cells in crustaceans and insects (Decapoda: Hallberg and Elofsson 1989; Lepidoptera, Diptera: Trujillo-Cenóz 1972). The high number of weakly osmiophilic pigment granules present in the external pigment cells of both *Scolopendra* species might indicate that these cells are capable of reflecting scattered light back into the eye cup. On the other hand, these granules may help to keep scattered light from outside crossing the eye cup and disturbing the formation of an image, however, crudely. This assumption would require confirmation by ophthalmoscopy and studies on the pigment's biochemical properties.

## The lateral ocellus of Scolopendromorpha in relation to phylogeny

As stated above, the *Scolopendra* ocellus may only be traced back to scutigermorph ommatidia by referring to the dual type retinula present in all hitherto studied chilopod eyes (Joly 1969; Bähr 1971, 1974; Paulus 1979; Müller et al. 2003b). However, the lateral ocelli of the Lithobiomorpha and Scolopendromorpha are so different from the scutigermorph ommatidia that, if Paulus' (1979, 1986, 2000) assumption of the homology of chilopod eyes was right, massive secondary transformations must have occurred, either parallel or subsequent to assumed fusion processes. Such transformation processes must also have led to the loss of the crystalline cone as well as to the 'invention' of a multilayered distal retinula and sheath cells in the last common ancestor of the Pleurostigmophora and to external pigment cells in the Scolopendromorpha. We suggest adding cup-like eyes with unicorneal lenses, unpigmented and thin cornea-secreting epithelial cells, sheath cells and dual type retinulae, consisting of a multilayered system of distal retinula cells and proximal retinula cells with interdigitating rhabdomeres, to the list of autapomorphies characterizing the Pleurostigmophora recently given by Edgecombe and Giribet (2002, 2004). The massive reduction of layers in the distal retinula in *L. forficatus* (see Joly 1969; Bähr 1971, 1974) must then have been the result of secondary simplification.

**Acknowledgements** For their valuable technical support and the opportunity to use their electron microscopes we would like to thank Prof. Dr Ludwig Jonas and his employees at the Electron Microscopic Centre of the Medical Faculty of the University of Rostock. We thank Prof. Dr Ragnar Kinzelbach (University of Rostock), HD Dr Stefan Richter (University of Jena) and Dr Jörg Rosenberg (Bergheim) for providing numerous helpful contribu-

tions to the discussion and critically reading the manuscript. Dipl. Biol. Andy Sombke assisted us with sampling *Scolopendra* on the island of Ibiza. Furthermore, the skilled technical assistance of Dr Hans Pohl (University of Jena) with editing our figures and tables is gratefully acknowledged. A big thanks goes to Dr Robert Sommer (University of Rostock) who helped us carrying out the statistical analyses. This study was financially supported by a scholarship ("Landesgraduiertenförderung") of the German state of Mecklenburg-Vorpommern.

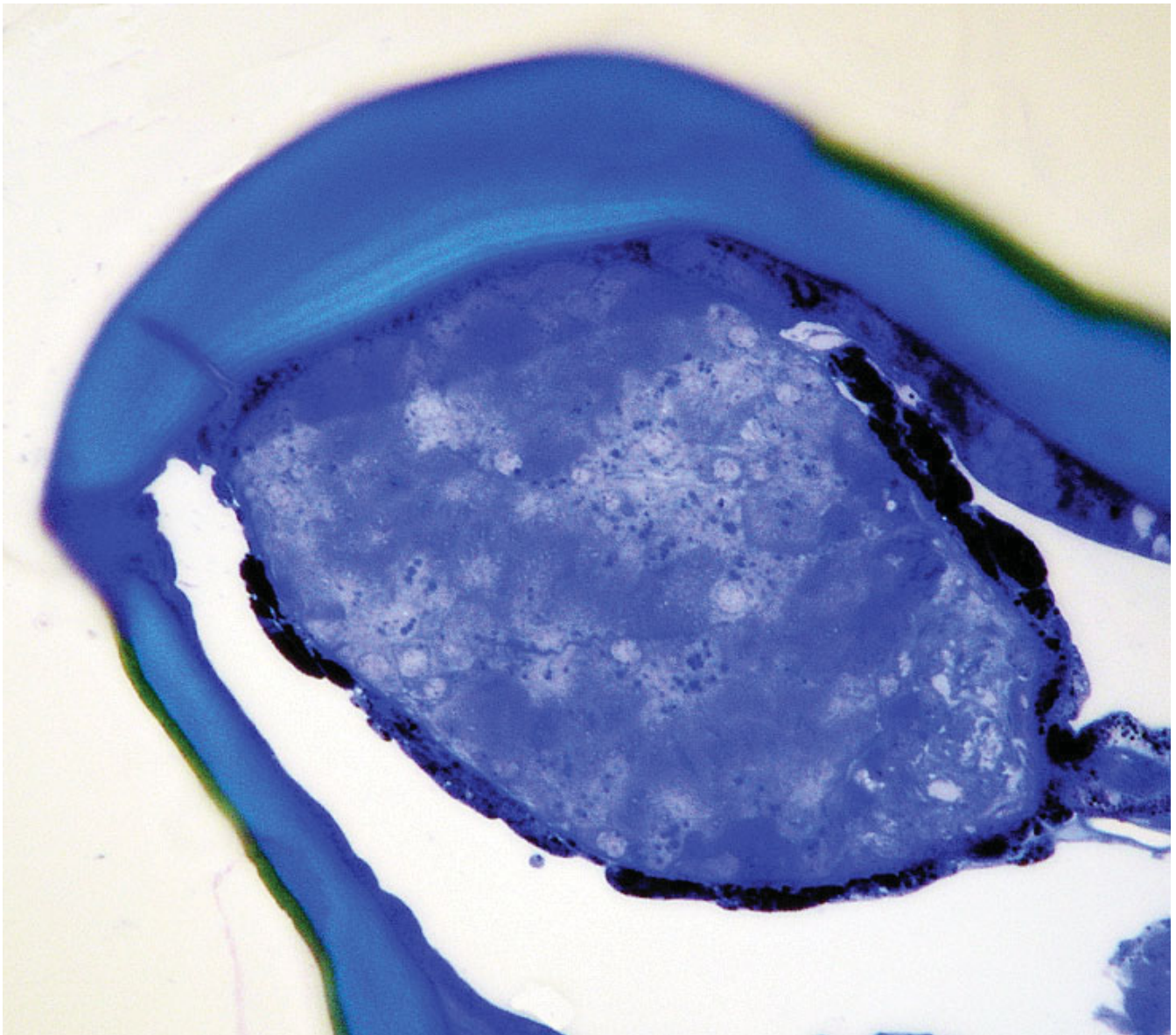
## References

- Bähr R (1971) Die Ultrastruktur der Photorezeptoren von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda: Lithobiidae). *Z Zellforsch mikrosk Anat* 116:70–93
- Bähr R (1972) Licht- und dunkeladaptive Änderungen der Sehzellen von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda: Lithobiidae). *Cytobiologie* 6(2):214–233
- Bähr R (1974) Contribution to the morphology of Chilopod eyes. *Symp Zool Soc Lond* 32:388–404
- Bedini C (1968) The ultrastructure of the eye of a centipede *Polybothrus fasciatus* (Newport). *Monitore Zool Ital (N.S.)* 2:31–47
- Bitsch C, Bitsch J (2005) Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. In: Koenemann S (ed) *Crustaceans and Arthropod relationships*. CRC Press, Taylor & Francis Book Inc, New York, pp 185–214
- Borucki H (1996) Evolution und phylogenetisches System der Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). *Verh naturwiss Ver Hamburg (NF)* 35:95–226
- Cals P (1974) Mise en évidence, par la microscope électronique à balayage, de champs morphogénétiques polarisés, exprimés par les cellules épidermiques normales dans l'appendice locomoteur des Arthropodes: *Tylos latreilli* (Audouin) (Crustacé, Isopode) et *Periplaneta americana* (L.) (Insecte, Dictyoptère). *C R Acad Sci Paris (Ser D)* 279:663–666
- Dohle W (1985) Phylogenetic pathways in the chilopoda. *Bijdr Dierk* 55:55–66
- Dohle W (1990) Some observations on morphology and affinities of *Craterostigma tasmanius* (Chilopoda) In: Minelli A (ed) *Proceedings of the 7th international congress of myriapodology*. Brill, Leiden, pp 69–79
- Dunger W (1993) 2. Überklasse Antennata In: Gruner HE, Moritz W, Dunger W (eds) *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. pp 1031–1214
- Edgecombe GD, Giribet G (2002) Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda. In: Llorente Bousquets J, Morrone J (eds) *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, pp 143–168
- Edgecombe GD, Giribet G (2004) Adding mitochondrial sequence data (16S rRNA and cytochrome *c* oxidase subunit I) to the phylogeny of centipedes (Myriapoda: Chilopoda): an analysis of morphology and four molecular loci. *J Zool Syst Evol Res* 42:89–134
- Edgecombe GD, Giribet G, Wheeler WC (2002) Phylogeny of Henicopidae (Chilopoda: Lithobiomorpha): a combined analysis of morphology and five molecular loci. *Syst Entomol* 27:31–64
- Fleissner G, Fleissner G (1999) II-2. Simple eyes of arachnids. In: Eguchi E, Tominaga Y (eds) *Atlas of arthropod sensory receptors. Dynamic morphology in relation to function*. Springer, Tokyo, pp 55–70
- Graber V (1880) Über das unicorneale Tracheaten-Auge. *Arch mikr Anat* 17:58–93
- Grenacher H (1880) Über die Augen einiger Myriapoden. Zugleich eine Entgegnung an V. Graber. *Arch mikrosk Anat EntwMech* 18:415–467
- Hallberg E, Elofsson R (1989) Construction of the pigment shield of the crustacean compound eye: a review. *J Crust Biol* 9:359–372

- Hesse R (1901) Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VII. Von den Arthropoden-Augen. *Z wiss Zool* 70:347–473
- Heymons R (1901) Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica* (Stuttgart) 33:1–244
- Ichikawa T (1999) II. Photoreceptor organs other than compound eyes. II-1. Stemmata. In: Eguchi E, Tominaga Y (eds) Atlas of arthropod sensory receptors. Dynamic morphology in relation to function. Springer, Tokyo, pp 47–54
- Joly R (1969) Sur l'ultrastructure de l'oeil de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). *C R Acad Sci Paris (Ser D)* 268:3180–3182
- Joly R, Herbaut C (1968) Sur la régénération oculaires chez *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). *Arch Zool Exp Gen* 109:591–612
- Karnovsky MJ (1965) A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *J Cell Biol* 27:137–138
- Land MF (1972) Mechanism of orientation and pattern recognition by jumping spiders. In: Wehner R (ed) Information processing in the visual systems of arthropods. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 231–247
- Meyer-Rochow VB (1974) Structure and function of the larval eye of the sawfly *Perga* sp. (Pergidae, Hymenoptera). *J Insect Physiol* 20:1565–1591
- Müller CHG, Rosenberg J, Meyer-Rochow VB (2003a) Hitherto undescribed interommatidial exocrine glands in Chilopoda. *Afr Invert* 44(1):185–197
- Müller CHG, Rosenberg J, Richter S, Meyer-Rochow VB (2003b) The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural reinvestigation that adds support to the Mandibulata concept. *Zoomorphology* 122:191–209
- Odselius R, Eloffson R (1981) The basement membrane of the insect and crustacean compound eye: definition, fine structure, and comparative morphology. *Cell Tiss Res* 216:205–214
- Paulus HF (1979) Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: Gupta AP (ed) Arthropod phylogeny. Van Nostrand Reinhold, New York, pp 299–383
- Paulus HF (1986) Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten—Ein Modell für die Entstehung und Ableitung der ozellären Lateralaugen der Myriapoda von Facettenaugen. *Zool Jb Syst* 113:353–371
- Paulus HF (2000) Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. *J Zool Syst Evol Res* 38:189–208
- Spies T (1981) Structure and phylogenetic interpretation of diplopod eyes (Diplopoda). *Zoomorphology* 98:241–260
- Trujillo-Cenóz O (1972) The structural organization of the compound eye in insects. In: Autrum H (ed) Handbook of sensory physiology. Physiology of photoreceptor organs, vol VII/2. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 5–62
- Willem V (1892) On the structure of the ocelli of *Lithobius*. *Ann Mag Nat Hist* (6. Ser) 8:482–483



# Feinstruktur craterostigmomorpher Lateralzellen



Eigener Beitrag:  
Fragestellung, Erstellung v. Schnittserien, elektronenmikroskopische Untersuchung,  
Auswertung, Textverfassung



# Fine Structural Description of the Lateral Ocellus of *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (Chilopoda: Craterostigmomorpha) and Phylogenetic Considerations

Carsten H.G. Müller<sup>1\*</sup> and V. Benno Meyer-Rochow<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>University of Rostock, Institute for Biosciences, Section General and Systematic Zoology, 18051 Rostock, Germany

<sup>2</sup>International University Bremen (IUB), Faculty of Engineering and Science (Biology), 28759 Bremen, Germany

<sup>3</sup>Department of Biology, University of Oulu, SF-90014 Oulu, Finland

**ABSTRACT** The lateral lens eye of adult *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (a centipede from Australia and New Zealand) was examined by light and electron microscopy. An elliptical, bipartite eye is located fronto-laterally on either side of the head. The nearly circular posterior part of the eye is characterized by a plano-convex cornea, whereas no corneal elevation is visible in the crescentic anterior part. The so-called lateral ocellus appears cup-shaped in longitudinal section and includes a flattened corneal lens comprising a homogeneous and pigmentless epithelium of cornea-secreting cells. The retina consists of two kinds of photoreceptive cells. The distribution of the distal retinula cells is highly irregular. Variable numbers of cells are grouped together in multi-layered, thread-like unions extending from the ventral and dorsal margins into the center of the eye. Around their knob-like or bilobed apices the distal retinula cells give rise to fused polymorphic rhabdomeres. Both everse and inverse cells occur in the distal retinula. Smaller, club-shaped proximal retinula cells are present in the second (limited to the peripheral region) and proximal third of the eye, where they are arranged in dual cell units. In its apical region each unit produces a small, unidirectional rhabdom of interdigitating microvilli. All retinula cells are surrounded by numerous sheath cells. A thin basal lamina covers the whole eye cup, which, together with the distal part of the optic nerve, is wrapped by external pigment cells filled with granules of varying osmiophilia. The eye of *C. tasmanianus* seemingly displays very high complexity compared to many other hitherto studied euarthropod eyes. Besides the complex arrangement of the entire retinula, the presence of a bipartite eye cup, intraocular exocrine glands, inverse retinula cells, distal retinula cells with bilobed apices, separated pairs of proximal retinula cells, medio-retinal axon bundles, and the formation of a vertically partitioned, antler-like distal rhabdom represent apomorphies of the craterostigmomorph eye. These characters therefore collectively underline the separate position of the Craterostigmomorpha among pleurostigmophoran centipedes. The remaining retinal features of *C. tasmanianus* agree with those known from other chilopod eyes and, thus, may be considered plesiomorphies. Characters like the unicorneal eye cup, sheath cells, and proximal rhabdomeres with interdigitating microvilli were already present in the ground pattern of the Pleurostigmophora. Other retinal features were developed in the ancestral lineage of the Phylactometria (e.g., large elliptical eyes, external pigment cells, polygonal sculpturations on the corneal surface). The homol-

ogy of all chilopod eyes (including Notostigmophora) is based principally on the possession of a dual type retinula. *J. Morphol.* 267:850–865, 2006. © 2006 Wiley-Liss, Inc.

**KEY WORDS:** centipedes; unicorneal eye; dual type retina; retina; sheath cells; external pigment cells; eye evolution; morphology; phylogeny; vision; Mandibulata; Myriochelata; Pleurostigmophora

The diversity of eye types in centipedes has confounded morphologists for over 130 years, since the first investigations of Graber (1880) and Grenacher (1880). Compared with other representatives of the Euarthropoda like, for instance, crustaceans or insects, our knowledge of chilopodan eyes is still incomplete, especially at the ultrastructural level. Fine structural details are known for the compound eyes of Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata*: Paulus, 1979; Müller et al., 2003a,b) and for the eyes of the Lithobiomorpha (*Eupolybothrus fasciatus*: Bedini, 1968; *Lithobius forficatus*: Joly and Herbaut 1968; Joly, 1969; Bähr 1971, 1974) and Scolopendromorpha (*Scolopendra cingulata*: Müller and Meyer-Rochow, 2006). In contrast, nothing, either at the histological or fine structural level, is known about the eyes of the Craterostigmomorpha, a taxon that is represented by only a single species, *Craterostigma tasmanianus*. *Craterostigma tasmanianus* is known to occur in New Zealand and Tasmania, where it inhabits a wide range of cryptic habitats in native forests and woodland up to an altitude of ~1,300 m (Mesibov, 1995). Its eyes are located near

Contract grant sponsor: State of Mecklenburg-Vorpommern scholarship "Landesgraduiertenförderung" (to C.H.G.M.).

\*Correspondence to: Dipl. Biol. Carsten H.G. Müller, University of Rostock, Institute for Biosciences, Section General and Systematic Zoology, Universitätsplatz 2, D-18051 Rostock, Germany.  
E-mail: carsten.mueller@uni-rostock.de

Published online 20 April 2006 in  
Wiley InterScience (www.interscience.wiley.com)  
DOI: 10.1002/jmor.10444



the anterolateral margins of the cephalic shield, each one on either side (Dohle, 1990). The fact that no study has ever been carried out on the morphology of the eye of *C. tasmanianus* is even more astonishing if we consider the important role that the visual system plays in the recently revived discussions about the phylogenetic relationships of the Euarthropoda in general (e.g., Paulus, 1979, 2000; Richter, 2002; Harzsch et al., 2005) and the Myriapoda in particular (Diplopoda: Spies, 1981; Chilopoda: Borucki, 1996; Müller et al., 2003a,b; Edgecombe and Giribet, 2004). An examination of the eye of *C. tasmanianus* seemed to be helpful in view of one of the oldest debates in chilopod phylogeny, namely, which pleurostigmophoran taxon the Craterostigmomorpha had best be assigned to as a sister group.

The body of *Craterostigmus tasmanianus* shows many morphological peculiarities and is intermediate between those of Lithobiomorpha and Epimorpha (Scolopendromorpha + Geophilomorpha), as had been noticed by Pocock (1902), who thereupon defined the taxon Craterostigmomorpha. The validity of the systematic separation of *Craterostigmus* was doubted by some authors, who on the basis of certain morphological and ethological reasons chose to either assign this species to the Lithobiomorpha (Craterostigmomorphae: Attems, 1926) or to the Scolopendromorpha (Craterostigmidae: Manton, 1965). In recent years, the classic view of Pocock (1902) has been favored by Dohle (1990). Borucki (1996) suggested the taxon Epimorpha s. lat., which is based on a sister-group relationship of the Craterostigmomorpha and the Epimorpha s. str. Most recently, this phylogenetic grouping received additional support from cladistic analyses, which were based on a combination of morphological, ethological, and molecular data (Phylactometria: Edgecombe and Giribet, 2004). However, especially with regard to the fine structure of chilopod sense organs, only a very few internal characters found entry into this combined data matrix. As eyes are considered an important character with regard to arthropod phylogeny (e.g., Paulus, 1979, 2000), any conclusion on the phylogenetic relationships of chilopod orders, and among them the specific assignment of the Craterostigmomorpha, appears to be premature as long as retinal structures have not come under scrutiny.

In the present study we intended not only to provide a detailed description on the anatomy of the lateral eye of *Craterostigmus tasmanianus*, but also to evaluate our findings in terms of the evolutionary transformation of lateral eyes in the Chilopoda. It was furthermore our aim to reassess the value of the *Craterostigmus* eye as a useful character in the discussion of the phylogenetic position of the Craterostigmomorpha within the chilopod clade.

## MATERIALS AND METHODS

Four adult specimens of *Craterostigmus tasmanianus* Pocock, 1902, ranging from 25 up to 35 mm in total body size excluding the appendages, were collected by Drs. Rob Mesibov and T. Toule under woody litter in cool temperate rainforest near Wandle River (NW Tasmania, 41°21'55"S 145°34'46"E, 580 m elevation).

The individuals were decapitated in the light at ~14.00 h after 7 h of adaptation to daylight. The severed heads were split in halves along their sagittal planes and then fixed for 12 h in a cold solution of Karnovsky's prefixative (1965), consisting of 2% glutaraldehyde, 2% paraformaldehyde, 1.52% NaOH, and 1.2 g d-glucose, dissolved in 2.25% Na-hydrogenphosphate buffer (pH 7.4).

The specimens were then fixed for 4 h in 1% OsO<sub>4</sub> solution (same buffer) at room temperature and, following dehydration in a graded series of acetone, embedded in epoxy resin (Araldite, Fluka, Buchs, Switzerland). Serial semithin sections (~1 µm thick) were prepared and stained using 1% Toluidine blue in a solution of 1% Na-tetraborate (borax). Serial ultrathin sections were stained with uranyl acetate and lead citrate for 5 min each and then examined under a Zeiss 902A transmission electron microscope operated at 80 kV. Total numbers of distal and proximal retinula cells were obtained by examining cross sections through the beginning of terminal axon bundles. Each axon included was then marked digitally and counted using the image analysis program EsiVision (AnalySIS). The number of sheath and external pigment cells could only be estimated by analyzing complete series of semithin sections under an Olympus BH-2 light microscope (LM). Some figures (3A,C,D, 4D,I,K, 5C) are compound, consisting of up to 25 single digital micrographs and put together with the aid of EsiVision.

For observations by scanning electron microscopy (SEM), prefixed head-halves (see above) were critical point-dried, sputter-coated with gold, and observed at an accelerating voltage of 15–30 kV under a Zeiss DSM 960A scanning electron microscope. Total numbers of cornea-secreting epithelial cells were determined by counting the number of polygonal elements ("scutes" after Cals, 1974) visible on the corneal surface. To distinguish epidermal from corneagenous "scutes" the maximal lengths of up to 20 polygons were measured on the cornea around the ocellar tip and the ocellar margins as well as on the surrounding cuticle. The length of a polygon was given by the maximal distance between two opposing angles (see double arrow in Fig. 1B). Statistical tests were carried out with SPSS software (Chicago, IL) to determine whether epidermal and corneal polygons differed significantly (normal distribution: Kolmogorov–Smirnov test; significance: Student's *t*-test).

## RESULTS

### Topography and General Organization

Near each frontolateral edge of the cephalic region and posterior to the antennae, *Craterostigmus tasmanianus* bears one single elliptical eye, which has a length of 330–360 µm and a maximum width of about 200 µm. The eye is subdivided into two distinct regions (Fig. 1A): an elliptical posterior region with a properly developed, almost plano-convex cornea and an obliquely crescentic anterior part with no visible lens curvature (50–80 µm in length). The corneal convexity of the posterior region is not uniform since the dorsal margin slopes more strongly than the ventral margin, which ends close to the lateral edge of the cephalic shield. Despite the lack of a corneal bulge, the anterior region is clearly identified by the presence of retinal tissue below the cuticle and a conspicuous suture that defines the

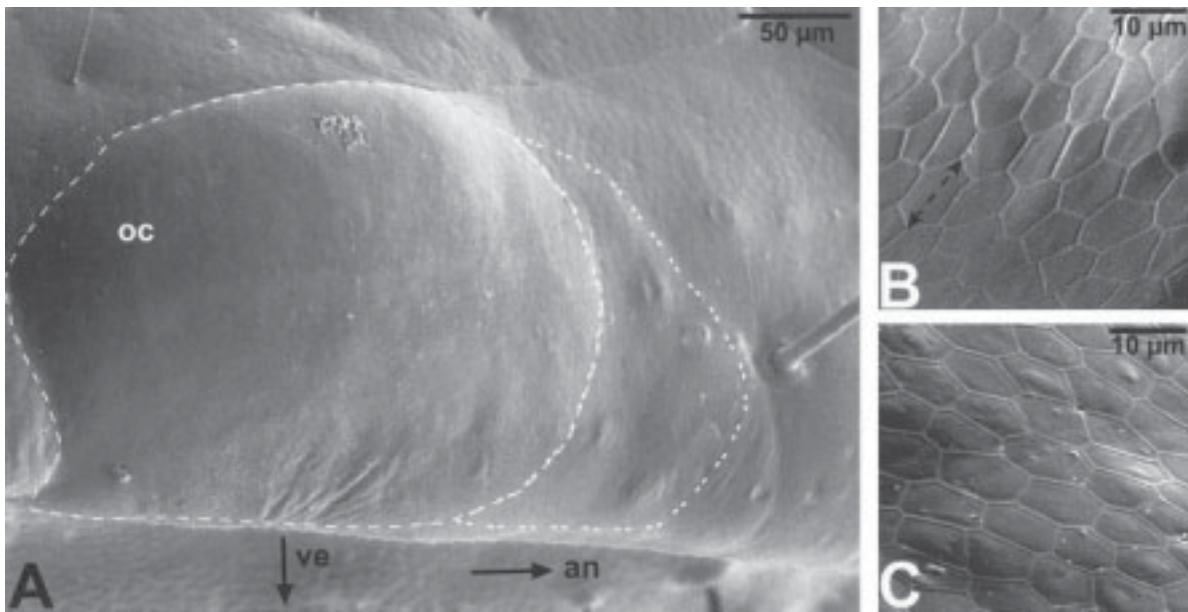


Fig. 1. The eye of *Craterostigma tasmanianus*. SEM. **A:** This view of the right eye shows the anterior (crescented, flat) and posterior (oval, convex) parts of the eye. **B:** Detailed view of the corneal surface pattern on the apical posterior eye region. The arrows illustrate the maximal extension (length) of a single corneal scute. **C:** Detailed view of the cuticular surface pattern outside the eye, showing somewhat broader scutes. an, anterior direction; oc, lateral ocellus (right side); ve, ventral direction.

borders toward the surrounding head cuticle. Near the margins of both regions one can also observe several pores of intraocellar epidermal glands. In rare cases the anterior cornea is also pierced by trichoid sensilla.

The corneal surface shows a distinct pattern of polygonal "scutes." With an average length of 6.8  $\mu\text{m}$ , the scutes of the posterior region (Fig. 1B) are significantly smaller ( $P < 0.001$ ) than the regular "scutes" of the surrounding head cuticle ( $\sim 10.8 \mu\text{m}$  in the dorsal head region, see Fig. 1C). With an average length of 8.2  $\mu\text{m}$ , the scutes of the anterior eye region are somewhat bigger than those of the posterior region but are still significantly smaller than those of the surrounding head cuticle ( $P < 0.001$ ).

On cross sections through the frontolateral part of the head of *Craterostigma tasmanianus*, the eye is cup-shaped and jammed into the narrow lateral projection of the cephalic shield (Figs. 2, 5A). Due to the lack of space, the eye cup appears elongated, exhibiting an asymmetrical profile. The longest extensions of the eye cup are measured around the middle of the posterior region (210–250  $\mu\text{m}$ ), whereas the eye is somewhat compressed near its anterior part (60–70  $\mu\text{m}$  in length). Maximum width of the corneal lens refers to the middle of the posterior eye region ( $\sim 90 \mu\text{m}$ ).

A general overview of the organization of a *Craterostigma* eye is given in Figure 2. The optic cup consists of a corneal lens secreted by numerous flattened epithelial cells, highly disorderly arranged, multilayered distal and proximal retinula cells, a

variable number of sheath cells surrounding the retinula, and external pigment cells, which envelope the eye cup from the outside (see Table 1).

### Cornea and Cornea-Secreting Epithelial Cells

A homogeneous epithelium of 1,140–1,580 cornea-secreting cells gives rise to a multilayered corneal lens, which has a maximum thickness of  $\sim 50 \mu\text{m}$  across the center of the proximal eye region. The corneal lens of the posterior part is nearly plano-convex in longitudinal section, whereas the anterior cornea shows no convexity of its outer surface. Corneal endo- and exocuticle consist altogether of 35 lamellae maximally, with each lamella comprising an electron-dense lamina with microfibers arranged in parallel layers and a less osmiophilic layer, in which microfibers appear bent through connections to alternating laminae of  $180^\circ$ .

In the anterior eye region, the cornea is formed by 190–260 small cubical cornea-secreting epithelial cells, representing  $\sim 20\%$  of the total number of cornea-secreting cells. The usually ovoid nuclei contain high concentrations of heterochromatin. In the posterior eye region one can count 960–1,320 mostly cubical cornea-secreting epithelial cells (Fig. 3A), which, if located directly below the cornea, overlie the tips of the uppermost retinula cells or the distally located sheath cells. In contrast, peripheral cornea-secreting epithelial cells, placed proximolaterally to the lens, are much more elongated, more



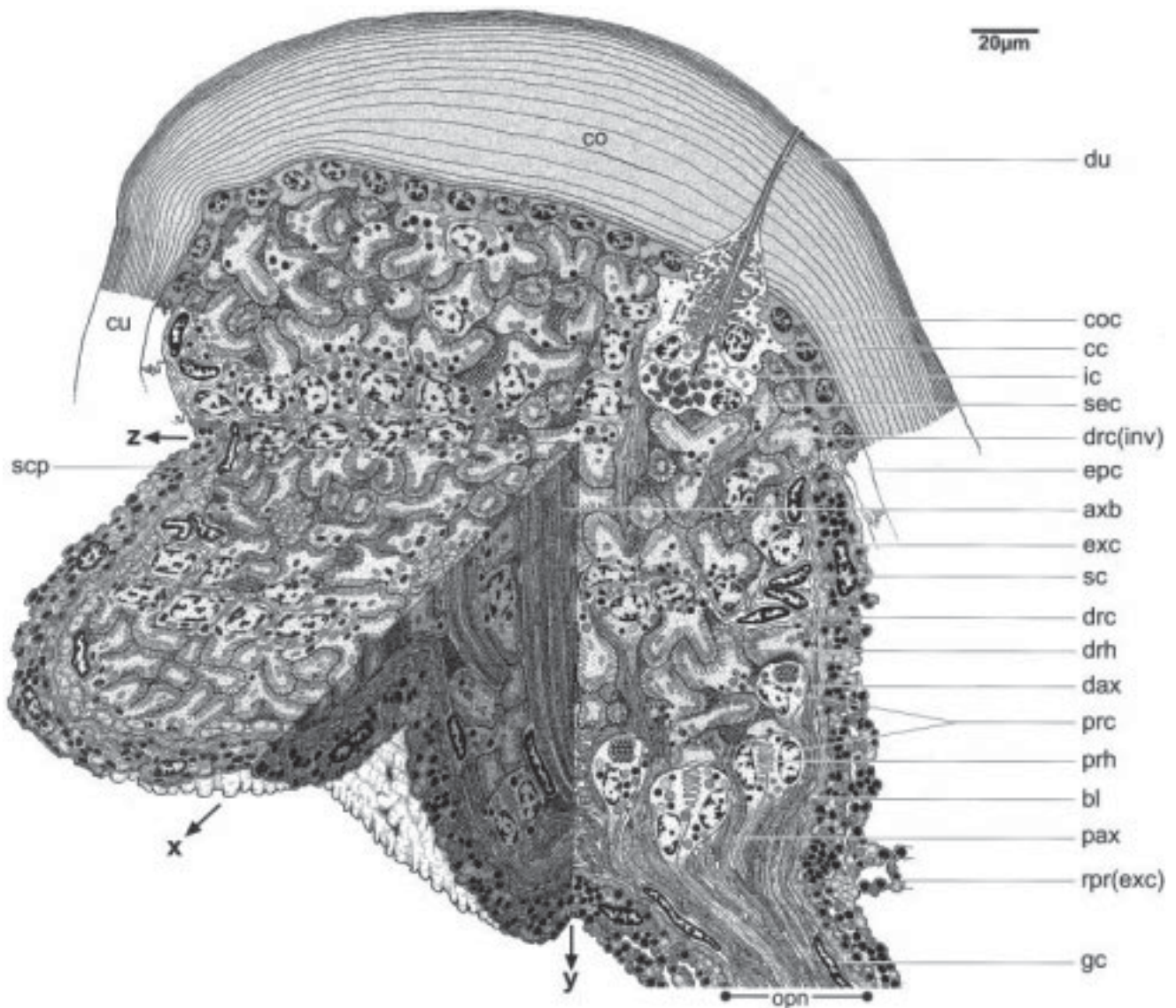


Fig. 2. Semischematic, longitudinal cutaway view of the lateral eye of *Craterostigma tasmanianus*. The longitudinal background view is given by a section through the middle of the convex posterior region of the eye (z-plane). A second longitudinal section along the mediosagittal ocellar plane (y-plane) and a transverse section through the distal third of the eye including the flattened anterior region (x-plane) define the part of the optic cup pointing towards the foreground. For technical reasons the total number of contributing cells (including the number of somatic clusters of the distal retinula cells) has been reduced. axb, retinular axon bundle; bl, basal lamina (basal matrix); co, cornea; cc, canal cell; coc, cornea-secreting epithelial cell; cu, cuticula; dax, distal retinular axon; drc, distal retinular cell; drc(inv), inverse distal retinular cell; drh, distal rhabdomere; du, glandular duct; epc, epidermal cell; exc, external pigment cell; gc, glial cell; ic, intermediary cell; opn, optical nerve; pax, proximal retinular axon; prc, proximal retinular cell; prh, proximal rhabdomere; rpr(exc), radial external pigment cell process; sc, sheath cell; scp, sheath cell process; sec, secretory cell.

densely packed, and surround the most distolateral layer of the retinula cells (Fig. 3B). The nuclei of the peripheral cornea-secreting epithelial cells are elongated, flat, and somewhat bent. The cytoplasm of the cornea-secreting epithelial cells is very electron dense and granular. It houses an advanced network of rough endoplasmic reticulum (ER), loosely dispersed microtubules, and several mitochondria of the cristae type. The cornea-secreting epithelial cells directly abut on the innermost corneal lamella, forming numerous hemidesmosomes (0.4–0.6 µm in

length), which are coated with a highly osmiophilic substance. These protrusions, moreover, seem to be connected to microtubular bundles oriented in a longitudinal direction (Fig. 3A).

### Retinula Cells and Rhabdom

Depending on the total body size, each eye of *Craterostigma tasmanianus* contains a retinula with 970–1,280 photoreceptive cells. Two different kinds

TABLE 1. Comparison of earlier findings on a variety of distinct cellular components in chilopod eyes (including Craterostigmomorpha) and terminologies used by the earlier investigators (modified after Müller and Meyer-Rochow, 2006)

	Notostigmophora		Lithobiomorpha		Pleurostigmophora		Scolopendromorpha
	Scutigera	Lithobius	Eupolybothrus	Craterostigmus	Scopendromorpha		
Eye type	<i>Scutigera coleoptrata</i> (after Müller et al., 2003a,b)	<i>Lithobius forficatus</i> (after Joly, 1969; Bähr, 1971, 1972, 1974; Müller et al., 2003a)	<i>Eupolybothrus fasciatus</i> (after Bedini, 1968)	<i>Craterostigmus tasmanianus</i> (present study)	<i>Scopendromorpha</i>	<i>Scopendromorpha</i>	<i>Scopendromorpha</i> (Müller and Meyer-Rochow, 2006)
Corneal lens	ommatidium biconvex; surface with nipples	lateral ocellus biconvex, deeply sunk surface smooth	lateral ocellus biconvex, sunk ?	bipartite lateral ocellus weakly biconvex surface with polygonal pattern	lateral ocellus biconvex, deeply sunk; surface with polygonal pattern	lateral ocellus biconvex, deeply sunk; surface with polygonal pattern	lateral ocellus biconvex, deeply sunk; surface with polygonal pattern
Primary pigments cells	present (n = 8–10)	not present	not present	not present	not present	not present	not present
pigmentless, cornea-secreting epithelium	not present	present, heterogeneous pattern (n = ?)	present, heterogeneous pattern (n = ?)	present, homogeneous pattern (n = 1,140–1,580)	present, strongly heterogeneous pattern (n = 1,100–2,240)	present, strongly heterogeneous pattern (n = 1,100–2,240)	present, strongly heterogeneous pattern (n = 1,100–2,240)
Crystalline cone	eucone (n = 4–5 cells)	not present	not present	not present	not present	not present	not present
Retinula + rhabdom	dual type, bi-layered	dual type, bi-layered	one type, multi-layered	dual type, multi-layered but disordered	dual type, multi-layered layered	dual type, multi-layered layered	dual type, multi-layered layered
a) distal retinula	9–12 everse cells in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	25–70 everse cells in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	25–70 everse cells in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	inverse cells, arranged in interconnected clusters; closed rhabdom, microvilli compact	inverse cells, arranged in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	inverse cells, arranged in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	inverse cells, arranged in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact
b) proximal retinula	4 cells in circular arrangement; closed rhabdom, microvilli compact	12–30 cells in circular arrangement; star-like rhabdom, microv. interdigitated	12–30 cells in circular arrangement; star-like rhabdom, microv. interdigitated	100–150 cells arranged in separate pairs; open rhabdom, microvilli interdigitated	71–127 cells in cluster-like arrangement; lace-like open rhabdom, microvilli interdigitated	71–127 cells in cluster-like arrangement; lace-like open rhabdom, microvilli interdigitated	71–127 cells in cluster-like arrangement; lace-like open rhabdom, microvilli interdigitated
Interommatidial pigment cells	present (n = 14–16)	not present	not present	not present	not present	not present	not present
sheath cells	not present	“Hüllzellen,” “covering cells,” “cellules périphériques” (undet. number)	not present	“satellite cells” (undet. number)	sheath cells (n = 200–300)	sheath cells (n = 150–250)	sheath cells (n = 150–250)
External pigment cells	not present	not present	not present	not present	present	present	present
Basal matrix	present, complex	present, simple	present, simple	present, simple	present, simple	present, simple	present, highly complex
Interommatidial glands	present	present	not present	not present	not present	not present	not present
Intra-ocellar organs	not present	not present	not present	not present	present	present	not present



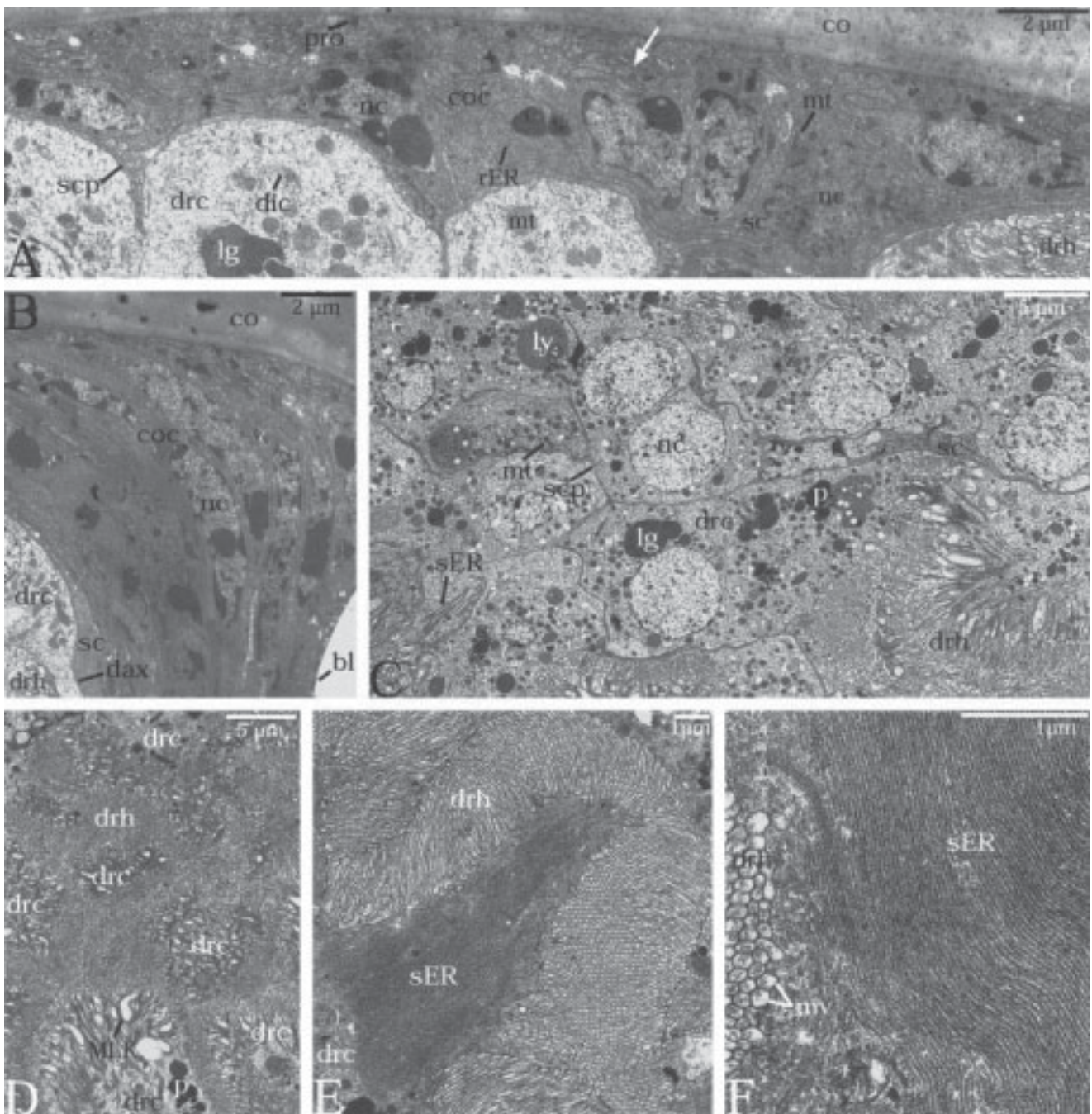


Fig. 3. Fine structural design of the corneagenous sheath and distal retinula of the lateral eye of *Craterostigma tasmanianus*. TEM. **A:** Longitudinal section through the corneagenous epithelium of the anterior eye region. Note typical convolutions of lateral cytoplasmic processes (arrow). **B:** Longitudinal section through dorsal margin of the posterior eye region showing condensed and elongated type of cornea-secreting epithelial cells. **C:** Cross section through a posteriomedian cluster of distal retinula cells, surrounded by sheath cell processes. **D:** Longitudinally sectioned aggregation of distal retinula rhabdomeres. **E:** Cross section through the apex of one distal retinula cell with cup-shaped rhabdomere. **F:** Detailed view of the apical area of a distal retinula cell, showing the characteristic conspicuous subrhabdomeric ER-system. bl, basal lamina; co, corneal lens; coc, cornea-secreting epithelial cell; dax, distal retinula axon; dic, dictyosome (Golgi stack); drh, distal retinula rhabdomere; drc, distal retinula cells; lg, large polymorphic pigment granule; ly, late lysosome; MLK, multilamellar body; mt, mitochondrion; mv, rhabdomeric microvillus; nc, nucleus; p, osmiophilic retinular pigment granule; pro, corneal protrusion; rER, rough ER; sc, sheath cells; scp, sheath cell process; sER, smooth ER cisternae.

of retinula cells are present: a distal type with compact rhabdomeres and a proximal type with irregular, pectinate rhabdomeres. The arrangement ap-

pears quite disorderly, which is why a multi-layered system of retinula cells can only be seen in certain locations (Fig. 2).



