©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

Schriften Verein zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse **141** (2003): 29–67

Von den Augen der Collembola zur Phylogenie der Arthropoda: Können Augenstrukturen Argumente zu den Fragen der Monophylie der Pancrustacea, Tracheata oder Hexapoda liefern?

Hannes F. Paulus

Einführung

Sinnesorgane, speziell Augen, spielen wegen ihrer Komplexität schon lange in der Diskussion der Phylogenie der Arthropoda oder ihrer Teilgruppen eine bedeutsame Rolle. So wurden Facettenaugen als Beleg sowohl für die Monophylie der Arthropoda herangezogen (Paulus 1972a, 1974, 1975, 1979, 1986, 1996a, 2000) als auch für die Polyphylie, in dem in dieser Übereinstimmung gerade ein Beweis für die Leichtigkeit der Konvergenz selbst komplexer Organe in Sinn einer Kanalisierung der Evolution durch Funktionszwänge gesehen wird (Manton 1973, 1977, Fryer 1996, 1998). Jede der Thesen geht von Vor-Hypothesen aus und interpretiert die Befunde in diesem Sinn. Homologienforschung sollte aber umgekehrt vorgehen: erst Feststellung von Homologie oder Nicht-Homologie (Homoplasie) an Hand der Homologiekriterien, dann Schlussfolgerung für die Phylogenie.

Es geht hierbei um die Frage, inwieweit diese Photorezeptoren in der Stammgruppe der Euarthropoda in ihrer spezifischen Ausprägung als Facetten- und Medianaugen mit ihren Bauelementen nur einmal entstanden sind und damit alle entsprechenden Augentypen homolog sind. Die Gegenthese wäre ihre mehrfach unabhängige, also konvergente Entstehung in den Teilgruppen der Euarthropoda. Der Morphologie zugänglich ist naturgemäß zunächst nur der Strukturvergleich in Verbindung mit funktionellen Analogieschlüssen. Die Methode ist der Vergleich der Strukturen unter Berücksichtigung der Homologiekriterien (Remane 1952). Diese Kriterien liefern das Rüstzeug, um in der Praxis die Wahrscheinlichkeit einer Homologie der betrachteten Strukturen zu beleuchten. Mit Osche (1973), Riedl (1975), Wagner (1989, 1994) oder Bolker & Raff (1996) ist Homologie dann wahrscheinlich gemacht, wenn für zwei ähnliche Strukturen das Vorliegen spezifisch identischer oder zumindest einmal identisch gewesener genetischer Information (Determinationsgesetze) angenommen werden muss und für die Übereinstimmung der Struktur Zufall als Deutung ausscheidet. Im Sinn einer Stammbaumforschung bzw. phylogenetischen Analyse handelt es sich um die Begründung (nicht Behauptung!) von Strukturen als Apomorphien und vor allem Synapomorphien. Im Fall einer Annahme von starker kanalisierender Evolution aufgrund von Funktionszwängen (constraints) muss allerdings in gleicher Weise aufgezeigt werden, dass hier eben Nicht-Homologie vorliegt.

Durch die zahlreichen neuen Untersuchungen der Phylogenie der Arthropoda mit Hilfe von DNA-Sequenzierungsdaten haben sich völlig neue Zugänge zu den alten Diskussionen um die phylogenetischen Positionen der Arthropoda-Großgruppen ergeben. Besondere Neuerungen und Streitpunkte sind Ergebnisse, nach denen die Crustacea die Schwestergruppe der Insecta (Hexapoda) unter Ausschluss der Myriapoda darstellen. Diese neue Gruppierung wird Pancrustacea (z. B. Giribet & Ribera 2000, Giribet et al. 2001) oder neuerdings auch Tetraconata (Dohle 2001) benannt. Danach wären die Insekten sozusagen terrestrische Krebse. Die Myriapoda, im Monantennata-(Tracheata-)

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

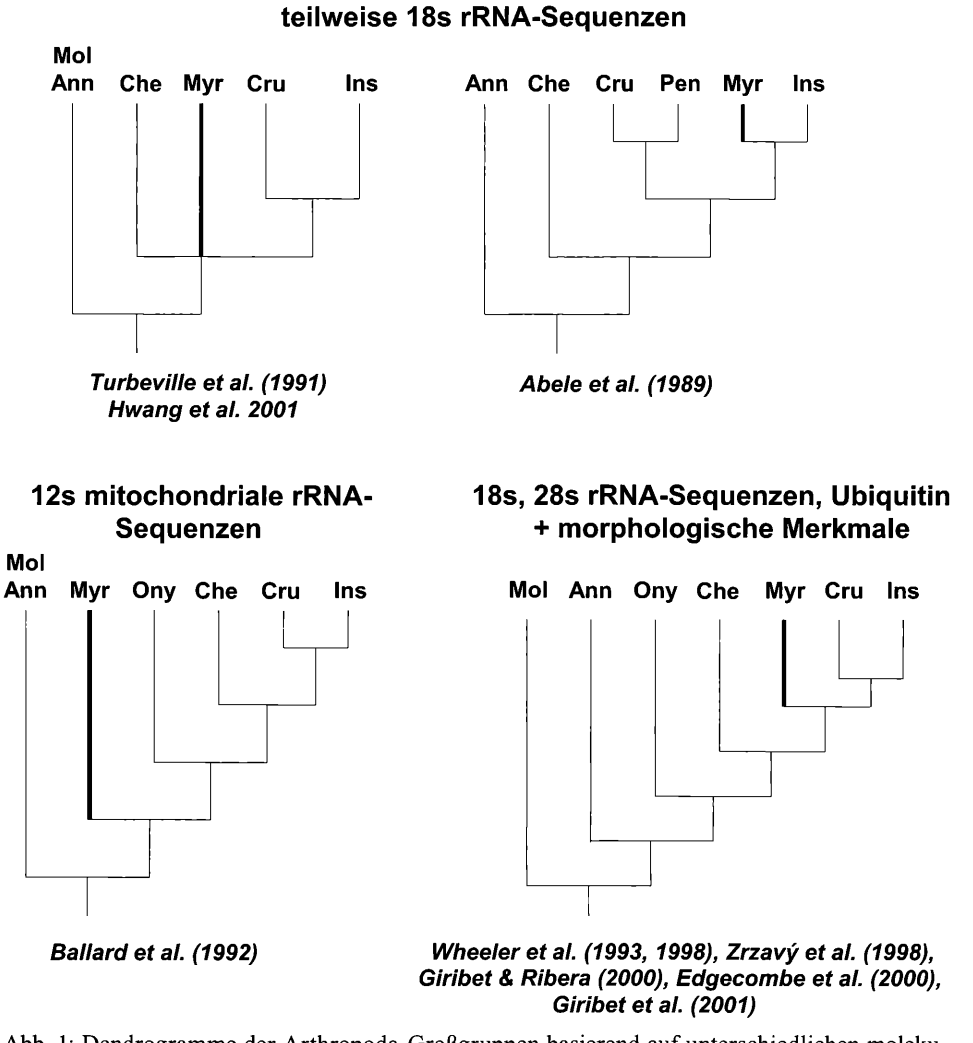

Abb. 1: Dendrogramme der Arthropoda-Großgruppen basierend auf unterschiedlichen molekular-genetischen Methoden von DNA-Sequenzanalysen. Die jeweils angenommenen Stellungen der Myriapoda sind durch verdickte Linien hervorgehoben. Der Stammbaum von ABELE et al. (1989) entspricht den traditionellen Vorstellungen der Tracheata-Monantennata-Hypothesen. Abweichend ist die Position der Pentastomida (Pen) als Schwestergruppe der Crustacea, die heute eher als stark modifizierte parasitische Gruppe innerhalb der Crustacea angesehen werden. „Most parsimonous trees" sind solche von WHEELER et al. (1993), WHEELER (1998), ZRZAVÝ et al. (1998), GIRIBET & RIBERA (2000), EDGECOMBE et. al. (2000) und GIRIBET et al. (2001). Zusammen mit den „traditionellen Bäumen" gehört dieser zu den wahrscheinlicheren. Ann = Annelida, Che = Chelicerata, Cru = Crustacea, Ins = Insecta, Mol = Mollusca, Myr = Myriapoda, Ony = Onychophora, Pen = Pentastomida.

Konzept bislang die Schwestergruppe der Insecta, sind nun entweder die Schwestergruppe der Pancrustacea-Tetraconata (z. B. WHEELER et al. 1993, WHEELER 1998, ZRZAVÝ et al. 1998, GIRIBET et al. 2001, DOHLE 1997, 1998, 2001) oder der Chelicerata (FRIEDRICH & TAUTZ 1995, HWANG et al. 2001) (Abb. 1). Da in dieser Diskussion die Struktur der

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

Augen immer schon eine wichtige Rolle gespielt hat (PAULUS 1979), sollen die neuen Stammbaumvorschläge im Licht der Augenstrukturen beleuchtet werden.

Die Homologie der Facettenaugen und Ommatidien

Für Arthropoden typisch sind laterale Facettenaugen und median gelegene Linsenaugen. Mindestens erstere sind bei fossilen Trilobitomorpha, beide Augentypen bei fossilen Arthropoden-Vorläufern wie bei der mit ziemlich überschießender Phantasie rekonstruierten Gattung *Opabinia* mit gleich 5 Facettenaugen, rezent den ursprünglichen Chelicerata (Xiphosura) und vor allem den Mandibulata (Crustacea, Myriapoda: nur Notostigmophora und Insecta) verbreitet. Die Grundzahl von Medianaugen ist vier. Hinzu kommen noch weitere 4 sogenannter Frontalorgane, die ebenfalls Photorezeptoren sind (PAULUS 1972b, 1979). Sie sind bei Crustacea weit verbreitet, in rudimentärer Form auch bei *Limulus* (Xiphosura) (sogenanntes Ventralauge) und Collembola (u. a. als Dorsalocellus oder sogenanntes Nabertsches Organ). Das gänzliche Fehlen von Medianaugen bei den Trilobitomorpha und den Myriapoda bedarf einer besonderen Diskussion.