**Distal retinula cells.** With ~90% of the total, it is the distal retinula cell class that predominates in the retina of *Craterostigma tasmanianus*. A circular configuration of distal retinula cells, as seen in all other chilopod eyes, was not observed. Instead, bi- or triple-layered clusters of cells are present, which extend toward the center of the eye (Fig. 3C) and alternate with zones occupied by their rhabdomeres (Fig. 3D). Eight to ten of these cell clusters can be seen along any cross sectional plane, 4–5 from the dorsal and another 4–5 from the ventral margins of the eye (Fig. 2). The aggregates resemble thread-like protrusions into a diffuse rhabdomeric system and are enframed by likewise aggregated sheath cells. Longitudinal sections through the optic cup, parallel to the long axis of the body, reveal that any given pattern of cell aggregates is not fixed, but seems to be misaligned against others in different section planes of the distal retinula. Additionally, there is considerable unification of cell bodies originating from medioproximal regions. The occurrence of smaller clusters of distal retinula cells, as well as the fact that the aforementioned cell distribution patterns may vary intraspecifically, reinforces the impression of a highly disordered distal retinula.

Distal retinula cells are club-shaped and taper to form knoblike or bilobed apical processes (5–12  $\mu\text{m}$  in length), which run in a more or less oblique direction toward the center of the eye (Fig. 2). This is typical of everse photoreceptor cells. However, there are other distal retinula cells, especially in the distalmost eye region, whose apices and rhabdomeres point away from the incoming light and thus resemble inverse photoreceptor cells (Figs. 2, 3A). In longitudinal sections, simple or double circumapical rhabdomeres, appearing either cap- or W-shaped, are noticeable (Figs. 2, 3D,E). The microvilli of the distal rhabdomeres are contiguous and have average lengths and diameters of 1.7–2.3  $\mu\text{m}$  and 0.12  $\mu\text{m}$ , respectively. The compact microvillar alignment leads neighboring or opposing rhabdomeres to be separated by distinct radii (Fig. 3E). The tips of adjoining distal retinula cells are linked to each other by belt-like intermediate junctions (*zonulae adhaerentes*). Short desmosomes (*maculae adhaerentes*), albeit hardly visible, complete the junctional complex. The cytoplasm of the apical region and the adjoining intercalary zone is often completely occupied by massive and highly ordered smooth ER (Fig. 3F). Thin cytoplasmic bridges, running between the ER tubules, provide contact between the main cytoplasm and the attenuated (submicrovillar) sheets, from which the microvilli emerge.

The most voluminous region of the distal retinula cell houses the large and spherical nucleus, with its low concentration of heterochromatin. The cytoplasm is moderately electron-dense and contains numerous elongated mitochondria of the cristae type (measuring ~0.55  $\mu\text{m}$  in diameter), free ribosomes,

small electron-lucent cisternae of vesicular ER, partly circular cisternae of rough ER, different stages of lysosomes (e.g., multivesicular and multi-lamellated bodies), and Golgi stacks (Fig. 3A,C). Two main forms of osmiophilic pigment granules are present. The first type is always spherical and strongly electron dense, with a remarkably constant diameter of 0.4  $\mu\text{m}$ , whereas the second type, comprising polymorphic granules, is much more variable (0.7–1.6  $\mu\text{m}$  in diameter) and possesses a more granular matrix.

Close to the nuclear zone, the distal retinula cells decrease progressively in size and turn into axons of ~0.5–1.5  $\mu\text{m}$  in diameter (Figs. 2, 3B). The relatively osmiophilic axoplasm contains numerous mitochondria of the cristae type, some dark, spherical pigment granules (type 1, see above), free ribosomes, and dispersed microtubules (Fig. 4A,E). Some groups of 30–60 axonal processes cross the optic cup and unite into distinct, mostly triangular bundles near the margin of the eye (Figs. 2, 4E). The remaining axons run directly through the axial region of the eye (Fig. 4A). Each bundle is closely encircled by the distal projections of at least one glial cell. Proximal to the eye cup the distal retinula axons reach their smallest dimensions, not infrequently being no more than 0.2  $\mu\text{m}$  thick (Fig. 4I).

**Proximal retinula cells.** The proximal retinula cells differ from the distal ones in number, shape, orientation, cytoplasmic composition, and rhabdomeric arrangement. With a contribution of only 10%, these cells play only a marginal role in the formation of the retina. They are present in the second third of the optic cup, where they are restricted to the margins of the latter. In the proximal third of the eye they can be found loosely distributed over the whole

---

Fig. 4. The posterior region of the *Craterostigma tasmanianus* eye, showing fine structural details of the retina, various accessory cell types, and the basal matrix. **A:** Cross section through central axon bundle of distal retinula cells. TEM. **B:** Cross section through two neighboring proximal retinula cells forming two unidirectional proximal rhabdomeres. **C:** Longitudinal section through the transition zone of two proximal rhabdomeres. **D:** Longitudinal section through a peripheral cluster of sheath cells sprouting axial interretinular projections. **E:** Lateralmost part of the eye with longitudinally sectioned basal matrix. **F:** Detailed longitudinal view of the basal matrix. **G,H:** Longitudinal section through the nuclear region of two external pigment cells equipped with either highly (**G**) or weakly (**H**) osmiophilic pigment granules. **I:** Slightly oblique section through the most proximal region of the eye cup with different locations of the retinular axons. **J:** Retinula axons in detail (cross section). **K:** Longitudinal section of the optic nerve, accompanied by glial and pigment cells. ax, optical nerve; bl, basal matrix; dax, distal retinula axon; drc, distal retinula cell; drh, distal retinula rhabdomere; exc, external pigment cell; gc, glial cell; gcp, glial cell process; mb, microtubules; mt, mitochondrion; nc, nucleus; p, osmiophilic retinular pigment granule; p<sup>1-4</sup>, osmiophilic pigment granules; pax, proximal retinula axon; prc, proximal retinula cell; prh, proximal rhabdomere; sc, sheath cells; scp, sheath cell process; sER, smooth ER.

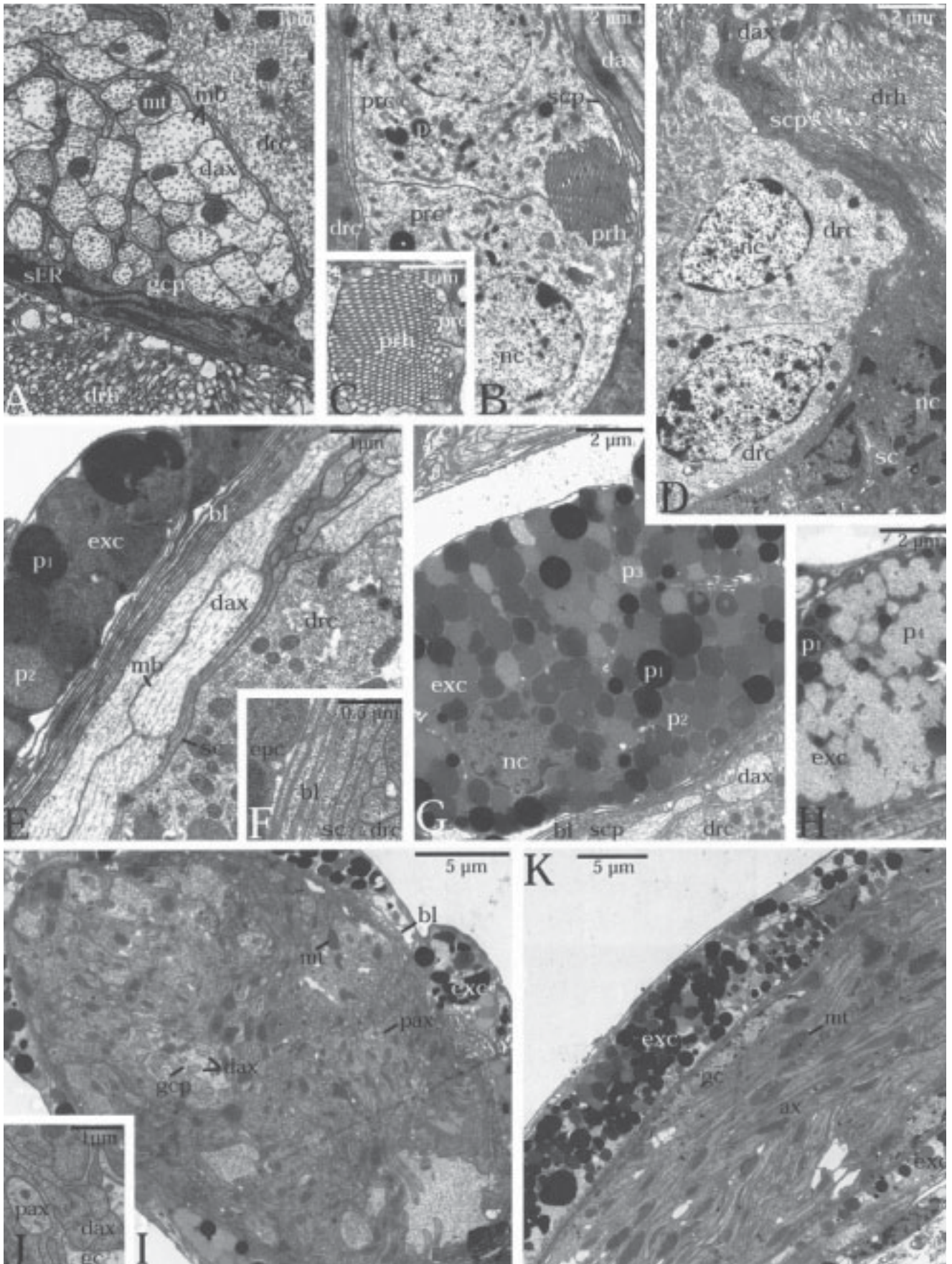


Figure 4



cross-sectional area (Fig. 2). Always two conical proximal retinula cells are grouped together along their entire lengths, thereby forming a discrete photoreceptive unit (Fig. 4B). Their apical part is voluminous, rounded, or ovoid and has a maximum diameter of 8  $\mu\text{m}$ . A particular apical cytoplasmic projection is never observed. Each dual cell unit produces a small rhabdom package, with two unidirectional rhabdomeres whose microvilli intertwine and are oriented perpendicular to the optical axis (Fig. 4B,C). The average lengths (1.9  $\mu\text{m}$ ) and diameters (0.12  $\mu\text{m}$ ) of proximal rhabdomeric microvilli are not different from those of the distal ones. An intercalary zone with a subrhabdomeric system of ER is always absent. Compared with the distal retinula cells, the proximal retinula cytoplasm is much less osmiophilic, but contains the same sorts of organelles and pigment granules. Only the concentration of the small osmiophilic pigment granules (Type A) seems to be reduced. The nuclei are spherical, poorly supplied with heterochromatin, and always located at the rhabdomeric level (Fig. 4B). On the way to the proximal eye region paired proximal retinula cells maintain their close apposition (Fig. 2). Near the basal matrix the proximal axons, forming subretinal bundles, become surrounded and enclosed by glial cells (Fig. 4I). Within such bundles proximal retinula cell axons may be distinguished from glial and other retinula cells by their weaker electron density (Fig. 4J).

### Sheath Cells

Distal and proximal retinula cells are enveloped by an estimated 200–300 sheath cells. Additionally, the sheath cells surround the lateral retinular axons and form the basal matrix from within the eye cup. Two regions of the sheath cells are distinguishable: 1) the soma, containing the small and elongated nucleus, and 2) several massively elongated cytoplasmic processes emanating from the soma in axial or lateral directions (Fig. 2). Referring to cross sections, up to 10 cuneiform clusters of sheath cells are observable near the margin of the eye cup, where they alternate with packages of peripherally displaced axon bundles from the distal retinula cells (Fig. 4D). Lateral arborizations of the sheath cells densely enframe these peripheral axon bundles. Other processes of the sheath cells run toward the center of the eye, where they taper to  $\sim 0.03 \mu\text{m}$  in diameter and envelope the clustered (or paired) somata of the distal (or proximal) retinula cells (Figs. 2, 3C, 4D). In some cases these osmiophilic axial sheath cell processes may also ramify, which allows them to surround retinula cells at other section levels (Fig. 3C). Close to the proximal border of the corneal lens, the sheath cell processes run between the corneagenous epithelium and the first distal retinula layer (Fig. 3A).

The highly electron-dense cytoplasm of the somatic region of a sheath cell is generally poorly supplied with cytoplasmic organelles. Only in the vicinity of the heavily heterochromatic nucleus, small mitochondria of the cristae type, minute osmiophilic granules (possibly lipid droplets), electron-dense tubules of smooth ER, free ribosomes, and dispersed microtubules are found.

### Basal Matrix (Basal Membrane)

The eye cup is surrounded by a distinct basal matrix that is perforated by traversing retinular axon bundles at its proximalmost region (Fig. 2). The basal matrix consists of an extracellular portion, represented by the basal lamina of sheath cells, cornea-secreting epithelial cells (only in the distal eye region), and external pigment cells, as well as a cellular portion originating from peripheral sheath cells and the lobes of external pigment cells (Fig. 4E). Hemocytes and tracheoles are often attached to the basal matrix from outside the eye. The basal matrix is only 0.5–0.9  $\mu\text{m}$  thick and appears lamellated (Fig. 4F).

### External Pigment Cells

Around the eye cup and the optic nerve one can find an extensive mantle of external pigment cells, a feature that is clearly visible as a black sheath even in LM sections (Figs. 2, 4I–K, 5A). Their utricular cell lobes are rather broad ( $\sim 8 \mu\text{m}$  in thickness) and are arranged into a plexus of one or several contiguous rows of cells surrounding the entire eye cup. The innermost layer usually contributes to the basal matrix of the eye cup with its own basal lamina (Fig. 4E,F). External pigment cell processes, running into the eye cup, are never observed.

Each external pigment cell possesses a highly electron-dense cytoplasm that is rich in mostly spherical pigment granules (0.9–1.2  $\mu\text{m}$  in diameter) of diverse electron-density (Fig. 4G,H). Locally, their packing is so dense that one can barely detect other cytoplasmic organelles like small mitochondria of the cristae type, large vacuoles with an inhomogeneous matrix ( $\sim 1.4 \mu\text{m}$  in diameter), loosely dispersed cisternae of rough ER, free ribosomes, glycogen particles, and dispersed microtubules. The nucleus is always small, ovoid to bean-shaped, and contains high concentrations of heterochromatin. At mid and proximal levels of the eye cup, the external pigment shield is more readily endowed with osmiophilic pigment granules than near the proximolateral margins of the corneal lens (Fig. 4G), where more weakly stained granules, aggregated in distinct compartments, dominate (Fig. 4H).

External pigment cells are not strictly limited to the eye cup. Transverse cellular processes containing numerous bundles of microtubules may run towards the nearest epidermal region of the lateral



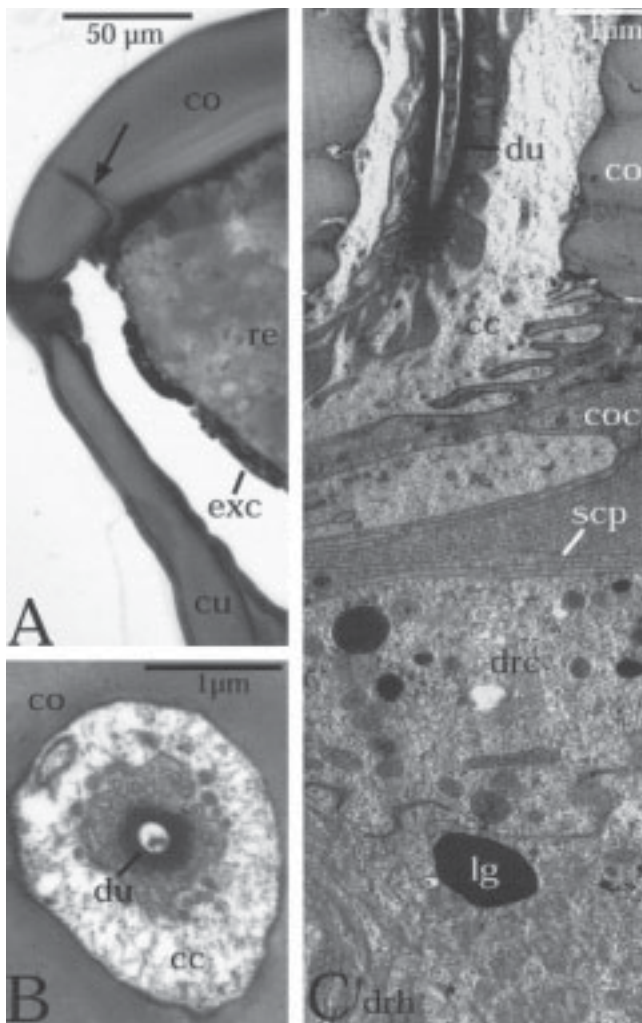


Fig. 5. Intraocular glands in *Craterostigma tasmanianus*. **A:** Semithin section through the ventral half of the left eye (posterior region). LM. The corneal lens is pierced by the ductule of an intraocular epidermal gland (arrow). **B:** Cross section of the distal part of a canal cell with cuticular duct. TEM. **C:** Longitudinal section through the basal part of the cuticular duct of a canal cell, embedded in corneagenous epithelium overlying the distal retinular layer. TEM. cc, canal cell; co, cornea; coc, cornea-secreting epithelial cell; cu, cuticula; drc, distal retinula cell; drh, distal retinula rhabdomere; du, terminal glandular duct; exc, external pigment cell; lg, large pigment granule; re, retinula.

cephalic fold (Fig. 2). The way these processes are attached to the apposing epidermis could not be determined.

### Intraocular Epidermal Glands

In the interspaces of the peripheral corneal scutes two types of pore openings are common. The first is characterized by simple, circular holes and is more common than the second type, which exhibits openings surrounded by flap-like cuticular elements. The pores belong to epidermal glands, whose terminal

structures are long, cuticle-lined glandular ducts that cross the corneal lens (Fig. 5A). A single cell forms the cuticular duct (Fig. 5B), which widens as it reaches the corneagenous epithelium (Fig. 5C). Embedded in the uppermost retinula layer one finds one or two secretory cells that can release their products into the glandular duct. The microanatomy of these interocular glands will be described elsewhere.

## DISCUSSION

### Homology of Retinal Characters in Chilopoda

Two main classes of lateral eyes can be distinguished in Chilopoda: 1) compound eyes with ommatidia, possessing a crystalline cone formed by four cone cells (Scutigeroforma: Müller et al., 2003b), and 2) lateral ocelli without a crystalline cone, but with a corneal lens (Lithobiomorpha: Bedini, 1968; Bähr, 1971, 1974; Scolopendromorpha: Paulus, 1979; Müller and Meyer-Rochow, 2006; Craterostigmomorpha: this study). The term "lateral ocelli," here used for the eyes of the Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, and Scolopendromorpha, should be the preferred one, since quite apart from the absence of a crystalline cone, the proximal retinula of various *Scolopendra* and *Lithobius* species gives rise to a lace- or star-like proximal rhabdom in one horizontal plane instead of an axial rhabdom (Joly, 1969; Bähr, 1971, 1974; Müller and Meyer-Rochow, 2006). Although the arrangement of the proximal retinula cells in *Craterostigma tasmanianus* has led to the formation of an open, very aberrant rhabdom, craterostigmomorph eyes should also be classified as lateral ocelli.

We demonstrated that the lateral ocellus of *Craterostigma tasmanianus* is uniquely designed in many ways. Its retinula displays such complexity and variability that it is hard to find an equivalent among other euarthropod eyes examined so far. The smallest number of homologous structures is seen in the ommatidium of *Scutigera coleoptrata*, with which a *Craterostigma* ocellus has only the dual type retinula in common (Paulus, 1979; Müller et al., 2003b). The enormous range of cell numbers in the lateral ocelli of lithobiomorph, craterostigmomorph, and scolopendromorph Chilopoda (Table 1) obviously depends on the individual's age. Harzsch et al. (2006) could demonstrate that numerous cells are newly formed and incorporated into the eye cup at each molting event. On the contrary, cell numbers in scutigeroform ommatidia are either constant (cone cells, proximal retinula cells) or display only slight variations (Harzsch et al., 2005). Scutigeroform protommatidia do not grow further after their final differentiation into adult ommatidia (Harzsch et al., 2006). Among the unicorneal eyes of all non-scutigeroform Chilopoda, the huge ellipsoid eye cup of *C. tasmanianus* is remarkable in having two distinct regions. Some retinal structures,

e.g., the inconspicuous overall appearance of the basal matrix (Bedini, 1968; Bähr, 1971, 1974), may be homologized with certain components of lithobiomorph eyes, and other characters seem to have morphological equivalents in scolopendromorph eyes, but are absent from lithobiomorph photoreceptors. A detailed overview of potentially homologous retinal characters is given in Table 1.

Corneal sculpturations and extraordinarily high numbers of cornea-secreting epithelial cells in *Craterostigma tasmanianus* generally resemble those of *Scolopendra* species (Müller and Meyer-Rochow, 2006). The inhomogeneity of corneal scutes in *C. tasmanianus*, however, is unique and is caused by the partition of the lateral ocellus. In contrast to the surface pattern, the homogeneous distribution of cornea-secreting epithelial cells below the corneal lens shows higher similarities with corneagenous epithelia of the Lithobiomorpha, especially with that of *Eupolybothrus fasciatus* (Bedini, 1968). Heterogeneous distribution patterns of the cornea-secreting epithelial cells (Table 1), combined with thin cytoplasmic roots underlying the corneal lens, seem to be the logical consequence of corneal lenses becoming deeply invaginated into the eye cup. This adaptation to functional constraints reaches its most advanced state in the corneagenous epithelium of scolopendromorph eyes, where latero- and subcorneal cells are distinguishable by their different shapes and by the presence or absence of adhesion structures to the cornea (Müller and Meyer-Rochow, 2006). The establishment and subsequent transformation of the corneagenous epithelium is not necessarily correlated with the massive reduction (Lithobiomorpha) or total disappearance (Scolopendromorpha, Craterostigmomorpha) of screening pigment granules in its cytoplasm (Table 1). Cornea-secreting epithelial cells with osmiophilic pigment granules are not a peculiarity of the ommatidia of the Scutigeraomorpha, Crustacea, and Hexapoda, since massive pigmentation is also observed in the heterogeneous corneagenous epithelia of the lateral ocelli of some millipedes (e.g., *Glomeris* spp.: Bedini, 1970; *Ommatoiulus sabulosus*: Spies, 1981).

The occurrence of two distinct types of retinula cells fits the model of a dual type retinula, which was defined most recently by Müller and Meyer-Rochow (2006). A dual type retinula has been reported from nearly all the eyes of chilopods studied so far, either arranged in only two distinct layers, as in *Scutigera coleoptrata* and *Lithobius forficatus*, or configured in multi-layered systems, as in *Eupolybothrus fasciatus*, *Scolopendra* spp., and *Craterostigma tasmanianus* (see Table 1). The irregular arrangement and unique combination of everse and inverse photoreceptors in the distal retinula of *C. tasmanianus* obviously reduces the capability of obtaining a clear image of the environment. Since an orderly organization of retinal structures facilitates spatial vision (e.g., Engström, 1961), it seems reasonable to as-

sume that the loss of order in *C. tasmanianus* represents the derived condition. Absolute visual sensitivity is increased by the high number of retinula cells and assumed tapetal function of the sheath cells (see below), and has most likely evolved in connection with the colonization of soil crevices (Mesibov, 1995). Similar functional transformations may have led to the dissolution of the proximal retinula and its partition into dual cell units. Mono- and/or bidirectional rhabdomeres with interdigitating microvilli are characteristic for the lateral ocelli of the Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, and Scolopendromorpha. Even in *E. fasciatus*, a proximal retinula appears to be developed and has in fact been illustrated (but not recognized as such) by Bedini (1968, see fig. 12). In contrast, the proximal retinulae of the Scutigeraomorpha form compact and separated rhabdomeres (Müller et al., 2003b). Therefore, an independent evolution of the dual type retinula in scutigeraomorph ommatidia and the lateral ocelli of the Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, and Scolopendromorpha cannot be excluded totally (Müller and Meyer-Rochow, 2006). To the best of our knowledge, interdigitations of neighboring rhabdomeres do not exist in the eyes of the Diplopoda, Crustacea, and Hexapoda. Yet it is an interesting fact that similar types of rhabdomeric interconnections have been noticed in the lateral ocelli of scorpions (*Androctonus australis*: Schliwa and Fleissner, 1980), whip-spiders (*Thelyphonus caudatus*: Meyer-Rochow, 1987), and in the anteromedial ocelli of spiders (e.g., *Argiope amoena*: Uehara et al., 1977). However, interdigitating rhabdomeres are not present in the eyes of the Xiphosura (*Limulus polyphemus*: Fahrenbach, 1969, 1970). Since the homology of xiphosuran ommatidia and arachnid ocelli is based largely on the presence of arhabdomeric cells (Spreitzer and Melzer, 2003), it may be possible to show indirectly evolutionary pathways leading from notostigmophoran to pleurostigmophoran retinulae (see below).

Sheath cells, generally, are highly variable in number, size, shape, distribution, and cytoplasmic composition (Table 1). The lack of screening pigment granules allows us to clearly distinguish sheath cells from interommatidial pigment cells, which surround the ommatidial retinulae of *Scutigera coleoptrata*, and "covering cells" present in the lateral ocelli of various chilognath millipedes (Spies, 1981). Moreover, interommatidial pigment cells form specific terminal attachment structures, which fix the position of the ommatidia (Müller et al., 2003b). With regard to their reduced number and weakly arborized profiles of the axial processes, the sheath cells of *Craterostigma tasmanianus* closely resemble those of *Lithobius forficatus* and *Eupolybothrus fasciatus* (Table 1). The wedge-shaped aggregations of the somata in the peripheral regions of the craterostigmomorph eye cup, however, are unique and have no structural equivalent in other centipede

eyes. Local aggregations of sheath cell bodies are functionally linked to random clusters of retinula cells. The sheath cells of lithobiomorph, craterostigmomorph, and scolopendromorph eyes are most likely homologous, because they all seem to improve the bioelectric isolation of neighboring retinula cells and help to reflect light back into the eye cup (Bähr, 1971; Müller and Meyer-Rochow, 2006). In particular, the latter function appears to be relevant in *C. tasmanianus*, as the most arborized sheath cell processes (running parallel to the basal matrix) seem to comply with the ultrastructural requirements for a functional tapetum as defined by Land (1972). Since spatial resolution is negatively affected by the disorderly retinal organization (see above), an internal reflecting layer would, at least, improve absolute visual sensitivity.

External pigment cells were not observed in the Scutigermorpha or around the lateral ocelli of the Lithobiomorpha (see Table 1). Bähr (1971), examining eye cups of young *Lithobius forficatus* specimens, apparently confused so-called "Pigmentzellen" with secretory cells of the interocellar epidermal glands (Müller et al., 2003a). Due to the lack of apical dilatations, the external pigment cells of *Craterostigmus tasmanianus* as well as those of *Scolopendra cingulata* and *S. oraniensis* cannot be homologous with the so-called proximal and basal pigment cells found below the ommatidia of xiphosurans, crustaceans, and insects (e.g., *Limulus polyphemus*: Fahrenbach, 1969; Decapoda: Hallberg and Elofsson, 1989; Lepidoptera, Diptera: Trujillo-Cenóz, 1972). In chelicerates, "postretinal pigment cells" were briefly mentioned as surrounding the lateral eyes of the scorpion *Androctonus australis* (Schliwa and Fleissner, 1980). However, homology cannot be established until fine structural data are available. In any case, these "postretinal pigment cells" would be derived with respect to the Euchelicerata, since they are apparently absent below the compound eyes of the basal *Xiphosura* (Fahrenbach, 1969).

The high abundance of osmiophilic pigment granules in the external pigment cells of *Craterostigmus tasmanianus* is comparable to the situation in *Scolopendra cingulata* and *S. oraniensis* (Müller and Meyer-Rochow, 2006) and could indicate that these cells help to prevent scattered light from outside to cross the eye cup, thus disturbing the formation of an image, however crude. The tapetal function, however, needs to be checked by ophthalmoscopy and studies on the reflecting pigments' biochemical properties. Furthermore, higher concentrations of microtubules and their appearance as bundles indicate that the radial processes of the external pigment cells that run toward neighboring epidermal areas help to stabilize the eye corpus within the hemolymphatic space of the head capsule.

One of the most striking but also mystifying results of this examination is probably the discovery of

tegumental organs around the margins of both eye regions, because intraocellar epidermal glands or sensilla have never been detected in any other euarthropod eye. Small but differently structured epidermal glands of unknown function have instead been found between the ommatidia of *Scutigera coleoptrata* and the lateral ocelli of *Lithobius forficatus* (Müller et al., 2003a; see Table 1). It is difficult to imagine that the intraocellar organs in *Craterostigmus tasmanianus* evolved for optical purposes, since these organs, and especially their conducting canals of the epidermal glands, however small, might reduce the ability of the corneal lens to focus incoming light on the subjacent retinula in the regular way. Alternatively, intraocellar glands might impregnate the extensive corneal surface with a fungicidal secretion (see discussion in Müller et al., 2003a). If this were true, one would expect that similar organs should have evolved in the eyes of the Scolopendromorpha. Yet intraocellar organs were never recorded in scolopendromorphs (see Table 1) and their existence in *C. tasmanianus* remains enigmatic.

### Chilopod Eye in Relation to Phylogeny

The present data on the ultrastructural organization of the optic cup of *Craterostigmus tasmanianus* as well as the lateral eyes of other eye-bearing chilopod representatives (including Scutigermorpha, Lithobiomorpha, and Scolopendromorpha) now enable us to use eye characters for phylogenetic considerations (Fig. 6). In our opinion, the documented combination of characters in chilopod eyes is easily compatible with Pocock's (1902) "Pleurostigmophora concept," which has found general acceptance by investigators using morphological (e.g., Dohle, 1985; Borucki, 1996), molecular genetic (Giribet et al., 1999), and combined cladistic approaches (e.g., Edgecombe and Giribet, 2002, 2004). It seems reasonable to assume that the last common ancestor of the Chilopoda and, subsequently, also that of the Notostigmophora (=Scutigermorpha), had retained compound eyes with ommatidia from the ground pattern of the Mandibulata (Müller et al., 2003b; Bitsch and Bitsch, 2005) (Fig. 6).

One by one, the plesiomorphic characters we consider important are: (1) ommatidia composed of several dozens of cells; (2) numbers of some particular cell types in each ommatidium that are fixed; (3) dual type retinulae most probably arranged in only two distinct layers; (4) crystalline cones of four cone cells producing four infraretinular proximal projections; (5) pigmented corneagenous cells ("primary pigment cells"); (6) interommatidial pigment cells; and (7) interommatidial organs (Müller et al., 2003a,b; Harzsch et al., 2005, 2006). Proximally displaced cone cell somata, each producing two cone compartments via branched distal processes (8), may then remain as an apomorphy of the notostigmophoran clade.



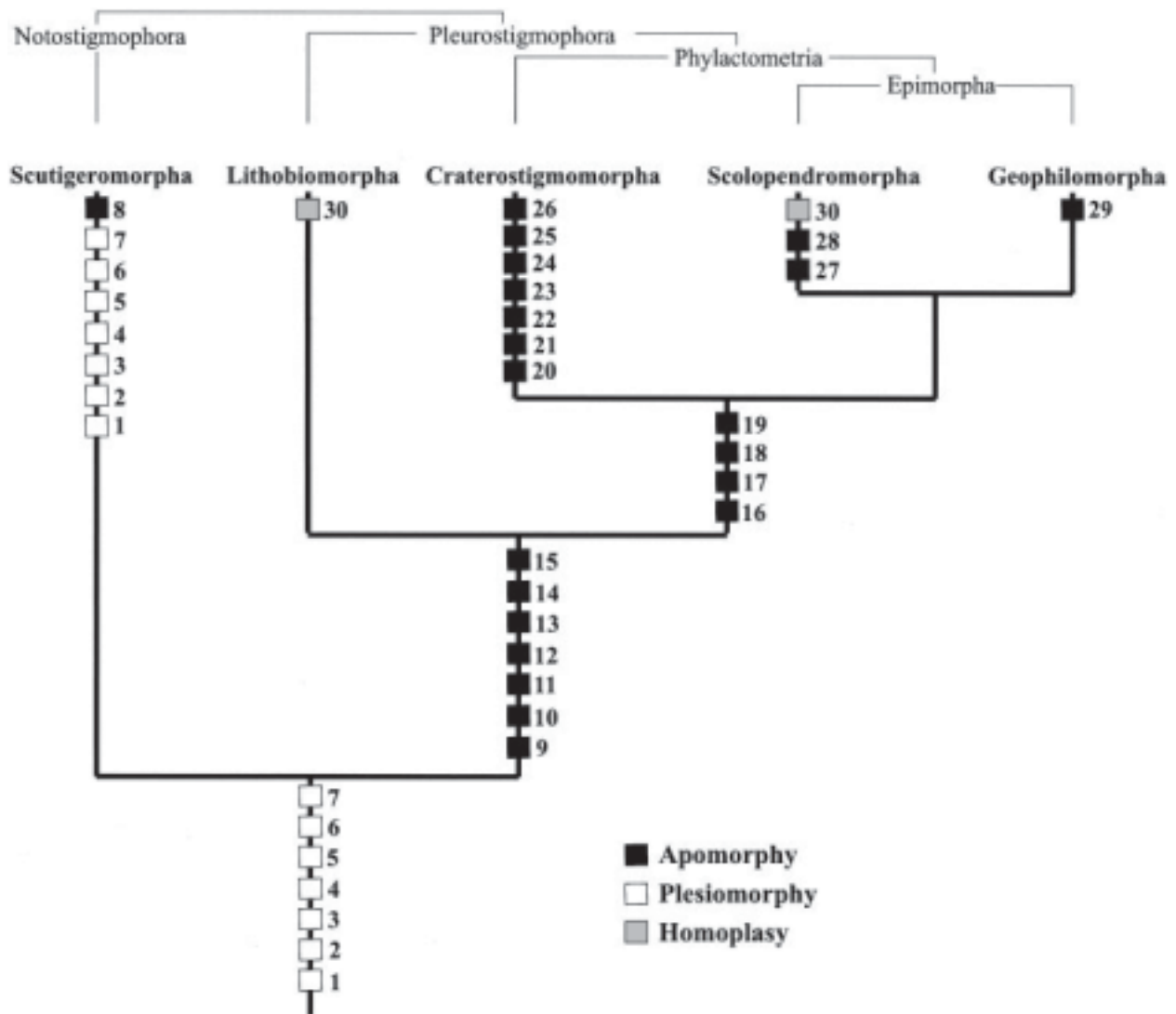


Fig. 6. Eye characters mapped onto a cladogram representing the "Pleurostigmophora concept" (modified after Pocock, 1902; Dohle, 1985; Edgecombe and Giribet, 2004). In order to enlighten possible pathways of early eye evolution in the Chilopoda, potential plesiomorphies (with respect to the Mandibulata) are added to the retinal ground patterns of the Chilopoda and Notostigmophora. Details of all listed characters are given in the text.

A lateral ocellus of the last common ancestor of the Pleurostigmophora most likely had the following apomorph features: (9) a cup-like profile; (10) no crystalline cone; (11) a flat and pigmentless corneogenous epithelium of mostly cubical cells; (12) several layers of distal retinula cells with circumapical rhabdomeres; (13) proximal retinula cells with interdigitating rhabdomeres forming a star-like or "latticed rhabdom"; (14) sheath cells; and (15) a homogeneous basal matrix. The reduction to 1–2 distal retinula layers in *Lithobius forficatus* (Bähr, 1971) seems to be the outcome of secondary transformations of the lateral ocellus (Müller and Meyer-Rochow, 2006), probably caused by a decreasing eye diameter.

Several retinal characters, like (16) large (ellipsoid) ocelli; (17) corneal surfaces totally covered by

polygonal sculpturations (scutes); (18) proximal retinula cells with monodirectional rhabdomeres; and (19) external pigment cells covering the whole ocellar corpus have been developed in the stem lineage of the Phylactometria (Edgecombe and Giribet, 2004).

The phylogenetic separation of the Craterostigmomorpha from the Epimorpha (Scolopendromorpha + Geophilomorpha) is supported by their retinal ultrastructure. Presence of (20) a bipartite eye cup; (21) intraocellar epidermal glands; (22) inverse retinula cells; (23) distal retinula cells with bilobed apices, forming an irregular, vertically partitioned and arborized rhabdom; (24) distinct pairs of proximal retinula cells that form an open rhabdom; (25) axon bundles running through the center of the optic cup; and (26) peripheral, wedge-shaped aggregations of sheath

cell somata are not all shared by any scolopendromorph or lithobiomorph lateral ocellus and, therefore, represent additional apomorphies of the Craterostigmomorpha. The lateral ocelli of the Scolopendromorpha would then be characterized by (27) first, specific differentiation of the corneagenous layer (caused by the deeply sunk corneal lens), and (28) second, an enormously developed basal matrix (Müller and Meyer-Rochow, 2006). Only geophilomorph centipedes completely lack eyes (e.g., Lewis, 1981; Edgecombe and Giribet, 2004). Therefore, (29) obligatory blindness may be assessed as an apomorphy of the Geophilomorpha. The assumed homology of the lateral ocelli of the Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, and Scolopendromorpha strongly implies that partial blindness at subordinal level (30), as observed in some cavernicolous Lithobiidae and in all Cryptopidae, should then be interpreted as a derived, homoplastic character (Fig. 6).

Beside the here favored "Pleurostigmophora concept," there are some alternative views of the phylogenetic relationships among centipedes: the "Anamorph concept" of Haase (1881) and the "Heteroterga concept" of Ax (1999). Yet, mapping the aforementioned characters of ommatidia and lateral ocelli on alternative phylogenetic trees would in a variety of ways contradict the principle of parsimony. If Haase's (1881) "Anamorph concept" were correct, the assumed sister-group relationship of the Scutigermorpha and Lithobiomorpha would require an independent evolution of either scutigermorph ommatidia or laterally dispersed ocelli of the pleurostigmophoran type in the stem lineage of the Anamorph. In particular, the convergent evolution of lateral ocelli in the Lithobiomorpha and Phylactometria would have affected not less than seven retinal characters (see assumed synapomorphies of the Pleurostigmophora in Fig. 6). Ax's (1999) "Heteroterga concept," favored by Paulus (1979), is even more problematic, because it places the Scutigermorpha as the most derived taxon within the chilopod clade. This would strongly imply that scutigermorph ommatidia evolved independently from those of the Tetraconata. But such a view contradicts the results obtained by Müller et al. (2003b), who provided evidence for the homology of many structures of the scutigermorph ommatidium with those of insects and crustaceans. In particular, the system of cone cells, giving rise to a quadripartite crystalline cone and being attached to the basal matrix by specifically arranged, proximal processes, seems to be too complex an organization to be considered merely the result of convergence.

The remarkable similarity of interdigitating rhabdomeres as well as the common presence of external pigment cells and sheath cells in the lateral ocelli of the Arachnida and Pleurostigmophora in our view represent homoplasies and, therefore, are not convincing evidence for a sister-group relationship of the Chelicerata and Myriapoda, as recently sug-

gested on the basis of molecular analyses ('Myriochelata': Pisani et al., 2004; 'Paradoxopoda': Mallatt et al., 2004). All presumed basal taxa among the Chelicerata and Myriapoda have compound eyes that differ considerably in structure from the lateral ocelli of the more derived groups (Xiphosura: Fahrenbach, 1969, 1970; Scutigermorpha: Müller et al., 2003b; Penicillata: Spies, 1981; Paulus, 2000). The "Myriochelata/Paradoxopoda concept" is almost entirely based on molecular signals (Hwang et al., 2001; Pisani et al., 2004; Mallatt et al., 2004) and the only hitherto described nonmolecular characters in favor of this hypothesis are certain aspects of early neuronal development shared by chelicerates and chilopods (Kadner and Stollewerk, 2004). However, other authors have argued that these characters may reflect the plesiomorphic condition with respect to the ground pattern of the Euarthropoda, rather than being synapomorphies that unite Chelicerata and Myriapoda (Harzsch et al., 2005). Moreover, several recent studies on ommatidial fine structure (Müller et al., 2003b), mandible morphology (Edgecombe et al., 2003), and nervous system architecture (Harzsch et al., 2005), as well as cladistic analyses of combined morphological and molecular data (e.g., Giribet et al., 2005), have added considerable support to the "Mandibulata concept." It is therefore assumed that functional constraints, similar to those that caused the evolution of sheath cells in the Pleurostigmophora, may have led to the convergent development of pigmented sheath cells, external pigment cells, and interdigitating rhabdomeres in the lateral ocelli of various Arachnida (e.g., Uehara et al., 1977; Schliwa, 1979; Schliwa and Fleissner, 1980).

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank our colleagues Drs. Rob Mesibov and T. Moule (Queen Victoria Museum and Art Gallery, Penguin, Tasmania) in "downunder" Australia. Without their help in procuring the specimens, this study would never have been possible. Dr. Greg Edgecombe (Australian Museum, Sydney) was involved in the shipment and kindly arranged export permits for the *Craterostigma* material, which had been expertly fixed for electron microscopy by Prof. Noel Tait (Macquarie University, Sydney) and was taken from Australia to Germany by Dr. Markus Koch (Freie Universität zu Berlin). For their excellent technical support and the opportunity to use their electron microscopes we thank Prof. Ludwig Jonas and his employees of the Electron Microscopic Centre of the Medical Faculty of the University of Rostock. Dr. Gero Hilken (Universitätsklinikum Essen) also kindly allowed us to use their TEM for our studies. We thank Prof. Ragnar Kinzelbach (Universität Rostock), PD Dr. Steffen Harzsch (Universität Ulm) and Dr. Jörg Rosenberg (Universitätsklinikum Essen), who critically read the article and provided

many helpful comments. Finally, big thanks go to Dr. Hans Pohl (Universität Jena) and Dipl. Biol. Andy Sombke (Universität Rostock) for their support in editing our figures and tables and to Dr. Robert Sommer (Universität Rostock) for helping with the statistical analyses.