Facettenaugen setzen sich aus einzelnen Baueinheiten, den Ommatidien zusammen. Für die folgenden Betrachtungen des Homologisierens ist es wichtig, diese Elemente, die im Sinne von RIEDL (1975) sich im Facettenauge wiederholende Normteile primär identischer Struktur sind, phylogenetisch und ontogenetisch von Medianaugen zu trennen. Während letztere vermutlich mit ihrer ursprünglichen Zahl 4 bereits von annelidenartigen Vorfahren übernommen worden sind (PAULUS 1972b, 1979), sind Facettenaugen ein Neuerwerb der Euarthropoda (PAULUS 1974, 1979, 1985, 1986a, 2000). Medianaugen entstehen ontogenetisch aus einem medianen Ectodermwulst und werden dann vom Ocellarzentrum im medianen archicerebralen Anteil des Protocerebrums innerviert. Die lateralen Facettenaugen dagegen entstehen aus lateralem Kopfectoderm und innervieren über Lobi optici das laterale Protocerebrum. Diese Trennung in Median- und Lateralaugen ist für spätere Betrachtungen wichtig, da innerhalb der Arthropoda mehrfach unabhängig aus den Facettenaugen ozellenartige Gebilde entstanden sind, die strukturell den Medianaugen sehr ähnlich sein können (so bei Arachnida, Insektenlarven und einige Imagines: Flöhe, Läuse u. a. sowie Myriapoda).

Die erste Frage, die sich stellt, ist, ob alle Facettenaugentypen innerhalb der Euarthropoda homolog sind?

1. Funktionelle Überlegungen

Die Frage, ob eine Struktur oder ein Organ innerhalb bestimmter Gruppen homolog oder konvergent ist, ist auch damit verbunden, wie stark Funktionszwänge und daraus folgende Selektionsdrucke nur eine oder wenige Lösungen kanalisieren (NILSSON 1989, 1990, 1996, NILSSON & OSORIO 1998) und wie leicht diese(s) in der Evolution herstellbar ist. MANTON (1973) vertrat gerade für Arthropoden ein Prinzip beliebiger Konvergenzmöglichkeiten, auch und gerade für Facettenaugen. Sie sah dahinter das Prinzip von Funktionszwängen, nach dem eine optimale funktionelle Lösung wegen physikalisch-chemischer Vorgaben eben nur auf einem strukturellen Weg möglich ist. Tatsächlich sind für eine Arthropodenkonstruktion mit starrem Chitinpanzer und durch daraus resultierender Größenlimitierung bezogen auf den Bau leistungsfähiger Augen nur zwei Extremlösungen denkbar. Die eine Lösung besteht darin, am Kopf viele einzelne Linsenaugen so zu verteilen, dass man sowohl ein großes Sehfeld als auch eine hohe Licht-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

stärke pro Linsenauge hat. Der Nachteil liegt jedoch darin, dass solche Einzellinsenaugen mit starren Linsen nur über einen schmalen Sektor scharf sehen können. Über 10° Lichteinfallswinkel wird das Bild immer unschärfer. Die andere Lösung besteht daher darin, viele kleine Linsenaugen so dicht zu stellen, dass die beste Lösung die Bildung eines Facettenauges ist (Land 1981, Kirschfeld 1984, Wehner 1981). Dies ist ein nicht zu unterschätzender Selektionsdruck auf die Entstehung gerade eines Facettenauges (NILSSON 1989, 1996, NILSSON & OSORIO 1998). Gestützt wird diese Ansicht durch das Vorkommen von Facettenaugen bei Polychaeta, die ohne jeden Zweifel konvergent sind.

Bedeutet diese funktionelle Überlegung nun auch notwendiger Weise, dass der Aufbau von Ommatidien einem ebensolchen Funktionszwang unterliegt? Wenn dem so ist, müssten alle Ommatidien bei den einzelnen Arthropodengruppen gleich sein. Dass dem nicht so ist, zeigt der detaillierte Vergleich der Ommatidientypen von *Limulus* (Xiphosura), sehr vieler Crustacea, Myriapoda (*Scutigera*) und vor allem innerhalb der Insecta (PAULUS 1979).

2. Strukturelle Untersuchungen

In einer Serie vergleichender Untersuchungen konnte PAULUS (1972 a, 1974, 1979, 1986, 2000) zeigen, dass zumindest die Ommatidien der Crustacea und Insecta durch derartig viele, nicht triviale detaillierte Übereinstimmungen im Feinbau zu homologisieren sind und damit auf einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren mit genau einem solchen Ommatidium zurückzuführen sind. Dieses Mandibulata-Ommatidium ist durch bemerkenswert konstante, an seinem Aufbau beteiligte Zelltypen und Zellzahlen ausgezeichnet.

Wie in Abbildung 2 dargestellt, lässt sich hier Zelle für Zelle in beiden Mandibulata-Gruppen vergleichen. Es setzt sich zusammen aus:

- ursprünglich *2 Corneagenzellen*, die bei den Insekten zu den beiden Hauptpigmentzellen geworden sind;
- *4 Kristallkegelzellen* (Semperzellen), die ursprünglich einen eukonen Kristallkegel geformt haben;
- primär *8 Retinulazellen* (im Grundplan), deren Zahl gelegentlich abgewandelt sein kann.

Hinzu kommen eine wechselnde Zahl von ein Ommatidium umgebende sogenannten Nebenpigmentzellen. Die beiden Corneagenzellen treten bei Insekten als Hauptpigmentzellen auf (PAULUS 1972a). Diese strukturelle und zelluläre Identität kann nun entweder als Konvergenz oder als Homologie gedeutet werden. Die strukturelle Komplexität spricht für die hohe Wahrscheinlichkeit einer Homologie und damit für eine Synapomorphie des Ommatidiums für die Mandibulata. Die abweichenden Zahlen bei Retinulazellen lassen sich als entwicklungsbiologische Retardation erklären. Wie bereits CAMPOS-ORTEGA & WAITZ (1978) gezeigt haben, durchlaufen in der Ommatidienentwicklung die die Retinula bildenden Zellen ein 5-Zell-, 7-Zell- und schließlich dann erst das 8-Zellstadium. Tatsächlich sind die häufigsten Zahlabweichungen 5 oder 7 Retinulazellen pro Ommatidium. Eine entsprechende Homologisierung mit dem Ommatidium im *Limulus*-Facettenauge ist zwar sehr wahrscheinlich, lässt sich aber wegen der Strukturfachheit nicht mit letzter Sicherheit durchführen. Dennoch bleibt auch für das Mandibulata-Ommatidium die Möglichkeit, dass die Identität eine Folge von Funktionszwängen ist. Diese Annahme und damit die Möglichkeit einer Konvergenz wird indirekt auch dadurch gestützt, dass die Myriapoda kein solches Ommatidium besitzen, auch nicht im

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

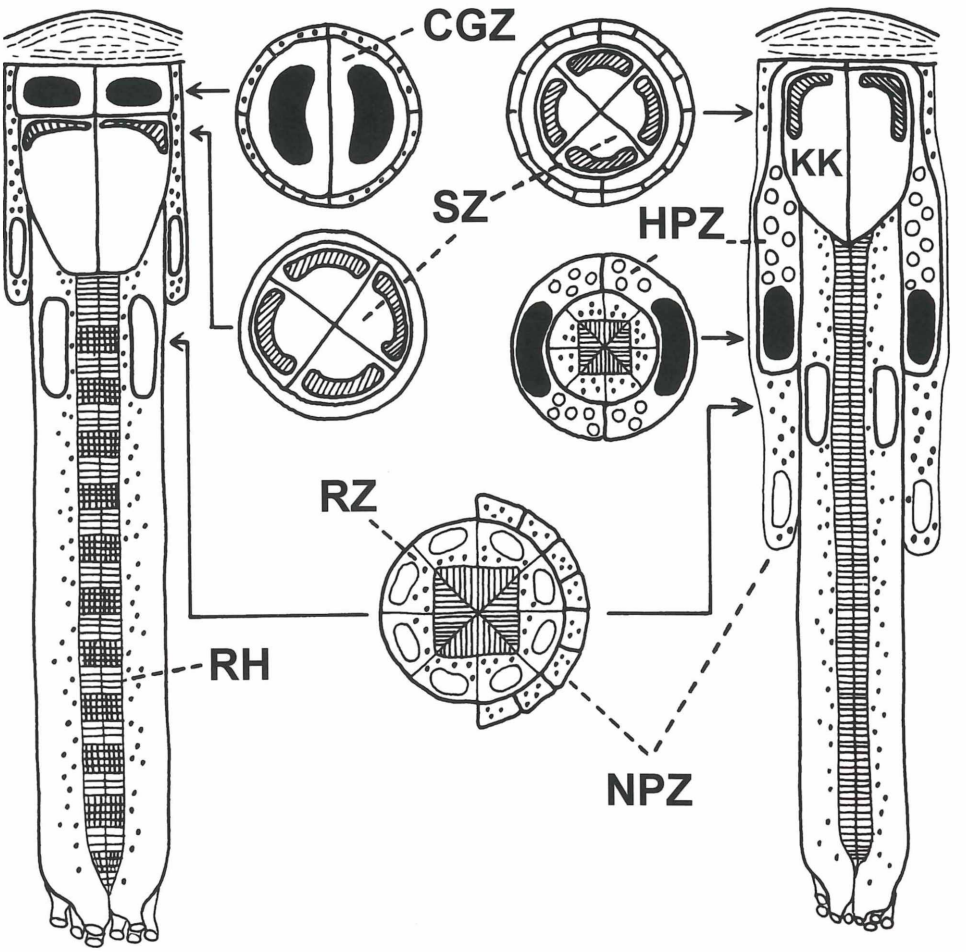

Abb. 2: Grundbauplan des Ommatidiums der Crustacea (links) und der Insecta (rechts). Die Querschnitte entstammen den Ebenen der Pfeile. Beide Ommatidientypen stimmen prinzipiell in ihren Zelltypen und Zellzahlen überein: Die beiden Corneagenzellen der Crustacea wurden bei den Insecta zu den beiden Hauptpigmentzellen modifiziert (letztere bilden daher eine Synapomorphie der Insecta); 4 Semperzellen, die primär einen eukonen Kristallkegel bilden; 8 Retinulazellen, deren Rhabdomeren ein geschlossenenes Rhabdom bilden; vielleicht gehört das geschichtete Rhabdom in den Grundplan der „Pancrustacea", da es sowohl an der Basis der Crustacea als auch der Insecta vorkommt; die Zahl der sekundären Pigmentzellen ist variabel (verändert nach PAULUS 1986a). CGZ = Corneagenzelle, HPZ = Hauptpigmentzelle, KK = Kristalkegel als Tetraconus, RH = Rhabdom, RZ = Retinulazelle.

Facettenauge von *Scutigera*. Die Seitenaugen der Myriapoda stellen darüber hinaus eine Aggregation einfacher Linsenaugen ohne Kristallkegel dar, so dass ihre Einfachheit eine Plesiomorphie implizieren könnte. Für einen strukturellen Vergleich und der Deutung als homolog oder konvergent ergeben sich daher mehrere Möglichkeiten:

a) Die Myriapoda-Augen stellen die ursprüngliche Ausprägung der Mandibulata dar. Dann müssen die Ommatidien der Crustacea und Insecta jeweils konvergent sein.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

b) Die Ommatidien der Crustacea und Insecta sind homolog, d. h. die Stammart der Mandibulata besaß bereits ein Mandibulata-Ommatidium mit vierteiligem, eukonem Kristallkegel. Dann müssen die Myriapoda-Augen entweder primär einfach oder sekundär vereinfacht sein.

Letzterer Punkt ist nur zu entscheiden, wenn die phylogenetisch-systematische Position der Myriapoda genauer beleuchtet wird.

Wegen fehlender Leserichtungskriterien, die aus den reinen Strukturvergleichen allein auch kaum zu finden sind, müssen weitere Indizien zur Klärung der drei Interpretationsmöglichkeiten erarbeitet werden. Für die Wahrscheinlichkeit der Homologie oder Nicht-Homologie müssen drei Punkte geklärt werden:

a) Wie ist der Mandibulata-Ommatidientypus innerhalb der Crustacea verteilt? Kann er danach schon in der Stammgruppe der Crustacea in dieser spezifischen Konstruktion angenommen werden?

b) Dieselbe Frage muss für die Insecta geklärt werden.

c) Ist das Fehlen solcher Ommatidien bei Myriapoda als primär oder sekundär aufzeigbar?

Die Erwartung bei Nicht-Homologie des Mandibulata-Ommatidiums ist die, dass innerhalb der Crustacea bzw. Insecta bei den jeweils ursprünglichsten Vertretern keine solchen Ommatidien auftreten und das dortige Fehlen primär ist. Wenn wir dagegen auch bei diesen Teilgruppen jeweils dieses Ommatidium vorfinden, ist wahrscheinlich gemacht, dass in beiden Klassen dieses Ommatidium mit seinen spezifischen Qualitäten bereits bei ihren jeweiligen Stammarten ausgebildet war.

2.1. Die Verteilung der Ommatidientypen innerhalb der Crustacea

Trotz der enormen Vielfalt der Crustacea sprechen viele der neueren Untersuchungen für ihre Monophylie, auch wenn die bislang vorliegenden Synapomorphien erstaunlich gering sind (SCHRAM 1986, ELOFSSON 1992, WILLS 1998, SPEARS & ABELE 1998, siehe jedoch LAUTERBACH 1983). Wie PAULUS (1979) gezeigt hat, ist bereits bei allen ursprünglichen Crustaceen im Grundplan das typische Mandibulata-Ommatidium ausgebildet. So finden sich solche Ommatidien bei den Anostraca, Notostraca, Phyllopoda einerseits (z. B. ELOFSSON & ODSELIUS 1975, DEBAISIEUX 1944, GÜLDNER & WOLF 1970, HALLBERG 1982, ELOFSSON 1992, MELZER et al. 1997) sowie bei den basalen Malacostraca-Gruppen Leptostraca und Stomatopoda (z. B. SCHÖNENBERGER 1977, MARSHALL & LAND 1993, MARSHALL et al. 1991) andererseits. Eine neue Untersuchung der Augen bei Notostraca (*Triops, Lepidurus*, MELZER et al. 1997, 2000, DIERSCH et al. 1999 und PAULUS unveröff.) bestätigt die alte Angabe, dass auch diese Ommatidien dem Grundplan der Crustacea entsprechen. Die Augen der höheren Malacostraca sind vielfältig untersucht und entsprechen trotz vielfältiger Abwandlungen (CRONIN 1986, GATEN 1998) weitgehend dem Grundschema. Die rudimentären Augen der Cephalocarida (*Hutchinsoniella*) sind zu ungenau bekannt, um darüber etwas in diesem Zusammenhang sagen zu können. Bedeutsam aber ist, dass die Ommatidien einen Kristallkegel aufweisen (BURNETT 1981). Unglücklicher Weise sind die mutmaßlich ursprünglichsten Crustacea, die Remipedia, blind (WILLS 1998, SPEARS & ABELE 1998). Abweichungen innerhalb der Crustacea etwa in der Zahl der Semperzellen oder Retinulazellen lassen sich zwanglos als sekundär interpretieren. Auch das nur sporadische Auftreten von Facettenaugen innerhalb der Ostracoda ist kein Argument für ein neues Auftreten im Sinn einer Neuentstehung, wie dies

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

OAKLEY & CUNNINGHAM (2002) annehmen. Eindeutig sekundär abgewandelt ist selbst das zumindest funktionell als hochgradig abweichend zu bezeichnende Spiegeloptik-Facettenauge bei den Mysidacea und allen Eucarida (außer Euphausiacea und Brachyura) (VOGT 1975, 1977, 1980, LAND 1976, 1981, NILSSON 1990). Auch hier setzt sich das Ommatidium aus den erwähnten offenbar hochgradig konservierten und zellzahl-fixierten Bauelementen zusammen. Hinzu kommt als besonders einleuchtendes Argument, dass alle Vertreter mit Spiegel-Facettenaugen in der Ontogenie als Larven mit einem normalen Appositionsauge starten.

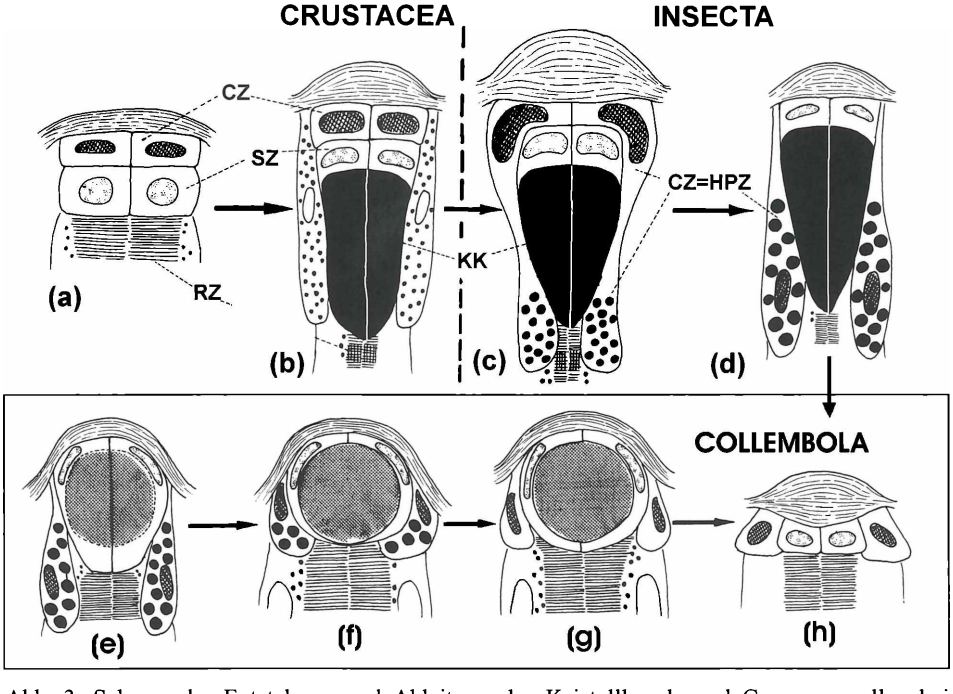

Abb. 3: Schema der Entstehung und Ableitung des Kristallkegels und Corneagenzellen bei Crustacea zu den Insecta. (a) repräsentiert einen „Prototyp" mit vier Semperzellen ohne Kegelsubstanzen. (b) typischer Crustacea-Typ mit einem Tetraconus. (c) Die Archaeognatha (Machilis) zeigen bei den Insekten einen Übergang einer Doppelfunktion der zwei Cornea bildenden Zellen, die gleichzeitig Hauptpigmentzellen sind. (d) Eukoner Tetraconus der pterygoten Insekten mit zwei Hauptpigmentzellen. Als Beispiel einer sekundären Abwandlung sind Merkmalszustände innerhalb der Collembola dargestellt (e–h). Zum Grundplan gehört auch hier ein vierteiliger eukoner Kristallkegel und zwei Hauptpigmentzellen. Solche Ommatidien finden sich bei den Symphypleona (e). Als Synapomorphie der Arthropleona kann die Entstehung eines Enteukonus angesehen werden, bei dem die vier Kristallkegelsektoren fusioniert sind (f, g). Auch er wird jedoch von 4 Semperzellen gebildet. Zum Grundplan gehören auch hier zunächst zwei typische Hauptpigmentzellen mit großen Pigmentgranulae (z. B. *Entomobrya*) (f). Viele Arthropleona haben schließlich in ihren beiden Hauptpigmentzellen die Pigmentgranulae völlig reduziert (z. B. *Podura, Tomocerus*) (g). Stark vereinfachte Ommatidien mit einem reduzierten Conus (akoner Kristallkegel) finden sich bei der Gattung *Anurida* (d) (modifiziert nach PAULUS 1974). CZ = Corneagenzelle, HPZ = Hauptpigmentzelle, KK = Kristalkegel, SZ = Semperzelle.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

2.2. Die Verteilung der Ommatidientypen innerhalb der Insecta

Typisch für Insekten ist, dass sie statt der zwei Corneagenzellen zwei Hauptpigmentzellen besitzen. PAULUS (1972a, 1974) konnte zeigen, dass diese beiden Zelltypen mit hoher Wahrscheinlichkeit homolog sind. Innerhalb der Entognatha (nur Collembola) und Archaeognatha können diese Zellen in einer Doppelfunktion auftreten, indem sie sowohl die Cornea abscheiden als auch die Pigmentzellfunktion aufweisen (Abb. 3). Hier lässt sich auch ableiten, dass das Fehlen des Schirmpigmentes in diesen Zellen bei einigen Collembolengruppen sekundär ist. Diesen Zellzustand hatte HESSE (1901) in seinen umfangreichen histologischen Untersuchungen als ursprüngliche Corneagenzellen interpretiert. Doch nach den Untersuchungen von PAULUS (1972a, 1974) finden sich typische Insektenommatidien mit zwei Hauptpigmentzellen auch innerhalb der Collembola (z. B. Symphypleona), Zygentoma (vor allem der ursprünglichen Gattung *Tricholepidion*) sowie Archaeognatha und schließlich bei allen Pterygota, so dass auch für die Stammgruppe der Insecta ein Mandibulata-Ommatidium angenommen werden muss. Die Autapomorphie für die Insecta (im Sinn von Hexapoda) ist hier die Umbildung der zwei Corneagen- in Hauptpigmentzellen. Auch hier sind Abweichungen innerhalb der Insekten stets als sekundär zu betrachten (Abb. 4). Ganz besonders das Vorkommen von echten Hauptpigmentzellen selbst bei den hochgradig abgewandelten Collembola lässt nur den Schluss zu, dass auch ihre Vorfahren einmal bessere Facettenaugen besessen haben müssen. Funktionell gesehen machen nämlich Hauptpigmentzellen nur in komplexen