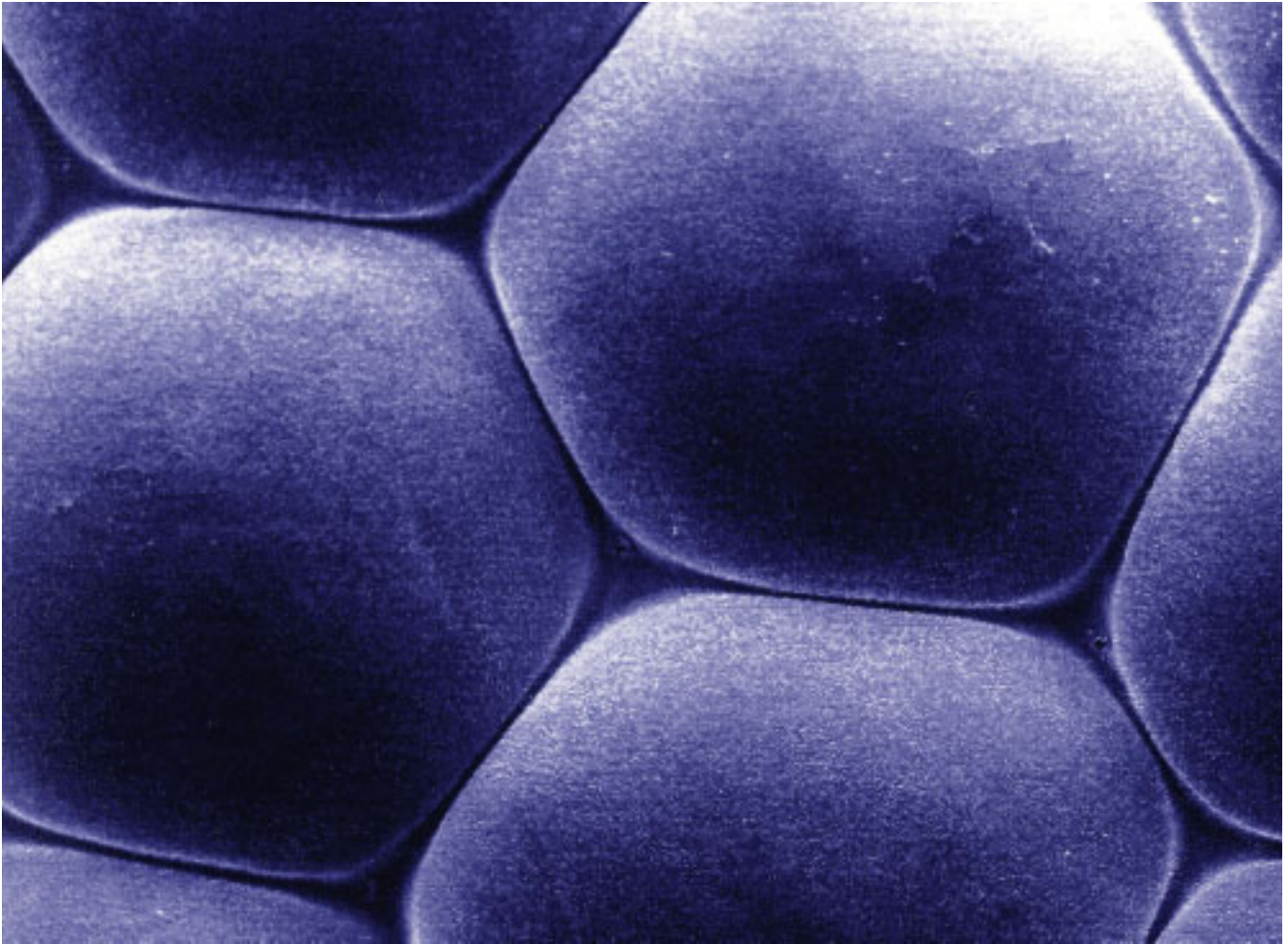
## LITERATURE CITED

- Attems K. 1926. Chilopoda. In: Kükenthal W, Krumbach K, editors. *Handbuch der Zoologie* 4 (Myriapoda). Leipzig: Walter de Gruyter. p 239–402.
- Ax P. 1999. *Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik*. Stuttgart: Gustav Fischer.
- Bähr R. 1971. Die Ultrastruktur der Photorezeptoren von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda: Lithobiidae). *Z Zellforsch Mikrosk Anat* 116:70–93.
- Bähr R. 1974. Contribution to the morphology of chilopod eyes. *Symp Zool Soc Lond* 32:388–404.
- Bedini C. 1968. The ultrastructure of the eye of a centipede *Polybothrus fasciatus* (Newport). *Monitore Zool Ital (NS)* 2:31–47.
- Bedini C. 1970. The fine structure of the eye in *Glomeris* (Diplopoda). *Monitore Zool Ital (NS)* 4:201–219.
- Bitsch C, Bitsch J. 2005. Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. In: Koenemann S, Jenner RA editors. *Crustacea and arthropod relationships (Crustacean Issues 16)*. London: Taylor and Francis. p 185–214.
- Borucki H. 1996. Evolution und phylogenetisches System der Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). *Verh Naturwiss Ver Hamburg (NF)* 35:95–226.
- Cals P. 1974. Mise en évidence, par la microscope électronique à balayage, de champs morphogénétiques polarisés, exprimés par les cellules épidermiques normales dans l'appendice locomoteur des Arthropodes : *Tylos latreilli* (Audouin) (Crustacé, Isopode) et *Periplaneta americana* (L.) (Insecte, Dictyoptère). *C R Acad Sci Paris* 279(D):663–666.
- Dohle W. 1985. Phylogenetic pathways in the Chilopoda. *Bijdr Dierk* 55:55–66.
- Dohle W. 1990. Some observations on morphology and affinities of *Craterostigma tasmanianus* (Chilopoda). In: Minelli A, editor. *Proceedings of the 7th International Congress of Myriapodology*. Leiden: Brill. p 69–79.
- Edgecombe GD, Giribet G. 2002. Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda. In: Llorente Bousquets J, Morrone J, editors. *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Mexico: *Prensas de Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México)*. p 143–168.
- Edgecombe GD, Giribet G. 2004. Adding mitochondrial sequence data (16S rRNA and cytochrome *c* oxidase subunit I) to the phylogeny of centipedes (Myriapoda: Chilopoda): an analysis of morphology and four molecular loci. *J Zool Syst Evol Res* 42: 89–134.
- Edgecombe GD, Richter S, Wilson GDF. 2003. The mandibular gnathal edges: homologous structures throughout Mandibulata? *Afr Inv* 44:115–135.
- Engström K. 1961. Cone types and cone arrangement in the retinae of some gadids. *Acta Zool (Stockh)* 42:227–243.
- Fahrenbach WH. 1969. The morphology of the eyes of *Limulus*. II. Ommatidia of the compound eyes. *Z Zellforsch* 93:451–483.
- Fahrenbach WH. 1970. The morphology of *Limulus* visual system. III. The lateral rudimentary eye. *Z Zellforsch* 105:303–316.
- Giribet G, Riutort M, Baguna J, Ribera C. 1999. Internal phylogeny of the Chilopoda (Myriapoda, Arthropoda) using complete 18S rDNA and partial 28S rDNA sequences. *Philos Trans R Soc Lond (Biol Sci)* 354:215–222.
- Giribet G, Richter S, Edgecombe GD, Wheeler WC. 2005. The positions of crustaceans within Arthropoda — evidence from nine molecular loci and morphology. In: Koenemann S, Jenner RA editors. *Crustacea and arthropod relationships (Crustacean Issues 16)*. London: Taylor and Francis. p 307–352.
- Graber V. 1880. Über das unicorneale Tracheaten- und speciell das Arachnoideen- und Myriapoden-Auge. *Arch Mikr Anat* 17: 58–94.
- Grenacher H. 1880. Über die Augen einiger Myriapoden. Zugleich eine Entgegnung an V. Graber. *Arch Mikrosk Anat Entw* 18: 415–467.
- Haase E. 1881. Beitrag zur Phylogenie und Ontogenie der Chilopoden. *Z Ent (NF)* 8:93–115.
- Hallberg E, Elofsson R. 1989. Construction of the pigment shield of the crustacean compound eye: a review. *J Crust Biol* 9:359–372.
- Harzsch S, Müller CHG, Wolf H. 2005. From variable to constant cell numbers: cellular characteristics of the arthropod nervous system argue against a sister-group relationship of Chelicerata and “Myriapoda” but favour the Mandibulata concept. *Dev Genes Evol* 215:53–68.
- Harzsch S, Melzer RR, Müller CHG. 2006. Mechanisms of eye development and evolution of the arthropod visual system: the lateral eyes of Myriapoda are not modified insect ommatidia. *Org Div Evol* 6 (in press).
- Hwang UW, Friedrich M, Tautz D, Park CJ, Kim W. 2001. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature* 413:154–157.
- Joly R. 1969. Sur l'ultrastructure de l'oeil de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). *C R Acad Sci Paris Ser D* 268:3180–3182.
- Joly R, Herbaut C. 1968. Sur la régénération oculaires chez *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode). *Arch Zool Exp Gen* 109:591–612.
- Kadner D, Stollewerk A. 2004. Neurogenesis in the chilopod *Lithobius forficatus* suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Dev Genes Evol* 214:367–379.
- Karnovsky MJ. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *J Cell Biol* 27: 137–138.
- Land MF. 1972. Mechanism of orientation and pattern recognition by jumping spiders. In: Wehner R, editor. *Information processing in the visual systems of arthropods*. Berlin: Springer. p 231–247.
- Mallatt JM, Garey JR, Shultz JW. 2004. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin. *Mol Phylogeny Evol* 31:178–191.
- Manton SM. 1965. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms, Part 8. Functional requirements and body designs in Chilopoda, together with a comparative account of their skeleto-muscular systems and an appendix on a comparison between burrowing forces of annelids and chilopods and its bearing upon the evolution of the arthropodan haemocoel. *J Linn Soc (Zool)* 46:251–484.
- Mesibov R. 1995. Distribution and ecology of the centipede *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (Chilopoda: Craterostigmomorpha: Craterostigmidae) in Tasmania. *Tasm Natur* 117: 2–7.
- Meyer-Rochow VB. 1987. Aspects of the functional anatomy of the eyes of the whip-scorpion *Thelyphonus caudatus* (Chelicerata: Arachnida) and a discussion of their putative performance as photoreceptors. *J R Soc N Z* 17:325–341.
- Müller CHG, Meyer-Rochow VB. 2006. Fine structural organization of the lateral ocelli in two species of *Scolopendra* (Chilopoda: Pleurostigmophora): an evolutionary evaluation. *Zoomorphology* 125:13–26.
- Müller CHG, Rosenberg J, Meyer-Rochow VB. 2003a. Hitherto undescribed interommatidial exocrine glands in Chilopoda. *Afr Inv* 44:185–197.
- Müller CHG, Rosenberg J, Richter S, Meyer-Rochow VB. 2003b. The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural reinvestigation that adds support to the Mandibulata concept. *Zoomorphology* 122:191–209.
- Paulus HF. 1979. Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: Gupta AP, editor. *Arthropod phylogeny*. New York: Van Nostrand Reinhold. p 299–383.

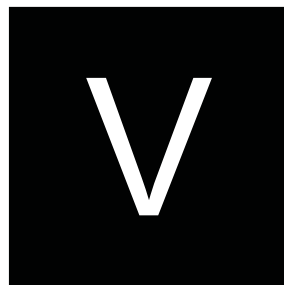


- Paulus HF. 2000. Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. *J Zool Syst Evol Res* 38:189–208.
- Pisani D, Poling LL, Lyons-Weiler M, Hedges SB. 2004. The colonization of land by animals: molecular phylogeny and divergence times among arthropods. *BMC Biol* 2:1–10.
- Pocock RI. 1902. A new and annectant type of chilopod. *Q J Microsc Sci NS* 45:417–448.
- Richter S. 2002. The Tetraconata concept: hexapod–crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. *Org Div Evol* 2:217–237.
- Schliwa M. 1979. The retina of the phalangid, *Opilio ravennae*, with particular reference to arhabdoneric cells. *Cell Tissue Res* 204:473–495.
- Schliwa M, Fleissner G. 1980. The lateral eyes of the scorpion, *Androctonus australis*. *Cell Tissue Res* 206:95–114.
- Spies T. 1981. Structure and phylogenetic interpretation of diplopod eyes (Diplopoda). *Zoomorphology* 98:241–260.
- Spreitzer A, Melzer RR. 2003. The nymphal eyes of *Parabuthus transvaalicus* Purcell, 1899 (Buthidae): an accessory lateral eye in a scorpion. *Zool Anz* 242:137–143.
- Trujillo-Cenóz O. 1972. The structural organization of the compound eye in insects. In: Autrum H, editor. *Handbook of sensory physiology*, vol. VII/2. *Physiology of photoreceptor organs*. Berlin: Springer. p 5–62.
- Uehara A, Toh Y, Tateda H. 1977. Fine structure of the eyes of orb-weavers, *Argiope amoena* L. Koch (Araneae: Argiopidae). 1. The anteromedial eyes. *Cell Tissue Res* 182:81–91.

# Interommatidiale Organe der Chilopoda



Eigener Beitrag:  
Fragestellung (anteilig), Materialbeschaffung und -fixierung, Erstellung v. Schnittserien,  
elektronenmikroskopische Untersuchung, Auswertung, Textverfassung



## Hitherto undescribed interommatidial exocrine glands in Chilopoda

by

C. H. G. Müller<sup>1</sup>, J. Rosenberg<sup>2</sup> and V. B. Meyer-Rochow<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>University of Rostock, Institute for Biodiversical Research, General & Special Zoology, Universitaetsplatz 2, D-18051 Rostock, Germany, carsten.mueller@biologie.uni-rostock.de; <sup>2</sup>Ruhr-University Bochum, Faculty of Biology, Chair of Animal Physiology, PO Box 10 21 48, D-44780 Bochum, Germany, sommerhaus-rosenberg@t-online.de; <sup>3</sup>International University Bremen (IUB), Faculty of Engineering and Science (Biology), Campus Ring 1, D-28759 Bremen, Germany, and Department of Biology, University of Oulu, SF-90014 Oulu, Finland, b.meyer-rochow@iu-bremen.de or vmr@cc.oulu.fi)

### ABSTRACT

Pore openings in different arrangements were observed between the ommatidia of the compound eyes of *Scutigera coleoptrata* (Scutigermorpha) and *Lithobius forficatus* (Lithobiomorpha). Similar pores were not detectable between the ommatidia of either Scolopendromorpha or Craterostigmophora. Fine structural investigations revealed that the pores belong to epidermal exocrine glands. In order to highlight their specific location between the ommatidia, we suggest naming them 'interommatidial exocrine glands'. Their function remains unclear. Possibly these glands produce anti-fungal or anti-bacterial substances which cover the corneae of the faceted eyes and thus preserve their clarity. Alternatively, secretions of the glands could prevent attachment of ectoparasites on the ommatidial cornea. We also discuss the significance of the 'interommatidial exocrine glands' in the light of the current debate on chilopod phylogeny.

### INTRODUCTION

The cuticle of all centipedes is traversed by numerous pores that arise from exocrine glands in the epidermis. Until now these glands have received little scientific attention. However some older histological studies of epidermal glands in different regions of the body involved Chilopoda (Grenacher 1880; Brade-Birks & Brade-Birks 1920; Fuhrmann 1922; Koch 1927; Fahlander 1938; Blower 1951 1952), and more recently additional information on their fine structural organisation has been forthcoming. The large ventral or sternal glands of Geophilomorpha (Turcato & Minelli 1990; Hopkin & Anger 1992) and the large telopodal glands of Lithobiomorpha (Keil 1975) are developed in distinct areas where the glands open in clusters of pore openings. Smaller epidermal glands in *Lithobius forficatus* Linnaeus, 1758 are associated with the organ of Tömösvary (Tichy 1973), with sensilla trichoidea, or with the telopodal glands (Keil 1975). Alternatively, they are situated on the coxae of the last four trunk segments (Rosenberg 1994). Exocrine glands are also part of the coxal organs in Chilopoda (Rosenberg 1985; Rosenberg & Greven 1996). In *Scutigera coleoptrata* Linnaeus, 1758 the complex maxillary organ gland is composed of numerous exocrine glands (Hilken *et al.* 2003).

While studying the fine structure of the faceted eye of *S. coleoptrata*, we observed some pore openings between the hexagonal ommatidia. Fine structural investigations revealed that each pore represents the distal part of a single epidermal exocrine gland which has not been described before. Similar epidermal glands in *L. forficatus*, situated



between ommatidia of the lateral ocelli were, however, described as integument glands ('Integumentdrüsen') by Grenacher (1880) more than a century ago. Since we now know that the pores represent openings of glands, it is suggested that all of them be named 'interommatidial exocrine glands' to mark their specific arrangement between the ommatidia of the chilopod eye.

One intention of this study was to describe the cellular structure of this new epidermal gland type in *S. coleoprata*. We also reviewed the observations of Grenacher (1880) on

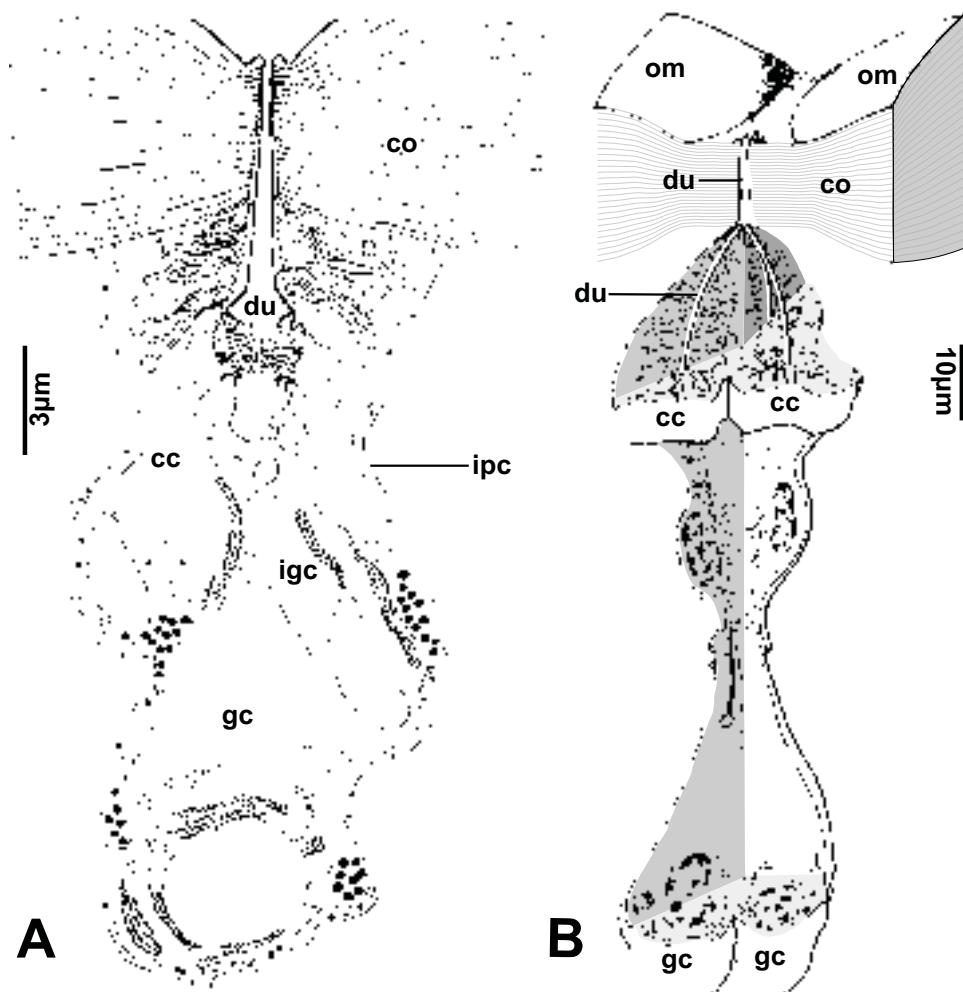


Fig. 1. Semi-schematic reconstruction of two different types of scutigermorph and lithobiomorph interommatidial exocrine gland. **A.** A longitudinal section through one interommatidial exocrine gland present within the compound eye of *Scutigera coleoprata*. **B.** The probably more advanced lithobiomorph type, where up to three glandular modules are fused to one single interommatidial exocrine gland (*Lithobius forficatus*, cut-away view). *cc* = canal cell, *co* = cornea, *du* = cuticular gland ductule, *gc* = secretory gland cell, *igc* = intermediary gland cell, *ipc* = interommatidial pigment cell (covering cell), *om* = ommatidium.

*L. forficatus* and investigated whether similar pore openings of epidermal glands are established between the ommatidia of the so-called lateral ocelli as, for instance in the Scolopendromorpha (Scolopendridae and Cryptopidae) and Craterostigmomorpha.

Besides providing a detailed morphological description, a further aim of this study was to speculate on the significance of the interommatidial exocrine glands in the light of the recently reviewed phylogenetic discussion on whether to follow the 'Anamorpha concept' of Attems (1926), the 'Pleurostigmophora hypothesis' (e.g. Dohle 1985 1998; Borucki 1996), or the 'Heteroterga hypothesis' (Ax 1999). All three of these hypotheses try to explain the relationships within the Chilopoda.

#### MATERIAL AND METHODS

*Scutigera coleoptrata* (Scutigeraomorpha) and *Scolopendra cingulata* Latreille, 1829 (Scolopendromorpha) were collected from the islands of Šipan (Croatia) and Ibiza (Spain), and *Lithobius forficatus* (Lithobiomorpha) and *Cryptops hortensis* Leach, 1814 (Scolopendromorpha) from a compost heap near Cologne (Germany).

Individuals whose eyes were used in this study were decapitated under dark conditions. The severed head was then split in half along the sagittal plane in buffer solution. For TEM (transmission electron microscopy) investigations the bisected heads were fixed in a cold solution of prefixative modified after Karnovsky (1965) and including 2 % glutaraldehyde, 2 % paraformaldehyde, 1.52 % NaOH and 1.2g d-glucose dissolved in a 2.25 % natriumhydrogenphosphate-buffer (pH 7.4). Prefixation was followed by two hours of fixation in 1 % OsO<sub>4</sub> at room temperature by using the same buffer. After dehydration in a graded series of ethanol the head pieces were embedded in epoxide resin (Araldit, FLUKA®). Ultrathin sections were stained with uranyl acetate and lead citrate for five minutes and examined under a ZEISS EM 902A electron microscope.

For SEM (scanning electron microscopy) observations prefixed head pieces (see above) were critical point dried, sputtered with gold and observed at a voltage of 15 kV under a ZEISS DSM 960A electron microscope. SEM investigations on *Australobius scabrior* Chamberlin, 1920 (Lithobiomorpha) and the Tasmanian *Craterostigmus tasmanius* Pockock, 1902 (Craterostigmomorpha) were done by Gregory Edgecombe (Australian Museum, Sydney).

#### RESULTS

##### Scanning Electron Microscopy (SEM)

In *S. coleoptrata* pore openings (0.5–0.6 µm) surrounded by a cuticular bulge are arranged between the hexagonal faceted ommatidia (Fig. 2A). The pores are strictly limited to the triangular interstitium which are always formed by a group of three ommatidia (Fig. 2B). An ommatidium in the midst of the eye has an average of two pores, but this number may vary locally. In the lateral regions (dorsal and ventral part of the eye) more pores are observable than in the frontal, caudal or apical eye region. A regular arrangement pattern is not apparent.

In *L. forficatus* and *A. scabrior* similar pore openings are present between the ommatidia of the lateral ocelli (Fig. 2C). With respect to *L. forficatus*, they are, however, considerably wider in diameter (1.0–1.2 µm). Additionally, they are developed in smaller numbers and a cuticular bulge around the pore is not observable. Referring to a total number of 25 single

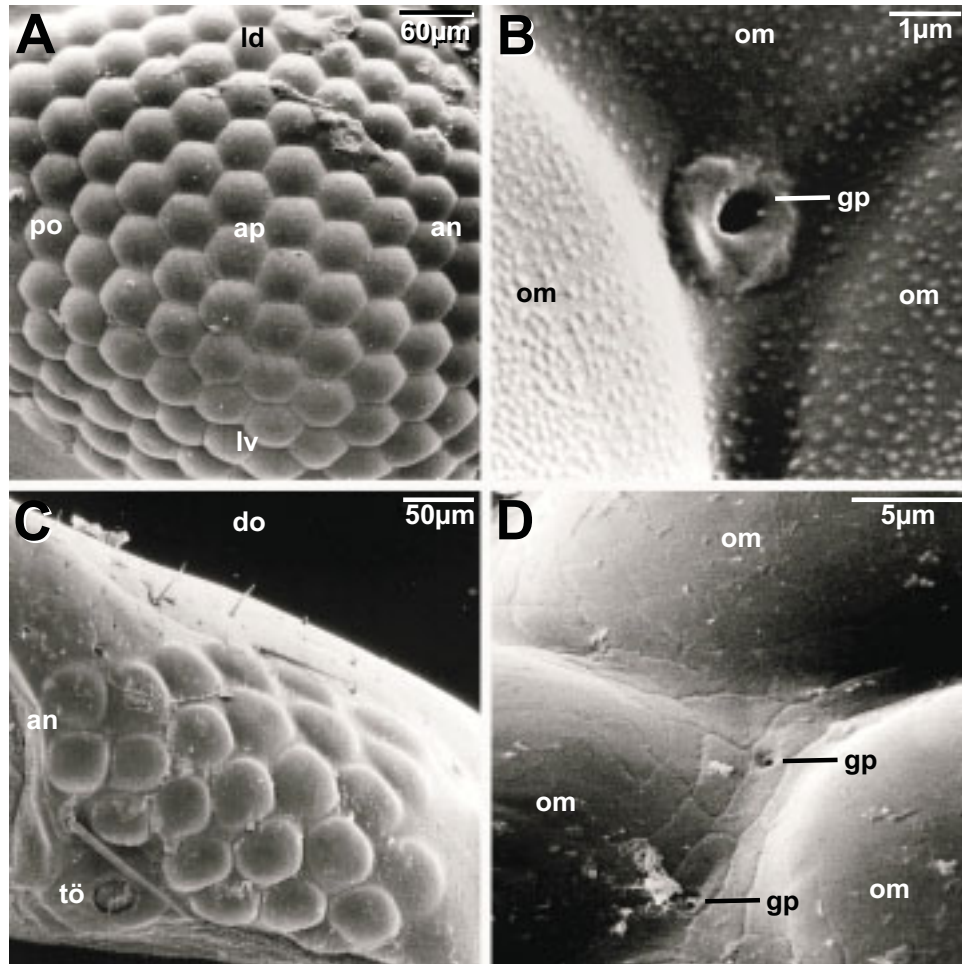


Fig. 2. Scanning electron micrographs (SEM) showing the outer morphology of the compound eyes of *Scutigera coleoptrata* and *Lithobius forficatus*. **A.** Lateral view of right compound eye of *S. coleoptrata*, reproducing fairly dense hexagonal packing of the facets (chosen counting regions marked). **B.** Dorsal view of one triangular interommatidial space, housing one gland pore opening (*S. coleoptrata*). **C.** Lateral view of the left eye of *L. forficatus* representing a lateral field of 25 condensed, sometimes hexagonally arranged, ommatidia. **D.** Antero-lateral view of two interommatidial gland pore openings on the corneal surface of the left eye of *L. forficatus*. *an* = anterior eye region, *ap* = apical eye region, *do* = dorsal, *gp* = interommatidial gland pore, *ld* = latero-dorsal eye region, *lv* = latero-ventral eye region, *om* = ommatidium, *po* = posterior eye region, *tö* = Tömösváry Organ.

ocelli, between four and six pores were observed on each eye (Fig. 2D), but with an average of one pore per ocellus, they are strictly limited to the central region.

Such pore openings are not visible between the four ocelli of *S. cingulata*, nor among the more numerous lenses of *C. hortensis*. The eyes of *C. tasmanius* are represented by only one single pair of ocelli and therefore do not provide sufficient interocellar spaces.



## Transmission Electron Microscopy (TEM)

***S. coleoptrata* (Scutigermorpha)**

The pore openings belong to small epidermal exocrine glands. These so-called 'interommatidial exocrine glands' extend from the level of the corneal surface down to the nuclear region of the primary pigment cells. In *S. coleoptrata* each gland is composed of three different cell types: a single secretory gland cell, an intermediary ('accessory') cell and a distal canal cell. Both intermediary and canal cells surround the distal and median parts of the secretory cell in an onion-like manner (see Figs 1A, 3A).

## Secretory gland cell

The secretory gland cell is drop-shaped. Its widened basal region houses the nucleus. Abundant cisternae of rough ER with parallel membrane orientation, numerous mitochondria, dictyosomes and large numbers of small electron-lucent and osmiophilic secretory granules are situated around the nucleus (Fig. 3B). Free ribosomes are also observable. The cytoplasm of its distal part is dominated by small and often fused electron-lucent secretory granules (Fig. 3A). The distal part of the cell invaginates into a pear-shaped extracellular cavity. The contents of the secretory granules are discharged into this cavity. *Zonulae adhaerentes* provide a stable link to the adjacent intermediary cell (Fig. 3C).

## Intermediary ('accessory') cell

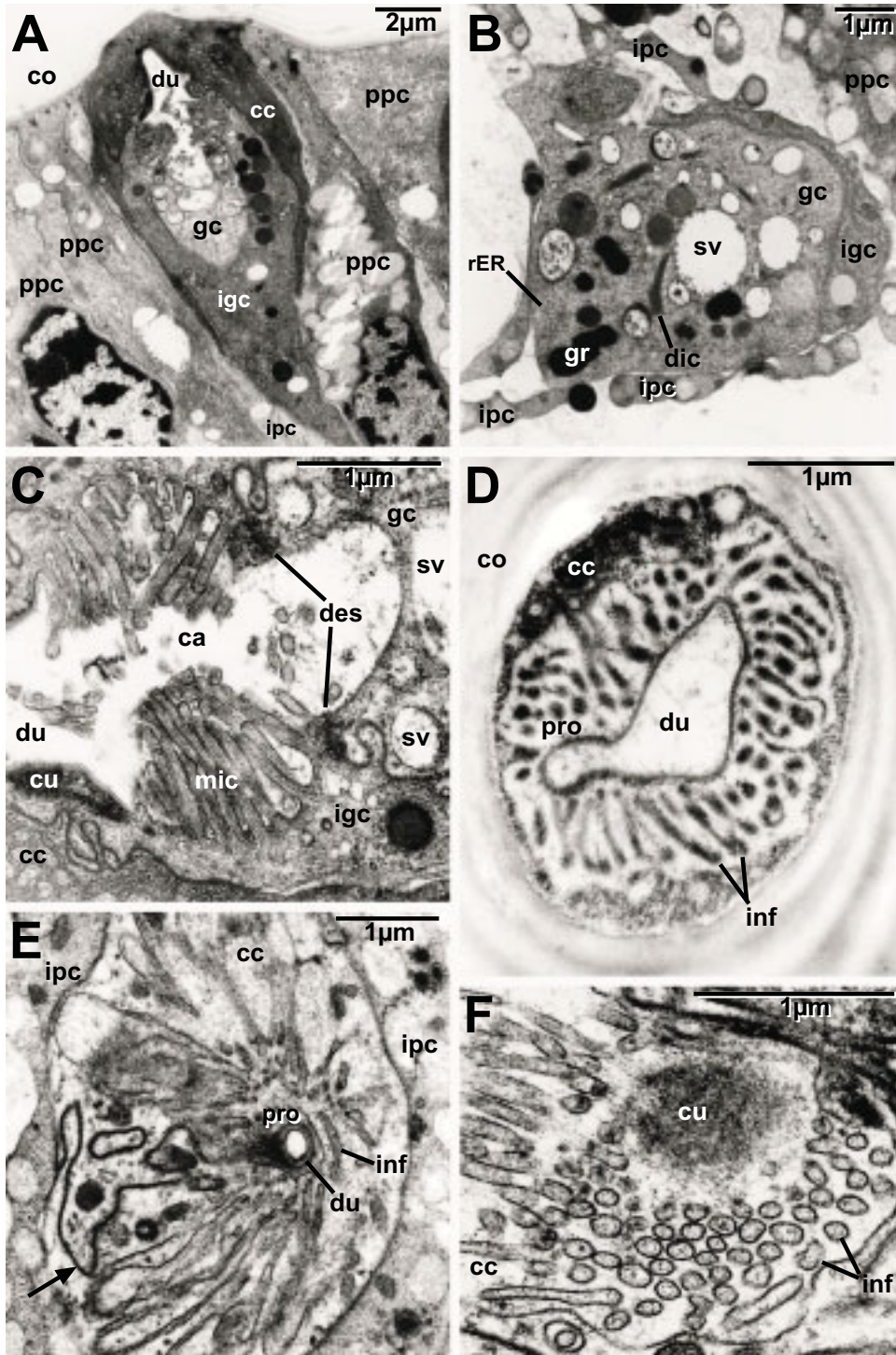
A small intermediary cell provides both the connection between the secretory gland and the distal canal cell and surrounds nearly the whole secretory gland cell body (Fig. 1A). The apex of the intermediary cell houses several microvilli bordering a widened extracellular cavity of the conducting canal, which is in connection with the most distal part of the secretory gland cell (Fig. 3C). Only in the most distal region of the extracellular cavity are the microvilli replaced by a cuticular intima, which is in contact with the cuticle of the pore canal. The dense cytoplasm of the intermediary cell, whose small nucleus is situated in the broadest part of the cell, is rich in rough ER and osmiophilic granules (Fig. 3A).

## Canal cell

The canal cell occupies a distal position just below the corneal cuticle and surrounds the distal and median parts of both cell types described above (Fig. 1A). The canal cell forms a cuticular duct that traverses the cornea, then widens (Fig. 3D) and finally opens between the ommatidia. The cuticle is continuous with the epicuticle of the cornea. The material of the cuticle appears homogeneous and electron-lucent and is surrounded by an osmiophilic layer. The apical plasma membrane is intensely folded and forms deep microvilli-like projections, which surround the cuticular duct, but become smaller distally (Figs 3E, F). These apical infoldings are strengthened by microtubules. Homogeneous cuticular material is distributed between the microvillar infoldings (Fig. 3F). The cytoplasm of the canal cell contains a small nucleus of approximately 5 µm in diameter, numerous large osmiophilic secretory granules, and a weakly developed rough ER.

***L. forficatus* (Lithobiomorpha)**

In *L. forficatus* somewhat similar interommatidial exocrine glands can be found. However, they differ from the type described above by forming clusters of two or three glandular units. Secondly, there is no evidence for the existence of an intermediary cell



and, therefore, every glandular unit includes only two different cell types, a proximal secretory gland cell and a distal canal cell (Fig. 1B).

#### Secretory gland cell

Secretory gland cells, varying in number from one to three, can be observed in the proximal regions of several interommatidial triangles always made up by three surrounding ommatidia. However, a consistent arrangement was not apparent. The number of secretory gland cells apparently depends on their position within the *Lithobius*-eye, whereas the clustered ones seem to be limited to the central region.

Each secretory gland cell is similarly drop-shaped as in *S. coleoptrata*. Its voluminous part is located most proximally, reaching the level of the nuclei of the proximal retinula cells. The small kidney-shaped nucleus is also located at this level. The rather electron-dense cytoplasm is enriched by dictyosomes, small osmiophilic vesicles, and an often circularly arranged rough ER (Fig. 4A). The lobe of the cell decreases continuously in volume, leading to distal regions, and usually contains a peripherally displaced rough ER, dictyosomes, and large, electron-dense and seemingly coalesced vesicles. The deeply infolded cell apex surrounds the basal lobe of the canal cell, which houses a small, cuticular duct (Fig. 4B).

A wide extracellular cavity could, however, not be determined. Distally the secretory gland cell is increasingly ensheathed by numerous thin processes of the interommatidial pigment cells (covering cells).

#### Canal cell

Up to three clustered canal cells are noticeable in a triangular space surrounded by three ommatidia (see fig. 4C). No regular pattern was apparent here either, but eye glands located in more marginal areas show mostly only a single canal cell.

The formation of a common cuticular duct, the occurrence of thin apical infoldings surrounding the cuticular duct, the cytoplasmic consistency, its content of organelles, its shape, as well as the proximal position of the nucleus, closely resemble the situation

Fig. 3. Transmission electron micrographs (TEM) showing fine structural details of the interommatidial exocrine gland within the faceted eye of *Scutigera coleoptrata*. **A.** Oblique-longitudinal section through distal region of an interommatidial space and the distal half of an interommatidial gland complex (bordered by interommatidial pigment and primary pigment cells). **B.** Transverse section through most proximal region of one secretory gland cell containing typical glandular organelles. A small remainder of the intermediary gland cell partly envelopes the voluminous lobe. **C.** Longitudinal section through extracellular cavity, representing proximal component of secretion-transporting system. **D.** Transverse section through most distal part of the canal cell containing the axial, widened cuticular gland ductule. Endocuticular lamellae of the cornea enclose the canal cell. Cuticular projections are homogenous and the main canal cells' cytoplasm is radially displaced, but a small proportion of the plasma is aggregated into thin foldings of apical plasma membrane. **E.** Transverse section through middle region of canal cell. The narrow cuticular ductule is located axially and homogenous material of the cuticle is distributed between cytoplasmic infoldings. Note the organisation of the inner cell membrane (*arrow*), indicating the sheathing character of this cell type. **F.** Oblique-longitudinal section through middle part of canal cell. Cytoplasmic infoldings are strengthened with microtubules. The cuticle of the axial gland ductule is cut only tangentially. *ca* = extracellular cavity, *cc* = canal cell, *co* = cornea, *cu* = cuticle, *des* = desmosomes (*Zonulae adhaerentes*), *dic* = dictyosome, *du* = cuticular gland ductule, *gc* = secretory gland cell, *gr* = osmiophilic secretory granules, *igc* = intermediary gland cell, *inf* = cytoplasmic infoldings, *ipc* = interommatidial pigment cell, *mic* = microvilli, *ppc* = primary pigment cell, *pro* = cuticular projections, *rER* = rough endoplasmatic reticulum, *sv* = secretory vesicle.



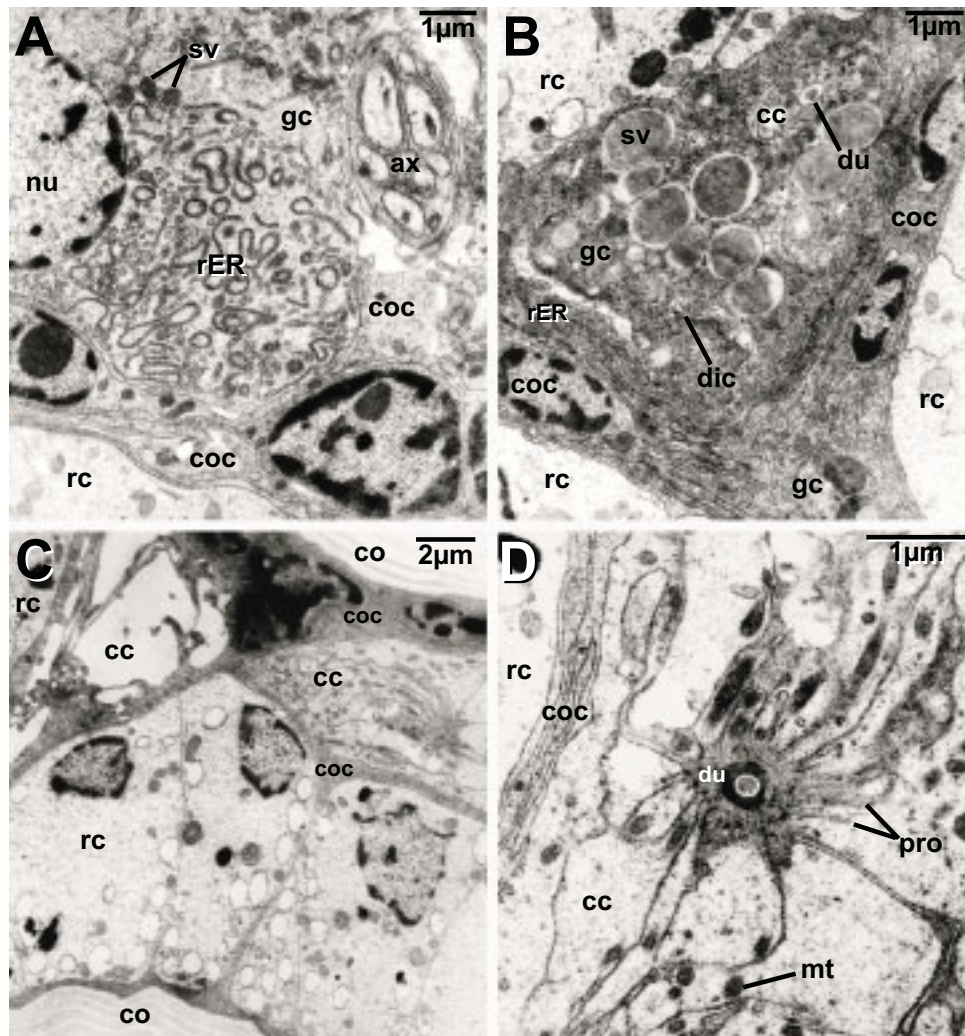


Fig. 4. Transmission electron micrographs (TEM), showing fine structural organisation of the interommatidial exocrine gland within the lateral compound eye of *Lithobius forficatus*. **A.** Transverse section through proximal region of one secretory gland cell containing typical glandular organelles. The gland cell lobe is surrounded by dense layers of covering and proximal (basal) retinula cells. **B.** Transverse section through distal region of two neighbouring, unequally sized secretory gland cells; the upper one being penetrated by a small proximal process of the canal cell with the cuticular gland ductule. **C.** Oblique-transverse section through a triangular interstitium in distal eye region. Two neighbouring, but not yet fused canal cells fill the interommatidial space and are surrounded by covering cells and distal retinula cells. **D.** Transverse section through middle part of one canal cell containing axially placed cuticular gland ductule. *ax* = nerve bundle, *cc* = canal cell, *co* = cornea, *coc* = covering (interommatidial pigment) cells, *dic* = dictyosome, *du* = cuticular gland ductule, *gc* = secretory gland cell, *mt* = mitochondrion, *nu* = nucleus, *pro* = cuticular projections, *rc* = retinula cell, *rER* = rough endoplasmatic reticulum, *sv* = secretory vesicle.

described above for the canal cells of *S. coleoptrata* (Fig. 4D). The proximal part of the canal cell envelopes, as well as penetrates, the apex of at least one secretory gland cell (Fig. 4B). The oblong nucleus lies beneath the transition zone of the distal and proximal retinula cells.

#### DISCUSSION

Epidermal exocrine glands between the ommatidia have never been described before in *S. coleoptrata*. Based on their fine structure it is obvious that these glands and the type of interommatidial exocrine gland found in *L. forficatus* correspond to class 3 epidermal glands as defined by Noirot & Quennedy (1974) and Quennedy (1998) for insect epidermal glands. Those epidermal glands are composed of several cells connected to the cornea by a cuticular duct which drains the secretion outside. As far as is known to date from electron microscopic investigations on Chilopoda, epidermal glands are structurally very diverse. The glands are composed of varying cell types of different numbers:

- Epidermal glands composed of two types of cells (secretory + canal): telopodal glands of Lithobiomorpha (Keil 1975), and ventral glands of Geophilomorpha (Turcato & Minelli 1990; Hopkin & Anger 1992). In *L. forficatus* additional exocrine glands are associated with the telopodal glands (Keil 1975). Exocrine glands are distributed in the vicinity of coxal organs (Rosenberg & Greven 1996); they surround the organ of Tömösvary (Tichy 1973), are associated with the antennal complex of sensilla trichoidea (Keil 1975 1976), and are distributed between the ommatidia of *L. forficatus* (this paper).
- Epidermal glands composed of three types of cells (secretory + intermediary + canal): interommatidial exocrine glands of *S. coleoptrata* (this paper); exocrine glands associated with the coxal organs in Lithobiomorpha, Scolopendromorpha and Geophilomorpha (Rosenberg 1985).
- Epidermal glands composed of four types of cells (secretory + intermediary + proximal canal + distal canal): maxillary organ gland of *S. coleoptrata* (Hilken *et al.* 2003).