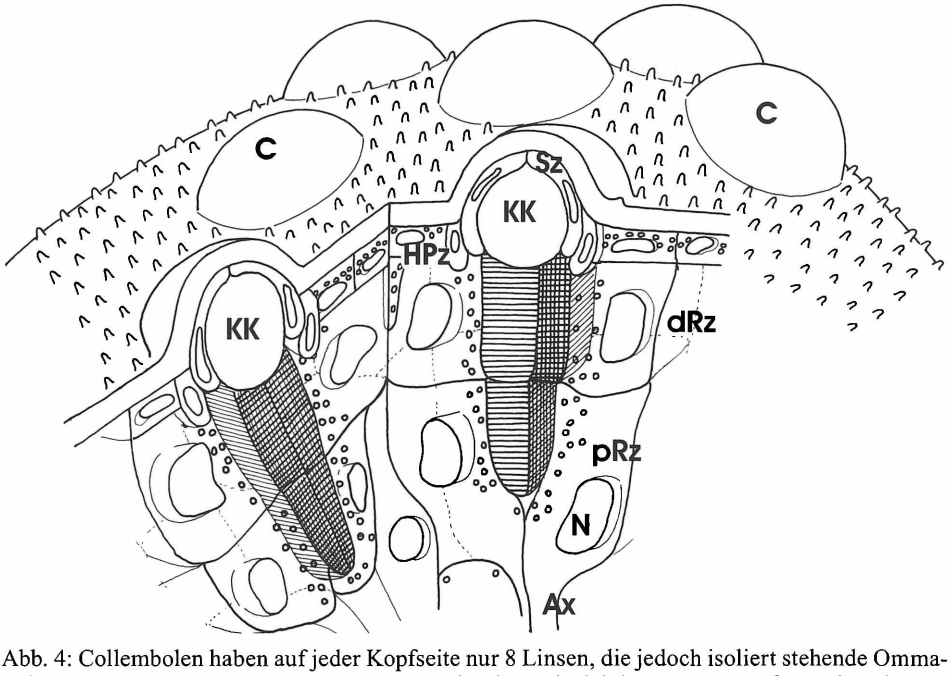

Abb. 4: Collembolen haben auf jeder Kopfseite nur 8 Linsen, die jedoch isoliert stehende Ommatidien eines ehemaligen Facettenauges sind. Hier das Beispiel der Gattung *Podura* mit weitergehenden Reduktionen im Bereich des dioptischen Apparates: 2 Hauptpigmentzellen ohne Pigment, von 4 Semperzellen gebildeter einheitlicher Enteukonus (Synapomorphie der Arthropleona). Ax = Axon, C = Cornealinse, dRz = distale Retinulazelle, HPz = Hauptpigmentzelle, KK = Kristallkegel, N = Zellkern, pRz = proximale Retinulazelle (Original).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

Facettenaugen einen Sinn (PAULUS 1972a). Collembola erweisen sich daher auch in diesem Merkmal als gut begründete Mitglieder der Insecta oder Hexapoda.

Bemerkenswert sind gerade innerhalb der Insekten die Modifizierungen des Kristallkegels bei den verschiedenen Ordnungen. Als ursprünglicher Kristallkegel kann der eukone Typ angenommen werden (PAULUS 1972a, 1979). Hier befindet sich innerhalb der vier Semperzellen eine hyaline Substanz, die zusammen einen Conus bilden, der Lichtsammelfunktion mit besonderen Brechungseigenschaften hat. Dieser eukone Typ ist bei Crustacea und bei der Mehrzahl der Insekten die Regel und ist auch bei den apterygoten Insekten typisch. Bei Collembola kann er in einer speziell abgewandelten Form auftreten: fusionierte vier Conussektoren, die außerhalb der Semperzellen liegen. Er wurde als ecteukon bezeichnet (PAULUS 1972a). Demnach ist der ursprüngliche Conustyp präziser als enteukon zu benennen. Daneben gibt es bei Insekten den akonen, pseudokonen und exokonen Kristallkegeltyp. Während der akone Typus lediglich 4 Semperzellen ohne Conussubstanzen aufweist, haben die beiden anderen Typen die Lichtsammelfunktion Strukturen außerhalb der Semperzellen übertragen. Während der pseudokone Typ eine vermutlich homogene Substanz, die von den 4 Semperzellen abgeschieden wird, zwischen Cornea und Semperzellen aufweist, ersetzt beim exokonen Typus eine nach innen verlängerte cuticuläre Bildung den eigentlichen Kristallkegel. Pseudokone Kristallkegel finden sich vor allem bei den Diptera-, exokone nahezu ausschließlich bei Coleoptera-Facettenaugen (CAVENEY 1986). Trotz offenbar drastischer funktioneller Änderungen im Bereich des dioptrischen Apparates wird im Sinne der „hierarchischen Bürde" (RIEDL 1975) streng an den ursprünglichen Zellzahlen – 4 Semperzellen, 2 Hauptpigmentzellen – festgehalten. Dies gilt übrigens auch für diejenigen Crustacea-Gruppen, die ihren eukonen Linsen-Kristallkegel in den Typ mit Spiegeloptik umkonstruiert haben (VOGT 1975, 1977, LAND 1976).

Damit steht fest, dass sowohl die Crustacea als auch die Insecta jeweils bereits bei ihren Stammarten ein Mandibulata-Ommatidium besessen haben und damit seine Homologie beliebig wahrscheinlich geworden ist. Auch ist damit die Annahme einer Homoiologie, also einer Konvergenz auf homologer Basis, sehr unwahrscheinlich geworden.

Die Phylogenie der Lateralaugen im Licht der Tracheata (Monantennata)-Hypothese

1. Die Lateralozellen der Myriapoda

Hätten die Myriapoda ebenfalls solche Ommatidien, gäbe es keinen Zweifel über die Homologie dieser Organe innerhalb der gesamten Mandibulata. Ihre Lateralaugen stellen aber eine Ansammlung von Linsenorganen dar (Abb. 5, a, b), denen ein vierteiliger Kristallkegel, die beiden Corneagen- oder Hauptpigmentzellen und die primäre Zahl acht Retinulazellen vollständig fehlen (GRENACHER 1879, JOLY 1969, BÄHR 1974, PAULUS 1979, SPIES 1981). Stattdessen gleichen sie in vieler Hinsicht einigen Stemmatatypen holometaboler Insektenlarven, insbesondere mancher Käfer (Abb. 6). Auch die Ommatidien im Facettenauge von *Scutigera* stellen keine Mandibulata-Ommatidien dar, wie ich sie bewusst eng und eindeutig definiert habe. Sie haben zwar einen Kristallkegel, doch besteht dieser aus einer Vielzahl von Conus-Sektoren, die von vielen distalen Pigmentzellen abgeschieden werden. Das Rhabdom ist zweistufig und besteht distal aus 9–23, proximal stets aus 4 Retinulazellen (PAULUS 1979) (Abb. 7). Bereits ADENSAMER (1894) hatte wegen dieser deutlichen Abweichungen von einem „Pseudo-Facettenauge" gesprochen

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

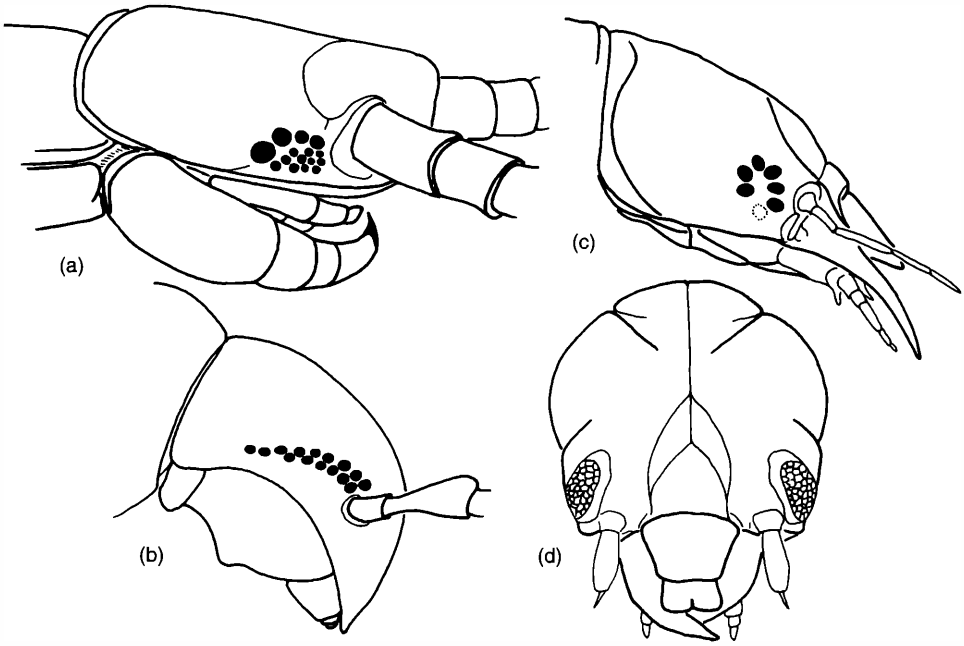

Abb. 5: Beispiele lateraler Ocellen bei Monantennata (Tracheata): (a) *Lithobius* (Myriapoda, Chilopoda), (b) *Proteroiulus* (Myriapoda, Diplopoda), (c) *Sialis* –Larve (Insecta, Megaloptera), (d) *Panorpa-Larve* (Insecta, Mecoptera) mit einem kleinen larvalen Facettenauge, das hier für die Holometabola als ursprünglich angesehen werden kann (verändert nach PAULUS 1986a).

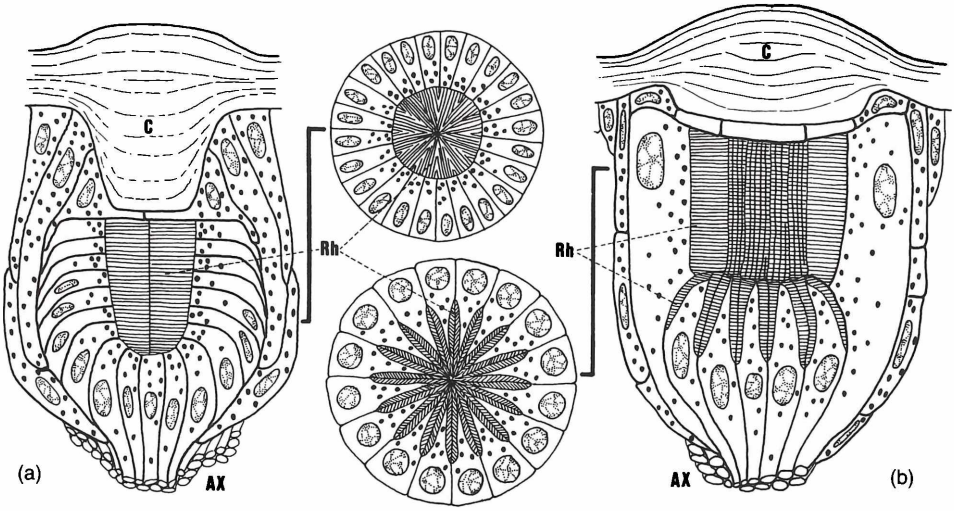

Abb. 6: Laterale Linsenaugen bei Myriapoda: (a) Diplopoda (*Schizophyllum*) mit einem vielstufigen Rhabdom bestehend aus mehr als 60 Zellen. Es gibt nur eine Schicht hyaliner Epidermiszellen, die Cornea ist nach innen verlängert (verändert nach Hesse 1901 und Spies 1981). (b) Chilopoda *(Lithobius)* mit einem primär zweistufigen vielzelligen Rhabdom. Die corneabildenden Zellen sind ebenfalls hyalin (verändert nach JOLY 1969 und BÄHR 1974). Ax = Axone, C = Cornealinse, Rh = Rhabdom bzw. Rhabdomeren.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

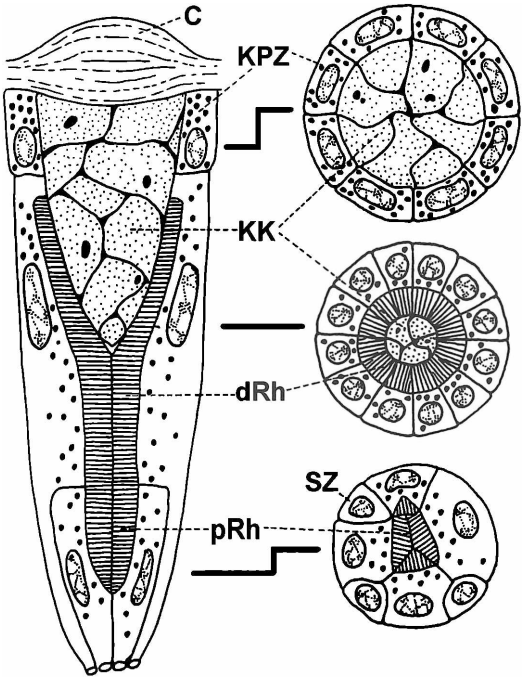

Abb. 7: Schematisiertes Ommatidium von *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda, Notostigmophora) mit einer bikonvexen Cornealinse (C). Längsschnitt und Querschnitte gehören zu den jeweils angezeigten Ebenen. Der Kristallkörper setzt sich aus einer Vielzahl von hyalinen Sektoren zusammen, die Abscheidungen der umgebenden Pigmentzellen sind (KPZ). Das monaxonale Rhabdom besteht aus zwei Ebenen mit 9–23 oder auch mehr distalen Retinulazellen (dRh) und stets nur 4 proximalen Retinulazellen (pRh). Daneben finden sich weitere Zellen zwischen den Retinulazellen, die keine Rhabdomeren ausbilden (SZ). Sie sind vermutlich Zellen, die im Zuge des weiteren Augenwachstums als weitere Retinulazellen in die distale Retinula integriert werden (verändert nach PAULUS 1979, 1986a).

und damit ausdrücken wollen, dass es sich um ein sekundäres Facettenauge handelt. Ich werde später auf eine Begründung eingehen. Für die übrigen Myriapoda ist die Wahrscheinlichkeit einer sekundären Abwandlung aus Facettenaugen und Ommatidien zwar jetzt auf der Hand liegend, doch wären direkte oder wenigstens indirekte Evidenzen wünschenswert.

Eine vergleichende Untersuchung verschiedener Chilopoda und Diplopoda (unveröff. und SPIES 1981) erbrachte keine klaren Hinweise auf sicher interpretierbare Ommatidienreste. Einzig *Polyxenus* (Diplopoda) hat auf jeder Kopfseite nur 5 isoliert stehende Linsenaugen, die nur wenige (meist 7 Retinulazellen) aufweisen. Unter den Linsenbildungszellen (vitreous body cells) sind allerdings oft 4 (allerdings auch nur 2 oder 3!, eigene Untersuchungen) etwas auffälliger gestaltet, indem sie über dem Rhabdom größer und hyalin sind. Man könnte sie für Semperzellen oder deren Reste halten (Abb. 8). Doch ist der Befund zwar verdächtig, aber nicht überzeugend genug, um daraus die weitreichende Interpretation als altes Ommatidium zu untermauern.

Da die Myriapoden-Lateralozellen strukturell denen vieler Stemmata der holometabolen Insektenlarven gleichen, ist der Weg für eine indirekte Ableitung darin zu suchen, Evolutionswege zu Insektenlarvalaugen aufzuzeigen. Daraus leitet sich folgende Hypothese für eine Homologisierung ab, wie sie von PAULUS (1986, 1989) aufgezeigt worden ist:

Die Stemmata der Insektenlarven entstammen ursprünglichen Facettenaugen. Durch Umbildungen und Reduktionen entstanden während der Evolution zu den holometabolen Larven aus Facettenaugen Stemmata. Dieser Umbildungsweg kann als Modell für eine völlig vergleichbare, aber natürlich unabhängige Abwandlung der Myriapodenaugen herangezogen werden.

Dieser Homologisierung liegt die Annahme zugrunde, dass die Myriapoda oder eine ihrer Teilgruppen als Schwestergruppe der Insecta oder wie später zu erörtern sein wird,

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

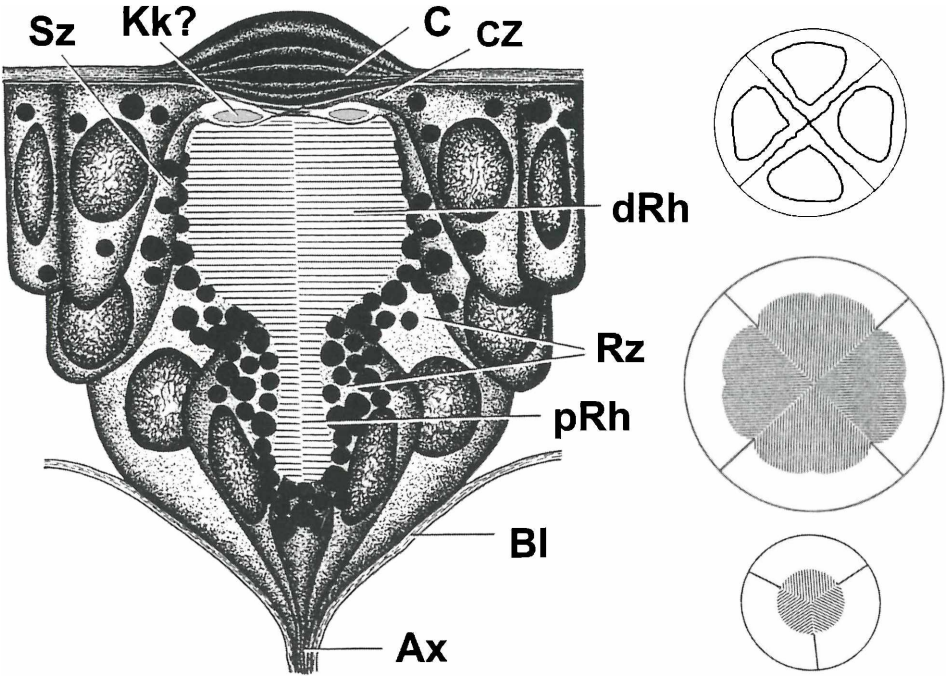

Abb. 8: Schematisiertes laterales Linsenauge von *Polyxenus lagurus* (Diplopoda, Pselaphognatha) mit Querschnitten der entsprechenden Regionen. Das zweilagige Rhabdom setzt sich aus 4 distalen (dRh) und 3 proximalen Retinulazellen (pRh) zusammen. Unter der Cornea (C) liegen meist vier, gelegentlich aber auch nur zwei, drei „Glaskörperzellen" (Kk?), deren Zellkörper nach proximal reichen (Sz = Semperzellen). Von ihnen gehen sogenannte „cone cell roots" aus, die bei Ommatidien der Crustacea und Insecta nur bei echten Kristallkegelzellen (Semperzellen) auftreten. Die häufig auftretende Zahl vier in Verbindung dieser cell roots sind ein starkes Indiz für die Annahme, dass die *Polyxenus*-Augen und damit die der Diplopoda oder aller Myriapoda von „Mandibulata-Ommatidien" abstammen (verändert und ergänzt nach SPIES 1981 und vor allem eigenen Befunden). Weitere Abkürzungen: Ax = Axone, Bl = Basallamina, cz = Cornea bildende Epidermiszellen.

als Schwestergruppe der Pancrustacea, von Vorfahren abstammen, die ein Facettenauge besessen haben und dieses durch analoge Umbildungswege abgewandelt haben.

2. Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten

Larvalaugen oder Stemmata kommen allen Larven der holometabolen Insekten zu, während alle übrigen Ordnungen auch als Larve oder Nymphe meist Facettenaugen besitzen, die durch Anbau neuer Ommatidien von Häutung zu Häutung vergrößert und schließlich ins Adultstadium übernommen werden. Die Zahl der Stemmata (sie liegt maximal bei 6 oder 7 Linsen, PAULUS 1986b) dagegen bleibt stets unverändert. Sie werden in der Puppenphase abgebaut und durch das imaginale Facettenauge durch Differenzierung der Imaginalscheibe ersetzt. Rudimentäre Stemmata finden sich gelegentlich im Kopfinneren der Imago (MISCHKE & WELLMANN 1985, SMOLA & SEIFERT 1986). Vielleicht sind sie sogar weiter verbreitet als bislang angenommen, da sich Befunde häufen, dass sie wichtige Funktionen der Steuerung der Rhythmik übernommen haben (HOFBAUER & BUCHNER 1989, YASUYAMA & MEINERTZHAGEN 1999).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

Die Tatsache, dass bereits alle nicht-holometabole Jugendstadien der Insekten Facettenaugen besitzen, macht schon die Annahme zwingend, dass die Larvalaugenevolution der Holometabola mit einem Facettenauge begonnen hat. Bereits die Darstellung von Stemmatypen in verschiedenen Lehrbüchern (z. B. WEBER 1933) zeigt die starke Verschiedenheit dieser Augentypen. Wir finden ommatidienähnliche Gebilde bei Schmetterlingsraupen oder Trichopterenlarven bis hin zu hoch entwickelten Linsenaugen bei den Larven der Cicindelidae mit über tausend Retinulazellen. Beginnen wir bei der Rekonstruktion der Evolution zum Stemma mit der Suche und Darstellung von solchen Vertretern, die auch als Larve ein Facettenauge besitzen. Es handelt sich einmal um viele Larven der Mecoptera und solchen von Diptera (Culicidae, Chaoboridae).