The cuticle of the conducting canal is always formed by the canal cell(s). Canal cells are considered to be mostly secretory when microvillar differentiations of the apical plasma membrane are present, which surround the conducting canal. In intermediary cells a cuticle is only present in the most distal part of the conducting canal. In insect epidermal glands a cuticle is located in the extracellular space of the secretory cell and the conducting canal surrounded by one or more canal cells (Quennedy 1998). In Chilopoda, in contrast, no cuticular intima can be observed within the basal part of extracellular cavity formed by the apex of the secretory gland cell. A cuticle is only present in the most distal part of the conducting canal of the intermediary cell and in the conducting canal formed by the canal cells.

Similar interommatidial exocrine glands have been described in *L. forficatus* by Grenacher (1880) and termed integument glands. The fine structure and position of their canal and secretory cells appear to be almost identical to the eye glands of *S. coleoptrata*. On the basis of an average number of two secretory and canal cells, as well as the lack of intermediary gland cells, we suggest that a fused, secondarily

derived exocrine eye gland type may be realised in *Lithobius*. Each single secretory gland cell, thereby, becomes fused with a single canal cell representing one module within an apparatus of a total of four cells. Proximally these modules are clustered, but not fused, and it is still an open question where the fusion exactly occurs. Since the number of up to three ascending cuticular ductules does not coincide with one pore opening per triangular interstitium, it seems likely that fusion occurs within the cornea or just beneath.

Despite these differences, we suggest that the interommatidial exocrine glands of the Lithobiomorpha are homologous to those of the Scutigermorpha.

#### Phylogenetic implications

Recently, the monophyly of the main chilopod taxa Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Craterostigmophora, Scolopendromorpha and Geophilomorpha was confirmed by combined molecular/morphological data analyses by Edgecombe *et al.* (1999) and Edgecombe & Giribet (2002). The Pleurostigmophora concept formulated first by Verhoeff (1902) and afterwards confirmed by Dohle (1985) has recently been supported by molecular data (Giribet *et al.* 1999), combined molecular/morphological studies (Edgecombe *et al.* 1999; Edgecombe & Giribet 2002), as well as by some characteristics of the circulatory system (Wirkner & Pass 2002). In the light of the Pleurostigmophora concept, with the notostigmophoran Scutigermorpha as a sister group to the Pleurostigmophora, and the Lithobiomorpha as most basal taxon within the latter, the presence of interommatidial exocrine glands within the Scutigermorpha and Lithobiomorpha implies that such eye glands belonged to the ground pattern of the Chilopoda and had been lost in the lineage leading to Craterostigmophora, Scolopendromorpha and Geophilomorpha. The proposed presence of interommatidial exocrine glands in the ground pattern of Chilopoda might also imply that compound eyes or at least extended fields of ocelli were present. But following principles of homology, we assume that ancestral chilopods may have possessed compound eyes (Müller *et al.* in review) and, therefore, we prefer to speak about ommatidia for both taxa, Scutigermorpha and Lithobiomorpha, instead of using the earlier term 'lateral ocelli'. The loss of interommatidial exocrine glands could be considered a result of a phylogenetic series of eye transmissions leading from large compound eyes in Scutigermorpha, to the formation of smaller compound eyes—'lateral ocellar fields'—in Pleurostigmophora. The regression of the number of ommatidia within Pleurostigmophora appears to have started in Lithobiomorpha (e.g. 35–110 ommatidia in *L. forficatus*: Bähr (1971)), continued in Craterostigmophora and Scolopendromorpha (only few lateral 'ocelli'), and ended in Geophilomorpha, resulting in a total reduction of 'ocellar' lens eyes. This evolutionary pathway agrees with Paulus (1986 2000), who illustrated several ommatidia-transforming mechanisms, which have occurred several times independently within the various groups of holometabolous insects and apparently have led to a high diversity of larval stemmata. Then, the loss of interommatidial exocrine glands within the stem lineage of Chilopoda could be related to the progressive shortage of interommatidial spaces. Secondly, the presence of those glands might, from a functional point of view, be only reasonable, if significant numbers of ommatidial ocelli were developed within the pleurostigmophoran eyes.



### Functional considerations

In insects three principal functions are attributed to epidermal glands. They are suitable for: a) chemical defence, and useful in b) intraspecific communication by chemical signals (pheromones), and c) possibly involved in the deposition of the cement layer on the cuticle (Noirot & Quennedy 1974). In Chilopoda the function of most of the epidermal exocrine glands remains unclear. The telopodal glands and the sternal glands function as defensive glands, which secrete defensive substances as a response to attacks from predatory arthropods. In Geophilomorpha the defensive secretion is characterised as proteinaceous and either cyanogenic (Jones *et al.* 1976; Schildknecht *et al.* 1968) or without cyanide (Hopkin *et al.* 1990). The exocrine glands surrounding the coxal organs in Chilopoda secrete a carbohydrate-rich mucous layer. It has been suggested that this mucus consists of hygroscopic material, which would gather water vapour from the air (Rosenberg 1985; Rosenberg & Greven 1996). Blower (1951 1952) mentioned epidermal glands in Lithobiomorpha and Geophilomorpha, located especially in those regions of the body where the animals come into contact with solids of the environment. The glands appear to secrete lipid materials which pass onto and across the surface of the cuticle to form a superficial layer, impregnating the exocuticle. Data based on some Lithobiomorphs are available, which point to the presence of a sex-specific coxal pheromone (Littlewood & Blower 1987). Such pheromones are thought to be produced exclusively by epidermal exocrine glands situated in the vicinity of the coxal organs (Rosenberg 1994).

Although the precise function of interommatidial exocrine glands in *S. coleoprata* and in *L. forficatus* is still obscure, it seems likely that these glands produce anti-fungal or anti-bacterial substances that spread across the corneal surface and thus preserve clarity of the cornea. Bennet & Manton (1963) observed that epimorphic centipedes readily become infested with the resting stages of tyroglyphid mites. Such infestations have not occurred on *Lithobius* or *Scutigera*. It could be possible that the secretion of the interommatidial glands prevents attachment of ectoparasites on the ommatidial cornea. But as long as the composition of the secretion product of the interommatidial glands is not known, a functional explanation for the presence or absence of these glands, hitherto only found in Scutigermorpha, Lithobiomorpha, possibly in an amphipod (Meyer-Rochow *et al.* 1991), and in a single archaean species (Eisenbeis & Wichard 1985), appears speculative. We hope that our results and conclusions will lead to a renewed interest in chilopod vision in general and interommatidial exocrine glands in particular.

### ACKNOWLEDGEMENTS:

For their considerable support we are grateful to Prof. Dr Ludwig Jonas and his employees working at the Electron Microscopic Centre of the Medical Faculty of the University of Rostock. Furthermore, we want to thank Prof. Dr Ragnar Kinzelbach (University of Rostock) and Dr Stefan Richter (Humboldt University of Berlin) for correcting our manuscript and giving numerous fruitful contributions to the discussion. We thank Dr Greg Edgecombe (Centre for Evolutionary Research, Australian Museum, Sydney) for his investigation of the ommatidial ocelli of *Australobius scabrior* and *Craterostigma tasmanius*.

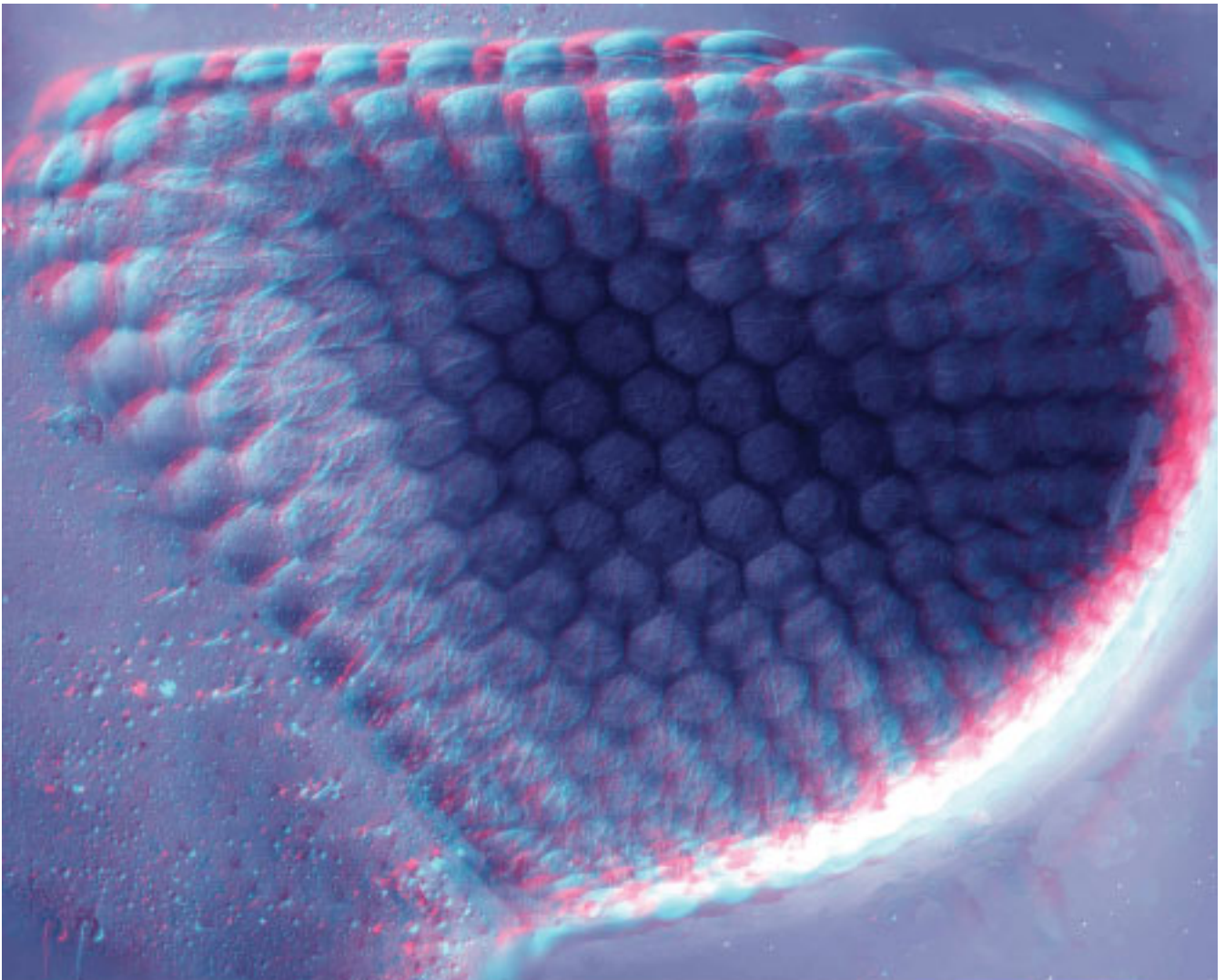
## REFERENCES

- ATTEMS, K. 1926. Chilopoda. *In*: Kükenthal, W. & Krumbach, K eds, *Handbuch der Zoologie*, **4** (Myriapoda). Berlin: Walter de Gruyter pp. 239–402.
- AX, P. 1999. *Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag pp. 216–229.
- BÄHR, R. 1971. Die Ultrastruktur der Photorezeptoren von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda, Lithobiidae). *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **116**: 79–93.
- BENNETT, D. S. & MANTON, S. M. 1963. Arthropod segmental organs and malpighian tubules, with particular reference to their function in the Chilopoda. *Annals and Magazine of Natural History (Ser. 13)* **5**: 545–556
- BLOWER, J. G. 1951. A comparative study of the chilopod and diplopod cuticle. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **92**: 141–161.
- 1952. Epidermal glands in centipedes. *Nature (London)* **170**: 166–167.
- BORUCKI, H. 1996. Evolution und Phylogenetisches System der Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF)* **35**: 95–226.
- BRADÉ-BIRKS, H. K. & BRADÉ-BIRKS, S. G. 1920. Notes on Chilopoda XX. Luminous Chilopoda, with special reference to *Geophilus carpophagus*, Leach. *The Annals and Magazine of Natural History (9. Ser.)* **5**: 1–30.
- DOHLE, W. 1985. Phylogenetic pathway in Chilopoda. *Bijdragen tot de Dierkunde* **55** (1): 55–66.
- 1998. Myriapod-insect relationships as opposed to an insect-crustacean sister group relationship. *In*: Fortey, R. A. & Thomas, R. H., eds, *Arthropod relationships*. Systematics Association Special Volume Series 55. London: Chapman & Hall pp. 305–315.
- EDGECOMBE, G. D. & GIRIBET, G. 2002. Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda. *In*: Llorente Bousquets, J. & Morrone, J. J., eds, *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su Conocimiento*, Vol. III. México: Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México pp. 143–168.
- EDGECOMBE, G. D., GIRIBET, G. & WHEELER, W. C. 1999. Phylogeny of Chilopoda: combining 18S and 28S rRNA sequences and morphology. *In*: Melic, A., De Haro, J. J., Mendez, M. & Ribeira, I. eds, *Evolución y Filogenia de Arthropoda*. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* **26**: 293–331.
- EISENBEIS, G. & WICHARD, W. 1985. *Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag pp. 1–434.
- FAHLANDER, K. 1938. Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoda. *Zoologische Bidrag Från Uppsala* **17**: 1–148.
- FUHRMANN, H. 1922. Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Tracheaten. I. Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* **119**: 1–52.
- GIRIBET, G., CARRANZA, S., RIUTORT, M., BAGUNA, J. & RIBERA, C. 1999. Internal phylogeny of the Chilopoda (Myriapoda, Arthropoda) using complete 18S rDNA and partial 28S rDNA sequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Biological Sciences)* **354**: 215–222.
- GRENACHER, H. 1880. Über die Augen einiger Myriapoden. Zugleich eine Entgegnung an V. Graber. *Archiv für Mikroskopische Anatomie* **18**: 415–467.
- HILKEN, G., BROCKMANN, C. & ROSENBERG, J. (2003). The maxillary organ gland: Description of a new head gland in *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda, Notostigmophora). *African Invertebrates* **44** (1): 175–184.
- HOPKIN, S. P. & ANGER, H. S. 1992. On the structure and function of the glue-secreting glands of *Henia vesuviana* (Newport, 1845) (Chilopoda, Geophilomorpha). *In*: Meyer, E., Thaler, K. & Schedl, W. eds, *Advances in Myriapodology, Proceedings of the 8th International Congress of Myriapodology*. *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins zu Innsbruck* **10** (Suppl.): 71–80.
- HOPKIN, S. P., GAYWOOD, J. F. V., VINCENT & MAYES-HARRIS, E. L. V. 1990. Defensive secretion of proteinaceous glues by *Henia (Chaetechelyne) vesuviana* (Newport) (Chilopoda, Geophilomorpha). *In*: Minelli, A. ed., *Proceedings of the 7th International Congress of Myriapodology*. Leiden: Brill pp. 175–181.
- JONES, T. H., CONNER, W. E., MEINWALD, J., EISNER, H. E. & EISNER, T. 1976. Benzoyl cyanide and mandelonitrile in the cyanogenetic secretion of a centipede. *Journal of Chemical Ecology* **2**: 421–429.
- KARNOVSKY, M. J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology* **27**: 137–138.
- KEIL, T. 1975. Die Antennensinnes- und Hautdrüsenorgane von *Lithobius forficatus* L. Eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung. Dissertation FB 23, FU-Berlin, pp. 1–61.
- 1976. Sinnesorgane auf den Antennen von *Lithobius forficatus* L. (Myriapoda, Chilopoda). 1. Die Funktionsmorphologie der Sensilla trichoidea. *Zoomorphologie* **84**: 77–102.

- KOCH, A. 1927. Studien an leuchtenden Tieren: I. Das Leuchten der Myriapoden. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* **8**: 241–270.
- LITTLEWOOD, P. M. H. & BLOWER, J. G. 1987. The chemosensory behaviour of *Lithobius forficatus*. 1. Evidence for a pheromone released by the coxal organs (Myriapoda: Chilopoda). *Journal of Zoology* **211**: 65–82.
- MÜLLER, C. H. G., ROSENBERG, J., RICHTER, S. & MEYER-ROCHOW, B. 2003. The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural re-investigation, which adds support to the “Mandibulata concept”. *Zoomorphology* (in press).
- MEYER-ROCHOW, V.B., STEPHAN, H. & MORO, S. D. 1991. Morphological and anatomical observations on the hairy eyes of males and females of the marine amphipod *Dulichia porrecta* (Crustacea: Amphipoda). *Bolletino di Zoologia* **58**: 59–69.
- NOIROT, C. & QUENNEDY, A. 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Annual Review of Entomology* **19**: 61–80.
- PAULUS, H. F. 1986. Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten – ein Modell für die Entstehung und die Ableitung der ocellären Lateralaugen der Myriapoda von Fazettenaugen. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung Systematik)* **113**: 353–371.
- 2000. Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **38**: 189–208.
- QUENNEDY, A. 1998. Insect epidermal gland cells: Ultrastructure and morphogenesis. In: Harrison, F. W. & Rice, M. E., eds, *Microscopic anatomy of invertebrates*, **11A**: Insecta. New York: Wiley-Liss pp. 177–207.
- ROSENBERG, J. 1985. Untersuchungen zur feinstrukturellen Organisation und Funktion der Coxal- und Analorgane bei Chilopoden. *Bijdragen tot de Dierkunde* **55**: 337–344.
- 1994. Fine structure of epidermal glands in vicinity to the coxal organs of *Lithobius forficatus* (Chilopoda). *Acta Biologica Benrodis* **6**: 37–47.
- ROSENBERG, J. & GREVEN, H. 1996. Coxal organs of Chilopoda: The exocrine glands in *Lithobius forficatus*. In: Geoffroy, J. J., Mauries, J.-P. & Nguyen Duy-Jacquemin, M., eds, *Acta Myriapodologica; Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle* (Paris) **169**: 403–409.
- SCHILDKNECHT, H., MASCHWITZ, U. & KRAUSS, D. 1968. Blausäure im Wehrsekret des Erdläufers *Pachymerium ferrugineum*. XXXV. Mitteilung über Arthropoden-Abwehrstoffe. *Naturwissenschaften* **55**: 230.
- TICHY, H. 1973. Untersuchungen über die Feinstruktur des Tömösvaryschen Sinnesorgans von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda) und zur Frage seiner Funktion. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung Anatomie und Ontogenie der Tiere)* **91**: 93–139.
- TURCATO, A. & MINELLI, A. 1990. Fine structure of the ventral glands of *Pleurogeophilus mediterraneus* (Meinert) (Chilopoda, Geophilomorpha). In: Minelli, A., ed., *Proceedings of the 7th International Congress of Myriapodology*. Leiden: Brill pp. 165–173.
- VERHOEFF, K. W. 1902–1925. Chilopoda. In: Bronn, H. G. ed., *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, Vol.5. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft pp. 1–725.
- WIRKNER, C. S. & PASS, G. 2002. The circulatory system in Chilopoda: functional morphology and phylogenetic aspects. *Acta Zoologica (Stockholm)* **83** (3): 193–202.



# Postembryonale Entwicklung der Lateralaugen der Chilopoda



Eigener Beitrag:  
Fragestellung (anteilig), Materialbeschaffung und -fixierung (anteilig),  
Auswertung (anteilig), Textverfassung (anteilig, ca. 30%)

Vla,b

## Eye development in Myriapoda: implications for arthropod phylogeny

Steffen Harzsch, Roland R. Melzer & Carsten H. G. Müller

Harzsch, S., Melzer, R. R. & Müller, C. H. G. 2006. Eye development in Myriapoda: implications for arthropod phylogeny. *Norw. J. Entomol.* 53, 187-190.

In order to gain new insights into eye formation in Myriapoda we examined the arrangement of proliferating cells in the developing eyes by *in vivo* labelling with the mitosis marker bromodeoxyuridine (BrdU) in three representatives of the Myriapoda, the diplopod *Archispirostreptus gigas* (Peters, 1855) and the two chilopods *Scolopendra oraniensis* Lucas, 1846 and *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758). Our results confirm earlier reports that had indicated that during eye growth in many Myriapoda new elements are added to the side of the eye field and elongate the rows of earlier generated optical units. This pattern of a "row-by-row" growth is clearly different from the "morphogenetic furrow" type of eye development in Hexapoda and Crustacea but closely resembles that in Xiphosura and Trilobita. We suggest that the trilobite, xiphosuran, and myriapod mechanism of eye growth represents the ancestral arthropod mode of visual system formation and hence, that the eyes of Myriapoda may not be secondarily reconstructed insect eyes.

*Steffen Harzsch (corresponding author), Universität Ulm, Fakultät für Naturwissenschaften, Abteilung Neurobiologie and Sektion Biosystematische Dokumentation, Albert-Einstein-Str. 11, D-89081 Ulm, German. E-mail: steffen.harzsch@uni-ulm.de*

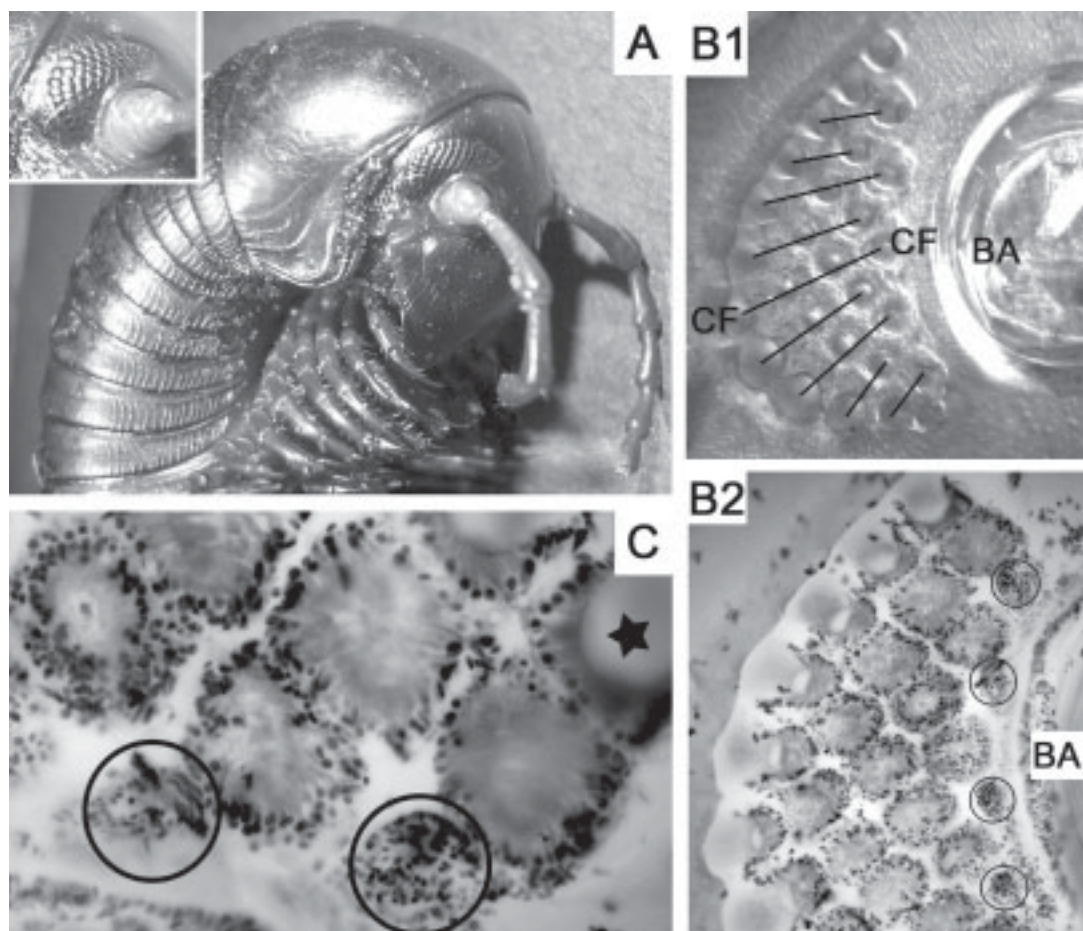
*Roland R. Melzer, Zoologische Staatssammlung, Münchenstr. 21, D-81247 München, Germany.*

*Carsten H.G. Müller, Universität Rostock, Institut für Biodiversität, Allgemeine und Systematische Zoologie, Universitätsplatz 2, D-18051 Rostock, Germany.*

### INTRODUCTION

In the discussion on the phylogenetic relationships of Arthropoda, structure and development of the lateral eyes have always played pivotal roles (e.g. Melzer et al. 1997, Müller et al. 2003, Harzsch 2006; see also contribution by Müller in this volume). The lateral eyes of Crustacea and Insecta consist of many single optical units, the ommatidia that are composed of a small, strictly determined and evolutionarily conserved set of cells. Contrary, the eyes of Myriapoda are fields of optical units, the lateral ocelli which are composed of up to several hundreds of cells. For many years these striking differences between the lateral eyes of Crustacea/Insecta *versus* Myriapoda

have puzzled evolutionary biologists (discussed in Müller et al. 2003, Harzsch et al. 2005) since the Myriapoda are traditionally considered to be closely related to the Insecta. The prevailing hypothesis to explain this paradox has been that the myriapod fields of lateral ocelli derive from insect compound eyes by disintegration of the latter into single ommatidia and subsequent fusion of several ommatidia to form multicellular ocelli. Harzsch et al. (2005) recently challenged this hypothesis and instead suggested an evolutionary scenario that followed the opposite direction. They proposed the multicellular eye subunits of Chelicerata/Xiphosura with their high and variable cell number to be plesiomorphic for the Euarthropoda. Some taxa of Progoneata and



**Figure 1** **A:** An adult specimen of the diplopod *Archispirostreptus gigas* (Peters, 1855). **B1, 2:** An eye field of a juvenile *A. gigas* with 35 ocellar ommatidia labelled with the proliferation marker bromodeoxyuridine (for orientation of the images compare with the adult specimen in **A**; B1 - Normarski interference contrast; B2 - bright field illumination). Abbreviation: BA - base of the antenna. **C:** Higher magnification from B. Circles identify the protoommatidia which are being added to the side of the eye field. Asterisks identify an ommatidium at the side of the eye field which is slightly tilted thus provides a side view.

Chilopoda (genera *Scutigera*, *Polyxenus*) have reduced the number of cells of which each eye subunit is composed and some cell types occur in constant numbers. In the new model of Harzsch et al. (2005) they represent an intermediate on the pathway towards the Tetraconata in which the eye subunits have a fixed architecture with a relatively low, constant cell number.

## RESULTS AND DISCUSSION

Despite an extensive body of literature on eye structure, the mechanisms of eyes growth have not yet been explored systematically across the Euarthropoda. Concerning eye formation in Myriapoda, one would expect that some residual evidence of the evolutionary pathway suggested by the prevailing hypothesis on eye evolution in this



group should be betrayed by the developmental program by which the generation of the eyes in recent Myriapoda is governed. However, such evidence is lacking so far.

Therefore, we analysed the formation of new visual units and their integration into the eyes in four representatives of the Myriapoda and compared these mechanisms with those in other Arthropoda representing different types of eye architecture in order to gain new insights into the evolutionary relationship of myriapod eyes with respect to the competing scenarios (Harzsch et al., 2006a).

Specifically, we mapped the pattern in which new visual units are added to the existing eye field in the diplopod *Cylindroiulus truncorum* (Silvestri, 1896). Furthermore, the arrangement of proliferating cells in the developing eyes was monitored by *in vivo* labelling with the mitosis marker bromodeoxyuridine (BrdU) in the diplopod *Archispirostreptus gigas* (Peters, 1855) and the two chilopods *Scolopendra oraniensis* Lucas, 1846 and *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758). As an example for our studies, Figure 1B shows an eye field of a juvenile *A. gigas* with 35 ocellar ommatidia labelled with the proliferation marker bromodeoxyuridine (BrdU; for orientation of images compare with the adult specimen in A). In B1 the specimen is viewed with Normarski interference contrast to show the surface of the eye field. The black lines connect the ocellar ommatidia of one file. The central file (CF) with four mature units is on both sides is flanked by a file composed of three mature ocellar ommatidia plus a protoommatidium (see circles in B2). B2 shows the same specimens as in B1 viewed with bright field illumination to show the BrdU labelled nuclei. Circles identify protoommatidia which appear as clusters of numerous black labelled nuclei. A new row of protoommatidia is added to the eye field from the side where the base of the antenna (BA) adjoins the eye. Furthermore, all existing units within the eye field are surrounded by a distinct rim of mitotic cells. Figure 1C is a higher magnification from B. Circles identify the protoommatidia which are being added to the side

of the eye field. The protoommatidia at this stage are clusters of mitotic nuclei all of which appear to be of a uniform size. Note the mitotic cells which surround the base of existing ocellar ommatidia and are located within the layer of retinula cells. Asterisks in Figure 1C identify an ommatidium at the side of the eye field which is slightly tilted thus provides a side view.

Our results confirm that, in accordance with previous reports on Diplopoda (Enghoff et al. 1993), during eye growth in many Myriapoda new elements are added to the side of the eye field and elongate the rows of earlier generated optical units. This pattern closely resembles that in horseshoe crabs (Xiphosura, Chelicerata; Harzsch et al. 2006b) and Trilobita. We conclude that the trilobite, xiphosuran, diplopod and chilopod mechanism of eye growth represents the ancestral arthropod mode of visual system formation which raises the possibility that the eyes of Diplopoda and Chilopoda may not be secondarily reconstructed insect eyes.

This study was supported by DFG grant HA 2540/6. S. H. is a Heisenberg fellow of the DFG.

## REFERENCES

- Enghoff H, Dohle W, Blower JG (1993) Anamorphosis in millipedes (Diplopoda) - the present state of knowledge with some developmental and phylogenetic considerations. *Zool. J. Linn. Soc.* 109: 103-234.
- Harzsch, S. 2006. Neurophylogeny: architecture of the nervous system and a fresh view on arthropod phylogeny. *Comp. Integr. Biol.* 46: 162-194; doi:10.1093/icb/icj011
- Harzsch, S., Müller, C.H.G, Wolf, H. 2005. From variable to constant cell numbers: cellular characteristics of the arthropod nervous system argue against a sister-group relationship of Chelicerata and "Myriapoda" but favour the Mandibulata concept. *Dev. Genes. Evol.* 215, 53 – 68.

- Harzsch, S., Melzer, R.R. & Müller, C.H.G. 2006a. Mechanisms of eye development and evolution of the arthropod visual system: the lateral eyes of Myriapoda are not modified insect ommatidia. *Org. Divers. Evol.*, in press
- Harzsch, S., Vilpoux, K., Blackburn, D.C., Platchetzki, D., Brown, N.L., Melzer, R., Battelle, B.A. 2006b. Development of the eyes and central visual pathway of the horseshoe crab *Limulus polyphemus* Linnaeus, 1758 (Chelicerata, Xiphosura). *Dev. Dyn.* 235: DOI 10.1002/dvdy.20866
- Melzer, R.R., Diersch, R., Nicastro, D., Smola, U. 1997. Compound eye evolution: highly conserved retinula and cone cell patterns indicate a common origin of the insect and crustacean ommatidium. *Naturwissenschaften* 84, 542-544
- Müller, C.H.G., Rosenberg, J., Richter, S., Meyer-Rochow, V.B. 2003. The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural re-investigation that adds support to the Mandibulata-concept. *Zoomorph.* 122, 191-209



## Mechanisms of eye development and evolution of the arthropod visual system: The lateral eyes of myriapoda are not modified insect ommatidia

Steffen Harzsch<sup>a,\*</sup>, Roland R. Melzer<sup>b</sup>, Carsten H.G. Müller<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Max Planck Institute for Chemical Ecology, Department of Evolutionary Neuroethology, Beutenberg Campus, Hans-Knöll-Str. 8, 07745 Jena, Germany

<sup>b</sup>Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstr. 21, 81247 München, Germany

<sup>c</sup>Allgemeine und Systematische Zoologie, Institut für Biowissenschaften, Universität Rostock, Universitätsplatz 2, 18051 Rostock, Germany

Received 28 September 2005; accepted 6 February 2006

### Abstract

The lateral eyes of Crustacea and Insecta consist of many single optical units, the ommatidia, that are composed of a small, strictly determined and evolutionarily conserved set of cells. In contrast, the eyes of Myriapoda (millipedes and centipedes) are fields of optical units, the lateral ocelli, each of which is composed of up to several hundreds of cells. For many years these striking differences between the lateral eyes of Crustacea/Insecta versus Myriapoda have puzzled evolutionary biologists, as the Myriapoda are traditionally considered to be closely related to the Insecta. The prevailing hypothesis to explain this paradox has been that the myriapod fields of lateral ocelli derive from insect compound eyes by disintegration of the latter into single ommatidia and subsequent fusion of several ommatidia to form multicellular ocelli. To provide a fresh view on this problem, we counted and mapped the arrangement of ocelli during postembryonic development of a diplopod. Furthermore, the arrangement of proliferating cells in the eyes of another diplopod and two chilopods was monitored by labelling with the mitosis marker bromodeoxyuridine. Our results confirm that during eye growth in Myriapoda new elements are added to the side of the eye field, which extend the rows of earlier-generated optical units. This pattern closely resembles that in horseshoe crabs (Chelicerata) and Trilobita. We conclude that the trilobite, xiphosuran, diplopod and chilopod mechanism of eye growth represents the ancestral euarthropod mode of visual-system formation, which raises the possibility that the eyes of Diplopoda and Chilopoda may not be secondarily reconstructed insect eyes.

© 2006 Gesellschaft für Biologische Systematik. Published by Elsevier GmbH. All rights reserved.

**Keywords:** Bromodeoxyuridine; Eye growth; Ocelli; Phylogeny; Arthropoda; Tetraconata

### Introduction

In discussions about the phylogenetic relationships of Arthropoda, the structure (Paulus 1979, 2000; Spies 1981; Melzer et al. 1997a; Müller et al. 2003; Bitsch and Bitsch 2005) and development of the lateral eyes (Melzer

et al. 2000; Hafner and Tokarski 1998, 2001) and optic ganglia (Melzer et al. 1997b; Harzsch and Walossek 2001; Harzsch 2002; Wildt and Harzsch 2002; Sinkevitch et al. 2003; Strausfeld 2005) have always played pivotal roles. Despite this extensive body of literature, the mechanisms of eye growth have not yet been explored systematically across the Euarthropoda. In the present study, we therefore analysed the formation of new visual units and their integration into the eyes in

\*Corresponding author.

E-mail address: [sharzs@ice.mpg.de](mailto:sharzs@ice.mpg.de) (S. Harzsch).



four representatives of the Myriapoda and compared these mechanisms with those in other Euarthropoda representing different types of eye architecture.

*Limulus polyphemus* Linnaeus, 1758 is a representative of the Chelicerata, in which lateral eyes composed of several similar optical units, the ommatidia, are still present (reviewed by Fahrenbach 1975). Each ommatidium has a corneal lens and is composed of a variable number of more than 300 cells. Other Chelicerata have varying numbers of lateral single eyes that have been suggested as derived by modification from lateral faceted eyes (Paulus 1979; Schliwa and Fleissner 1980; Spreitzer and Melzer 2003). Most Progoneata and Chilopoda (Myriapoda) have lateral eyes composed of several similar subunits generally named lateral ocelli (that will be termed “ocellar ommatidia” in the following), but in many aspects the architecture of these subunits is different from that in *L. polyphemus* (Paulus 1979, 2000; Müller et al. 2003; Müller and Meyer-Rochow 2005). The ocellar ommatidia of most Diplopoda are composed of a high and varying number of contributing cells, their rhabdomeres are usually made up of more than 60 retinula cells (Spies 1981; Paulus 2000). All chilopod eyes have in common a dual-type retinula that is arranged in either two or numerous sometimes disintegrated horizontal layers (Bähr 1974; Paulus 1979; Müller et al. 2003; Müller and Meyer-Rochow 2006a,b; Müller and Rosenberg 2006).

Eye design in Scutigermorpha (Notostigmophora), which presumably are basal representatives of the Chilopoda (Edgecombe 2004; Edgecombe and Giribet 2004) in many respects is different from that in other Chilopoda (Bähr 1974; Paulus 1979). Scutigermorpha have ommatidia composed of between 39 and 46 cells, and a crystalline cone built by four or (rarely) five cone cells (Müller et al. 2003). The principal cell types in the eyes of Scutigermorpha, in particular the crystalline cone cells, can be homologised with those in Hexapoda and Crustacea (Müller et al. 2003). However, the ocellar ommatidia of pleurostigmophoran centipedes (including Lithobiomorpha and Scolopendromorpha) lack crystalline cones and other scutigermorph features such as interommatidial pigment cells and primary pigment cells. They may be encircled by external pigment cells (discussed in Paulus 2000; Müller and Meyer-Rochow 2006a,b; Müller and Rosenberg 2006). A survey of eye growth patterns in diplopods has been given in Enghoff et al. (1993), indicating a moult-related row growth.

The Insecta and Crustacea have compound eyes with many similarly structured ommatidia. However, contrary to the Chelicerata and Myriapoda, their optical units are composed of a small, strictly determined and evolutionarily conserved set of cells. Recent data suggest that many aspects of retinal pattern formation, ommatidial differentiation and optic stem cell proliferation are similar between representatives of Crustacea and Insecta

(Harzsch et al. 1999; Melzer et al. 2000; Hafner and Tokarski 1998, 2001; Harzsch and Walossek 2001; Harzsch 2002; Wildt and Harzsch 2002). Melzer et al. (2000), Paulus (2000), Dohle (2001) and Richter (2002) suggested that in the ground pattern of these two taxa each ommatidium is composed of a small, constant number of cells: two corneagenous cells, four crystalline cone cells, eight retinula cells, and several pigment cells. This fixed architecture is supposed to be a synapomorphy of a taxon formed comprising these two groups for which Dohle (2001) proposed the name “Tetraconata” in reference to the tetrapartite crystalline cone. We will therefore refer to the ommatidia of Crustacea and Hexapoda as “tetraconate ommatidia” in the following.

Paulus (1986, 2000) has suggested an evolutionary scenario to explain the relationships of these different eye types among the Euarthropoda. According to his model, compound eyes with ommatidia like those of recent Crustacea, Hexapoda or Scutigermorpha may represent the ancestral eye type of Mandibulata. From this plesiomorphic character state, the compound eyes disintegrated into single ommatidia. Then, by fusion of several ommatidia and/or increase of cell numbers in the ommatidia, multicellular ocelli (fusion stemmata) like those of Progoneata and Chilopoda emerged. Harzsch et al. (2005) recently challenged this hypothesis and instead suggested an evolutionary scenario following the opposite direction. They proposed the multicellular eye subunits of Chelicerata/Xiphosura with their high and variable cell number to be plesiomorphic for the Euarthropoda. Some taxa of Progoneata and Chilopoda (genera *Scutigera*, *Polyxenus*) have reduced the number of cells of which each eye subunit is composed, and some cell types occur in constant numbers. In the new model of Harzsch et al. (2005), these taxa represent an intermediate on the path towards the Tetraconata in which the eye subunits have a fixed architecture with a relatively low, constant cell number.

Despite the potential of developmental studies to add new aspects to this controversy, information on eye development is not available for the Chilopoda. However, in the Progoneata, eye growth has been analysed in correlation with growth of the animals (e.g. Vachon 1947; Saudray 1952; Sahli 1955; Peitsalmi and Pajunen 1991, 1992). For a long time, myriapodologists found it hard to determine the age and/or developmental stage of an individual diplopod when looking at the number or the way of accretion of new trunk diplosegments. Exploring diplopod eye development has shown that the actual number of moults can be determined by looking at the number of ocellus rows, as with each moult a new row of ocellar ommatidia or a single new ommatidium is added to the eye field laid down earlier in development (reviewed in Blower 1985; Hopkin and Read 1992; Enghoff et al. 1993). One would expect that some residual evidence of the evolutionary pathway

suggested by Paulus (1986) should be revealed by the developmental program by which the generation of the eyes in recent Myriapoda is governed. However, such evidence is lacking so far. In order to gain new insight into the evolutionary relationship of myriapod eyes with respect to the competing scenarios, the present study explores eye growth in four representatives of the Myriapoda: the two diplopods *Cylindroiulus truncorum* (Silvestri, 1896) and *Archispirostreptus gigas* (Peters, 1855), and the two chilopods *Scolopendra oraniensis* Lucas, 1846 and *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758). Specifically, we mapped the pattern in which new visual units are added to the existing eye field. Furthermore, the arrangement of proliferating cells in the developing eyes was monitored by in vivo labelling with the mitosis marker bromodeoxyuridine (BrdU) (Harzsch et al. 1999; Harzsch and Walossek 2001; Wildt and Harzsch 2002).

## Material and methods

### Animals

Juvenile and adult centipedes of the species *S. oraniensis* Lucas, 1846 (Chilopoda, Scolopendromorpha) and *S. coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda, Notostigmophora) were collected on the Balearic Island of Ibiza, Spain. Millipedes *A. gigas* (Peters, 1855) (Diplopoda, Spirostreptida, Spirostreptidae) were purchased from a commercial supplier (B.T.B.E., Born To Be Eaten, Schnürpflingen, Germany; <<http://www.btbe.de>>). Numerous individuals of *C. truncorum* (Silvestri, 1896) (Diplopoda, Julidae) representing various stages and moults were collected from a compost heap in the garden of the Zoological Institute in Munich, Germany. On 60 animals of this species, the number of ocellar ommatidia and the shape of the eye field were examined and/or photographed, either under a Wild stereo microscope or a Zeiss Axioplan photomicroscope with brightfield illumination.

### BrdU labelling

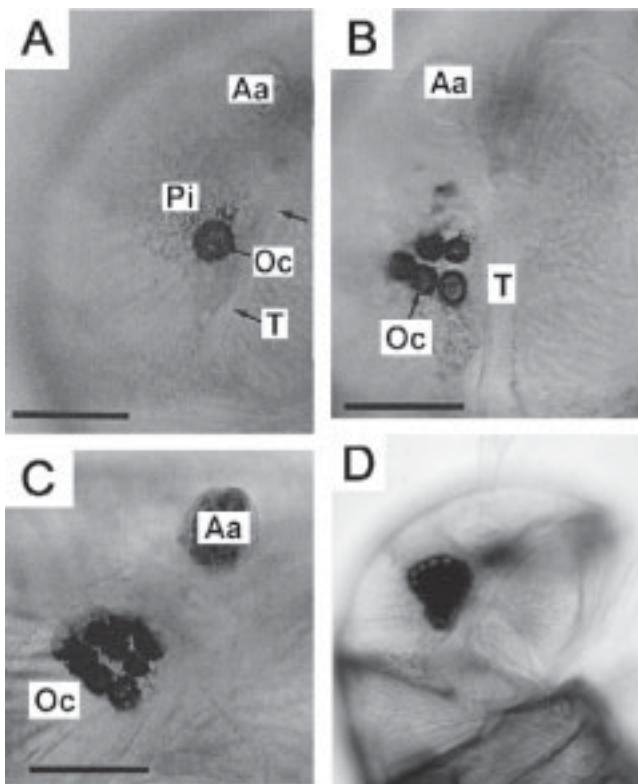
Proliferation of cells was monitored by in vivo labelling with the s-phase specific mitosis marker BrdU (Harzsch et al. 1999). Because we assumed eye growth to proceed rather slowly in the juvenile animals we provided several pulses of BrdU labelling reagent during a period of 2–3 months. On December 10th 2004, juvenile centipedes *S. oraniensis* and millipedes *A. gigas* were anaesthetized with CO<sub>2</sub>, subsequently cooled to 4 °C, then injected with 20 µl BrdU labelling reagent (Amersham, Cell Proliferation Kit RPN 20) using a 0.4 mm syringe. The animals received a second pulse of BrdU into the haemocoel on January 18th 2005. All

attempts at injecting centipedes *S. coleoptrata* resulted in the death of the specimens. On January 20th (for *S. coleoptrata*), January 25th (*A. gigas*), and March 3rd (*S. oraniensis*), respectively, the animals were anaesthetized with CO<sub>2</sub> and subsequently cooled to 4 °C. Their heads were cut off and incubated in BrdU diluted in locust ringer pH 6.8 (140 mM NaCl, 10 mM KCl, 2 mM CaCl<sub>2</sub>, 2 mM MgCl<sub>2</sub>, 5 mM NaHCO<sub>3</sub> and 5 mM NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>) to a concentration of 0.2 mg/ml for 12 h at 18 °C. Whole mounts of the dissected eyes were processed immunohistochemically as described by Harzsch et al. (1999). Briefly, specimens were fixed overnight in 4% paraformaldehyde, then washed in phosphate-buffered saline (pH 7.4). Incubating in commercial bleach for 60 s degraded the photopigment. Specimens were then incubated for 2.5 h in a primary anti-BrdU mouse (1:100, Amersham, Cell Proliferation Kit RPN 20), and afterwards for 1 h in a peroxidase-coupled goat anti-mouse secondary antibody (1:70). The enzyme label was visualized by reacting with diaminobenzidine and peroxide (Harzsch and Dawirs 1994). The whole mounts were dehydrated, mounted and viewed with a Zeiss Axioskop fitted with a CCD-1300B digital camera (Vosskühler GmbH). Digital images were processed with the Lucia 4.82 software package (Laboratory Imaging Ltd.) and Photoshop Elements (Adobe). Stacks of images taken from the same sample at different focal levels were either transformed into sharp 2D photomontages or into blue–green coded 3D reconstructions by the Lucia software.

## Results

### Mapping growth of the eye field in the diplopod *C. truncorum*

The lateral head capsule with the eye field was examined in 60 juvenile *C. truncorum* representing various developmental stages (Fig. 1). Fig. 2 summarizes counts of ocellar ommatidia and mappings of their arrangement, as well as the eye-field orientation. In this figure the specimens are arranged in ascending order according to the number of ocellar ommatidia (units) in their eye fields. In addition, the moult stage of the studied specimens is indicated according to Enghoff et al. (1993). Furthermore, the number of individuals (*n*) with each observed pattern is indicated. The eye fields of the 60 individuals examined were composed of 1–39 units that were arranged in 1–9 rows of ocellar ommatidia (RO, ‘rangée d’ocelles’). In those individuals with 3–7 RO, different unit numbers and arrangements were recorded. For example, the fourteen 7-RO specimens fell into four different classes with 25–28 ommatidia (Fig. 2). The eye fields of the 60 specimens screened fell into 17 different classes.

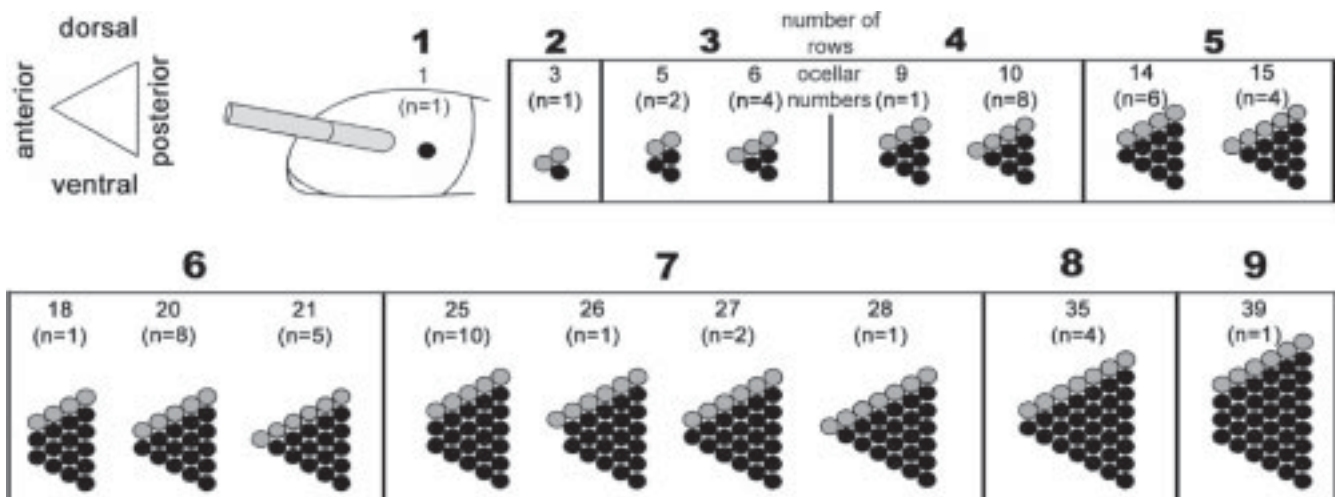


**Fig. 1.** Light micrographs of lateral head capsule with eye field of juvenile *Cyldroiulus truncorum* in various developmental stages, respectively, comprising one (A), five (B), and ten (C) ocellar ommatidia; (D) overview. Abbreviations: Aa = first antennal article, Oc = ocellus, Pi = pigmented area from which new ocelli develop, T = tentorium. Scale bars: 100 µm.

From our counts it is possible to gain insight into how the eye field grows. Correlated to the moults are waves of differentiation of new rows of ocelli, beginning with individuals that possess only a single ocellus. Successively, one finds 2 RO in the second stage, 3 RO in the third, and so on, until the maximum of 7 rows is attained at stage seven. The number of ocelli added within each row shows some individual variation that brings about different subtypes of the RO classes; e.g., in the 3RO eye fields one finds individuals with either 2 or 3 ocelli in the newest row, and in 4-RO eye fields the newest row is composed of either 3 or 4 ocelli (for details and the other RO classes see Fig. 2). One can conclude that in *C. truncorum* there is a moult-related regular accretion of new rows of ocelli at the antero-dorsal edge of the eye field, a feature that closely fits the pattern of eye growth in other diplopods (Enghoff et al. 1993). Furthermore, we observed that in the 1RO1 to 4RO individuals the oldest ocellar ommatidium, i.e., the single unit found in the 1-unit specimens, is slightly larger than the units that form later, and is located at the ventro-caudalmost tip of the eye field.

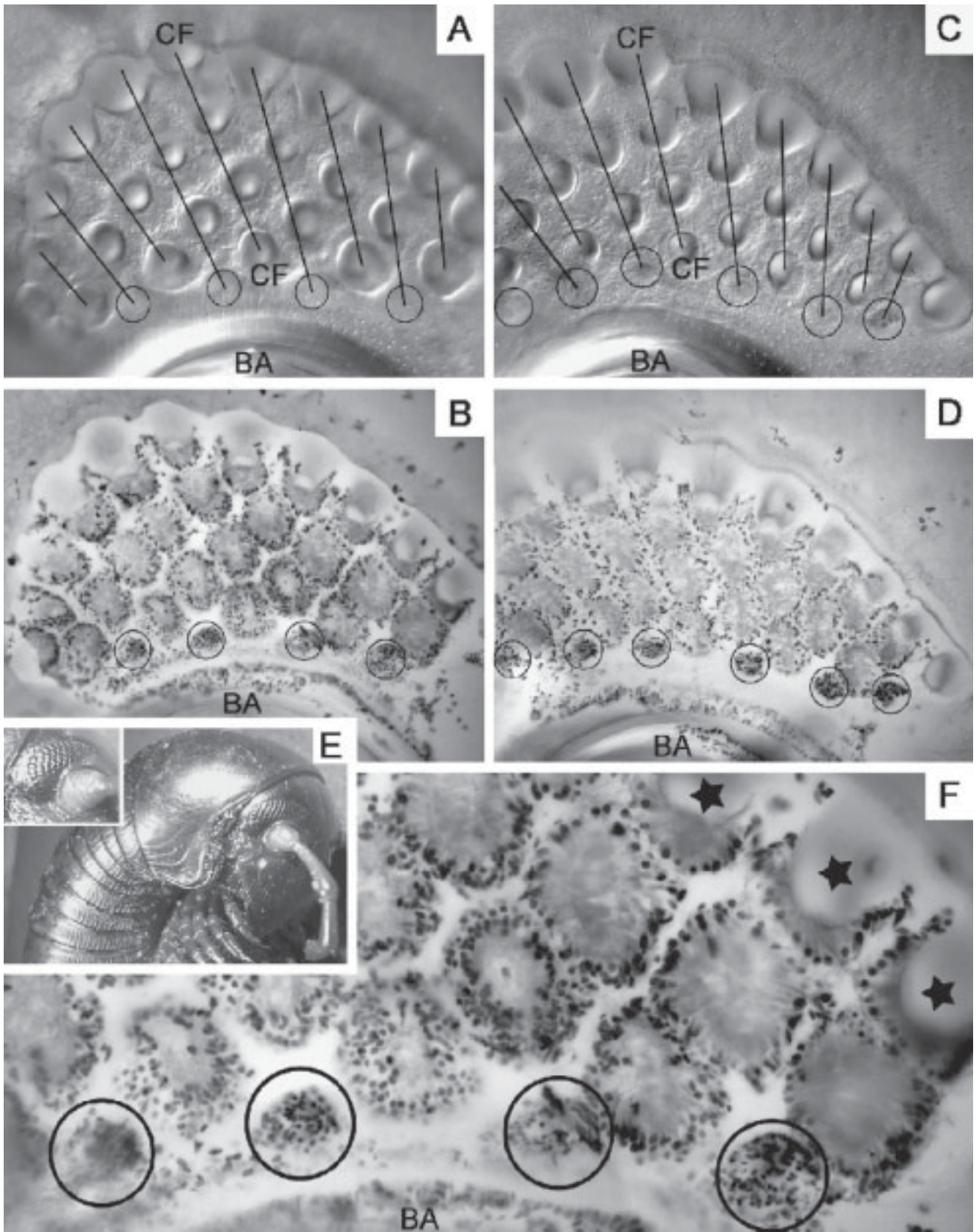
#### Analysis of eye growth in the diplopod *A. gigas* by BrdU labelling

In order to obtain additional insight into where the new cellular material of the new units that are added to the eye field is generated, we monitored neurogenesis applying the proliferation marker BrdU. Fig. 3 shows the eye fields of two exemplary juvenile *A. gigas* with 36 ocellar ommatidia (arranged in 8 rows, with row eight



**Fig. 2.** Summary of ocellar counts and mappings of their arrangement, and eye-field orientation in 60 juveniles of *Cyldroiulus truncorum* in various stages of development; specimens arranged in ascending order according to number of ocellar ommatidia (units) in eye fields;  $n$  = number of individuals with respective pattern; grey circles indicate units that are new compared to the previous pattern. Eye fields were composed of 1–39 units arranged in 1–9 ocellar rows (RO); observed unit numbers were 1, 3, 5, 6, 9, 10, 14, 15, 18, 20, 21, 25, 26, 27, 28, 35, and 39, so that eye fields fell into 17 classes. Moulting stage (1–9) for each RO type given according to Enghoff et al. (1993).





comprising the newly emerging units), viewed with Nomarski interference contrast (Figs. 3A and C) to show the surface of the eye field, and with brightfield illumination (Figs. 3B and D) to show the BrdU-labelled nuclei. An older animal is shown in Fig. 3E to provide the orientation for figures 3A–D. As in *C. truncorum*, in addition to being organized in 8 rows, the eye field at this stage can be viewed as comprising a central file with 4 mature ocellar ommatidia which on both sides is flanked by a file composed of 3 mature ocellar ommatidia but in addition a protommatidium (circle; black lines connect the units of one file). Towards the sides, next there is a file with 3 units, then a file with two units plus a protommatidium, etc. (note that in Figs. 3A–D not the complete eye fields are shown). With brightfield optics, the protommatidia appear as clusters of dozens of black-labelled nuclei (circles in Figs. 3B and D), which at a higher magnification all appear to be of a similar size (Fig. 3F). As in *C. truncorum*, the new row of protommatidia is added to the eye field from the side where the base of the antenna adjoins the eye. In addition to the protommatidia, BrdU labelling reveals that every mature ocellar ommatidium at its base is surrounded by a broad rim of mitotic nuclei, suggesting a persistent intercalary growth. Scanning the whole mounts at different focal planes and comparison with published information on the architecture of diplopod eyes (Paulus 1979; Spies 1981) revealed that this rim of labelled cells wraps around the base of the cornea laterally and proximally, suggesting these proliferating cells to be located within the layer of retinula cells. This is supported by analysis of ommatidia at the side of the eye field, which are slightly tilted, thus providing a side view (asterisks in Fig. 3F).

### BrdU labelling in the chilopod *S. oraniensis*

The lateral eyes of *S. oraniensis* consist of only 4 ocellar ommatidia on each side of the head (Figs. 4A and B; only 3 units shown in B). Each optical element is composed of a corneal lens formed by 230–2200 cells, 560–1020 distal and 70–130 proximal retinula cells, 150–250 sheath cells, as

well as numerous external pigment cells surrounding the entire eye cup (Müller and Meyer-Rochow 2006a). BrdU labelling in adult *S. oraniensis*, in which all 4 ocellar ommatidia are already present, revealed mitotic cells to be present within all parts of the unit, suggesting a persistent intercalary growth (Figs. 4C and D). The broad arrows in Fig. 4C mark spindle-shaped nuclei that closely resemble those of the corneagenous cells (Müller and Meyer-Rochow 2006a); the narrow arrows point to labelled nuclei belonging to the distalmost layers in the horizontally stacked system of distal retinula cells (note that the proximal and part of the distal rhabdom were torn off in this preparation). The narrow arrows in Fig. 4D point to mitotic nuclei located within the layer of the distal retinula cells that surrounds the distal rhabdom, an arrangement that resembles the localization of proliferating cells within the layer of retinula cells in the diplopod *A. gigas* as outlined above. Proliferating cells are also present in the layer of proximal retinula cells (data not shown).

### BrdU labelling in the chilopod *S. coleoptrata*

In contrast to diplopod eyes, all ommatidia in the lateral eye of *S. coleoptrata* are of fairly similar size (Fig. 4E). These ommatidia are composed of a fixed cell array that shows little variation in numbers (Müller et al. 2003). BrdU labelling reveals that the growing eyes are entirely surrounded by a zone of mitotic cells (Figs. 4F–H). This proliferation zone is located laterally along the circumference of the eye and is the site where new optical units are generated. Analysing this proliferation zone with 3D images revealed that the proliferating cells seem to be clustered in a pattern that prefigures the outline of the protommatidia (Fig. 4H). Few or no labelled profiles were observed in the middle of the eye field where mature ommatidia are located.

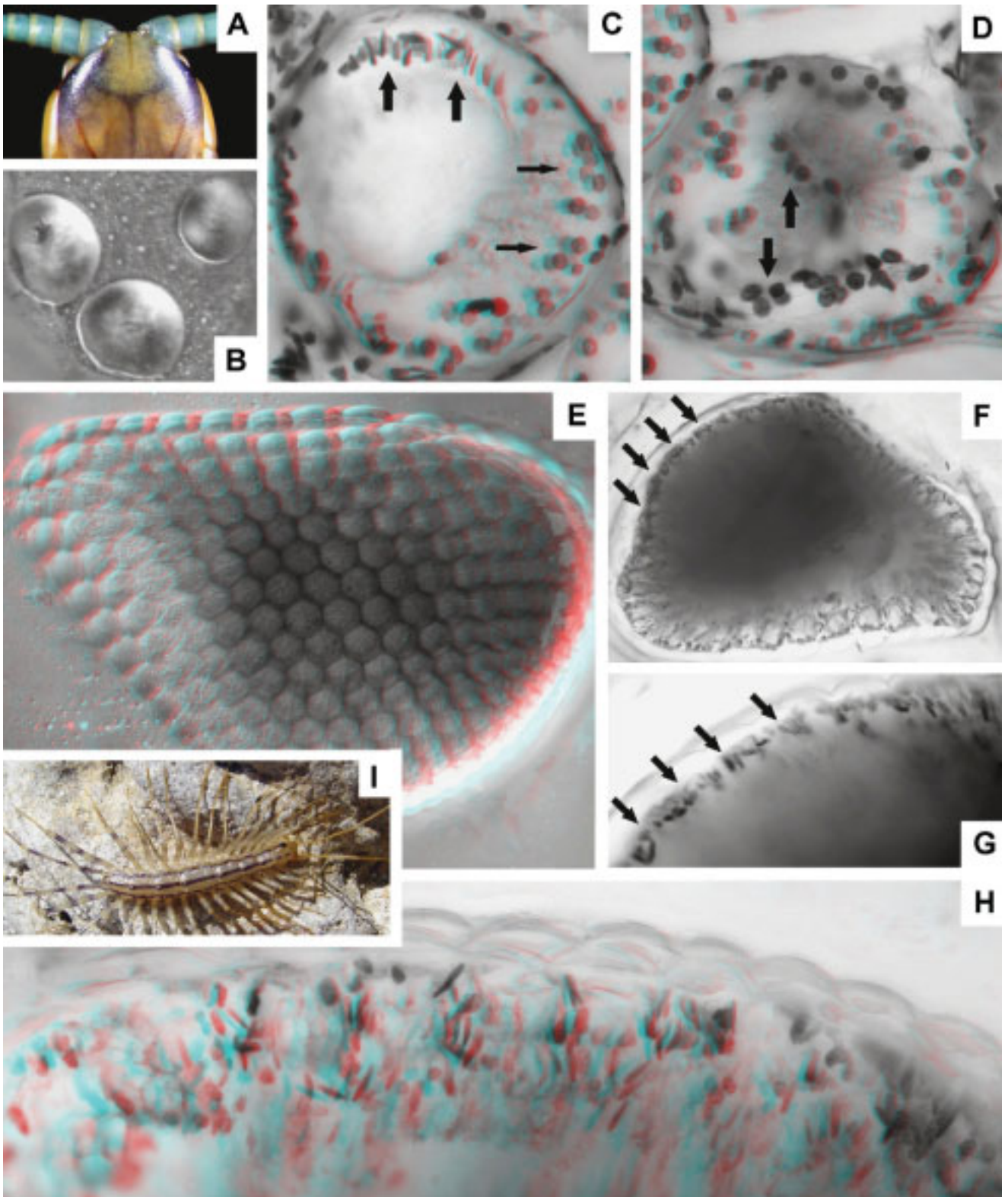
## Discussion

Growth of the lateral eyes in Diplopoda is similar to Xiphosura and Trilobita, and represents the plesio-

---

**Fig. 3.** Two examples of juvenile eye fields in the diplopod *Archispirostreptus gigas*, with 35 units labelled with the proliferation marker bromodeoxyuridine (BrdU); for orientation of images compare to adult specimen in Fig. E; BA = base of antenna. (A) and (C) Two different specimens viewed with Nomarski interference contrast, showing parts of surface of eye field (montages from stacks of 10 focal planes each); black lines connect ocellar ommatidia of one file; central file (CF) with four mature units flanked on both sides by a file composed of three mature ocellar ommatidia plus a protommatidium (circle; for further explanation see text). (B) and (D) Specimens as in (A) and (C) viewed with brightfield illumination (montages from stacks of 10 focal planes each), showing BrdU-labelled nuclei; circles identify protommatidia which appear as clusters of numerous black labelled nuclei; in both specimens, a new row of protommatidia added to eye field from side where base of antenna adjoins eye; furthermore, all existing units within eye field surrounded by distinct rim of mitotic cells. (F) Higher magnification of (B) (montage compiled from stack of 5 focal planes); circles identify row of protommatidia being added to side of eye field; at this stage, protommatidia are clusters of mitotic nuclei all of which appear to be of uniform size; note mitotic cells which surround base of existing ocellar ommatidia and are located within layer of retinula cells; asterisks identify ommatidia at side of eye field that are slightly tilted, thus providing a side view.







morphic euarthropod condition. It has been established firmly that during growth of the eyes of Trilobita new elements were formed in a generative zone that was arranged along the eye margin (Zhang and Clarkson 1990; Clarkson and Zhang 1991). From this generative zone, new lenses were added to the growing eye (Fig. 5A). For the xiphosuran *Limulus polyphemus* (Chelicerata) it has been suggested that the eyes grow by the addition of new elements at the anterior margin (Meadors et al. 2001; Smith et al. 2002). Confirmation for these data comes from recent BrdU labelling experiments in juvenile *L. polyphemus* (Figs. 5B and C; Harzsch et al. 2006). The pattern of eye growth in Diplopoda reported on here closely corresponds to that known from other diplopods in that new elements are added to the side of the eye field from an anteriorly/dorsally located proliferation zone, thus elongating the rows of earlier-generated optical units (Blower 1985; Peitsalmi and Pajunen 1991, 1992; Hopkin and Read 1992; Enghoff et al. 1993). Because this ‘row-by-row’ growth in Diplopoda closely corresponds to Xiphosura and Trilobita (Zhang and Clarkson 1990; Clarkson and Zhang 1991; Meadors et al. 2001; Smith et al. 2002), we propose that this mechanism represents the plesiomorphic state in the euarthropod ground pattern of how the visual system is generated. The gradient of the stage of differentiation of ocellar ommatidia within a single new row we observed needs further examination.

This suggestion is important with regard to the competing scenarios concerning the evolutionary relationship of myriapod and insect eyes. According to the hypothesis of Paulus (1979, 1986, 2000), myriapod eyes are secondarily reconstructed insect eyes derived by distinct evolutionary modifications: insect compound eyes disintegrated into single ommatidia which then fused again to form the myriapod multicellular ocelli. Our data do not provide evidence in favour of this scenario, but rather suggest that the Diplopoda share the ancestral mechanism of eye growth as is present in other Euarthropoda. This raises the possibility that the eyes of Diplopoda may not be modified insect eyes.

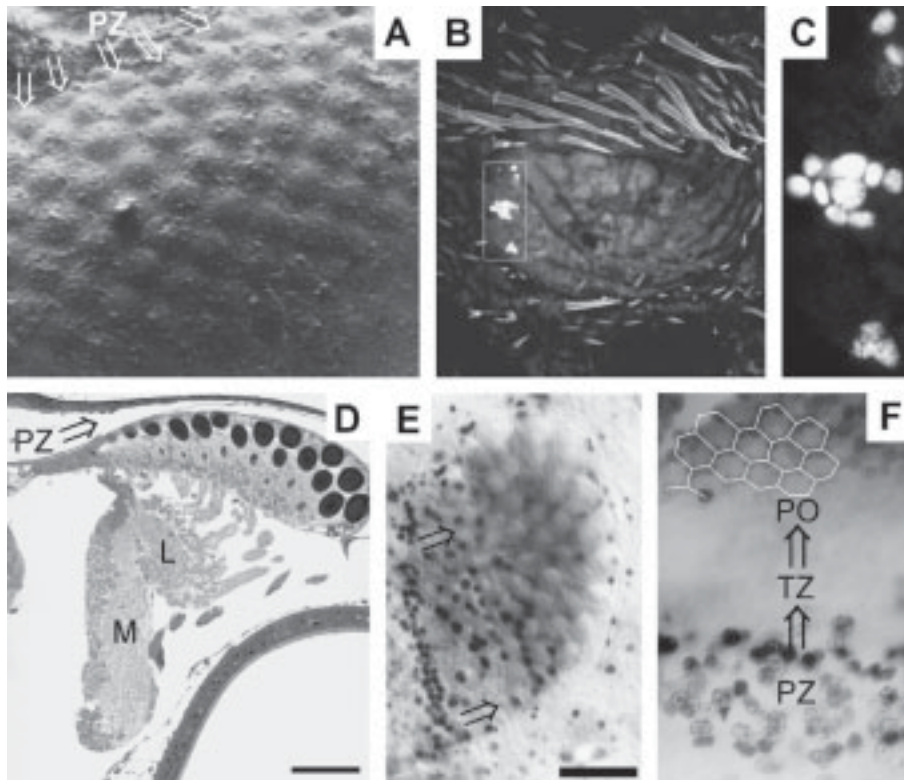
### Eye growth in pleurostigmophoran Chilopoda

The eyes of the scolopendromorph *S. oraniensis* that we examined comprise only four ocellar ommatidia, a fact that has been interpreted by many authors as a derived character state for the Chilopoda. This notion was based either on the assumption of scutigermorph eyes to be ‘pseudo-faceted’ and hence containing ommatidia not homologous with those of the mandibulate type (Paulus 1979, 2000; Spies 1981) or, most recently, on the suggestion of scutigermorph ommatidia as being plesiomorphic with respect to the Pleurostigmophora (Paulus 1979; Bitsch and Bitsch 2005; Müller and Meyer-Rochow 2006a,b; Müller and Rosenberg 2006). Our BrdU experiments suggest that there is a persistent proliferation within all major cell types of which the ocellar ommatidia are composed (intercalary growth), the corneagenous cells and the distal and proximal retinula cells. We assume that growth of the single ocellar ommatidia takes place during a long postembryonic period and perhaps persists as long as the animals grow and moult. In this respect, the intercalary eye growth in *S. oraniensis* resembles the continuing growth of the single ocellar ommatidia that we observed in the diplopod *S. gigas*. For the lithobiomorph *Lithobius forficatus*, with a larger eye field than in *S. oraniensis*, there is tentative evidence that new ocellar ommatidia are also generated in consecutive rows and in addition show an intercalary growth during subsequent moults (Andersson 1976). Furthermore, the number of cells contributing to a lithobiomorph ommatidium is not fixed (discussed in Harzsch et al. 2005) and always above the scutigermorph level (e.g., 36–400 retinula cells in *Lithobius*; Müller and Rosenberg 2006). We therefore propose that a persistent ontogenetic increase in cell numbers of the ocellar ommatidia is another character in the euarthropod ground pattern.

### Eye development in notostigmophoran Chilopoda and Tetracoelata

In Crustacea, the formation of new ommatidia has been examined by classical histology (Melzer et al. 2000;

**Fig. 4.** Bromodeoxyuridine (BrdU)-labelled eye structures in chilopods *Scolopendra oraniensis* (A)–(D) and *Scutigera coleoptrata* (E)–(H); (I) Adult specimen of *S. coleoptrata*. (A) Lateral eyes of adult, dorsal view. (B) Surface view with Normarski optics (montage from stack of 12 focal planes), showing three of the four ocellar ommatidia of which the eye consists. (C) Ocellar ommatidium (colour-coded 3D montage from stack of 15 focal planes; for viewing, use red–blue glasses); eye viewed from inside of head, proximal and part of distal rhabdom torn off; broad arrows mark spindle-shaped nuclei of developing corneagenous cells, narrow arrows point to mitotic nuclei located within layer of distal retinula cells that surrounds distal rhabdom. (D) Ocellar ommatidium next to the one in (C) (colour-coded 3D montage); arrows point to mitotic nuclei located within layer of distal retinula cells that surrounds distal rhabdom. (E) Lateral eye, surface view (colour-coded 3D montage from stack of 18 focal planes; for viewing use red–blue glasses); all ommatidia of fairly similar size. (F) and (G) Growing eye (photo montages) entirely surrounded by zone of mitotic cells located laterally along circumference of eye. (H) Proliferation zone viewed from inside of eye (colour-coded 3D montage from stack of 10 focal planes; for viewing use red–blue glasses); proliferating cells seem clustered in pattern prefiguring outline of protommatidia.



**Fig. 5.** (A) Lateral eye of juvenile trilobite, *Paladin eichwaldi shunnerensis* (modified from Clarkson and Zhang 1991); new elements are formed in proliferation zone (PZ) arranged along dorsal margin of eye, and new small lenses (arrows) added to growing eye. (B) and (C) Mitotic cells in developing eyes of a juvenile horseshoe crab, *Limulus polyphemus* (Chelicerata, Xiphosura), labelled with s-phase specific proliferation marker bromodeoxyuridin (BrdU; modified from Harzsch et al. (2006)); three clusters of labelled cells (boxed in B, enlarged in C) label site where new elements are formed which are then added to anterior side of growing eye. (D) Frontal section of visual system in advanced metanauplius of dinosaur shrimp, *Triops longicaudatus* (Crustacea, Branchiopoda); arrow indicates direction in which new tetraconate ommatidia are added to medial rim of developing eye; L = lamina ganglionaris, M = medulla externa; scale bar = 60  $\mu\text{m}$  (modified from Harzsch and Walossek 2001). (E) Dorsal view of metanaupliar visual system in *Triops cancriformis* after 4 h incubation in proliferation marker BrdU and subsequent immunohistochemical detection; new cellular material is generated by proliferation zone (black labelled cells) and pushed towards rim of developing eye; scale bar = 30  $\mu\text{m}$  (modified from Harzsch and Walossek 2001). (F) Mitotic cells in developing visual system of American lobster, *Homarus americanus* (Crustacea, Malacostraca), at 25% of embryonic development (4 h incubation in BrdU); new cellular material is generated in proliferation zone (PZ; black-labelled cells), in transition zone (TZ) it differentiates into protoommatidia (PO; labelled by network of white lines; colouration of these cells is from their own pigmentation) which are added to rim of developing eye (modified from Harzsch et al. 1999).

Hafner and Tokarski 1998, 2001) as well as by BrdU incorporation (Harzsch et al. 1999; Harzsch and Walossek 2001; Wildt and Harzsch 2002). In accordance with the principle described for the other euarthropod taxa, the cellular material that will form the new eye elements is generated in a proliferation zone along the rim of the developing eye (Fig. 5E). One difference is that this proliferation zone has the shape of a continuous band rather than that of a row of distinct mitotic clusters that mark the location of protommatidia, as shown for the Diplopoda. In Crustacea, the new protommatidia differentiate within the transition zone next to the proliferation zone (Fig. 5F) and are added to the side of the retina (Harzsch et al. 1999; Melzer et al. 2000; Hafner and Tokarski 1998, 2001; Harzsch

and Walossek 2001; Wildt and Harzsch 2002). The mechanisms of eye development in *Drosophila melanogaster* from an imaginal disc probably do not represent the plesiomorphic condition within the Hexapoda, due to the highly derived holometabolous developmental cycle of this species (discussed in Harzsch et al. 1999, Friedrich and Benzer 2000; Friedrich 2003). More information can be drawn from comparing eye formation in Crustacea and other Euarthropoda to holometabolous insects with external eye imaginal discs (Friedrich et al. 1996) and to hemimetabolous insects such as locusts and grasshoppers (Friedrich and Benzer 2000; Friedrich 2003) in which eye growth is strikingly similar to the crustacean visual system: new cells proliferate at the rim of the developing retina and aggregate

to form protommatidia which are added to the eye field (discussed in great detail by Hafner and Tokarski 1998, 2001; Harzsch et al. 1999; Harzsch and Walossek (2001; Friedrich and Benzer 2000; Friedrich 2003).

As the present BrdU experiments reveal, eye development in the scutigermorph chilopod *S. coleoptrata*, in particular the location of the growth zone, closely resembles the pattern in Tetraconata. This is in good accordance with the structural similarities of scutigermorph and tetraconate ommatidia, specifically the presence of a four cone cells (Müller et al. 2003). Hence, we can now draw a direct evolutionary line from the proliferation zone in Trilobita, Xiphosura and Diplopoda (generation of ocellar ommatidia) to the proliferation zone in Scutigermorpha, Insecta and Crustacea (generation of tetraconate ommatidia). Whereas the eyes of Scutigermorpha were previously considered as secondarily reconstructed (Paulus 2000; see also review by Bitsch and Bitsch 2005), we take this developmental evidence as supporting the view held by Müller et al. (2003), that their eyes are true compound eyes and closely related to the eyes of Insecta and Crustacea. The fact that eye growth in Tetraconata and Scutigermorpha conforms to a common pattern contradicts the traditional hypothesis (reviewed by Bitsch and Bitsch 2005) that the eyes of Scutigermorpha are derived by modification from insect eyes.

### Evolution of eye design within the Mandibulata

The similarities in eye development and structure between Scutigermorpha and Tetraconata have a distinct impact on our understanding of eye evolution in Mandibulata. The Scutigermorpha are traditionally considered as the most basal chilopod taxon, and as the sister group to the Pleurostigmophora which comprise more derived groups such as the Lithobiomorpha and Scolopendromorpha. This assumed sister-group relationship has been confirmed by recent cladistic analyses combining morphological and molecular data (Edgecombe 2004; Edgecombe and Giribet 2004; Giribet and Edgecombe 2006). If we accept this phylogenetic concept, there are two main lines of explaining the evolution of eye design in the ancestral lineage of the Mandibulata:

(1) Our preferred hypothesis is that the tetraconate ommatidium of Scutigermorpha, with a constancy of many but not yet all cell types, not only represents the ancestral type for the Chilopoda, but also closely resembles the ancestral eye in the ground pattern of Mandibulata. In the Diplopoda and the pleurostigmophoran Chilopoda the developmental program then switched back to the plesiomorphic mode of generating ocellar ommatidia, a phenomenon called cryptotypism or “switchback evolution” (Oakley

2003). Hence, the eyes of the Lithobiomorpha and Scolopendromorpha are strongly modified ommatidia of the scutigermorph type. In this scenario, the full constancy of retinal cell numbers (as opposed to not yet fully fixed cell numbers) has to be added to the list of autapomorphies defining the Tetraconata (Crustacea + Hexapoda).

(2) Alternatively, the constant development of a fixed set of cells composing an ommatidium (two corneagenous cells, four crystalline cone cells and eight retinula cells) already is part of the ground pattern of Mandibulata. This character is thus retained in the ommatidia of crustaceans and insects as symplesiomorphies. In this scenario, the varying numbers of the interommatidial pigment cells, corneagenous cells and distal retinula cells in scutigermorph ommatidia (Müller et al. 2003) would result from an intermediate cryptotypism. The intercalary growth of ocellar ommatidia in Diplopoda and pleurostigmophoran Chilopoda would be the outcome of convergent switchback evolution.

### Conclusions

Our results show that all Euarthropoda share a similar basic mode of eye growth: a proliferation zone generates new elements, which are added to the side of the eye field. Trilobita and Xiphosura have retained the plesiomorphic developmental mode from the euarthropod ground pattern in that their proliferation zone generates new rows of ocellar ommatidia which keep on growing continuously (intercalary growth). Scutigermorpha, Insecta and Crustacea derive from this pattern in that their proliferation zone generates tetraconate ommatidia composed of a fixed cell array with a restricted cell number. In our view, the most parsimonious way to explain eye structure and development in Diplopoda and Chilopoda other than Scutigermorpha is that these organisms, starting from a tetraconate ommatidium of the *Scutigera* type, have returned to the plesiomorphic mode of eye formation as represented by Trilobita and Xiphosura. These data provide evidence that myriapod eyes may not be secondarily reconstructed insect eyes as the prevailing hypothesis suggests.

Our traditional understanding of euarthropod phylogeny, that is, a sister-group relationship of the monophyletic taxa Crustacea and Tracheata (Hexapoda and Myriapoda) (e.g., Klass and Kristensen 2001; Bitsch and Bitsch 2004) has been challenged in recent years by studies in the field of molecular phylogeny. In fact, most of these reports have not supported the monophyly of the Tracheata but instead have favoured a close relationship of Hexapoda and Crustacea (recent contributions, e.g., Shultz and Regier 2000; Friedrich and



Tautz 2001; Hwang et al. 2001; Pisani et al. 2004; Mallatt et al. 2004; Hassanin 2006; Mallatt and Giribet, 2006; see also Schram and Koenemann 2004). Contrary to the view of Bitsch and Bitsch (2005), our findings on myriapod eye development are in line with a number of recent contributions that explored the architecture of the central nervous system with regard to arthropod phylogeny ('neurophylogeny'; e.g., Strausfeld 1998; Harzsch 2003, 2004; Fahrbach 2004; Fanenbruck et al. 2004; Harzsch et al. 2005; Loesel 2005; Strausfeld 2005; Harzsch 2006) in that they are compatible with or rather strongly support a sister-group relationship of Crustacea and Hexapoda, or even a position of Hexapoda within Crustacea.

## Acknowledgements

We wish to cordially thank Towe Heller (Ulm) for rearing the animals used in the BrdU experiments. We gratefully acknowledge Robert Forster and Michael Steinlechner (Munich) for their help with mapping the *Cylindroiulus* eyes. Our special thanks go to Wolfgang Dohle and Henrik Enghoff for discussion and their constructive criticism of the manuscript. Hans Pohl (Jena) is kindly acknowledged for contributing the portrait image of *Scutigera coleoptrata*. This study was supported by DFG grant HA 2540/6; S.H. is a Heisenberg Fellow of the DFG.

## Note added in proof

While this paper was in the press a new contribution was published that reviews comparative aspects of visual system formation in Euarthropoda: Harzsch, S., Hafner, G., 2006. Evolution of eye development in arthropods: phylogenetic implications. *Arthropod Struct. Dev.* 35, 319–340.

## References

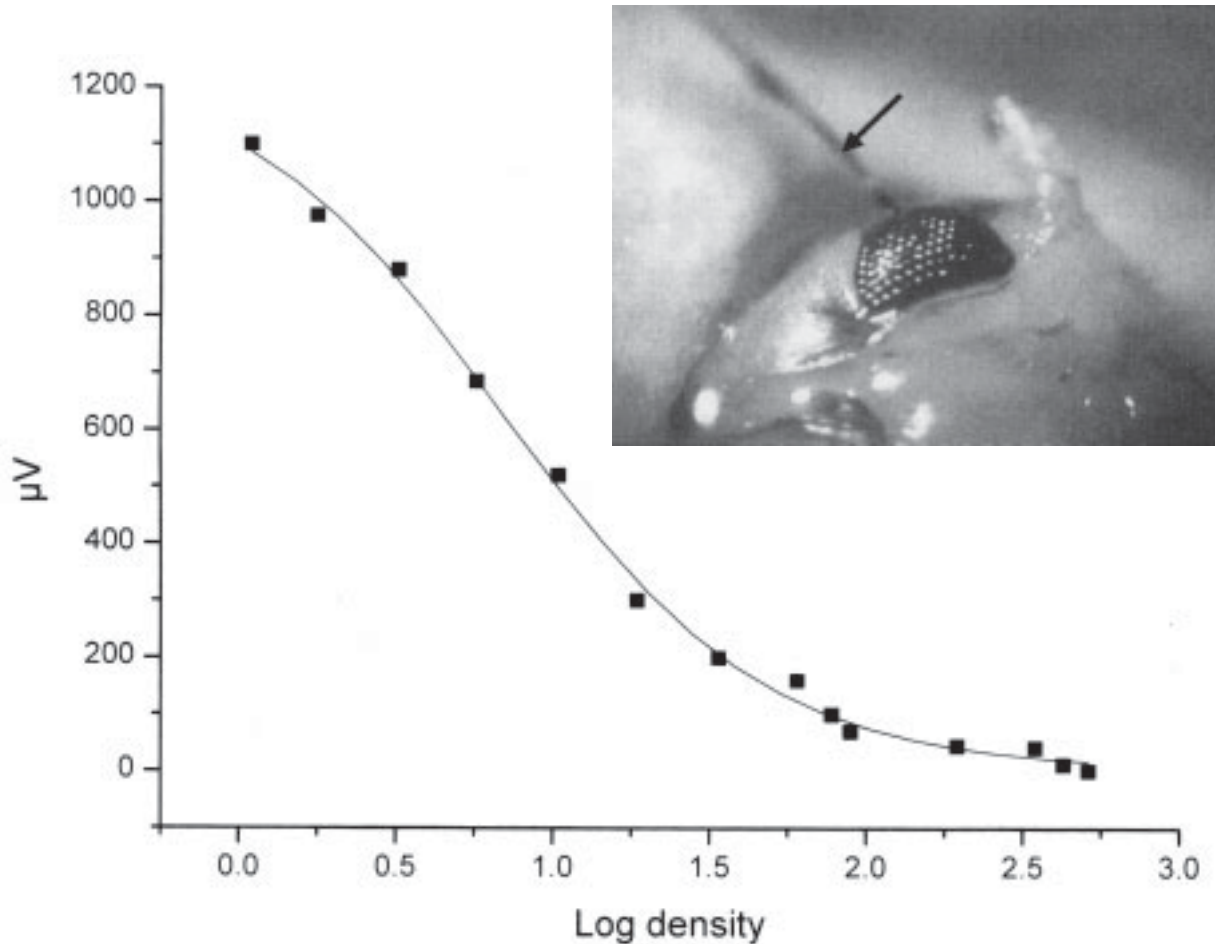
- Andersson, G., 1976. Post-embryonic development of *Lithobius forficatus* (L.), (Chilopoda: Lithobiidae). *Entomol. Scand.* 7, 161–168.
- Bähr, R., 1974. Contribution to the morphology of chilopod eyes. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 32, 383–404.
- Bitsch, C., Bitsch, J., 2004. Phylogenetic relationships of basal hexapods among the mandibulate arthropods: a cladistic analysis based on comparative morphological characters. *Zool. Scr.* 33, 511–550.
- Bitsch, C., Bitsch, J., 2006a. Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. In: Koenemann, S., Jenner, R.A. (Eds.), *Crustacea and Arthropod Relationships*. CRC Press, Taylor & Francis, New York, pp. 185–214.
- Blower, J.G., 1985. Millipedes. *Synopses of the British Fauna* (N. Ser.) 35. E.J. Brill/W, Backhuys, Leyden.
- Clarkson, E.N.K., Zhang, X.-G., 1991. Ontogeny of the carboniferous trilobite *Paladin eichwaldi shumnerensis* (King, 1914). *Trans. R. Soc. Edinb., Earth Sci.* 82, 277–295.
- Dohle, W., 2001. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name "Tetraconata" for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (NS)* 37, 85–103.
- Edgecombe, G.D., 2004. Morphological data, extant Myriapoda, and the myriapod stem-group. *Contrib. Zool.* 73, 207–252.
- Edgecombe, G.D., Giribet, G., 2004. Adding mitochondrial sequence data (16S rRNA and cytochrome c oxidase subunit I) to the phylogeny of centipedes (Myriapoda, Chilopoda): an analysis of morphology and four molecular loci. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 42, 89–134.
- Enghoff, H., Dohle, W., Blower, J.G., 1993. Anamorphosis in millipedes (Diplopoda)—the present state of knowledge with some developmental and phylogenetic considerations. *Zool. J. Linn. Soc.* 109, 103–234.
- Fahrbach, S.E., 2004. What arthropod brains say about arthropod phylogeny. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 101, 3723–3724.
- Fahrenbach, W., 1975. The visual system of the horseshoe crab *Limulus polyphemus*. *Int. Rev. Cytol.* 41, 285–349.
- Fanenbruck, M., Harzsch, S., Wägele, J.W., 2004. The brain of the Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationships. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 101, 3868–3873.
- Friedrich, M., 2003. Evolution of insect eye development: first insights from fruit fly, grasshopper and flour beetle. *Integr. Comp. Biol.* 43, 505–521.
- Friedrich, M., Benzer, S., 2000. Divergent *decapentaplegic* expression patterns in the compound eye development and the evolution of insect metamorphosis. *J. Exp. Zool.* 288, 39–55.
- Friedrich, M., Rambold, T., Melzer, R.R., 1996. The early stages of ommatidial development in the flour beetle *Tribolium castaneum* (Coleoptera; Tenebrionidae). *Dev. Genes Evol.* 206, 136–146.
- Friedrich, M., Tautz, D., 2001. Arthropod rDNA phylogeny revisited: a consistency analysis using Monte Carlo Simulation. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (NS)* 37, 21–40.
- Giribet, G., Edgecombe, G.D., 2006. Conflict between datasets and phylogeny of centipedes: an analysis based on seven genes and morphology. *Proc. Roy. Soc. B* 273, 531–538.
- Hafner, G.S., Tokarski, T.R., 1998. Morphogenesis and pattern formation on the retina of the crayfish *Procambarus clarkii*. *Cell Tiss. Res.* 293, 535–550.
- Hafner, G.S., Tokarski, T.R., 2001. Retinal development in the lobster *Homarus americanus*: comparison with compound eyes of insects and other crustaceans. *Cell Tiss. Res.* 305, 147–158.
- Harzsch, S., 2002. The phylogenetic significance of crustacean optic neuropils and chiasmata: a re-examination. *J. Comp. Neurol.* 453, 10–21.
- Harzsch, S., 2003. Ontogeny of the ventral nerve cord in malacostracan crustaceans: a common plan for neuronal development in Crustacea and Hexapoda? *Arthropod Struct. Dev.* 32, 17–38.