2.1. Das larvale Facettenauge der Mecoptera (Panorpa)

Wie BIERBRODT (1943) und PAULUS (1979) darstellten, setzt sich das larvale Facettenauge der Gattung *Panorpa* aus typischen Insektenommatidien zusammen: 2 Hauptpigmentzellen, vielteiliger eukoner Kristallkegel und 8 Retinulazellen, die sich als Abweichung vom ursprünglichen Typus in zwei Zellebenen angeordnet haben. Auch dieses aus ca.

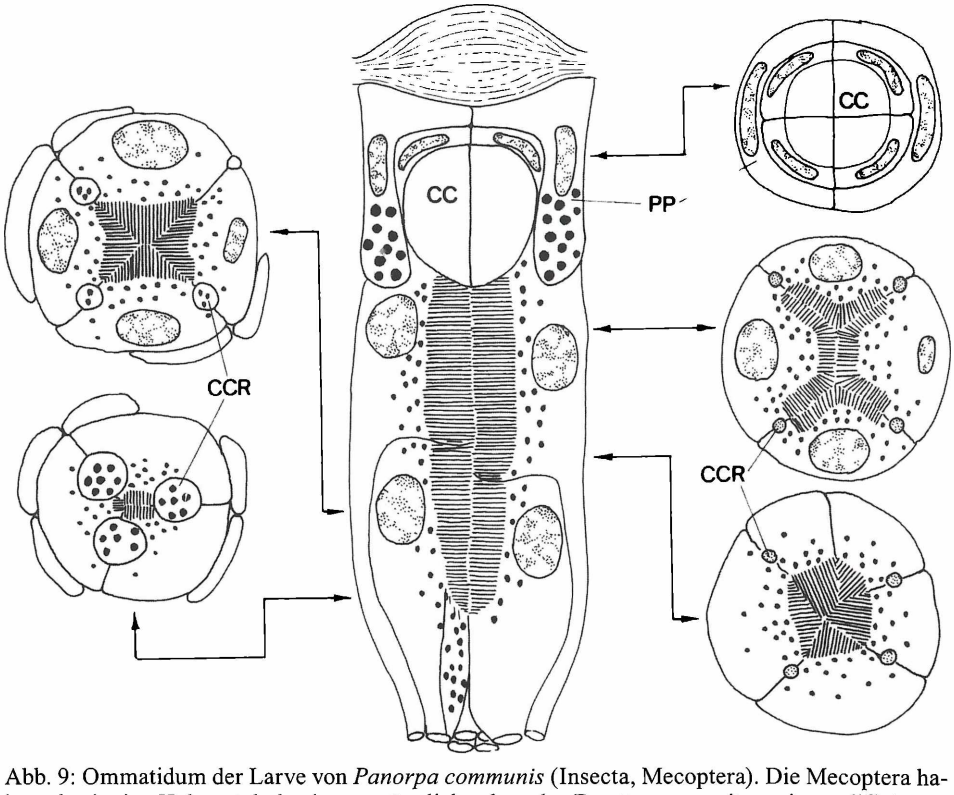

Abb. 9: Ommatidum der Larve von *Panorpa communis* (Insecta, Mecoptera). Die Mecoptera haben als einzige Holometabola ein ursprüngliches larvales Facettenauge mit wenig modifizierten Ommatidien: eukoner Tetraconus, 2 Hauptpigmentzellen, die acht Retinulazellen sind auf zwei Ebenen verteilt. Dieses larvale Facettenauge wird im Verlauf der Häutungen nicht vergrößert, in der Puppenphase abgebaut und durch ein imaginales, wesentlich größeres Komplexauge ersetzt. CC = Kristallkegel, CCR = Kristallkegelfortsätze, PP = Hauptpigmentzelle (verändert nach PAULUS 1979).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

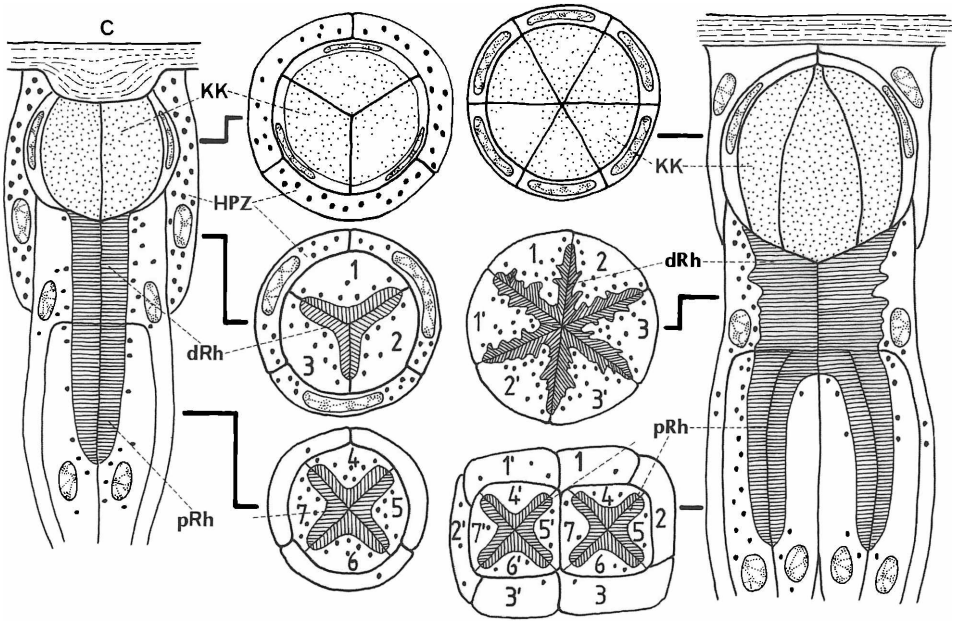

Abb. 10: Typen von Larvalommatidien bei *Sericostoma* (Trichoptera, Integripalpia, Sericostomatoidea). Köcherfliegenlarven besitzen auf jeder Kopfseite eine dichte Ansammlung von ursprünglich 7 larvalen Ommatidien (so bei den Annulipalpia und Spicipalpia). Von diesen wird bei den Integripalpia (Limnophiloidea) ein Paar zu einem Doppelstemma fusioniert, so dass sie nur 5 einfache Larvalommatidien (Darstellung links) und 1 Doppelstemma (rechts), zusammen also 6 Augen auf jeder Kopfseite besitzen. Als Besonderheit der Trichoptera + Lepidoptera wurde außerdem eine der vier Semperzellen zu einer dritten Hauptpigmentzelle abgewandelt. Der Kristallkegel besteht daher aus nur 3 Sektoren (Triconus). Die Retinulae sind auf zwei Ebenen verteilt. Das rechte stellt ein Fusionsstemma aus zwei larvalen Ommatidien dar. Die distale Ebene mit dem dioptrischen Apparat ist vollständig, die proximale Ebene nicht fusioniert. C = Cornealinse, dRh = distales Rhabdom, HPZ = Hauptpigmentzellen, KK = Kristallkegel, pRh = proximales Rhabdom (verändert nach PAULUS & SCHMIDT 1978).

38–45 Larvalommatidien zusammengesetzte Facettenauge (Abb. 5, d) wird in der Puppenphase abgebaut und durch ein dem Imaginalleben angepassteres Adultauge ersetzt. Nach dem Bau und nach der Stellung im phylogenetischen System innerhalb der Holometabola repräsentieren die Mecoptera durch den Besitz eines larvalen Facettenauges einen ursprünglichen Zustand (Abb. 9). Dies gilt nicht unbedingt für das auch bei Larven der Culicidae und vor allem *Chaoborus* (*Corethra*) vorhandenen Facettenauge. Dieses ist das schon während der Larvenzeit differenzierte spätere Adultauge (PAULUS 1979, 1986b, MELZER & PAULUS 1989). Einerseits wird dieses unverändert ins Adultstadium übernommen, andererseits existieren neben dem Facettenauge gleichzeitig Stemmata, die z. T. hochgradig abgewandelt sind, so dass die Bauverhältnisse hier abgeleitet sein müssen (MELZER & PAULUS 1990, 1991, 1994).

2.2. Das unicorneale Komplexauge der Tenthredinidae-Larven (Hymenoptera)

Innerhalb der Hymenoptera haben nur die noch frei lebenden Larven der Tenthredinoidea laterale Augen (CORNELI 1924, MEYER-ROCHOW 1974). Alle übrigen Larventypen sind endophag und daher blind. Wie PAULUS (1979) zeigen konnte, ist die erste Modifizierung

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

des larvalen Facettenauges die Bildung eines unicornealen Komplexauges. Hier wurde in der Evolution zu den Hymenopterenlarven das kleine Facettenauge insofern aufgelöst, als die getrennten Corneae der Ommatidien alle zu einer einzigen gemeinsamen Linse verschmolzen. Die Kristallkegel wurden aufgelöst. Alle Retinulae blieben aber in ihrer ursprünglichen Anordnung und Isolierung ihrer Rhabdome erhalten. Jedes Rhabdom setzt sich wie zu erwarten aus jeweils acht Rhabdomeren zusammen. Vergleichbare Fälle finden sich bei Crustacea (vor allem einiger Amphipoda wie *Ampelisca* oder *Haploops*: DELLA VALLE 1893, STRAUSS 1926, ELOFSSON et al. 1983, PAULUS 1979) und in den Lateralaugen der Skorpione (WEYGOLDT & PAULUS 1979).