- Harzsch, S., 2004. The arthropod tritocerebrum: a “non-drosophilocentric” perspective. *Evol. Dev.* 6, 303–309.
- Harzsch, S., 2006. Neurophylogeny: architecture of the nervous system and a fresh view on arthropod phylogeny. *Integr. Comp. Biol.* 46, 162–194.
- Harzsch, S., Benton, J., Dawirs, R.R., Beltz, B., 1999. A new look at embryonic development of the visual system in decapod crustaceans: neuropil formation, neurogenesis and apoptotic cell death. *J. Neurobiol.* 39, 294–306.
- Harzsch, S., Dawirs, R.R., 1994. Neurogenesis in larval stages of the spider crab *Hyas araneus* (Decapoda, Brachyura): proliferation of neuroblasts in the ventral nerve cord. *Roux's Arch. Dev. Biol.* 204, 93–100.
- Harzsch, S., Müller, C.H.G., Wolf, H., 2005. From variable to constant cell numbers: cellular characteristics of the arthropod nervous system argue against a sister-group relationship of Chelicerata and “Myriapoda” but favour the Mandibulata concept. *Dev. Genes. Evol.* 215, 53–68.
- Harzsch, S., Walossek, D., 2001. Neurogenesis in the developing visual system of the branchiopod crustacean *Triops longicaudatus* (LeConte, 1846): corresponding patterns of compound-eye formation in Crustacea and Insecta? *Dev. Genes Evol.* 211, 37–43.
- Harzsch, S., Vilpoux, K., Blackburn, D.C., Platchetzki, D., Brown, N.L., Melzer, R., Battelle, B.A., 2006. Evolution of arthropod visual systems: development of the eyes and central visual pathway of the horseshoe crab *Limulus polyphemus* Linnaeus, 1758 (Chelicerata, Xiphosura). *Dev. Dyn.* 235, 2641–2655.
- Hassanin, A., 2006. Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. *Mol. Phylogenet. Evol.* 38, 100–116.
- Hopkin, S.P., Read, H.J., 1992. *The Biology of Millipedes*. Oxford University Press, Oxford, Tokyo.
- Hwang, U.W., Friedrich, M., Tautz, D., Park, C.J., Kim, W., 2001. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature* 413, 154–157.
- Klass, K.D., Kristensen, N.P., 2001. The ground plan and affinities of hexapods: recent progress and open problems. In: Deuve, T. (Ed.) *Origin of the Hexapoda*. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (NS)* 37, 265–581.
- Loesel, R., 2005. The arthropod brain: retracing six hundred million years of evolution. *Arthropod Struct. Dev.* 34, 207–209.
- Mallatt, J.M., Garey, J.R., Shultz, J.W., 2004. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin. *Mol. Phylogenet. Evol.* 31, 178–191.
- Mallatt, J.M., Giribet, G., 2006. Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. *Mol. Phylogenet. Evol.* 40, 772–794.
- Meadors, S., McGuinness, C., Dodge, F.A., Barlow, R.B., 2001. Growth, visual field, and resolution in the juvenile *Limulus* lateral eye. *Biol. Bull.* 201, 272–274.
- Melzer, R.R., Diersch, R., Nicastro, D., Smola, U., 1997a. Compound eye evolution: highly conserved retinula and cone cell patterns indicate a common origin of the insect and crustacean ommatidium. *Naturwissenschaften* 84, 542–544.
- Melzer, R., Michalke, C., Smola, U., 2000. Walking on insect paths: early ommatidial development in the compound eye of the ancestral crustacean *Triops cancriformis*. *Naturwissenschaften* 87, 308–311.
- Melzer, R.R., Petyko, Z., Smola, U., 1997b. Photoreceptor axons and optic neuropils in *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda, Lithobiidae). *Zool. Anz.* 235, 177–182.
- Müller, C.H.G., Rosenberg, J., 2006. Homology of lateral ocelli in the Pleurostigmophora? New evidence from the retinal fine structure in some lithobiomorph species (Chilopoda: Lithobiidae). *Norw. J. Entomol.* 53, 165–186.
- Müller, C., Rosenberg, J., Richter, S., Meyer-Rochow, V.B., 2003. The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural re-investigation that adds support to the Mandibulata-concept. *Zoomorphology* 122, 191–209.
- Müller, C.H.G., Meyer-Rochow, V.B., 2005. Fine structural organization of the lateral ocelli in two species of *Scolopendra* (Chilopoda: Pleurostigmophora): an evolutionary evaluation. *Zoomorphology* 125, 13–26.
- Müller, C.H.G., Meyer-Rochow, V.B., 2006b. Fine structural description of the lateral ocellus of *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (Chilopoda: Craterostigmomorpha) and phylogenetic considerations. *J. Morphol.* 267, 850–865.
- Oakley, T.H., 2003. On homology of arthropod compound eyes. *Integr. Comp. Biol.* 43, 522–530.
- Paulus, H.F., 1979. Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: Gupta, A.P. (Ed.), *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Co., New York, pp. 299–383.
- Paulus, H.F., 1986. Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten—ein Modell für die Entstehung und die Ableitung der ozellulären Lateralaugen der Myriapoda von Fazettenaugen. *Zool. Jb. Syst.* 113, 353–371.
- Paulus, H.F., 2000. Phylogeny of the Myriapoda–Crustacea–Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 38, 189–208.
- Peitsalmi, M., Pajunen, V.I., 1991. Mapping the ocular field in *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) (Diplopoda, Blaniulidae). *Ann. Zool. Fenn.* 28, 31–39.
- Peitsalmi, M., Pajunen, V.I., 1992. Eye growth in *Choneiulus palmatus* (Nemec) and *Nopoiulus kochii* (Gervais) (Diplopoda, Blaniulidae). *Ann. Zool. Fenn.* 29, 39–46.
- Pisani, D., Poling, L.L., Lyons-Weiler, M., Hedges, S.B., 2004. The colonization of land by animals: molecular phylogeny and divergence times among arthropods. *BMC Biol.* 2, 1.
- Richter, S., 2002. The Tetraconata concept: hexapod–crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. *Org. Divers. Evol.* 2, 217–237.
- Sahli, F., 1955. Présence en Sarre et contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Cylindroiulus* (*Aneuloboiulus*) *silvarum* Meinert, 1868 (Myriapoda, Diplopoda, Iulidae). *Ann. Univ. Sarav. Sci.* 4, 151–164.
- Saudray, Y., 1952. Développement post-embryonnaire d'un Iulide indigène *Cylindroiulus* (*Aneuloboiulus*) *silvarum* Meinert. *Arch. Zool. Expér.* 89, 1–14.
- Schliwa, M., Fleissner, G., 1980. The lateral eyes of the scorpion, *Androctonus australis*. *Cell Tiss. Res.* 206, 95–114.

- Schram, F.R., Koenemann, S., 2004. Are crustaceans monophyletic? In: Cracraft, J., Donoghue, M.J. (Eds.), *Assembling the Tree of Life*. Oxford University Press, New York, pp. 319–329.
- Shultz, J.W., Regier, J.C., 2000. Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean + hexapod clade. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 1011–1019.
- Sinakevitch, I., Douglass, J.K., Scholtz, G., Loesel, R., Strausfeld, N.J., 2003. Conserved and convergent organization in the optic lobes of insects and isopods, with reference to other crustacean taxa. *J. Comp. Neurol.* 467, 150–172.
- Smith, K., Ridings, C., Dodge, F.A., Barlow, R.B., 2002. Development of the lateral eyes of juvenile *Limulus*. *Biol. Bull.* 203, 222–223.
- Spies, T., 1981. Structure and phylogenetic interpretation of diplopod eyes (Diplopoda). *Zoomorphology* 98, 241–260.
- Spreitzer, A., Melzer, R.R., 2003. The nymphal eye of *Parabuthus transvaalicus* Purcell, 1899 (Buthidae): an accessory lateral eye in a scorpion. *Zool. Anz.* 242, 137–143.
- Strausfeld, N.J., 1998. Crustacean–insect relationships: the use of brain characters to derive phylogeny amongst segmented invertebrates. *Brain Behav. Evol.* 52, 186–206.
- Strausfeld, N.J., 2005. The evolution of crustacean and insect optic lobes and the origins of chiasmata. *Arthropod Struct. Dev.* 34, 235–256.
- Vachon, M., 1947. Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Pachybolus lingulatus* Voges (Myriapodes, Diplopodes, Spirobolides). Les étapes de la croissance. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 2, 109–121.
- Wildt, M., Harzsch, S., 2002. A new look at an old visual system: structure and development of the compound eyes and optic ganglia of the brine shrimp *Artemia salina* Linnaeus, 1758 (Branchiopoda, Anostraca). *J. Neurobiol.* 52, 117–132.
- Zhang, X.-G., Clarkson, E.N.K., 1990. The eyes of Lower Cambrian eodiscid trilobites. *Palaeontology* 33, 911–932.



# Photosensitivität der Lateralaugen der Chilopoda



**Eigener Beitrag:**  
Fragestellung (anteilig), Materialbeschaffung, -transport und -fixierung,  
elektrophysiologische Experimente (anteilig), Auswertung (anteilig, morphologische  
Aspekte), Textverfassung (anteilig, ca. 10%)

**VII**

## Spectral sensitivity of the eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Scutigermorpha: Scutigerae)

Victor Benno MEYER-ROCHOW,<sup>1,2,\*</sup> Carsten H. G. MÜLLER<sup>3</sup> and Magnus LINDSTRÖM<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Faculty of Engineering and Science (Biology), International University Bremen; D-28759 Bremen, Germany

<sup>2</sup> Department of Biology, University of Oulu; SF-90014 Oulu, Finland

<sup>3</sup> Institute for Biosciences, General and Systematic Zoology, University of Rostock; D-18051 Rostock, Germany

<sup>4</sup> Tvärminne Zoological Station, University of Helsinki; 10900 Hanko, Finland

(Received 24 May 2005; Accepted 18 October 2005)

### Abstract

In order to solve the long-standing problem as to whether the eyes of *Scutigera coleoptrata* were functional and responded to flashes of light, we carried out electrophysiological recordings from them with glass electrodes pushed into the eye's retina. The electroretinograms were typical cornea-negative responses, similar in shape and duration to those seen in other arthropods, including those with cryptic lifestyles. We located two sensitivity peaks: one in the vicinity to light of 448 nm wavelength and a second 0.25–0.5 log unit lower one in the ultraviolet region (UV) of the spectrum around 350 nm and we expect at least two kinds of visual pigments to be present. We can only speculate on the surprisingly well-developed UV-sensitivity and suggest that it could serve the animal as an alarm colour to avoid open, illuminated spaces or to detect exits from concealed hiding places in soil crevices and from under boulders.

**Key words:** Vision; compound eyes; electrophysiology; ERG; centipede

### INTRODUCTION

In recent years an increasingly interesting debate has been taking place over the phylogeny of arthropods (Oakley, 2003). Some researchers have advocated polyphyly of arthropods (Manton, 1973; Fryer, 1998; Fernald, 2000), but other experts, and they are nowadays in the majority, consider the Euarthropoda to be monophyletic (Wheeler et al., 1993; Gehring and Ikeno, 1999; Brusca, 2000). Compound eyes, and in particular the structural organization of their ommatidia, have played a major role in this discussion (e.g., Paulus, 1979; Richter and Wirkner, 2004).

Because of the similarity between at least crustacean and insect ommatidia, the monophylum 'Tetraconata', comprising Crustacea and Hexapoda, was established by Dohle (2001). Myriapods and chelicerates, seen by some as sister groups (e.g., Cook et al., 2001; Hwang et al., 2001; Kusche and Burmester, 2001; Kadner and Stollewerk, 2004) were, for the time being, left out of this taxon, largely because they were thought to be

lacking true compound eyes. Amongst the Myriapoda we find eyes of 100–600 ommatidial units, arranged as closely packed hexagonal facets, resembling typical insect and crustacean ommatidia, only in the Scutigermorpha (Müller et al., 2003).

However, the capacity of these eyes to respond to flashes of light of different intensity and quality (e.g., colour or e-vector) has never been tested. In fact, it has even been doubted that vision could play a significant role at all in the lives of these shy and nocturnal creatures, commonly known as "house centipedes" (Plateau, 1886, 1887; Klingel, 1960). These animals are fast predators, prey upon smaller arthropods and are highly sensitive to substrate vibrations and air currents. Consequently, it was their tactile sense that was assumed to be of major importance to them and not vision (Klingel, 1960).

We set out to investigate the function of the *Scutigera* eye through electrophysiological recordings (ERGs). The rationale behind the approach was that information on the eye's function in *S. coleoptrata*, obtained in this very direct way, would

\* To whom correspondence should be addressed at: E-mail: b.meyer-rochow@iu-bremen.de or vmr@cc.oulu.fi  
DOI: 10.1303/aez.2006.117



not only provide us with information on the eye's capacity, but also allow us to draw conclusions on the possible role of vision in the general biology of the species and, moreover, be of assistance in the ongoing discussion on arthropod phylogeny.

## MATERIALS AND METHODS

Mature individuals of both sexes of the common house centipede, *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758), were collected from stone walls in the evenings of the month of March on the Mediterranean island of Ibiza in the vicinity of Club Cala Llenya in the northeast of the island. The specimens were placed individually in well-aerated plastic containers together with bits of sediment and pieces of bark. They were then taken by air to Germany and Finland. Live houseflies were given as food every two or three days.

Spectral sensitivity of the eye to visual and ultraviolet (UV) light was measured using the electroretinogram (ERG) technique. As the method for working with visible light (VIS) is described elsewhere (Donner, 1971; Lindström and Nilsson, 1983; Lindström et al., 1988), only the main features will be dealt with here. For the electrophysiological recordings, specimens were tranquilised by CO<sub>2</sub> and decapitated with a razor blade. A hole was punched through the corneal cuticle of one eye (apical region) with a micro-needle. Since the eyes contain about 150 ommatidia (Müller et al., 2003), only a few are destroyed by this procedure. A glass electrode, filled with a 1 M NaCl solution (a standard technique *not* to keep the animal alive, but to conduct electricity) and possessing a tip diameter of about 10 µm, was lowered about 50 µm into the eye below the cornea (Fig. 1). The neutral electrode was a Ag(AgCl) wire. Always the same lateral region of the eye was aimed for when the electrode was inserted. The preparations were left to adapt for 30–60 min before the experiments commenced.

The eye was exposed to 162 ms light flashes of 14 wavelengths within the VIS region and 8 wavelengths in the UV with flash duration of 240 ms. A total range of 299–673 nm in steps of ≈20 nm was tested. The difference in flash length did not affect the ERG as the eye's response was very fast and the readings were taken in the AC mode, but waveforms were checked in DC mode. In the VIS part



Fig. 1. Position of the recording electrode (arrow) in the left eye of a *Scutigera coleoptrata*. Antennae are cut off so as not to disturb the recordings. The electrode tip is coloured black by Indian ink to facilitate insertion of the electrode into the eye under infrared illumination.

of the spectrum, Schott double-interference filters with half-band widths of 7–16 nm were used. The optical path consisted of a quartz optical fibre of 200 µm diameter, which was bifurcated, to guide half of the light intensity to a sensitive light meter (Istituto Nazionale di Ottica, Firenze), calibrated against a standard light meter. At all tested light intensities the light spot covered the whole eye. The UV stimulus emanated from a deuterium lamp (C70-3V-HG4 Cathodeon Ltd, Cambridge) powered by a constant voltage device and its light intensity was adjusted by a variable aperture. The Quartz fibre was inserted either into the VIS or the UV light path. The ERG responses from the eye were read on a Tektronix 5031 dual-beam oscilloscope and a Velleman PCS500 PC-scope in AC mode.

As the eye is considerably faster than any light meter, the intensity of the UV stimulus light had to be measured separately after the stimulus flash. The shutter was opened, and the light stimulus was repeated for an extended time of 6 s, now going only to the light meter. The response from the light meter was read on the second channel of the PC-scope. To check for possible 'drift' during a recording session, criterion responses of either 100, 200, or 200 µV were used to monitor whether the responses to the spectral lights changed with time. Only when there were no deteriorations of the responses, the latter were used. All experiments were performed at room temperature, i.e. 20–22°C.

Calculations of the spectral sensitivity curves were based on the relative quantum intensities needed for each wavelength to evoke responses of



equal amplitude in the eye. During the experiments slow sensitivity changes with time occurred. These were corrected by returning to the same wavelength about every 10 min. The resulting time-sensitivity curve was used for correcting all wavelengths to a fixed moment of the experiment (Lindström, 2000).

## RESULTS

The compound eyes of *Scutigera coleoptrata* responded with a cornea-negative ERG, of the same type as that found in other arthropods, including those with a cryptic lifestyle, for instance the amphipod *Talitrus saltator* (Ugolini et al., 1996), the isopod *Saduria entomon* (Lindström et al., 1991) and the centipede *Lithobius forficatus* (Bähr, 1967). Eye function remained very stable during an experimental session, frequently lasting 2–12 h. Of a total of 13 experiments, 8 were also used for measurements into the UV-part of the spectrum. The high sensitivity in the UV was mirrored by the high sensitivity to visible light (VIS), with peak UV sensitivities being about 0.25–0.5 log units lower than peak VIS sensitivities. Two spectral sensitivity maxima were found, one in the vicinity of 448 nm (VIS) and one around 350 nm (UV). At wavelengths longer than 549 nm the curves fell linearly (Fig. 2). The VIS part of the sensitivity curve was tested against the Dartnall nomogramme and, regardless of the actual 'technical maximum' at 448 nm, best fit was consistently found for a maximum between 465–472 nm. Intensity-response curves were recorded in four animals, using 528, 512, 472, and 406 nm wavelengths. The curves varied considerably in strength, maximally extending over four log units of intensity and, in some cases, still not reaching the plateau (Fig. 3). Because the curves stemmed from four different animals (with their own separate photic pre-histories), a direct comparison of the slopes of the linear part of the  $V/\log I$  curves to prove that more than one visual pigment was present was not possible. However, all of the curves began in the same way at very weak light intensities, suggesting univariance.

UV-sensitivity was high in all eyes tested. From some eyes, with good performance in the VIS, it was, however, not possible to obtain the UV part of the spectral sensitivity curve: the responses to the weakest UV light available were far above the cri-

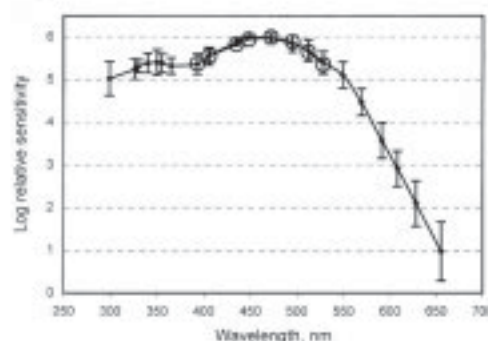


Fig. 2. Mean spectral sensitivity of *Scutigera coleoptrata*. The UV and VIS parts of the curve are joined at 406 nm, supposing that the last wavelength used in the UV range (i.e., 405 nm) is equal in eliciting a response to the first wavelength on the VIS side (406 nm). The large circles are from Dartnall's nomogramme curve for a 470 nm rhodopsin visual pigment in solution (Dartnall, 1953). Abscissa: wavelength (nm) in ascending order; ordinate: log relative sensitivity. VIS part of the curve:  $N=13$ ; UV part:  $N=7$ .

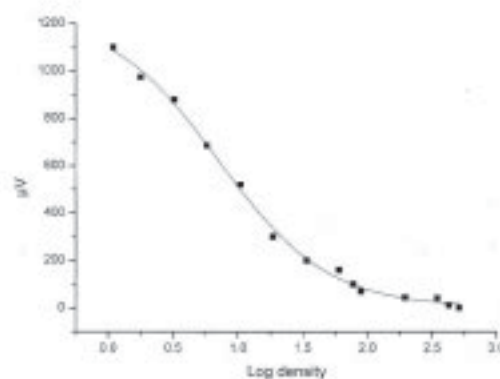


Fig. 3. Intensity/response curve in response to light of 528 nm, showing the high performance of a *Scutigera coleoptrata* eye. Abscissa: log light density; 0 depicting the highest intensity available. Ordinate: ERG response in microvolts.

terion response amplitude used to monitor temporal drift (s.a.). Furthermore, UV light intensities, eliciting just-detectable responses, were too low to be recorded with the (very sensitive) light meter at hand. In such cases the maximum of the UV region of the sensitivity curve might well have exceeded the sensitivity maximum recorded for the VIS part of the spectrum.

## DISCUSSION

Only recently have the eyes of *Scutigera coleoptrata* unambiguously been identified as 'compound', equipped with ommatidia comparable to the tetraconate type (Müller et al., 2003). Yet, not



only had the anatomical nature of these eyes been in doubt for so long, the functional capacity of the *Scutigera* eye had equally been a subject of considerable speculation. While Grenacher (1880) still thought the eyes of *S. coleoptrata* to be similar in structure and function to crustacean and insect eyes and those of *Lithobius* and *Scolopendra* to at least be able to discriminate light and darkness, Plateau (1887), experimentally covering up the eyes of *Lithobius* and *Scolopendra*, concluded that a dermal light sense ("sensations dermatoptiques") was responsible for conveying information on light intensities. Klingel (1960) had hoped to end the almost century-old speculation by carrying out behavioural tests meant to determine the ability of *Scutigera coleoptrata* to capture prey under different light intensities. He found that a reaction of *S. coleoptrata* to capture prey required a tactile and not a visual response. No prey, even as close as 1 cm, was ever seized or in any other way responded to under light conditions varying from 1 lux to bright illumination (except when physical contact was allowed to occur). Even vigorously moving prey items, in close proximity to *S. coleoptrata*, did not elicit any response. The presence of eyes and their role in *Scutigera* has, therefore, remained enigmatic ever since. On the other hand, the eyes of centipedes are certainly not irrelevant organs as it could be shown experimentally by Görner (1959) for individuals of *Scutigera*, *Lithobius* and *Scolopendra* that the latter all ran away from light sources (thus, exhibiting negative phototaxis) and oriented towards dark-coloured plates (a behaviour known as 'skototaxis').

Our ERG-recordings have now clearly demonstrated that the eyes in *S. coleoptrata* possess a broad spectral response curve, peaking in the UV and blue regions (Fig. 2) and that they contain highly sensitive photoreceptors. Peak sensitivity in *S. coleoptrata*, based on recordings from the eyes of 13 specimens, was located at a wavelength of 448 nm, interpreted by the human eye as 'blue'. In the one successful recording from a single lateral ocellus of the eye of *Lithobius* sp., peak sensitivity was also located in the same region (Lindström, unpublished). Both *S. coleoptrata* and *Lithobius* sp. exhibited very high sensitivities to wavelengths in the UV-A region, suggesting there could be two kinds of visual pigments in the eyes of these chilopods. Most likely, at least the pigment respon-

sible for the dominant peak at 448 nm, was a rhodopsin-like photopigment since the spectral sensitivity curve matched the Dartnall nomogramme for a visual pigment with  $\lambda=465\text{--}472$  nm peak performance, indicating absorbing properties of the cornea and other eye structures in the optical pathway. But Dartnall nomogrammes do not extend into the UV and it is unlikely that the shoulder in the UV-A should represent a component of the dominant curve. More likely it is an indication that two visual pigments in separate photoreceptive cells occur in the eyes of these chilopods. This might fit the dual type retinula structure, which was found in the majority of the eyes studied in chilopods to date (e.g., Bähr, 1974; Müller et al., 2003; Müller and Meyer-Rochow, 2006). The relatively broad shape of the curve might even be indicative of the presence of a third kind of pigment, but it must be born in mind that ERG spectral curves can be affected by several factors and a broad curve with a shoulder need not by necessity indicate the existence of several visual pigments.

Knowing that the eyes of *S. coleoptrata* (this paper) and *Lithobius forficatus* (Bähr, 1967) possess the capacity to respond to flashes of light, we are still not in a position to decide whether these arthropods use their vision in prey capture. We are also unable to say, why both species exhibit this extremely high sensitivity to UV radiation. The sensitivity in the blue and green region of the spectrum is not surprising as virtually all arthropods, tested in this way, possess sensitivity peaks in these areas of the visual spectrum to detect light intensity changes between day and night (Menzel, 1979). However, to merely detect light and darkness, eyes as complicated as those seen in *S. coleoptrata* (Müller et al., 2003)—and to some extent even in *Lithobius* sp. (Bähr, 1974)—presumably need not be required. Both species are cryptic, nocturnal species.

It is possible that UV-sensitivity helps these species to discriminate, from their hiding places in the ground or under stones, secondarily illuminated patches (i.e., areas receiving their brightness through light reflected off shiny pebbles or other reflective material) from real openings, crevices, and holes in the ground leading to the outside. After all, stones and most other materials absorb some UV radiation and 'open space' can reliably be assessed by determining the amount of UV present.



If an animal wants to remain hidden from light, it is best to use the UV component of the light as an "alarm colour" (Mazokhin-Porshnyakov, 1969). The fact that both *S. coleoptrata* and *Lithobius* sp. often remain quite motionless for a few seconds after the boulder or log concealing them has been overturned, may be indicative of a 'startling response' due to sudden blinding upon exposure to light, considering the extreme UV-sensitivity of the eyes of these species. Whether prolonged and repeated exposures to UV can damage the eyes and impair their performance (as has been shown to be the case for some insect species: Meyer-Rochow et al., 2002) would be an interesting project for the future.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks are due to the Tvärminne Zoological Station, University of Helsinki, for providing laboratory facilities and excellent working conditions, to the Ella and Georg Ehrnrooth Foundation for financial support (M.L.), and to Dr. Jörg Rosenberg (Universitätsklinikum Essen) for hints on the relevant literature.

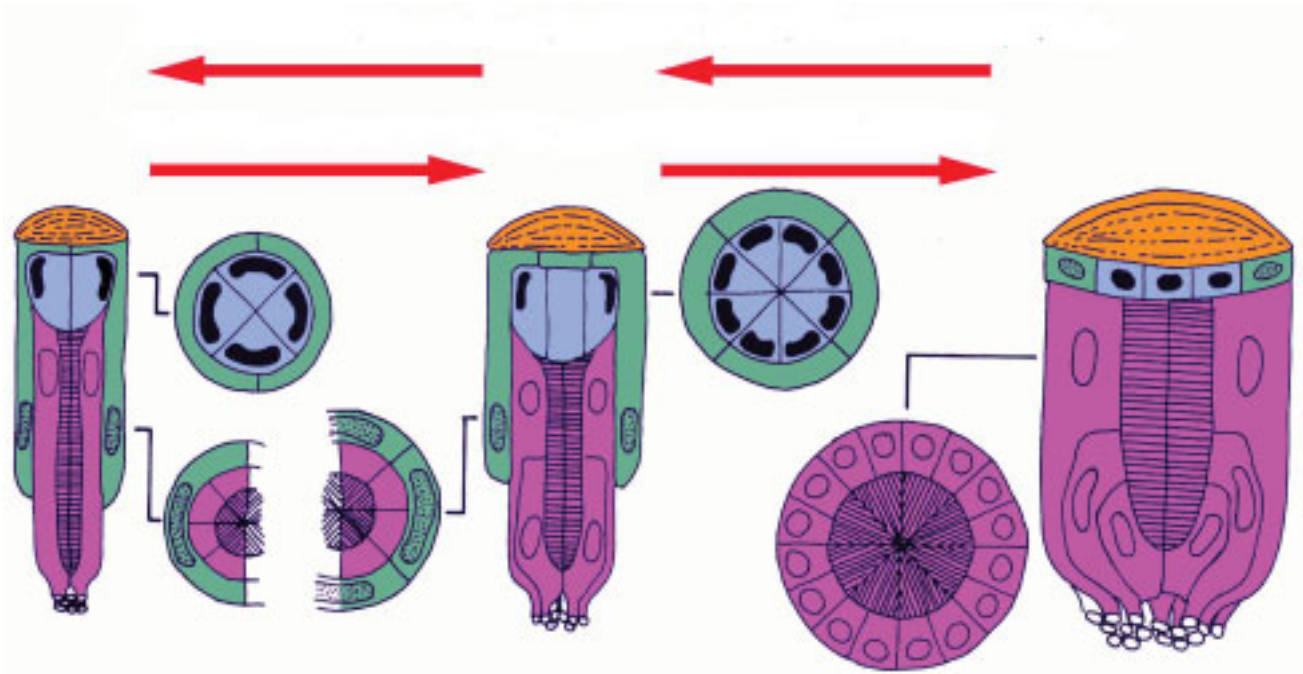
#### REFERENCES

- Bähr, R. (1967) Elektrophysiologische Untersuchungen an den Ozellen von *Lithobius forficatus* L. *Z. Vergl. Physiol.* 55: 70–102.
- Bähr, R. (1974) Contribution to the morphology of Chilopod eyes. *Symp. Zool. Soc. London* 32: 388–404.
- Brusca, R. C. (2000) Unraveling the history of arthropod diversification. *Ann. Missouri Bot. Garden* 87: 13–25.
- Cook, C. E., M. L. Smith, M. J. Telford, A. Bastianello and M. Akam (2001) *Hox* genes and the phylogeny of the arthropods. *Curr. Biol.* 11: 759–763.
- Dartnall, H. J. A. (1953) Interpretation of spectral sensitivity curves. *Brit. Med. Bull.* 9: 24–30.
- Dohle, W. (2001) Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name 'Tetraconata' for the monophyletic unit Crustacea+Hexapoda. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 37: 85–103.
- Donner, K. O. (1971) On vision in *Pontoporeia affinis* and *P. femorata*. *Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol.* 41: 1–17.
- Fernald, R. D. (2000) Evolution of eyes. *Curr. Op. Neurobiol.* 10: 444–450.
- Fryer, G. (1998) A defence of arthropod polyphyly. In *Arthropod Relationships* (R. A. Fortey and R. H. Thomas eds.). Chapman and Hall, London, pp. 23–33.
- Gehring, W. J. and K. Ikeo (1999) *Pax6*: mastering eye morphogenesis and eye evolution. *Trends Genet.* 15: 371–377.
- Görner, P. (1959) Optische Orientierungsreaktionen bei Chilopoden. *Z. Vergl. Physiol.* 42: 1–5.
- Grenacher, H. (1880) Über die Augen einiger Myriapoden. Zugleich eine Entgegnung an V. Graber. *Arch. Mikrosk. Anat. Entw.* 18: 415–467.
- Hwang, U. W., M. Friedrich, D. Tautz, C. J. Park and W. Kim (2001) Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature* 413: 154–157.
- Kadner, D. and A. Stollewerk (2004) Neurogenesis in the chilopod *Lithobius forficatus* suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Dev. Gen. Evol.* 214: 367–379.
- Klingel, H. (1960) Vergleichende Verhaltensbiologie der Chilopoden *Scutigera coleoptrata* L. („Spinnenassel“) und *Scolopendra cingulata* („Skolopender“). *Z. Tierpsych.* 17: 11–30.
- Kusche, K. and T. Burmester (2001) Diplopod hemocyanin sequence and the phylogenetic position of the Myriapoda. *Mol. Biol. Evol.* 18: 1566–1573.
- Lindström, M. (2000) Eye function of Mysidacea (Crustacea) in the northern Baltic Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 246: 85–101.
- Lindström, M., W. Fortelius and V. B. Meyer-Rochow (1991) Exposure to bright light has little effect on eye sensitivity and ultrastructure of *Saduria entomon* (Crustacea; Isopoda; Valvifera). *Zool. Sci.* 8: 653–663.
- Lindström, M. and H. L. Nilsson (1983) Spectral and visual sensitivities of *Cirolana borealis*, a deep-water isopod (Crustacea, Flabellifera). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 69: 243–256.
- Lindström, M., H. L. Nilsson and V. B. Meyer-Rochow (1988) Recovery from light-induced sensitivity loss in the eye of the crustacean *Mysis relicta* in relation to temperature. A study of ERG-determined V/log I relationships and morphology at 4°C and 14°C. *Zool. Sci.* 5: 743–757.
- Manton, J. (1973) Arthropod phylogeny—a modern synthesis. *J. Proc. Zool. Soc. London* 171: 111–130.
- Mazokhin-Porshnyakov, G. A. (1969) *Insect Vision*. Plenum, New York. 306 pp.
- Menzel, R. (1979) Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In *Vision in Invertebrates, Handbook of Sensory Physiology*. Vol. VII/6A (H. Autrum ed.). Springer Verlag, Berlin, pp. 503–580.
- Meyer-Rochow, V. B., T. Kashiwagi and E. Eguchi (2002) Selective photoreceptor damage in four species of insects induced by experimental exposures to UV-irradiation. *Micron* 33: 23–31.
- Müller, C. H. G. and V. B. Meyer-Rochow (2006) Fine structural organization of the lateral ocelli in two species of *Scolopendra* (Chilopoda: Pleurostigmophora): an evolutionary evaluation. *Zoomorphology* 125: 13–27.
- Müller, C. H. G., J. Rosenberg, S. Richter and V. B. Meyer-Rochow (2003) The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural reinvestigation that adds support to the Mandibulata concept. *Zoomorphology* 122: 191–209.
- Oakley, T. H. (2003) On homology of arthropod compound eyes. *Integr. Comp. Biol.* 43: 522–530.
- Paulus, H. F. (1979) Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In *Arthropod Phylogeny* (A. P. Gupta ed.). Van Nostrand Reinhold, New York, London, pp. 299–383.
- Plateau, F. (1886) Recherches sur la perception de la lumière



- par les myriapodes aveugles. *J. Anat. Physiol.* 22: 431–457.
- Plateau, F. (1887) Recherches expérimentales sur la vision chez les arthropodes. *Bull. Acad. Roy. Belg.* 3 (Sér. 14): 407–448.
- Richter, S. and C. Wirkner (2004) Kontroversen in der phylogenetischen Systematik der Euarthropoda. In *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin 43 (New Series)—Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa* (S. Richter and W. Sudhaus eds.). Goecke & Evers, Keltern, pp. 73–102.
- Ugolini, A., B. Vignali, C. Castellini and M. Lindström (1996) Celestial orientation and spectral filtering in *Talitrus saltator* Montagu (Amphipoda, Talitridae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 76: 377–389.
- Wheeler, W. C., P. Cartwright and C. Y. Hayashi (1993) Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics* 9: 1–39.

# Gehirnarchitektur, Neuroontogenese und Evolution der Lateralaugen der Arthropoda



Eigener Beitrag:  
Fragestellung - Review-Konzept (anteilig), Textverfassung (anteilig, ca. 30%)

VIII

Steffen Harzsch · Carsten H. G. Müller · Harald Wolf

## From variable to constant cell numbers: cellular characteristics of the arthropod nervous system argue against a sister-group relationship of Chelicerata and “Myriapoda” but favour the Mandibulata concept

Received: 5 September 2004 / Accepted: 5 November 2004 / Published online: 9 December 2004  
© Springer-Verlag 2004

**Abstract** In the new debate on arthropod phylogeny, structure and development of the nervous system provide important arguments. The architecture of the brain of Hexapoda, Crustacea and Chelicerata in recent years has been thoroughly compared against an evolutionary background. However, comparative aspects of the nervous systems in these taxa at the cellular level have been examined in only a few studies. This review sets out to summarize these aspects and to analyse the existing data with respect to the concept of individually identifiable neurons. In particular, mechanisms of neurogenesis, the morphology of serotonergic interneurons, the number of motoneurons, and cellular features and development of the lateral eyes are discussed. We conclude that in comparison to the Mandibulata, in Chelicerata the numbers of neurons in the different classes examined are much higher and in many cases are not fixed but variable. The cell numbers in Mandibulata are lower and the majority of neurons are individually identifiable. The characters explored in this review are mapped onto an existing phylogram, as derived from brain architecture in which the Hexapoda are an in-

group of the Crustacea, and there is not any conflict of the current data with such a phylogenetic position of the Hexapoda. Nevertheless, these characters argue against a sister-group relationship of “Myriapoda” and Chelicerata as has been recently suggested in several molecular studies, but instead provide strong evidence in favour of the Mandibulata concept.

**Keywords** Tetraconata · Phylogeny · Arthropoda · Evolution

### Introduction

In Arthropoda, the concept of individually identified neurons has been established mainly by the analysis of the hexapod nervous system. In Hexapoda, but also in Crustacea, neurons can be treated as individuals, which can be recognised from animal to animal of one species or even in the animals of different species (Burrows 1996). Kutsch and Breidbach (1994) have presented a catalogue of features that can be used to examine cellular characteristics of individually identifiable neurons in order to determine whether there are homologies between different arthropod taxa. These authors distinguish between interspecific homology (comparison of neurons between the animals of different species) and serial homology (repetitive, equivalent neurons in the different segmental ganglia of the animals of one species). The catalogue of features set up by Kutsch and Breidbach (1994) includes:

- The common ontogenetic origin of neurons from precursor cells through equivalent developmental programmes of gene expression and cell to cell interactions.
- Physiological criteria such as the characterization of a neuron as inhibitory or excitatory, or as spiking versus non-spiking.
- Biochemical criteria such as the expression of specific neurotransmitters or neuron-specific markers.

Edited by D. Tautz

S. Harzsch (✉)  
Sektion Biosystematische Dokumentation und Abteilung  
Neurobiologie, Fakultät für Naturwissenschaften, Universität  
Ulm,  
Albert-Einstein-Str. 11,  
89081 Ulm, Germany  
e-mail: steffen.harzsch@biologie.uni-ulm.de  
Tel.: +49-731-5022635  
Fax: +49-731-5022629

C. H. G. Müller  
Institut für Biodiversität, Allgemeine und Systematische  
Zoologie, Universität Rostock,  
Universitätsplatz 2,  
18051 Rostock, Germany

H. Wolf  
Abteilung Neurobiologie, Fakultät für Naturwissenschaften,  
Universität Ulm,  
Albert-Einstein-Str. 11,  
89081 Ulm, Germany



- The position of the neuronal somata in relation to other structures within the ganglion such as fibre tracts, commissures, connectives, nerve roots.
- The size of the neuronal somata.
- The number and course of the neurites with respect to the ganglionic framework.
- The target organs that certain neurons innervate.

Table 1 gives examples of individually identified neurons in the ventral nerve cord that were suggested to be homologous between decapod crustaceans and hexapods (review Harzsch 2003a), two taxa within the Mandibulata the nervous systems of which have been compared extensively (reviews Nilsson and Osorio 1997; Strausfeld et al. 1998; Paulus 2000; Dohle 2001; Harzsch 2001a, 2003a, 2004a; Richter 2002; Whittington 2004). Although much effort has been directed towards understanding the brain architecture of Mandibulata on the one side and Chelicerata on the other in order to explore their evolutionary relationships (e.g. Breidbach and Wegerhoff 1993; Seyfarth et al. 1993; Strausfeld and Barth 1993; Strausfeld et al. 1993; Breidbach 1995; Breidbach et al. 1995; Wegerhoff and Breidbach 1995; Strausfeld 1998; Schmid and Becherer 1999; Loesel et al. 2002; Loesel and Strausfeld 2003; Mittmann and Scholtz 2003; Harzsch et al., submitted for publication), comparative aspects of the nervous systems in these two groups at the cellular level have been examined in only a few studies. The current contribution sets out to summarize this field and to analyse the existing data with respect to the concept of individually identifiable neurons and to our understanding of arthropod phylogeny.