2.3. Die Auflösung des Facettenauges in Einzelommatidien

Die überwiegende Mehrzahl der holometabolen Larven haben einzelne Linsen auf jeder Kopfseite, deren Zahl von maximal 7 bis 0 reicht. Die detaillierte Strukturanalyse bei zahlreichen Vertretern der Holometabola erbrachte, dass in fast allen Gruppen die Evo-

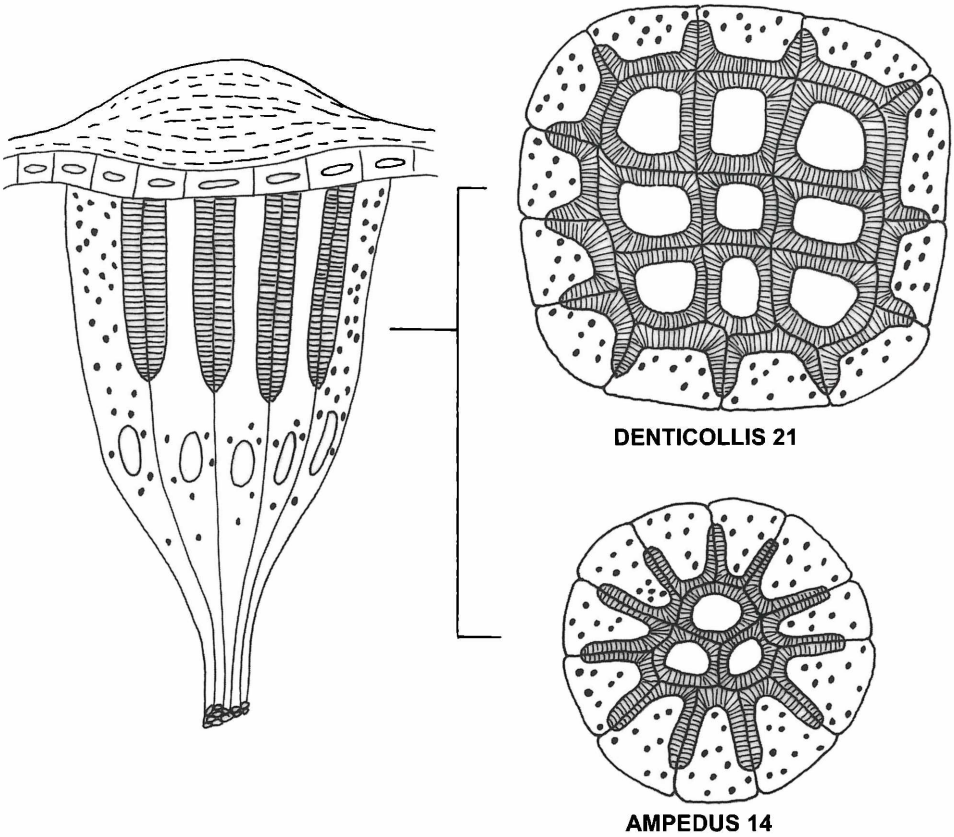

Abb. 11: Typen von Fusionsstemmata bei Elateridae (Coleoptera): Sie haben wie die Larven der Cantharoidea nur eine Linse auf jeder Kopfseite, unter der sich eine netzförmige Retinula befindet. Da sich diese bei *Denticollis* aus 21, bei *Ampedus* aus 14 Zellen zusammensetzt, könnte bei einer Annahme von primär 7 Zellen pro ursprünglichen Stemma das Stemma von *Denticollis* ein Verschmelzungsprodukt von 3, das von *Ampedus* von nur 2 Stemmata sein. Da die Coleoptera im Grundplan nur 6 Stemmata besitzen, haben demnach die Elateridae ihr Fusionsstemma durch unterschiedliche Reduktionen der primär 6 Stemmata erreicht.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

lution dieser Stemmata von nur schwach modifizierten Ommatidien ausgegangen ist. Dies ist so zu verstehen, dass der erste Modifizierungsschritt darin bestand, das kleine larvale Facettenauge in einzelne, isoliert stehende Ommatidien aufzulösen. Ähnliches ist auch bei anderen Insektengruppen geschehen. Ohne wesentliche Veränderungen finden wir solche Einzelommatidien bereits bei den Collembola und Zygentoma (PAULUS 1975). Leicht modifiziert wurden diese bei den Larven der Lepidoptera und Trichoptera (PAULUS & SCHMIDT 1978, LI & CHANG 1991), ja selbst innerhalb der Mecoptera (*Boreus*: PAULUS 1979, *Nannochorista*: MELZER et al. 1994). Bei ersteren besteht der eukone Kristallkegel aus nur 3 Semperzellen; die vierte wurde zur Hauptpigmentzelle umgewandelt, so dass der dioptrische Apparat insgesamt nach wie vor aus 6 Zellen besteht. Die siebenzellige Retinula verteilt sich auf 2 Zellebenen (Abb. 10). Auch die Stemma-Evolution innerhalb der Coleoptera beginnt mit einem Larvalommatidium (PAULUS 1996b). Dort wurde der eukone Kristallkegel zu einem akonen reduziert, während die Retinula zunächst wohl noch einstufig war. Solche Augen finden sich z. B. bei *Lesteva* (Staphylinidae) oder *Lagria* (Lagriidae) (Abb. 12). Larvalommatidien mit jedoch bereits deutlicheren Abweichungen vom Grundschema des Mandibulataommatidiums sind auch bei den Megaloptera- und Planipennia-Larven zu finden. Allen Larven ist ein eukoner Kristallkegel gemeinsam, der sich aber aus 5 (*Sisyra, Euroleon*), 6 (*Hemerobius*) oder 7–8 (*Rhaphidia, Sialis*) Semperzellen zusammensetzt (PAULUS 1986b). Bei den Diptera hat z. B. *Chaoborus* in seinem Stemma (und natürlich in seinem larvalen Facettenauge) einen vierteiligen eukonen Kristallkegel (PAULUS 1986a). Ähnliches gilt wohl für die meisten Chironomidae (CONSTANTINEANU 1930). Bemerkenswert hierbei ist übrigens, dass diese Larven hierin ursprünglicher sind als ihre dazugehörigen Imagines, die als abgeleiteten Typ akone Kristallkegel besitzen.

2.4. Die Bildung von Fusionsstemmata

Ein über eine vergleichende Analyse gut rekonstruierbarer Abwandlungsweg von Larvalommatidien ist die Bildung von Doppelstemmata durch Verschmelzung zweier ursprünglich isoliert stehender Ommatidien. Besonders schön ist dies bei den Trichoptera-Limnophiloidea zu beobachten (Abb. 10). Während die Larven der Rhyacophilidae und Hydropsychidae 7 Stemmata auf jeder Kopfseite haben, finden sich bei den Limnophiloidea nur 6. Hier sind nämlich 2 benachbarte Ommatidien zu einem Doppelommatidium fusioniert: Der ursprünglich 3-teilige Kristallkegel besteht dann aus 6 Semperzellen; es finden sich 6 Hauptpigmentzellen, die distale, ursprünglich 3-zellige Retinula besteht aus 6 Rhabdomeren. Lediglich die proximalen Retinulae sind noch getrennt (PAULUS & SCHMIDT 1978). Eine noch weitergehende Fusionierung von Larvalommatidien zeigt *Philopotamus* (Trichoptera). Auf jeder Kopfseite finden sich nur noch 2 Linsen, die in einem Fall das Verschmelzungsprodukt von 3, im anderen Fall von 2 Larvalommatidien darstellen. Der Aufbau der Retinulae, in einem Fall 21, im anderen 14 Retinulazellen, erinnert bereits in seiner Mehrstufigkeit an die Augenstrukturverhältnisse bei Myriapoda.

2.5. Zellzahlvermehrung im Larvalommatidium

Eine Vielzahl von Larven besitzt Stemmata mit Zellzahlen, die deutlich von der ursprünglichen Zellzahlfixierung des Mandibulataommatidiums abweichen, dennoch aber als solche erkennbar sind. Hierbei gehören z. B. die Lateralaugen der Megaloptera, Rhaphidioptera und Planipennia. Hier finden wir bei *Sialis* einen Kristallkegel aus 8, bei *Raphidia* aus 7–8 , *Euroleon* 5–6, *Sisyra* 5 oder bei *Hemerobius* aus 6 Kristallkegelbil-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

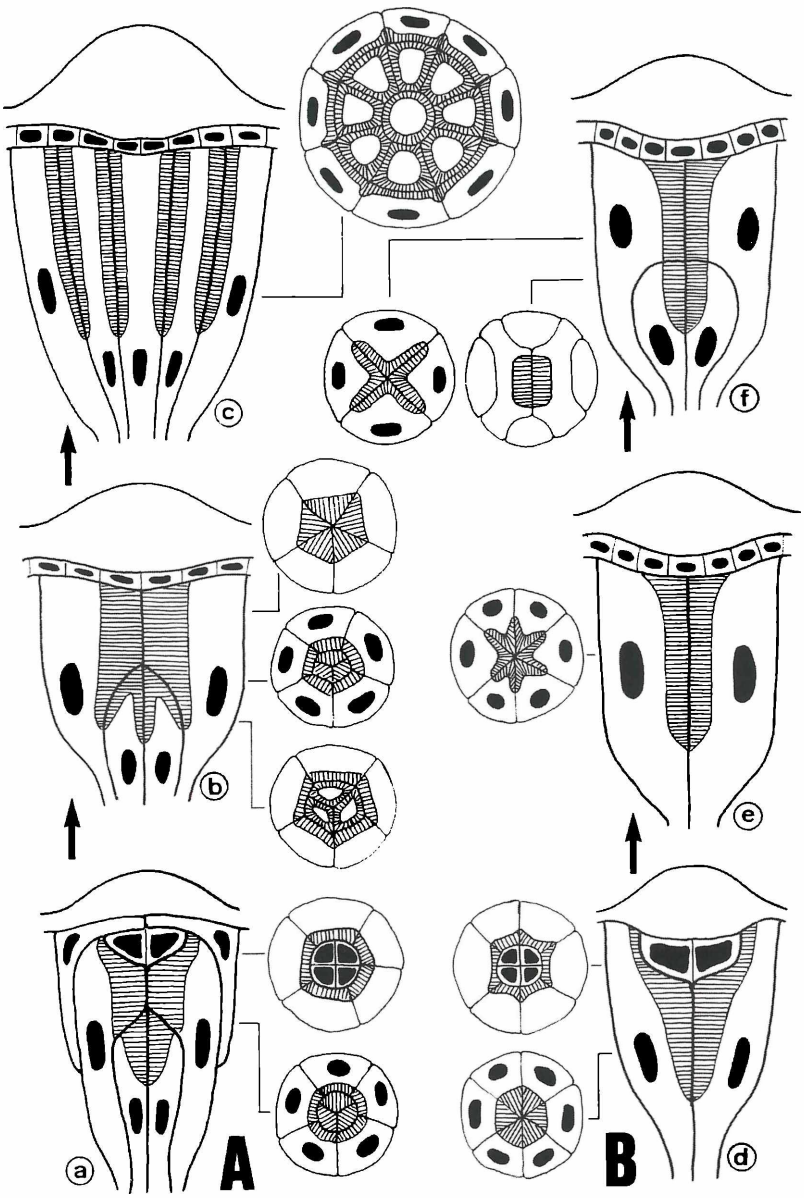

Abb. 12: Stemmata-Typen bei Coleoptera: A. und B. Abwandlungswege von einem Larvalommatidium zu einem hochgradig veränderten Fusionsstemma. (a) hat ein leicht, (d) ein stärker modifiziertes Ommatium mit akonem Kristallkegel. Von beiden Zuständen evolvierten innerhalb der Käfer immer wieder hochgradig abgewandelte Stemmata. (a) *Lagria hirta* (Lagriidae) und gleich aussehend bei *Lesteva* (Staphylinidae); (b) *Cryptocephalus* (Chrysomelidae); (c) *Atheta* (Staphylinidae). B. (d) *Oxyporus* (Staphylinidae); (e) *Pyrochroa coccinea* (Pyrochroidae); (f) *Pyrochroa serraticornis* (Pyrochroidae). Der Fall eines Fusionsstemma findet sich bei Larven der Gattung *Atheta* (Staphylinidae) mit einem multizellularen, netzförmigen Rhabdom, das ähnlich wie bei den Arachnida ein Fusionierungsprodukt aus allen ursprünglich 6 Stemmata darstellt (verändert nach PAULUS 1986a).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