## Neurogenesis

Several recent reports on neurogenesis in less well-studied arthropod taxa now make it possible to compare aspects of neurogenesis across the Euarthropoda in order to get an idea of neurogenic mechanisms in the ground pattern of this group. Eriksson et al. (2003) have explored aspects of nervous system formation in an onychophoran. In this taxon, neurons arise through the mitotic activity of cells within the neuroectoderm that generate neuron precursor cells. All of the neuroectoderm seems to be involved in this generalised and unordered proliferation (Eriksson et al. 2003). In a representative of the Arachnida, Stollewerk and co-workers found that neuronal precursors are also generated by the generalised mitotic activity of the neuroectoderm (Fig. 1a, b; Stollewerk et al. 2001, 2003; Stollewerk 2002). In Chelicerata clusters of these precursor cells then are singled out from the neuroectoderm by lateral inhibition, as mediated by the activity of neurogenic genes, and invaginate at specific sites arranged in a stereotyped pattern. In Onychophora, these processes have yet to be explored with techniques that would allow a meaningful comparison with Chelicerata (Eriksson et al. 2003). *Limulus polyphemus* as another representative of the Chelicerata seems to share many features of neurogenesis with the Arachnida as laid out above (Mittmann 2002). Similar to the Arachnida, in a diplopod, clusters of neural precursors invaginate. These precursors, however, are generated by neurogenic activity restricted to these invagination sites (Fig. 1a–d; Dove and Stollewerk 2003). Mitotic activity in a scolopendromorph chilopod is distributed across the whole extent of the neuroectoderm but a clustering of neural precursors into proliferative units was also observed (Whittington et al. 1991). Recently, it was shown that in the chilopod *Lithobius forficatus* the

**Table 1** Putative homologous neurons in the ventral nerve cord of Decapoda and Hexapoda that were identified individually. The homology of these cells within other Arthropoda is unclear in most cases

Hexapoda	Decapoda	Comment	Source
vMP2	D/K	Early differentiating neuron	Thomas et al. (1984), Whittington et al.
aCC	E	Early diff. motoneuron & <i>even skipped</i>	(1993) and Duman-Scheel and Patel (1999);
pCC	M	Early diff. interneuron & <i>even skipped</i>	reviews Whittington (1995, 1996) and
U/CQ	E'	Early diff. motoneuron & <i>even skipped</i>	Whittington and Bacon (1997)
RP2	C	Early diff. motoneuron & <i>even skipped</i>	
MP4	S	Unpaired motoneuron	Whittington et al. (1993) and Gerberding and Scholtz (2001)
MP1	MP1	Midline progeny	Gerberding and Scholtz (2001)
EL	EL	<i>even skipped</i> -immunoreactive	Duman-Scheel and Patel (1999)
AUN	AUN	<i>even skipped</i> -immunoreactive	Duman-Scheel and Patel (1999)
LE	LE	<i>engrailed</i> -immunoreactive	Duman-Scheel and Patel (1999)
Eca, p	Eca, p	<i>engrailed</i> -immunoreactive	Duman-Scheel and Patel (1999)
IC	IC	<i>engrailed</i> -immunoreactive	Duman-Scheel and Patel (1999) and Harzsch (2003b)
ASC	ASC	Serotonin-immunoreactive	Harzsch and Walossek (2000)
PSC	PSC	Serotonin-immunoreactive	and Harzsch (2003b)
Type 2	Type2	Crustacean cardioactive peptid-immunoreactive	Dirksen et al. (1998)
CI <sub>1</sub>	CI	Inhibitory motoneuron, GABAergic	Wiens and Wolf (1993),
CI <sub>2</sub>	SI	Inhibitory motoneuron, GABAergic	see also Wolf and Harzsch (2002b)
CI <sub>3</sub>	OI	Inhibitory motoneuron, GABAergic	Wiens and Wolf (1993)

arrangement of the invaginating clusters in the neuroectoderm is strikingly similar to that in Diplopoda and Chelicerata (Kadner and Stollewerk 2004). A generalised mitotic activity of the neuroectoderm, perhaps with concentrations at invagination sites, therefore seems to characterize the ground pattern of Euarthropoda (Dove and Stollewerk 2003; Kadner and Stollewerk 2004). In none of the groups discussed so far is the generation of neurons restricted to asymmetrically dividing stem cells as will now be described for Hexapoda and Crustacea.

In Hexapoda, neuronal precursor cells (the ganglion mother cells) are generated by the mitotic activity of neuronal stem cells, the neuroblasts. These neuroblasts repeatedly undergo unequal divisions to produce ganglion mother cells, which later divide again to give birth to ganglion cells (neurons; reviews e.g. Goodman and Doe 1993; Doe and Skeath 1996; Campos-Ortega and Hartenstein 1997; Doe et al. 1998; Skeath 1999; Matsuzaki 2000). Neuroblasts are also present in the silverfish, a primarily wingless insect, and the array of neuroblasts in this species is evolutionarily conserved in the winged insects (Truman and Ball 1998). Neuroblasts emerge in the early germ band and are singled out by cell-to-cell interactions within the neuroectoderm. There is only a small number of neuroblasts in each hemineuromere of the ventral nerve cord (approximately 25). Neuroblasts with similar proliferative characteristics are also present in malacostracan Crustacea (Fig. 1e; reviews Scholtz and Dohle 1996; Harzsch 2002a, 2003a; Dohle et al. 2004; Whittington 2004) and most likely also in entomostracan crustaceans (Gerberding 1997; Harzsch 2001b). However, contrary to Hexapoda, malacostracan neuroblasts originate from ectoteloblasts by an invariant lineage. The question if hexapodan and crustacean neuroblasts represent an homologous class of neuronal stem cells is still unsettled (reviews in Whittington 1996, 2004; Dohle and Scholtz 1997; Dohle 1997; Whittington and Bacon 1997; Harzsch 2003a; Dohle et al. 2004).

In summary, we suggest that a generalized mitotic activity of the neuroectoderm that may be concentrated at invagination sites is the plesiomorphic mechanism of neurogenesis in the Euarthropoda as it is still represented in Chelicerata, Chilopoda and Progoneata. The restriction of neuronal production to a small number of specialized asymmetrically dividing and individually identifiable stem cells is a derived synapomorphic character of Hexapoda and Crustacea.

---

### Serotonin-immunoreactive neurons

In a series of reports, Harzsch and Walossek have recently examined serotonin-immunoreactive neurons in the ventral nerve cord of Euarthropoda against a phylogenetic background (Harzsch and Walossek 2000; Harzsch 2003b, 2004b). In *L. polyphemus* (Xiphosura) and *Pandinus imperator* (Scorpiones), as representatives of the Chelicerata, clusters of segmentally iterated serotonergic neurons comprising a variable number of 6 to 12 or even more

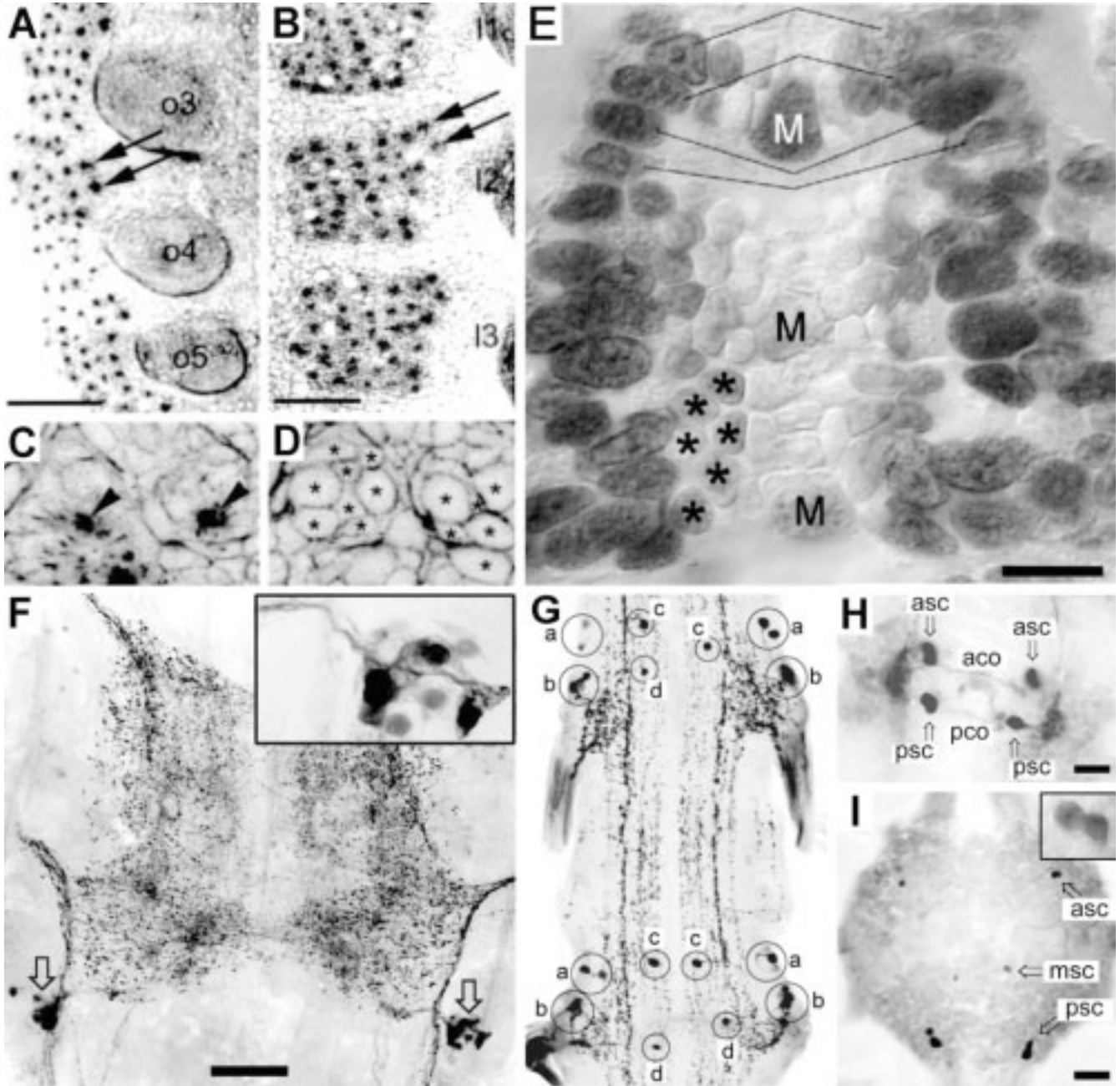
somata were present in each hemineuromere of the ventral nerve cord (Fig. 1f; Harzsch 2004b). Similar clusters (comprising only four cells, though, with ipsilateral neurites) are also present in the opisthosomal ganglia of the harvestman *Rilaena triangularis* (Arachnida, Opiliones; Breidbach and Wegerhoff 1993). In the spider *Cupiennius salei* these clusters comprise five neurons (Seyfarth et al. 1990).

In most recent studies the Xiphosura emerge as being more basal chelicerates than spiders (Westheide and Rieger 1996; Ax 1999; Shultz and Regier 2000; Regier and Shultz 2001a, 2001b; Hwang et al. 2001; the question of the Pycnogonida will not be touched here). For this reason and because Xiphosura and Scorpiones share a similar number of serotonergic neurons we assume that these two groups are more likely to represent the chelicerate ground pattern than do spiders. Hence, the arrangement of serotonergic neurons in the ground pattern of the Chelicerata was tentatively reconstructed as comprising an anterior and a posterior cluster with a variable number of serotonergic neurons linked by commissural fibres (Harzsch 2004b) and we suggest that the presence of clusters with about a dozen of these neurons also characterizes the euarthropodan ground pattern.

Chilopoda and Diplopoda have derived from this plesiomorphic condition in that there are typically groups that comprise single cells or pairs of serotonergic neurons, the maximum number observed in one group being four neurons (Harzsch 2004b). These cells are individually identifiable in successive ganglia and from animal to animal (Fig. 1g). The pattern of serotonergic neurons in the ventral nerve cord of Hexapoda and Crustacea is even more invariant and restricted (Fig. 1h, i). Harzsch and Walossek (2000) and Harzsch (2003b) suggested that the ground pattern of Hexapoda as well as malacostracan and entomostracan crustaceans comprise an anterior and a posterior pair of individually identifiable serotonergic neurons per hemiganglion (some of these were convergently reduced in several of the hexapod and crustacean subgroups).

These observations suggest that in Xiphosura and Scorpiones clusters of neurons fulfil the functions that in Entomostraca, Malacostraca and Hexapoda are accomplished by a much smaller set of neurons. It seems reasonable to relate these differences in cell numbers to the differences in neurogenesis as outlined above. The fact that in Chelicerata clusters of serotonergic neurons are present rather than single cells may be linked to the generalised mitotic activity of the neuroectoderm followed by the invagination of proneuronal cell clusters (Stollewerk et al. 2001, 2003; Stollewerk 2002). In Diplopoda (Dove and Stollewerk 2003) and also in Chilopoda (Kadner and Stollewerk 2004), the generation of neural precursors is not generalised but restricted to proliferative clusters. This may be the reason why in these taxa groups of only one to four serotonergic neurons arise.

The lineage that leads to the formation of the serotonergic neurons of Hexapoda is best understood in the fruit fly, *Drosophila melanogaster* (Pterygota, Diptera). These



**Fig. 1a–d** Comparison of the pattern of invagination sites in the developing ventral nerve cord of the spider *Cupiennius salei* (a; Chelicerata, Arachnida) and the diplopod *Glomeris marginata* (b–d; Progoneata). Confocal micrographs of embryos stained with phalloidin-rhodamine that labels actin (modified from Dove and Stollewerk 2003). **a** Invagination sites (arrows) in the opisthosoma segments 3–5 (o3–5) of the spider are arranged in seven rows. Scale bar 100  $\mu$ m. **b** Invagination sites (arrows) in the leg segments (l1–3) of the diplopod. Scale bar 50  $\mu$ m. **c, d** Higher magnifications of the diplopod invagination sites. Asterisks label basally enlarged cells. Scale bar 10  $\mu$ m. **e** Labelling of neuronal stem cells, the neuroblasts, with the S-phase specific mitosis marker bromodeoxyuridine in the neuromeres of maxilla one and two and thorax 1 in an embryo of the crustacean *Palaemonetes argentinus* (Malacostraca, Decapoda; modified from Harzsch 2001b). Neuroblasts are arranged in several rows and columns; the lines connect bilaterally arranged neuroblasts. M denotes the median neuroblast. Asterisks identify the neuroblasts progeny, the ganglion mother cells. Scale bar 15  $\mu$ m. **f** Serotonin-immunoreactive neurons in opisthosomal ganglion eight of the scorpion *Pandinus imperator* (Chelicerata, Scorpiones); stack of

inverted confocal images (modified from Harzsch 2004b). The inset provides a higher magnification of the posteriorly located cluster of neurons that comprises at least ten somata. Scale bar 100  $\mu$ m. **g** Serotonin-immunoreactive neurons in ventral nerve cord of the millipede *Alajulus zinalenses* (Progoneata, Diplopoda); stack of inverted confocal images (modified from Harzsch 2004b). Individually identifiable groups of serotonergic neurons (circles "a" to "d") are arranged in a segmentally repeated pattern. **h** Serotonin-immunoreactive neurons in a thoracic ganglion of the brine shrimp *Artemia salina* (Branchiopoda; modified from Harzsch and Walossek 2000). An anterior (sca) and a posterior (psc) pair of serotonergic neurites that cross to the contralateral as well as ipsilateral neurites are present. The contralateral neurites of asc and psc are associated with the anterior and posterior commissure, respectively (aco, pco). Scale bar 10  $\mu$ m. **i** The anterior (asc) and a posterior (psc) pair of serotonergic neurons in the mesothoracic ganglion of the firebrat *Thermobia domestica* (Hexapoda, Thysanura; modified from Harzsch 2002c). The additional medial cell (msc) is most likely an apomorphy of this group. Scale bar 30  $\mu$ m



neurons are generated by neuroblast 7-3, a neuronal stem cell the mitotic activity of which is well understood in the fruit fly and which gives rise to a lineage of only four neurons (Deshpande et al. 2001; Isshiki et al. 2001; Novotny et al. 2002). The first two divisions generate the ganglion mother cells 7-3a and 7-3b. 7-3a divides once again to give birth to the first serotonergic neuron (EW1) and its sibling (GW), an interneuron with another neurotransmitter. Division of 7-3b generates the second serotonergic cell (EW2), the sibling of which undergoes programmed cell death (Novotny et al. 2002). It is not understood yet if the pairs of serotonergic neurons in Crustacea are generated by a neuroblast that shares common lineage features with the hexapodan neuroblast 7-3.

Taken together, there is reason to link the two extremes in numbers of serotonergic neurons—that is, a cluster with a variable number of around a dozen somata in Chelicerata (representing the plesiomorphic condition of the euarthropod ground pattern) versus a restriction to only pairs of individually identifiable cells in Hexapoda and Crustacea (a synapomorphy uniting these two groups)—to the mode of their generation, that is, generalised proliferation in Chelicerata versus stem cell division and defined lineage in Hexapoda/Crustacea. It seems important at this point to emphasise that both the pattern of serotonergic neurons as well as mechanisms of neurogenesis in Hexapoda share more common features with the Entomostraca and Malacostraca than with the Chilopoda, Diplopoda and Chelicerata. Moreover, the pattern of serotonergic neurons and neurogenesis in Diplopoda and Chilopoda share many features with each other and seem to be an intermediate between the plesiomorphic condition represented by the Chelicerata and the derived condition represented by Hexapoda/Crustacea (Dove and Stollewerk 2003; Harzsch 2003a, 2004b).

## Motoneurons

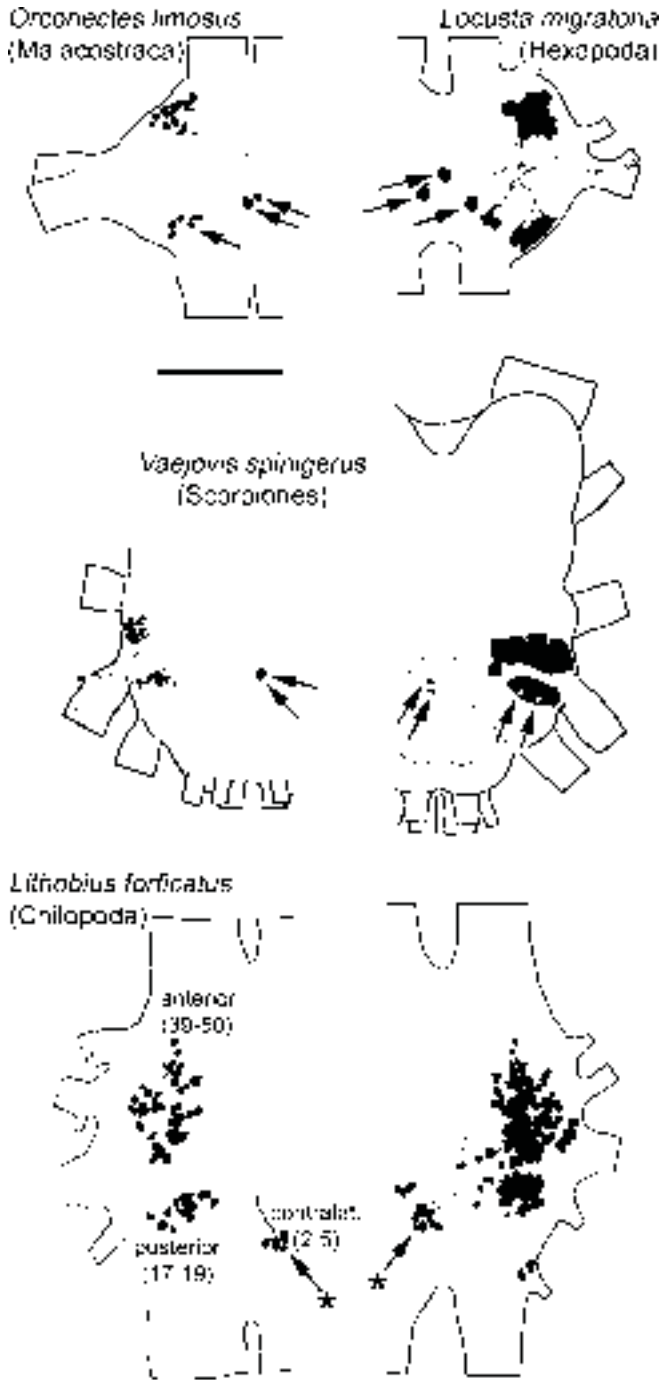
A characteristic feature of scorpions, and of chelicerates (Fournier and Sherman 1973) in general, is the large number of motoneurons supplying each leg muscle. According to Wolf and Harzsch (2002a), a leg muscle of the scorpion is supplied by about 13 excitatory motoneurons, on average. In agreement with this, Gilai and Parnas (1970) reported that a single muscle fibre may be innervated by up to six excitatory motoneurons; Root and Bowerman (1979) increased that number to seven. By contrast, the legs of malacostracan crustaceans and insects that have been examined are innervated (in most cases) by only two excitatory motoneurons, a “slow” and a “fast” axon (Wiersma 1941; Wiersma and Ripley 1952; Wiens 1976; Govind and Wiens 1985; Moffet et al. 1987; Burrows 1996).

Corresponding to the large and variable number of motoneurons supplying a scorpion leg muscle, the groups of motoneuron somata are large in these organisms, comprising an estimated 160 somata, and possibly several

more (Fig. 2; Wolf and Harzsch 2002a). Somata of excitatory leg motoneurons in Euarthropoda in general seem to be arranged in three clusters in the ventral ganglionic cell cortex (Fig. 2). These clusters are subdivided into smaller—and probably congenial—soma groups, which often supply just one or a few leg muscles. The anterior (ipsilateral) cluster contains the largest number of somata, between more than 100 in a scorpion and 30 or less in the crayfish and the locust. In a representative of the Chilopoda close to 50 motoneurons are present in the anterior cell cluster (Fig. 2; H. Wolf, unpublished data). The posterior (ipsilateral) cluster contains distinctly fewer neurons, usually about a third to a half of the number in the anterior cluster, that is, between more than 60 in a scorpion and less than 20 in the crayfish, locust and chilopod. Two to five somata occupy a position close to the midline. Detailed analysis of development and anatomy (Wiens and Wolf 1993; Wolf and Lang 1994) has demonstrated that at least some of these cell bodies belong to the contralateral hemiganglion, and hence its designation as the contralateral (posterior) cluster. In summary, the scorpions as representatives of the Chelicerata have the highest number of excitatory motoneurons, the Malacostraca and Hexapoda a much lower number, and Chilopoda an intermediate number.

Three single cells or three groups of inhibitory motoneurons appear to innervate the walking appendages of those euarthropods that have been examined (arrows in Fig. 2), and this we suggest represents the plesiomorphic condition. Two somata of inhibitory motoneurons in the scorpion are arranged in the contralateral cluster (Wolf and Harzsch 2002b). In Malacostraca and Hexapoda, there are only single inhibitory motoneurons in the contralateral cluster: CI in malacostracan crustaceans and CI1 in hexapods. In Chilopoda, there is also a contralateral cluster composed of up to five cell bodies, which apparently corresponds to the contralateral clusters observed in scorpions, crustaceans and hexapods. It appears significant that at least one of these cell bodies in Chilopoda is GABA-immunoreactive (Fig. 2, arrows with asterisk), and thus a presumptive inhibitory motoneuron (Wolf, unpublished data). A second inhibitor (or group of inhibitory motoneurons in the scorpion) is associated with the posterior ipsilateral cluster. This is true for malacostracan OI, hexapod CI3, and a small soma group in scorpions, but no data exist for chilopods. A third inhibitor is located ipsilaterally and posteriorly close to the midline, close to CI/CI1. This cell is the crustacean SI and hexapod CI2. Although this location superficially suggests that these inhibitors belong to the contralateral medial cluster, they probably are part of an ipsilateral posterior cluster of inhibitory interneuron somata (e.g. Wolf and Lang 1994). In the scorpion, a corresponding group of inhibitors is associated with the medial portion of the posterior cluster. Again, no data exist for the chilopods.

In summary, similar to the excitatory motoneurons, the number of GABA-immunoreactive inhibitory motor neurons that innervate the walking limbs is also higher in scorpions (cluster of inhibitors) than in representatives



of the Mandibulata (single inhibitory cells; Wiens and Wolf 1993; Wolf and Harzsch 2002b). These inhibitory neurons appear to be common inhibitors supplying several leg muscles in the plesiomorphic euarthropodan state. In addition to the similarities shared by all euarthropodan taxa discussed here, the inhibitory limb innervation specifically of Hexapoda and malacostracan Crustacea displays striking similarities down to the level of single identified cells (Wiens and Wolf 1993). In both groups, each walking leg is supplied by a set of three inhibitory motoneurons. These sets of inhibitors share a number of morphological and anatomical characteristics which sug-

gest homology, for instance, according to the criteria of Kutsch and Breidbach (1994; see above). A clear apomorphy of the malacostracan Crustacea is specialisation of two inhibitory motoneurons as specific inhibitors, innervating one particular muscle each (review in Wiens 1989). Other phylogenetic aspects of the arthropod neuromuscular system have been discussed by Wolf and Harzsch (2002a, 2002b).

In addition to the leg motoneurons, information is available on another class of motoneurons from the study of Heckmann and Kutsch (1995) who have explored the motor innervation of some body wall muscles in *L. forficatus* (Chilopoda) and compared it to that in Hexapoda. The number of motoneurons that supply the dorsal longitudinal muscles in *L. forficatus* is close to that in Hexapoda and they seem to be individually identifiable. However, the authors point out that their morphology is dissimilar to that of any of the known hexapod motoneurons and argue against a homology of hexapodan and chilopodan longitudinal muscle motoneurons.

In conclusion, similar to the situation with the serotonergic neurons, we suggest that the higher and in many cases variable number of excitatory and inhibitory motoneurons in Chelicerata compared to the Mandibulata represents the plesiomorphic condition and that the restriction in motoneuron number and the fact that they are always individually identifiable is a characteristic of the latter group. The Chilopoda seem to take an intermediate position between these two extremes.

Fig. 2 Distribution of walking leg motoneuron somata in the ventral soma cortex of various Euarthropoda. In the neuromeres of leg-bearing segments, leg motoneuron cell bodies are arranged in three soma clusters; these are marked in the chilopod ganglion (including ranges of soma numbers in backfills), *bottom left*. The anterior (ipsilateral) cluster contains the largest number of somata, the posterior (ipsilateral) cluster distinctly fewer, usually about a third of the number in the anterior cluster. The contralateral (or midline, posterior) cluster comprises only inhibitory motoneurons in malacostracan crustaceans, hexapods, and scorpions (at least one of these somata is GABA-immunoreactive in chilopods and might also be an inhibitory motoneuron). Motoneurons were labelled by backfilling the main branches of leg nerves (*black somata*; in scorpion, ascending sensory fibres also shown). Inhibitory motoneurons were identified by anti-GABA immunocytochemistry and electrophysiology; they are marked by *arrows*, putative inhibitors (electrophysiology data missing) by *arrows with asterisks*. Only the ipsilateral portions of ganglia are shown; *broken lines* indicate ganglion midlines. *Top* Leg motoneurons in a malacostracan Crustacean (third thoracic ganglion of the crayfish *Orconectes limosus*; modified from Wiens and Wolf 1993), and a representative of the Hexapoda (mesothoracic ganglion in *Locusta migratoria*; modified from Wiens and Wolf); *middle* leg motoneurons in a representative of the Chelicerata (scorpion *Vaejovis spinigerus*); motoneuron supply of two individual muscles, left, and backfill of the whole leg nerve (modified from Wolf and Harzsch 2002a, 2002b); *bottom* leg motoneurons in Chilopoda (ganglion of a walking leg segment in *Lithobius forficatus*); backfill of the main leg nerve, left, and five fills superimposed to illustrate (minor) variability (H. Wolf, unpublished data). *Scale bar*: *O. limosus* 1,000  $\mu\text{m}$ , *L. migratoria* 500  $\mu\text{m}$ , *V. spinigerus* 1,000  $\mu\text{m}$ , *L. forficatus* 200  $\mu\text{m}$

### Individually identifiable neurons in Chelicerata?

Considering the variable number of serotonergic neurons and of excitatory motoneurons in Xiphosura and Scorpiones the question arises of whether the concept of “individually identifiable neurons” applies to the Chelicerata. Another example that warrants discussion in this context are octopamine-immunoreactive neurons in the spider *Cupiennius salei* (Seyfarth et al. 1993). These authors reported that the number of octopaminergic neurons in the trunk ganglia varied inter-individually, even among siblings from the same egg sac. They explored this phenomenon systematically in 13 preparations of adult animals and, for example, for the second leg neuromere determined a range of one to seven somata, or for the opisthosomal neuromere a range of two to ten somata. Moreover, they noted that the number of somata in individual preparations can differ between the two hemiganglia of the same segment (Seyfarth et al. 1993). Another example of variable cell numbers are ommatidia in the compound eyes of Xiphosura most of which comprise only a single eccentric cell but around 20% of the ommatidia contain two (Fahrenbach 1975; see below for more details). However, there also seem to be examples of fixed cell numbers in Chelicerata, mostly coming from spiders. Examples are histamine-immunoreactive neurons (Schmid and Becherer 1999) and leucokinin-like immunoreactive neurons (Schmid and Becherer 1996) in the ventral nerve cord of *C. salei*, crustacean cardioactive peptide-immunoreactive neurons in the arachnid brain (Breibach et al. 1995), and serotonergic neurons in the ventral ganglia of the opilionid *R. triangularis* (Breibach and Wegerhoff 1993; see above).

There are several possible explanations for these observations: (1) some authors may not have noted variations in cell numbers which they encountered in their preparations in the systematic way that Fahrenbach (1975) and Seyfarth et al. (1993) did; (2) these results may reflect the fact that only certain cell types, as characterized by their transmitter expression, occur in variable cell numbers whereas others do not; (3) the differences in numbers of serotonergic cells between Xiphosura/Scorpiones as ancestral chelicerates on the one hand and Opiliones as a more derived taxon on the other may indicate an evolutionary trend towards reduction of neuron numbers within the Chelicerata. A similar trend is seen within Hexapoda and Malacostraca in which a segment- and species-specific reduction in numbers of serotonergic neurons occurs (discussed in more detail by Harzsch 2004b). Clearly, this issue needs to be explored in more detail (as exemplified by the contribution by Kutsch and Breibach 1994) before it can be settled.

### Structure of the lateral eyes

Structure (Paulus 1979; Melzer et al. 1997; Richter 1999; Paulus 2000; Müller et al. 2003) and development of the lateral eyes (Melzer et al. 2000; Hafner and Tokarski

2001) and optic ganglia (Harzsch et al. 1999; Harzsch and Walossek 2001; Harzsch 2002b; Wildt and Harzsch 2002; Sinakevitch et al. 2003) have always played pivotal roles in the discussion of the phylogenetic relationships of arthropods. *L. polyphemus* is a representative of the Chelicerata in which lateral eyes, composed of several similar optical units, the ommatidia, are still present (Fahrenbach 1975). Each ommatidium lacks a retina-hemolymph barrier and is composed of about 100 distal infra-ommatidial pigment cells, about 100 cone cells, about 100 proximal pigment cells and many others. Among these are an average of 10–13 retinula cells, the range within the ommatidia of one animal being 4–20. Most of the ommatidia also comprise a single eccentric cell but around 20% of the ommatidia contain two. In summary, each ommatidium is composed of a variable number of more than 300 cells (Fahrenbach 1975). The Scorpiones, Aranae, Pseudoscorpiones, Solifugae and some Acari have a varying number of laterally dispersed eyes that by modification may have derived from lateral faceted eyes. Regarding the lateral eyes of scorpions, Paulus (1979) assumed ancestral ommatidia to have been transformed into “unicorneal compound eyes”. This scenario does appear likely because, recently, the “arhabdomeric cells” of scorpion eyes (Schliwa and Fleissner 1979, 1980; Spreitzer and Melzer 2003) were thought to be homologous with those eccentric cells of a *Limulus polyphemus* faceted eye (Spreitzer and Melzer 2003). Additional dramatic modifications of lateral photoreceptors took place in the other subgroups of the Arachnida that finally resulted in a considerable increase of ocellary cell numbers (e.g. Aranae: 120–4,000 retinula cells, after Foelix 1996).

Diplopoda and Chilopoda also have lateral eyes which are composed of several similar subunits but the architecture of these subunits is in many aspects different to *L. polyphemus* (Paulus 1979, 2000) and has recently been shown to exhibit many similarities to Hexapoda and Crustacea (Müller et al. 2003). The eyes of Scutigermorpha (Chilopoda: Notostigmophora) are composed of ommatidia, each consisting of a crystalline cone with four cone cell nuclei (except peripheral ommatidia equipped with five cone cells), 9–12 distal and 4 proximal retinula cells, 8–10 primary pigment cells and 14–16 interommatidial pigment cells (Müller et al. 2003). Hence, each ommatidium is composed of between 39 and 46 cells with the number varying with eye region but the number of cone cells and proximal retinula cells is more constant. The principal cell types in the eyes of Scutigermorpha, in particular the crystalline cone cells, can be homologized with those of Hexapoda and Crustacea (see below; Müller et al. 2003). With respect to the presence of a bi-typed retinula (consisting of distal and proximal cells), the eyes of all Chilopoda seem to share a similar architecture (e.g. Grenacher 1880; Bähr 1971, 1972, 1974; Paulus 1979; Müller et al. 2003). However, the eyes of higher centipedes (including Lithobiomorpha and Scolopendromorpha) lack a crystalline cone (discussed in Müller et al. 2003) and tend to produce a horizontally multi-layered,

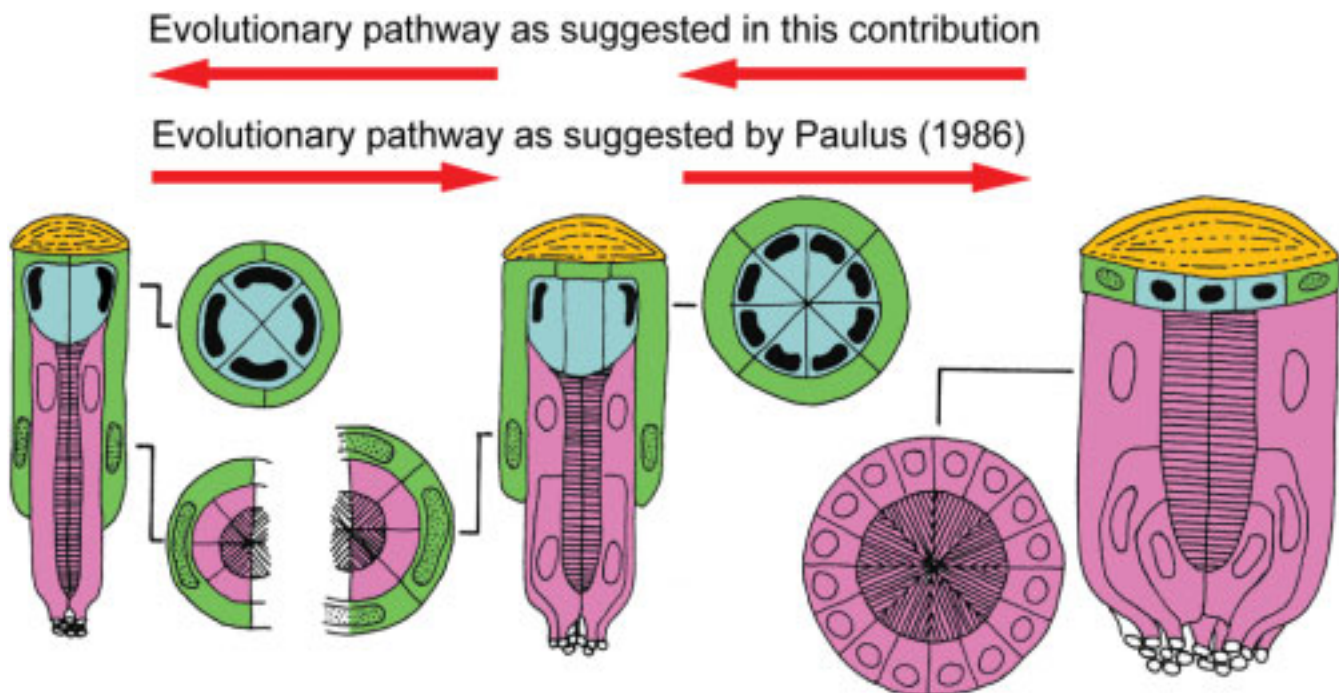


distal retinula, which may comprise up to 1,000 cells in *Scolopendra* (Grenacher 1880; Bedini 1968; Paulus 1979). The lateral ocelli of most Progoneata are composed of a high, but only slightly varying, number of contributing cells; their rhabdomeres are usually made up of more than 60 retinula cells (e.g. *Polyzonium germanicum* Brandt, 1831; Spies 1981; Paulus 2000). However, higher numbers of retinula cells can be observed among phylogenetically younger groups of millipedes (e.g. 300–400 cells in *Schizophyllum sabulosum* Linnaeus, 1758; Spies 1981). On the other hand, pselaphognath millipedes, which are supposed to represent the most basal group, show a reduced and constant number of seven retinula cells within each ocellus (*Polyxenus lagurus* Linnaeus, 1758; see Spies 1981). Although there is no specific trace of compound eyes in ancestral taxa of the Diplopoda, Kraus (2003) argued for their existence and subsequent transformation into “stemmata” in Microdecepplicida and recent Chilognatha. Consequently, the ommatidia of those still hypothetical compound eyes, which were probably similar to those of scutigermorph centipedes, were retained but reduced in number and modified in the Arthropleurida and recent Pselaphognatha (Spies 1981; Kraus 2003).

Finally, the hexapods as well as entomostracan and malacostracan crustaceans also possess compound eyes

which are composed of many similarly structured ommatidia. Paulus (2000), Dohle (2001) and Richter (2002) suggested that in the ground pattern of these three groups each ommatidium is composed of a constant number of cells which is very small in relation to the other arthropod groups discussed: two corneagenous cells, four crystalline cone cells, eight retinula cells, as well as several pigment cells. They suggested this fixed architecture of the ommatidia to be a synapomorphy of these three groups, a taxon for which they suggested the name “Tetraconata” in referring to the tetrapartite crystalline cone. The choice of this name turns out to be somewhat unfortunate because, as laid out above, such a tetrapartite crystalline cone is also present in scutigermorph Chilopoda (Müller et al. 2003). The crystalline cone is an important synapomorphy which we suggest characterises the ground pattern of Mandibulata.

Paulus (1986, 2000) has suggested an evolutionary scenario to explain the relationships of these different eye types within the Arthropoda. According to his model, compound eyes with ommatidia like those of recent Crustacea and Hexapoda are the ancestral eye type of Mandibulata. From this plesiomorphic character state, the compound eyes disintegrated into single ommatidia. Then, by fusion of several single ommatidia and/or an increase of cell numbers in single ommatidia, multicellular ocelli



**Fig. 3** The evolutionary scenario of eye formation as laid out by Paulus (1986). According to this model, compound eyes with ommatidia like those of recent Crustacea and Hexapoda are the ancestral eye type of Mandibulata. From this plesiomorphic character state, the compound eyes disintegrated into single ommatidia. Then, by fusion of several single ommatidia and/or an increase of cell numbers in single ommatidia, multicellular ocelli (fusion stemmata) like those of Progoneata and Chilopoda emerged (from Paulus 1986). We instead suggest an evolutionary scenario that followed the opposite direction in that we propose the

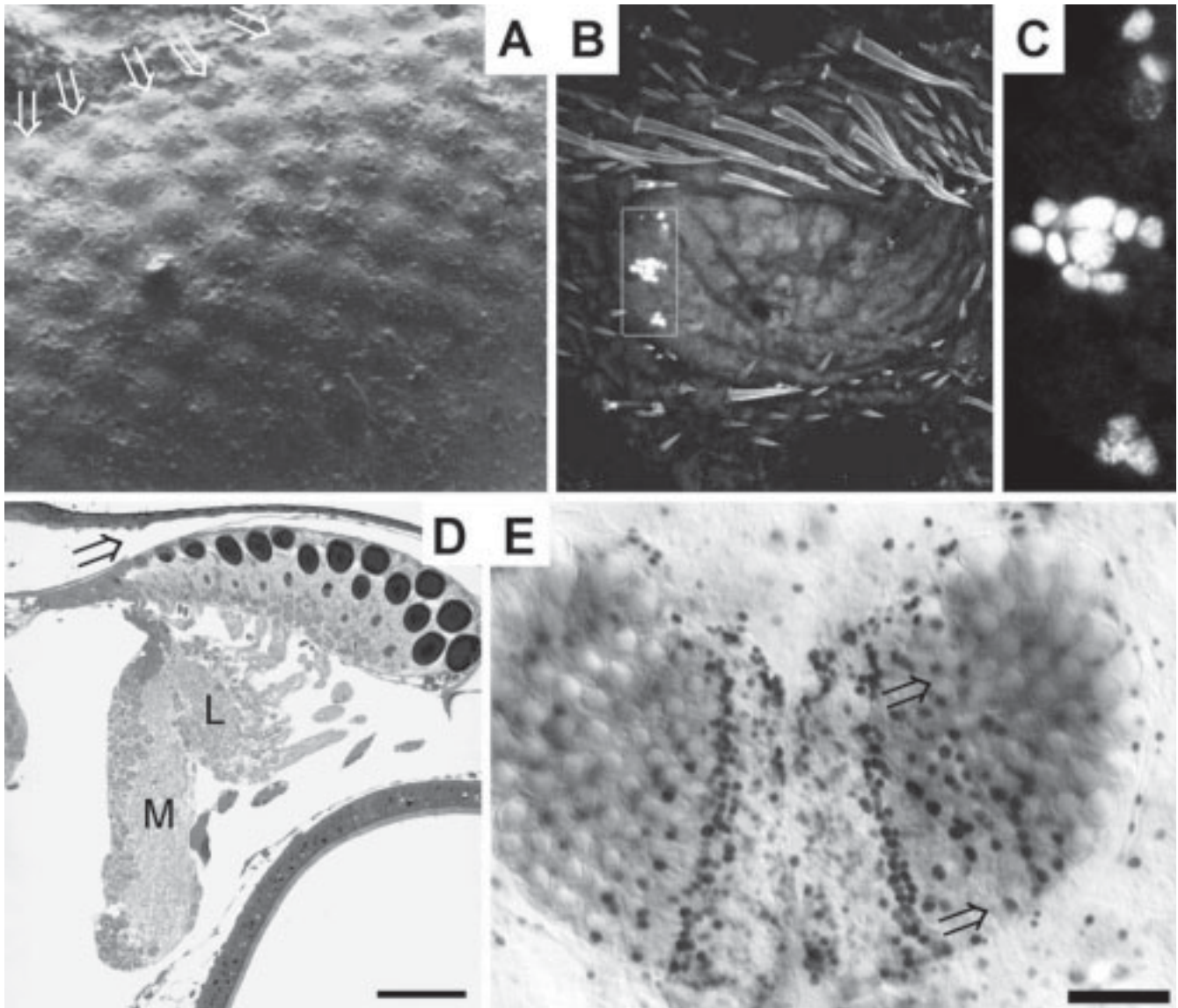
multicellular eye subunits of Chelicerata/Xiphosura with their variable cell number to be plesiomorphic for the Euarthropoda. Progoneata and Chilopoda have reduced the number of cells of which each eye subunit is composed and some cell types occur in constant numbers. They represent an intermediate on the pathway towards the Hexapoda + Crustacea (Tetraconata) in which the eye subunits have a fixed architecture with a relatively low, constant cell number. *Yellow* Cornea, *blue* crystalline cone, *green* distal pigment cells, *pink* retinula cells that form the rhabdom (*hatched*)

(fusion stemmata) like those of Progoneata and Chilopoda emerged (Fig. 3). Following the line of arguments laid out above we instead suggest an evolutionary scenario that followed the opposite direction. We propose the multicellular eye subunits of Chelicerata/Xiphosura with their variable cell number to be plesiomorphic for the Euarthropoda (Fig. 3). Generally, basal taxa of Progoneata and Chilopoda (*Scutigera*, *Polyxenus*) have reduced the number of cells of which each eye subunit is composed and some cell types occur in constant numbers. They

represent an intermediate on the pathway towards the Hexapoda + Crustacea (Tetraconata) in which the eye subunits have a fixed architecture with a relatively low, constant cell number.

#### Development of the lateral eyes

It is firmly established that during growth of the eyes of Trilobita new elements were formed in a generative zone



**Fig. 4** **a** Lateral eye of a juvenile trilobite *Paladin eichwaldi shunnerensis* (modified from Clarkson and Zang 1991). New elements are formed in a generative zone that is arranged along the dorsal margin of the eye and new small lenses (*arrows*) are added to the growing eye. **b, c** Mitotic cells in the developing eyes of a juvenile *Limulus polyphemus* (Chelicerata, Xiphosura) labelled with the S-phase specific proliferation marker bromodeoxyuridin (Harzsch, Melzer and Battelle, unpublished data). Three clusters of labelled cells (*boxed in b, enlarged in c*) mark the site where new elements are formed which are then added to the anterior side of the growing eye. **d** Frontal section of the visual system in an advanced

metanauplius of *Triops longicaudatus* (Branchiopoda). *Arrow* indicates the direction in which new ommatidia are added to the medial rim of the developing eye (*L* lamina ganglionaris, *M* medulla externa; *scale bar* 60  $\mu\text{m}$ ; modified from Harzsch and Walossek 2001). **e** Dorsal view of the metanaupliar visual system of *Triops cancrivormis* after 4 h incubation in the proliferation marker BrdU and subsequent immunohistochemical detection. New cellular material is generated by the proliferation zone (*black labelled cells*) and is pushed towards the rim of the developing eye. *Scale bar* 30  $\mu\text{m}$  (modified from Harzsch and Walossek 2001)



that was arranged along the anterior, lower, and posterior margins and sometimes also along the dorsal rim of the eye (Clarkson 1975, 1979; Zang and Clarkson 1990; Clarkson and Zang 1991). From this generative zone, new small lenses were added to the growing eye (Fig. 4a). In the xiphosuran *L. polyphemus* (Chelicerata), it has been suggested that their eyes grow by the addition of new elements at the anterior margin (Waterman 1954; Meadors et al. 2001). Confirmation for these data comes from recent experiments in which the S-phase specific proliferation marker bromodeoxyuridine (BrdU) was used to label mitotic cells in the developing eyes of juvenile *L. polyphemus* (Fig. 4b, c; Harzsch, Melzer and Battelle, unpublished data). In Crustacea, the formation of new ommatidia has been examined by classical histology (e.g. Melzer et al. 2000; Hafner and Tokarski 2001) as well as BrdU incorporation (Harzsch et al. 1999; Harzsch and Walossek 2001; Wildt and Harzsch 2002). In accordance with the mechanism laid out above for the other arthropod taxa, the cellular material that will form the new eye elements is generated in a proliferation zone along the rim of the developing eyes. In the transition zone next to the proliferation zone, the new proto-ommatidia are formed from this material and are added to the side of the retina (Harzsch et al. 1999; Melzer et al. 2000; Harzsch and Walossek 2001; Hafner and Tokarski 2001; Wildt and Harzsch 2002). The mechanisms of eye development in *D. melanogaster* probably do not represent the plesiomorphic condition within the Hexapoda due to the highly derived holometabolous developmental cycle of this species (discussed by Friedrich and Benzer 2000). More information can be drawn from comparing eye formation in Crustacea and other Arthropoda to hemimetabolous insects such as locusts and grasshoppers. The mechanism by which eye growth is achieved in these animals is strikingly similar to that reported in the crustacean visual system: new cells originate from a growth zone at the rim of the developing retina and aggregate to form proto-ommatidia which are added to the retina (discussed in great detail by Harzsch et al. 1999; Friedrich and Benzer 2000; Melzer et al. 2000; Harzsch and Walossek 2001; Hafner and Tokarski 2001; Wildt and Harzsch 2002).

Information on eye development is not available for the Chilopoda but this process has been examined in two representatives of the Progoneata (Peitsalmi and Pajunen 1992). The pattern of eye growth in this group closely resembles that in other arthropod taxa in that new elements are added to the side of the eye. In this, all Arthropoda seem to share a common basic principle of how their visual system is generated. This is important with regard to the possible evolutionary modifications that may have formed the eye types of Chilopoda and Progoneata according to the hypothesis laid out by Paulus (1986, 2000): Compound eyes like those of Crustacea/Hexapoda disintegrated into single ommatidia which then fused again to form multicellular ocelli or fusion stemmata. One would expect that such an evolutionary pathway would have left some imprint on the developmental program by which the generation of the eyes in recent Chilopoda and Progoneata

is governed during ontogeny. As far as we can tell from the available data on Diplopoda (Peitsalmi and Pajunen 1992) this is not the case. Developmental aspects thus do not support the Paulus scenario (Paulus 1986, 2000).

---

### Arthropod relationships

Our traditional understanding of euarthropod phylogeny, i.e. a sister-group relationship of the monophyletic taxa Crustacea (Malacostraca and Entomostraca) and Tracheata (Hexapoda and “Myriapoda” [Chilopoda and Progoneata]; e.g. Westheide and Rieger 1996; Kraus 1997, 2001; Ax 1999; Walossek 1999; Klass and Christensen 2001; Nielsen 2001; Waloszek 2003), has been challenged in recent years by studies in the field of molecular phylogeny. In fact, most of these data have not supported the monophyly of the Tracheata but instead have favoured a close relationship of Hexapoda and Crustacea (recent contributions, e.g. Shultz and Regier 2000; Cook et al. 2001; Friedrich and Tautz 2001; Giribet et al. 2001; Hwang et al. 2001; Peterson and Eernisse 2001; Regier and Shultz 2001a, 2001b; Burmester 2002; Kusche et al. 2002; Pisani et al. 2004). The morphological characters that support a monophyly of the Tracheata are currently being critically evaluated (e.g. Dohle 1997, 2001; Paulus 2000; Harzsch 2001a; Richter 2002) and an alternative hypothesis on euarthropod relationships has been suggested, the Tetraconata concept (Dohle 2001; Richter 2002). As mentioned above, the Tetraconata embrace the hexapods as well as entomostracan and malacostracan crustaceans, and their name refers to the tetrapartite crystalline cone in the ommatidia as a synapomorphy of these three groups. Morphological (Hilken 1998) and palaeontological evidence (Haas et al. 2003) now shed doubt on an important synapomorphy of the Hexapoda and “Myriapoda” in the Tracheata hypothesis, namely the monophyletic origin of tracheae. Instead, these studies advocate an independent conquest of land by Hexapoda, Chilopoda, and Progoneata. In the ground pattern of Euarthropoda there exists a functional link between circulation and respiration (McMahon 2001). By contrast, in the Hexapoda and derived chilopod taxa (Pleurostigmomorpha) oxygen transport is no longer accomplished by the circulatory system but by a sophisticated system of tracheae (Hertel and Pass 2002; Wirkner and Pass 2002). However, in the ground pattern of the Chilopoda, as represented by the Scutigermomorpha, the plesiomorphic euarthropod state of a circulatory system with respiratory function is still present (Wirkner and Pass 2002). This fact lends weight to the suggestion that, resulting from the convergent innovation of the tracheal system in Scutigermomorpha and Pleurostigmomorpha (Chilopoda) as well as Hexapoda (Hilken 1998), the circulatory system convergently lost its role in oxygen transport in the latter two groups (Hertel and Pass 2002; Wirkner and Pass 2002). Furthermore, biochemical and molecular properties of arthropod hemocyanins have recently excluded a close phylogenetic relationship of Diplopoda and Chilopoda



with the Hexapoda (Jaenicke et al. 1999; Kusche and Burmester 2001; Burmester 2002; Kusche et al. 2002). Also, critical re-evaluation of the other characters which have traditionally been discussed as apomorphies in the ground pattern of the Tracheata questions the validity of many of these characters. In addition, characters are emerging that provide further arguments against the traditional Tracheata hypothesis (e.g. Dohle 1997, 2001; Paulus 2000; Harzsch 2001a; Richter 2002). For example, comparative analysis of the neuromuscular system in arthropod walking limbs has demonstrated striking similarities between malacostracan crustaceans and hexapods (Wiens and Wolf 1993; Wolf and Harzsch 2002a, 2002b), whereas an unequivocal alignment of the diplopodan limb podomeres with that of Chilopoda and Hexapoda remains impossible.

Structure and development of the nervous system have also played important roles in the debate on arthropod relationships and provided arguments in favour of the new hypotheses (reviews e.g. Breidbach 1995; Strausfeld et al. 1995, 1998; Wegerhoff and Breidbach 1995; Whittington 1996; Nilsson and Osorio 1997; Whittington and Bacon 1997; Strausfeld 1998; Strausfeld and Hildebrand 1999; Paulus 2000; Dohle 2001; Harzsch 2001a, 2003a, 2004a; Richter 2002; Fahrbach 2004; Harzsch et al. 2004; Whittington 2004). The observations laid out above can supplement this body of literature. We suggest that the ground pattern of Euarthropoda (GP in Fig. 5) comprises the following (most likely plesiomorphic) characters:

- Neurons are generated by a general proliferative activity of the neuroectoderm with concentrations at invagination sites.
- Two clusters of serotonergic neurons (most likely with a variable cell number) are present in each thoracic hemineuromere.
- Each limb muscle is innervated by a cluster of several motoneurons (most likely a variable cell number).
- The lateral eyes are composed of subunits which comprise several hundreds of cells (most likely with a variable cell number).

The ground pattern of Mandibulata (GP in Fig. 5) comprises the following apomorphic characters:

- The neurogenetic activity is restricted to the invagination sites.
- Several groups that comprise between one to four individually identifiable serotonergic neurons are present in each thoracic hemineuromere.
- The limb muscles are innervated by a fixed number of individually identifiable motoneurons.
- The lateral eyes are composed of subunits which comprise several dozens of cells (variable cell number, but some individually identifiable cells are present).
- The lateral eye subunits have a crystalline cone.

The ground pattern of Tetraconata (GP in Fig. 5) comprises the following apomorphic characters:

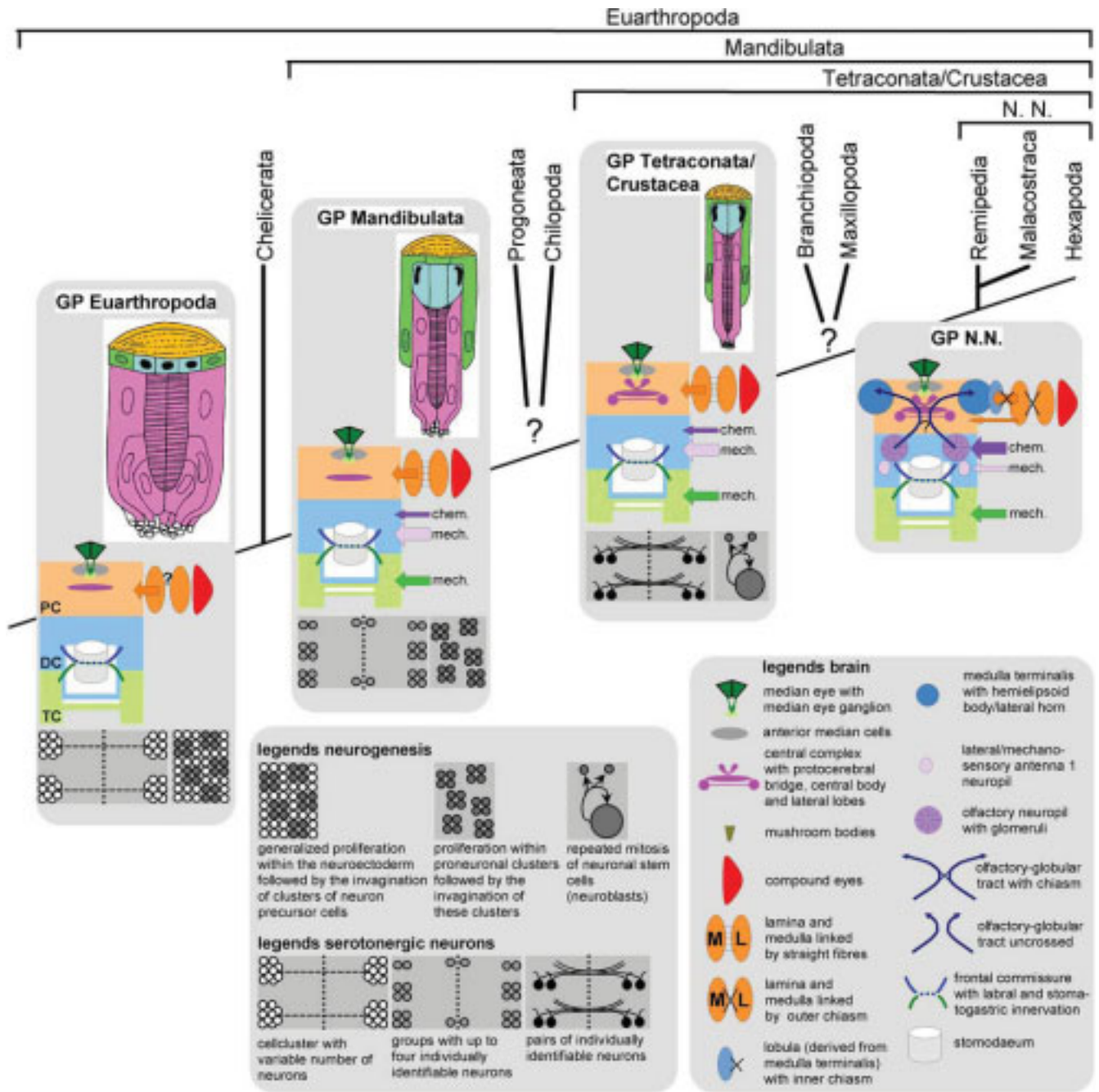
- Neurons are generated by neuronal stem cells (neuroblasts).
- Only two pairs of individually identifiable serotonergic neurons are present in each thoracic hemineuromere.
- Each limb muscle is innervated by a fixed number, most likely only two, individually identifiable excitatory motoneurons
- The lateral eyes are composed of subunits which in turn are composed of a constant set of individually identifiable cells.

---

## Conclusions

Recent studies in the field of molecular phylogeny have favoured a close relationship of Hexapoda and Crustacea (e.g. Shultz and Regier 2000; Cook et al. 2001; Friedrich and Tautz 2001; Giribet et al. 2001; Hwang et al. 2001; Peterson and Eernisse 2001; Regier and Shultz 2001a, 2001b; Burmester 2002; Kusche et al. 2002; Pisani et al. 2004) in that most of them have suggested a sister-group relationship of Hexapoda and Crustacea. Some of these studies have also suggested a sister-group relationship of “Myriapoda” (Chilopoda + Progoneata) and Chelicerata (e.g. Hwang et al. 2001; Kusche and Burmester 2001; Pisani et al. 2004; Mallatt et al. 2004), whereas other studies have not. Comparative analyses of the nervous system have provided morphological and developmental arguments in favour of a sister-group relationship of Crustacea and Hexapoda (Nilsson and Osorio 1997; Whittington and Bacon 1997; Strausfeld 1998; Dohle 2001; Harzsch 2001a; Richter 2002). What is more, some of the recent neurobiological studies have been even more specific than the molecular analyses in that they suggested an in-group position of the Hexapoda within the Crustacea as a sister-group to the Malacostraca + Remipedia (Fanenbruck et al. 2004; Harzsch 2004a; Harzsch et al. 2004). The characters presented in this review are in line with such a phylogenetic position of the Hexapoda. Nevertheless, these characters argue against a sister-group relationship of “Myriapoda” and Chelicerata but instead favour the Mandibulata concept.

Of course “Myriapoda” and Chelicerata share many common characters that later have diverged within the Tetraconata. Nevertheless, these shared ancestral (plesiomorphic) traits of course must not be taken as an indicator of a sister-group relationship. Only newly derived common characters (synapomorphies) can be taken as evidence for a sister-group relationship. This aspect has been thoroughly discussed recently by Kadner and Stollewerk (2004). These authors found that Chilopoda and Chelicerata share many common mechanisms of neurogenesis. However, these shared features most likely represent the plesiomorphic state of Euarthropoda and therefore do not argue in favour of a sister-group relationship of Chilopoda and Chelicerata (Kadner and Stollewerk 2004). Hwang et al. (2001), Mallatt et al. (2004) and Pisani et al. (2004) admit that as yet no



**Fig. 5** An analysis of phylogenetic relationships and brain morphologies in the ground patterns (GP) of various euarthropods (modified from Fanenbruck et al. 2004; Harzsch 2004a; Harzsch et al. 2004). This analysis is founded exclusively on brain anatomy, and deliberately ignores all other morphological characters as well as fossil taxa. The eye structure and cellular features of the nervous system that characterise the various ground patterns as described in the text are provided in the *grey boxes* and plotted onto the existing phylogram. The correspondence of the three brain neuromeres (PC protocerebrum, DC deutocerebrum, TC tritocerebrum) of Chelicerata and Mandibulata has recently been demonstrated (Mittman and Scholtz 2003) and a homology of chelicerate and mandibulate central bodies has been suggested (Loesel and Strausfeld 2003). In

the Mandibulata, *arrows* indicate a predominantly chemosensory (*chem.*) or mechanosensory (*mech.*) input to the brain. Recent neuroembryological studies on representatives of the Chelicerata and Mandibulata (Mittman and Scholtz 2003; Boyan et al. 2003) have shown that the postoral commissure has both deuto- and tritocerebral components thereby providing evidence that in the euarthropodan brain the stomodaeum is not located *between* the deuto- and the tritocerebrum but *within* the deutocerebrum. The malacostracan lateral protocerebrum as the target of the olfactory-globular tract corresponds to the lateral horn of Hexapoda. The homology of malacostracan and hexapodan olfactory glomeruli is unsettled (Strausfeld and Hildebrand 1999; Harzsch et al. 2004)

synapomorphic morphological characters are known to support their claim of a sister group “Myriapoda”/Chelicerata (“Paradoxopoda” in Mallatt et al. 2004; “Myriochelata” in Pisani et al. 2004). Our own neurobiological analyses do not provide any evidence in that direction either. Perhaps, the molecular similarities between these two groups simply show that they are still very close to the plesiomorphic euarthropodan condition, and thus are not informative about their phylogenetic relationships.

**Acknowledgements** S.H. is a Heisenbergfellow of the DFG.

## References

- Ax P (1999) Das System der Metazoa II. Fischer, Stuttgart
- Bähr R (1971) Die Ultrastruktur der Photorezeptoren von *Lithobius forficatus* L (Chilopoda: Lithobiidae). *Z Zellforsch Mikrosk Anat* 116:70–93
- Bähr R (1972) Licht- und dunkeladaptive Änderungen der Sehzellen von *Lithobius forficatus* L (Chilopoda: Lithobiidae). *Cytobiologie* 6(2):214–233
- Bähr R (1974) Contribution to the morphology of Chilopod eyes. *Symp Zool Soc Lond* 32:388–404
- Bedini C (1968) The ultrastructure of the eye of the centipede *Polybothrus fasciatus* (Newport). *Monit Zool Ital Suppl* 2:31–47
- Boyan G, Reichert H, Hirth F (2003) Commissure formation in the embryonic insect brain. *Arthropod Struct Dev* 32:61–77
- Breidbach O (1995) Is the evolution of the arthropod brain convergent?. In: Breidbach O, Kutsch W (eds) The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach. Birkhäuser, Basel, pp 383–406
- Breidbach O, Wegerhoff R (1993) Neuroanatomy of the central nervous system of the harvestman, *Rilaena triangularis* (HERBST 1799) (Arachnida; Opiliones)—principal organization, GABA-like and serotonin-immunohistochemistry. *Zool Anz* 230:55–81
- Breidbach O, Dirksen H, Wegerhoff R (1995) Common general morphological pattern of peptidergic neurons in the arachnid brain: crustacean cardioactive peptide-immunoreactive neurons in the protocerebrum of seven arachnid species. *Cell Tissue Res* 279:183–197
- Burmester T (2002) Origin and evolution of arthropod hemocyanins and related proteins. *J Comp Physiol B* 172:95–107
- Burrows M (1996) The neurobiology of an insect brain. Oxford University Press, Oxford
- Campos-Ortega JA, Hartenstein V (1997) The embryonic development of *Drosophila melanogaster*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Clarkson ENK (1975) The evolution of the eyes of trilobites. *Fossils Strata* 4:7–31
- Clarkson ENK (1979) The visual system of trilobites. *Palaeontology* 16:827–840
- Clarkson ENK, Zhang X-G (1991) Ontogeny of the carboniferous trilobite *Paladin eichwaldi shunnerensis* (King 1914). *Trans R Soc Edinb Earth Sci* 82:277–295
- Cook CE, Smith ML, Telford MJ, Bastianello A, Akam M (2001) *Hox* genes and the phylogeny of the arthropods. *Curr Biol* 11:759–763
- Deshpande N, Dittrich R, Technau GM, Urban J (2001) Successive specification of *Drosophila* neuroblasts NB 6-4 and NB 7-3 depends on the interaction of the segment polarity genes *wingless*, *gooseberry* and *naked cuticle*. *Development* 128:3253–3261
- Dirksen H (1998) Conserved crustacean cardioactive (CCAP) neuronal networks and functions in arthropod evolution. In: Coast GM, Webster SG (eds) Recent advances in arthropod endocrinology. Cambridge University Press, Cambridge, pp 302–333
- Doe CQ, Skeath JB (1996) Neurogenesis in the insect central nervous system. *Curr Opin Neurobiol* 6:18–24
- Doe CQ, Fuerstenberg S, Peng C-Y (1998) Neural stem cells: from fly to vertebrates. *J Neurobiol* 36:111–127
- Dohle W (1997) Myriapod-insect relationships as opposed to an insect-crustacean sister group relationship. In: Fortey RA, Thomas RH (eds) Arthropod relationships, Chapman & Hall, London, pp 305–316
- Dohle W (2001) Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name “Tetraconata” for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. *Ann Soc Entomol Fr* 37:85–103
- Dohle W, Scholtz G (1997) How far does cell lineage influence cell fate specification in crustacean embryos? *Semin Cell Dev Biol* 8:379–390
- Dohle W, Gerberding M, Hejnol A, Scholtz G (2004) Cell lineage, segment differentiation, and gene expression in crustaceans. In: Scholtz G (ed) Evolutionary developmental biology of Crustacea. Crustacean issues, vol 15. Balkema, Lisse, pp 135–167
- Dove H, Stollewerk A (2003) Comparative analysis of neurogenesis in the myriapod *Glomeris marginata* (Diplopoda) suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Development* 130:2161–2171
- Duman-Scheel M, Patel NH (1999) Analysis of molecular marker expression reveals neuronal homology in distantly related arthropods. *Development* 126:2327–2334
- Eriksson BJ, Tait NN, Budd GE (2003) Head development in the onychophoran *Euperipatoides kanangrensis* with particular reference to the central nervous system. *J Morphol* 255:1–23
- Fahrbach SE (2004) What arthropod brains say about arthropod phylogeny. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:3723–3724
- Fahrenbach W (1975) The visual system of the horseshoe crab *Limulus polyphemus*. *Int Rev Cytol* 41:285–349
- Fanenbruck M, Harzsch S, Wägele W (2004) The brain of the Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationships. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:3868–3873
- Foelix R F (1996) Biology of spiders. Oxford University Press, New York
- Fourtner CR, Sherman RG (1973) Chelicerate neuromuscular systems. *Am Zool* 13:271–289
- Friedrich M, Benzer S (2000) Divergent *decapentaplegic* expression patterns in the compound eye development and the evolution of insect metamorphosis. *J Exp Zool* 288:39–55
- Friedrich M, Tautz D (2001) Arthropod rDNA phylogeny revisited: a consistency analysis using Monte Carlo Simulation. *Ann Soc Entomol Fr* 37:21–40
- Gerberding M (1997) Germ band formation and early neurogenesis of *Leptodora kindti* (Cladocera): first evidence for neuroblasts in the entomostracan crustaceans. *Invertebr Reprod Dev* 32:93–73
- Gerberding M, Scholtz G (2001) Neurons and glia in the midline of the higher crustacean *Orchestia cavimana* are generated via an invariant cell lineage that comprises a median neuroblast and glial progenitors. *Dev Biol* 235:397–409
- Gilai A, Parnas I (1970) Neuromuscular physiology of the closer muscle in the pedipalp of the scorpion *Leiurus quinquestriatus*. *J Exp Biol* 52:325–344
- Giribet G, Edgecombe GD, Wheeler WC (2001) Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature* 413(6852):121–122
- Goodman CS, Doe CQ (1993) Embryonic development of the *Drosophila* central nervous system. In: Bate M, Martinez-Arias A (eds) The development of *Drosophila melanogaster*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, N.Y., pp 1131–1207



- Govind CK, Wiens TJ (1985) Innervation of the limb accessory flexor muscle in several decapod crustaceans. I: Anatomy. *J Neurobiol* 16:317–328
- Grenacher H (1880) Über die Augen einiger Myriapoden. *Arch Mikrosk Anat* 18:415–467
- Haas F, Waloszek D, Hartenberger R (2003) *Devonohexapodus blocksbergensis*, a new marine hexapod from the Lower Devonian Hunsrück Slates, and the origin of Atelocerata and Hexapoda. *Org Divers Evol* 3:39–54
- Hafner GS, Tokarski TR (2001) Retinal development in the lobster *Homarus americanus*: comparison with compound eyes of insects and other crustaceans. *Cell Tissue Res* 305:147–158
- Harzsch S (2001a) Entwicklung des Nervensystems der Crustacea: ein Beitrag zur Phylogenie der Arthropoda. Habilitationsschrift, Universität Bielefeld, Bielefeld, pp 1–296
- Harzsch S (2001b) Neurogenesis in the crustacean ventral nerve cord: homology of neuronal stem cells in Malacostraca and Branchiopoda?. *Evol Dev* 3:154–169
- Harzsch S (2002a) From stem cell to structure: neurogenesis in decapod crustaceans. In: Wiese K (ed) *The crustacean nervous system*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 417–432
- Harzsch S (2002b) The phylogenetic significance of crustacean optic neuropils and chiasmata: a re-examination. *J Comp Neurol* 453:10–21
- Harzsch S (2002c) Neurobiologie und Evolutionsforschung: “Neurophylogenie” und die Stammesgeschichte der Euarthropoda. *Neuroforum* 4:267–273
- Harzsch S (2003a) Ontogeny of the ventral nerve cord in malacostracan crustaceans: a common plan for neuronal development in Crustacea and Hexapoda? *Arthropod Struct Dev* 32:17–38
- Harzsch S (2003b) Evolution of identified arthropod neurons: the serotonergic system in relation to engrailed-expressing cells in the embryonic ventral nerve cord of the American lobster *Homarus americanus* Milne Edwards, 1873 (Malacostraca, Pleocyemata, Homarida). *Dev Biol* 258:44–56
- Harzsch S (2004a) The arthropod tritocerebrum: a “non-*Drosophila*-centric” perspective. *Evol Dev* 6:303–309
- Harzsch S (2004b) Phylogenetic comparison of serotonin-immunoreactive neurons in representatives of the Chilopoda, Diplopoda and Chelicerata: implications for arthropod relationships. *J Morphol* 259:198–213
- Harzsch S, Walossek D (2000) Serotonin-immunoreactive neurons in the ventral nerve cord of Crustacea: a character to study aspects of arthropod phylogeny. *Arthropod Struct Dev* 29:307–322
- Harzsch S, Walossek D (2001) Neurogenesis in the developing visual system of the branchiopod crustacean *Triops longicaudatus* (LeConte, 1846): corresponding patterns of compound-eye formation in Crustacea and Insecta?. *Dev Genes Evol* 211:37–43
- Harzsch S, Benton J, Dawirs RR, Beltz B (1999) A new look at embryonic development of the visual system in decapod crustaceans: neuropil formation, neurogenesis and apoptotic cell death. *J Neurobiol* 39:294–306
- Harzsch S, Sandeman D, Chaigneau J (2004) Morphology and development of the central nervous system. In: Forest J, von Vaupel Klein JC (eds) *Treatise on Zoology—Crustacea*. Koninklijke Brill, Leiden (in press)
- Heckmann R, Kutsch W (1995) Motor supply of the dorsal longitudinal muscles. II. Comparison of motoneuron sets in Tracheata. *Zoomorphology* 115:197–211
- Hertel W, Pass G (2002) An evolutionary treatment of the morphology and physiology of circulatory organs in insects. *Comp Biochem Physiol A* 133:555–575
- Hilken G (1998) Vergleich von Tracheensystemen unter phylogenetischen Aspekten. *Verh Naturwiss Ver Hamburg* 37:5–94
- Hwang UW, Friedrich M, Tautz D, Park CJ, Kim W (2001) Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature* 413:154–157
- Isshiki T, Pearson B, Holbrook S, Doe CQ (2001) *Drosophila* neuroblasts sequentially express transcription factors which specify the temporal identity of their neuronal progeny. *Cell* 106:511–521
- Jaenicke E, Decker H, Gebauer W, Marks J, Burmester T (1999) Identification, structure and properties of hemocyanins from diplopod Myriapoda. *J Biol Chem* 274:29071–29074
- Kadner D, Stollewerk (2004) Neurogenesis in the chilopod *Lithobius forficatus* suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Dev Genes Evol*. DOI 10.1007/s00427-004-0419-z
- Klass KD, Kristensen NP (2001) The ground plan and affinities of hexapods: recent progress and open problems. In: Deuve T (ed) *Origin of the Hexapoda*. *Ann Soc Entomol Fr* 37:265–581
- Kraus O (1997) Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In: Fortey RA, Thomas RH (eds) *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, London, pp 295–304
- Kraus O (2001) “Myriapoda” and the ancestry of Hexapoda. In: Deuve T (ed) *Origin of the Hexapoda*. *Ann Soc Entomol Fr* 37:105–127
- Kraus O (2003) Fossil giants and surviving dwarfs. Arthropleurida and Pselaphognatha (Atelocerata, Diplopoda): characters, phylogenetic relationships and construction. *Verh Naturwiss Ver Hamburg* 40:5–50
- Kusche H, Burmester T (2001) Diplopod hemocyanin sequence and the phylogenetic position of the Myriapoda. *Mol Biol Evol* 18:1566–1573
- Kusche K, Ruhberg H, Burmester T (2002) A hemocyanin from the Onychophora and the emergence of respiratory proteins. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:10545–10548
- Kutsch W, Breidbach O (1994) Homologous structures in the nervous system of Arthropoda. *Adv Insect Physiol* 24:1–113
- Loesel R, Strausfeld NJ (2003) Common design in brains of velvet worms and chelicerates and their phylogenetic relationships. In: Elsner N, Zimmermann H (eds) *The neurosciences from basic research to therapy*. Thieme, Stuttgart, p 677
- Loesel R, Nässel DR, Strausfeld NJ (2002) Common design in a unique midline neuropil in the brains of arthropods. *Arthropod Struct Dev* 31:77–91
- Mallatt JM, Garey JR, Shultz JW (2004) Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin. *Mol Phylogenet Evol* 31:178–191
- Matsuzaki F (2000) Asymmetric division of *Drosophila* neural stem cells: a basis for neural diversity. *Curr Opin Neurobiol* 10:38–44
- McMahon BR (2001) Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea. *J Exp Biol* 204:923–932
- Meadors S, McGuinness C, Dodge FA, Barlow RB (2001) Growth, visual field, and resolution in the juvenile *Limulus* lateral eye. *Biol Bull* 201:272–274
- Melzer RR, Diersch R, Nicastro D, Smola U (1997) Compound eye evolution: highly conserved retinula and cone cell patterns indicate a common origin of the insect and crustacean ommatidium. *Naturwissenschaften* 84:542–544
- Melzer R, Michalke C, Smola U (2000) Walking on insect paths: early ommatidial development in the compound eye of the ancestral crustacean *Triops cancriformis*. *Naturwissenschaften* 87:308–311
- Mittmann B (2002) Early neurogenesis in the horseshoe crab and its implication for arthropod relationships. *Biol Bull* 203:221–222
- Mittmann B, Scholtz G (2003) Development of the nervous system in the “head” of *Limulus polyphemus* (Chelicerata: Xiphosura): morphological evidence for a correspondence between the segments of the chelicerae and of the (first) antennae of Mandibulata. *Dev Genes Evol* 213:9–17
- Moffett S, Yox DP, Kahan LB, Ridgway RL (1987) Innervation of the anterior and posterior levator muscles of the fifth leg of the crab *Carcinus maenas*. *J Exp Biol* 127:229–248

- Müller C, Rosenberg J, Richter S, Meyer-Rochow VB (2003) The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural re-investigation that adds support to the Mandibulata-concept. *Zoomorphology* 122:191–209
- Nielsen C (2001) Animal evolution—interrelationships of the living phyla, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford, pp 1–563
- Nilsson D, Osorio D (1997) Homology and parallelism in arthropod sensory processing. In: Fortey RA, Thomas RH (eds) *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, London, pp 333–348
- Novotny T, Eiselt R, Urban J (2002) *Hunchback* is required for the specification of the early sublineage of neuroblast 7-3 in the *Drosophila* central nervous system. *Development* 129:1027–1036
- Paulus HF (1979) Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: Gupta AP (ed) *Arthropod phylogeny*. van Nostrand Reinhold, New York, pp 299–383
- Paulus HF (1986) Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten—ein Modell für die Entstehung und die Ableitung der ozellulären Lateralaugen der Myriapoda von Fazettenaugen. *Zool J Syst* 113:353–371
- Paulus HF (2000) Phylogeny of the Myriapoda-Crustacea-Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. *J Zool Syst Evol Res* 38:189–208
- Peitsalmi M, Pajunen VI (1992) Eye growth in *Choneiulus palmatus* and *Napoiulus kochii* (Diplopoda, Blaniulidae). *Ann Zool Fenn* 29:39–46
- Peterson KJ, Eemisse DJ (2001) Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evol Dev* 3:170–205
- Pisani D, Poling LL, Lyons-Weiler M, Hedges SB (2004) The colonization of land by animals: molecular phylogeny and divergence times among arthropods. *BMC Biol* 2:1
- Regier JC, Shultz JW (2001a) Elongation factor-2: a useful gene for arthropod phylogenetics. *Mol Phylogenet Evol* 20:136–148
- Regier JC, Shultz JW (2001b) A phylogenetic analysis of Myriapoda (Arthropoda) using two nuclear protein-encoding genes. *Zool J Linn Soc* 132:469–486
- Richter S (1999) The structure of the ommatidia of the Malacostraca (Crustacea)—a phylogenetic approach. *Verh Naturwiss Ver Hamburg* 38:161–204
- Richter S (2002) The Tetraconata concept: hexapod-crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. *Org Divers Evol* 2:217–237
- Root TM, Bowerman RF (1979) Neuromuscular physiology of scorpion leg muscles. *Am Zool* 19:993
- Schliwa M, Fleissner G (1979) Arhabdomeric cells of the median eye retina of scorpions. *J Comp Physiol* 130:265–270
- Schliwa M, Fleissner G (1980) The lateral eyes of the scorpion, *Androctonus australis*. *Cell Tissue Res* 206:95–114
- Schmid A, Becherer C (1996) Leucokinin-like immunoreactive neurones in the central nervous system of the spider *Cupiennius salei*. *Cell Tissue Res* 284:143–152
- Schmid A, Becherer C (1999) Distribution of histamine in the CNS of different spiders. *Microsc Res Tech* 44:81–93
- Scholtz G, Dohle W (1996) Cell lineage and cell fate in crustacean embryos—a comparative approach. *Int J Dev Biol* 37:211–220
- Seyfarth EA, Hammer K, Grünert U (1990) Serotonin-immunoreactive cells in the CNS of spiders. *Verh Dtsch Zool Ges* 83:640
- Seyfarth EA, Hammer K, Spörhase-Eichmann U, Hörner M, Vullings HGB (1993) Octopamine immunoreactive neurons in the fused central nervous system of spiders. *Brain Res* 611:197–206
- Shultz JW, Regier JC (2000) Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean + hexapod clade. *Proc R Soc Lond B* 267:1011–1019
- Sinakevitch I, Douglass JK, Scholtz G, Loesel R, Strausfeld NJ (2003) Conserved and convergent organization in the optic lobes of insects and isopods, with reference to other crustacean taxa. *J Comp Neurol* 467:150–172
- Skeath JB (1999) At the nexus between pattern formation and cell-type specification: the generation of individual neuroblast fates in the *Drosophila* embryonic nervous system. *BioEssays* 21:922–931
- Spies T (1981) Structure and phylogenetic interpretation of diplopod eyes (Dilopoda). *Zoomorphology* 98:241–260
- Spreitzer A, Melzer RR (2003) The nymphal eye of *Parabuthus transvaalicus* Purcell, 1899 (Buthidae): an accessory lateral eye in a scorpion. *Zool Anz* 242:137–143
- Stollewerk A (2002) Recruitment of cell groups through *Delta/Notch* signalling during spider neurogenesis. *Development* 129:5339–5348
- Stollewerk A, Weller M, Tautz D (2001) Neurogenesis in the spider *Cupiennius salei*. *Development* 128:2673–2688
- Stollewerk A, Tautz D, Weller M (2003) Neurogenesis in the spider: new insights from comparative analysis of morphological processes and gene expression patterns. *Arthropod Struct Dev* 32:5–16
- Strausfeld NJ (1998) Crustacean-insect relationships: the use of brain characters to derive phylogeny amongst segmented invertebrates. *Brain Behav Evol* 52:186–206
- Strausfeld NJ, Barth FG (1993) Two visual systems in one brain: neuropils serving the secondary eyes of the spider *Cupiennius salei*. *J Comp Neurol* 328:43–62
- Strausfeld NJ, Hildebrand JG (1999) Olfactory systems: common design, uncommon origins? *Curr Opin Neurobiol* 9:634–640
- Strausfeld NJ, Welzian P, Barth FG (1993) Two visual systems in one brain: neuropils serving the principal eyes of the spider *Cupiennius salei*. *J Comp Neurol* 328:63–75
- Strausfeld NJ, Buschbeck EK, Gomez RS (1995) The arthropod mushroom body: its functional roles, evolutionary enigmas and mistaken identities. In: Breidbach O, Kutsch W (eds) *The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach*. Birkhäuser, Basel, pp 349–406
- Strausfeld NL, Hansen L, Li Y, Gomez RS (1998) Evolution, discovery, and interpretations of arthropod mushroom bodies. *Learn Mem* 5:11–37
- Thomas JB, Bastiani MJ, Bate M, Goodman CS (1984) From grasshopper to *Drosophila*: a common plan for neuronal development. *Nature* 310:203–207
- Truman JW, Ball EE (1998) Patterns of embryonic neurogenesis in a primitive wingless insect, the silverfish, *Ctenolepisma longicaudata*: comparison with those seen in flying insects. *Dev Genes Evol* 208:357–368
- Walossek D (1999) On the Cambrian diversity of Crustacea. In: Schram FR, von Vaupel Klein JC (eds) *Crustaceans and the biodiversity crisis*. Proceedings of the 4th international Crustacean congress. Brill, Leiden, pp 3–27
- Waloszek D (2003) Cambrian “Orsten”-type preserved arthropods and the phylogeny of Crustacea. In: Legakis A, Sfenthourakis S, Polymeni R, Thecalou-Legaki M (eds) *Proceedings of the 18th international congress of zoology*. Pensoft, Sofia, pp 69–87
- Waterman TH (1954) Relative growth and the compound eye in Xiphosura. *J Morphol* 54:125–158
- Wegerhoff R, Breidbach O (1995) Comparative aspects of the chelicerate nervous system. In: Breidbach O, Kutsch W (eds) *The nervous systems of invertebrates: an evolutionary and comparative approach*. Birkhäuser, Basel, pp 159–180
- Westheide W, Rieger R (1996) *Spezielle Zoologie*. Fischer, Stuttgart
- Whittington PM (1995) Conservation versus change in early axogenesis in arthropod embryos: a comparison between myriapods, crustaceans, and insects. In: Breidbach O, Kutsch W (eds) *The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach*. Birkhäuser, Basel, pp 181–220
- Whittington PM (1996) Evolution of neuronal development in arthropods. *Semin Cell Dev Biol* 7:605–614
- Whittington PM (2004) The development of the crustacean nervous system. In: Scholtz G (ed) *Evolutionary developmental biology of Crustacea*. Crustacean issues, vol 15. Balkema, Lisse, pp 135–167

- Whittington PM, Bacon JP (1997) The organization and development of the arthropod ventral nerve cord: insights into arthropod relationships. In: Fortey RA, Thomas RH (eds) *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, London, pp 295–304
- Whittington PM, Meier T, King P (1991) Segmentation, neurogenesis and formation of early axonal pathways in the centipede, *Ethmostigmus rubripes* (Brandt). *Roux's Arch Dev Biol* 199:349–363
- Whittington PM, Leach D, Sandeman R (1993) Evolutionary change in neural development within the arthropods: axogenesis in the embryos of two crustaceans. *Development* 118:449–461
- Wiens TJ (1976) Electrical and structural properties of crayfish claw motoneurons in isolated claw-ganglion preparation. *J Comp Physiol A* 112:213–233
- Wiens TJ (1989) Common and specific inhibition in leg muscles of decapods: sharpened distinctions. *J Neurobiol* 20:458–469
- Wiens TJ, Wolf H (1993) The inhibitory motoneurons of crayfish thoracic limbs: identification, structures, and homology with insect common inhibitors. *J Comp Neurol* 336:261–278
- Wiersma CAG (1941) The inhibitory nerve supply of the leg muscles of different decapod crustaceans. *J Comp Neurol* 74: 63–79
- Wiersma CAG, Ripley SH (1952) Innervating patterns of crustacean limbs. *Physiol Comp Oecol* 2:391–405
- Wildt M, Harzsch S (2002) A new look at an old visual system: structure and development of the compound eyes and optic ganglia of the brine shrimp *Artemia salina* Linnaeus, 1758 (Branchiopoda, Anostraca). *J Neurobiol* 52:117–132
- Wirkner CS, Pass G (2002) The circulatory system in Chilopoda: functional morphology and phylogenetic aspects. *Acta Zool* 83:193–202
- Wolf H, Harzsch S (2002a) Evolution of the arthropod neuromuscular system. 1. Arrangement of muscles and excitatory innervation in the walking legs of the scorpion *Vaejovis spinigerus* (Wood, 1863) (Vaejovidae, Scorpiones, Arachnida). *Arthropod Struct Dev* 31:185–202
- Wolf H, Harzsch S (2002b) Evolution of the arthropod neuromuscular system. 2. Inhibitory innervation of the walking legs of the scorpion *Vaejovis spinigerus* (Wood, 1863) (Vaejovidae, Scorpiones, Arachnida). *Arthropod Struct Dev* 31:203–215
- Wolf H, Lang DM (1994) Origin and clonal relationship of common inhibitory motoneurons CI<sub>1</sub> and CI<sub>3</sub> in the locust CNS. *J Neurobiol* 25:846–864
- Zhang X-G, Clarkson ENK (1990) The eyes of Lower Cambrian codiscid trilobites. *Palaeontology* 33:911–932