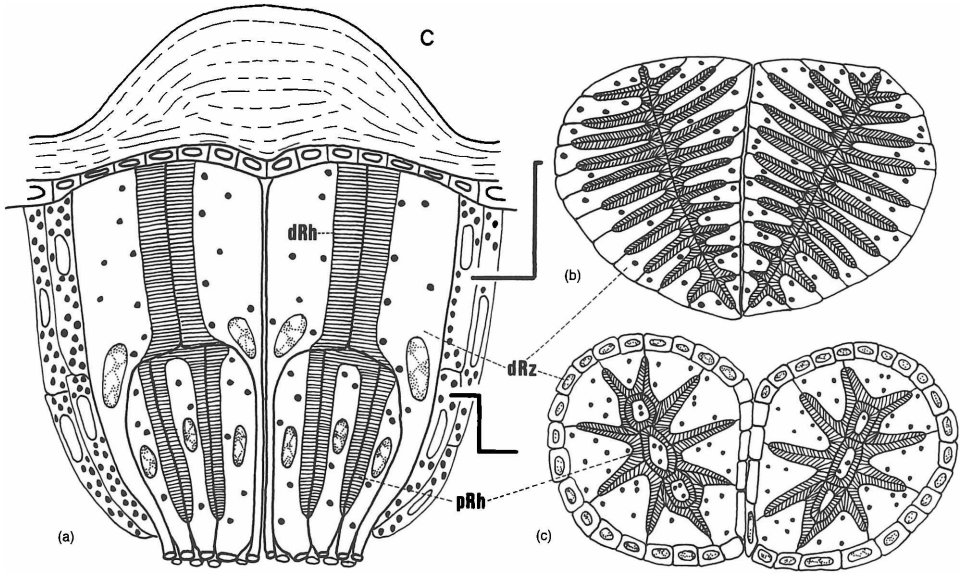

Abb. 13: Fusionsstemma zweiter Ordnung bei der Larven der Gattung *Cantharis* (Coleoptera, Cantharidae): (a) Längsschnitt, (b) Querschnitt durch die distale Region, (c) Querschnitt durch die proximale Region. Hier findet sich wie bei allen Larven der Cantharoidea auf jeder Kopfseite nur eine einzige große Linse. Hier sind alle basalen 6 Stemmata zu zwei getrennten Fusionsstemmata erster Ordnung mit zusammen 48 Retinulazellen (= 6 X 8 Zellen) fusioniert. Sie sind alle zusammen unter einer einzigen großen Linse vereint. Speziell dieser Stemmatyp hat große strukturelle Übereinstimmung mit den Lateralaugen der Myriapoda (verändert nach PAULUS 1989). C = Cornealinse, dRh = distales Rhabdom, pRh = proximales Rhabdom.

dungszellen (PAULUS 1986b). Die Zahl der Retinulazellen liegt ebenfalls über der Erwartung: *Sialis* ca. 30, *Raphidia* ca. 20, *Sisyra* ca. 15, *Hemerobius* 12, *Euroleon* ca. 40 (PAULUS 1986b) und bei *Protohermes* sogar 100–300 (YAMAMOTO & TOH 1975). Hierbei ist zu berücksichtigen, dass stets ältere Larven untersucht wurden. Wie ich durch Analyse des postembryonalen Augenwachstums bei *Euroleon* u. a. feststellen konnte, wird die Zahl der Retinulazellen von Häutung zu Häutung z. T. drastisch vermehrt, während die Semperzellzahlen weitgehend konstant bleiben bzw. sich nur geringfügig durch Addition von nur 1 oder 2 Kristallkegelsektoren vergrößern. So starten *Sialis* und *Raphidia* meist mit 8, die übrigen untersuchten Gattungen meist mit 4 Semperzellen. Da die basale Zahl für die Neuropteroidea wie für die Coleopteroidea 7 Stemmata pro Kopfseite ist, stellt die doppelte Zellzahl im Stemma bei *Sialis* und *Raphidia* einen Fall von Zellzahlverdoppelung dar, die nicht eine Folge von Ommatidienfusion ist. Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei zahlreichen Käferstemmata. So haben vermutlich alle Byrrhoidea, Dryopoidea, Elateroidea und Cantharoidea Stemmata mit je 16 Retinulazellen und sind damit Doppelstemmata wie die bei Megaloptera und Raphidioptera. Ihnen fehlen allerdings stets die Kristallkegel (PAULUS 1986a). Bemerkenswert und für die spätere Interpretation der Myriapodenaugen wichtig ist, dass bei diesen Zellzahlvermehrungen die Retinulazellen fast immer auf mindestens 2 oder 3 Zellebenen oder Stufen verteilt werden. Dies ist eine Folge des Anbaus der Retinulazellen von proximal.

Insbesondere bei Käferlarven kann nun von diesen durch Zellvermehrung vergrößerten Stemmata durch weitere Fusionierung ein Fusionsstemma 2. Ordnung entstehen. Alle

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

Larven der Elateroidea und Cantharoidea besitzen auf jeder Kopfseite nur eine große Linse. Darunter befinden sich bei den untersuchten Elateridae jeweils 2 getrennte Retinulae aus 7–8 Retinulazellen. Es handelt sich daher offensichtlich um ein larvales Fusionsommatidium, bei dem jedoch nur die Corneae verschmolzen sind. Bei *Cantharis* liegen hier ebenfalls 2 getrennte Retinulae aus allerdings je 45–48 (Abb. 13), bei *Drilus* sogar 3 getrennte Retinulae aus je ca. 32–34 Retinulazellen. Wenn man wie im Fall von *Byrrhus* von ursprünglich 6 Doppelstemmata ausgeht, könnte dies ein Fall von Fusionierung dieser 6 Doppenstemmata unter nur 1 Linse sein. Dabei sind bei *Cantharis* je 3 Retinulae total fusioniert (3 × 16 = 48 Retinulazellen), bei *Drilus* nur je 2 (2 × 16 = 32 Retinulazellen) (PAULUS & WORTMANN in Vorb.). Das einlinsige Stemma der Cantharoidea und Elateroidea ist demnach auf völlig unterschiedliche Weise entstanden: die Elateroidea haben 3 oder 4 ihrer 6 Larvalommatidien reduziert (Abb. 11), die Cantharoidea dagegen alle 6 in unterschiedlicher Weise fusioniert. Ein sehr ähnliches Stemma findet sich auch bei Diptera-Stratiomyidae. Dort liegen ebenfalls unter einer einzigen Linse 2 getrennte Retinulae aus je 15 und ca. 20–25 Retinulazellen (*Eulalia, Stratiomys*: COSTANTINEANU 1930, MELZER & PAULUS 1989). Da die basale Stemmatazahl bei Dipteren 5 ist (s. u.), stellen diese ganz offensichtlich das Fusionierungsprodukt aus je 2 und 3 Larvalommatidien dar. Selbst wenn man diese Rechnungen als reine Zahlenspielerei interpretiert, muss doch zur Kenntnis genommen werden, dass die resultierenden Zahlen so bemerkenswert stimmen. Dahinter müssen sich bislang nicht näher bekannte entwicklungsbiologische Phänomene verbergen.

Tab. 1: Ursprüngliche Merkmale der Stemmata bei den Larven der Endopterygota (Holometabola) (verändert und erweitert nach PAULUS 1986, 2000)

Ordnung	Zahl lateraler Linsen	Semperzellen	Retinulazellen	Bemerkungen
COLEOPTERA	6 (+1)*	4 (akon**)	8	Kristallkegel bei der Mehrzahl aller Arten fehlend
PLANIPENNIA	6 (+1)	5–7 (eukon)	15	Typ von Doppelstemmata, ein rudimentäres Auge
MEGALOPTERA	6 (+1)	8 (eukon)	40	Typ von Doppelstemmata, ein rudimentäres Auge
RAPHIDIOPTERA	7	8 (eukon)	20–25	Typ von Doppelstemmata
HYMENOPTERA	(1)	–	8	unicorneales „Facettenauge“ ohne Kristallkegel
TRICHOPTERA	7	3 (eukon)	7	bei den abgeleiteten Gruppen 6 Stemmata, eines von ihnen als Doppelstemma
LEPIDOPTERA	7	3 (eukon)	7	7 nur bei Heterobathmiden, 6 „normale“ Stemmata bei allen anderen Familien
STREPSIPTERA	6	pseudokon (?)	?	Imago mit Facettenaugen bestehend aus Stemmata!

Fortsetzung auf Seite 48

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

Ordnung	Zahl lateraler Linsen	Semper-zellen	Retinula-zellen	Bemerkungen
DIPTERA	5	4 (eukon)	8	Culicidae und Chaoborus mit Facettenaugen der späteren Imago neben Stemmata!
MECOPTERA	30–45***	4 (eukon)	8	Larven mit einem kleinen Facettenauge

* nur Larven der Dytiscini (Gattung *Dytiscus*) haben 6 (+ 1 rudimentären) Stemmata.
** Typus eines Kristallkegels, der von Semperzellen gebildet wird.
*** vom Larvenstadium abhängig.

3. Die Larvalaugenevolution als Modell der Myriapodenaugen-Entstehung

3.1. Der Weg zum vielstufigen, myriapodenähnlichen Stemma

Vielstufige Retinulae, d. h. ein aus mehreren Zelllagen übereinander zusammengesetztes Rhabdom, hatten wir bereits bei den Trichoptera in der Gattung *Philopotamus* kennengelernt. Dieses ist durch die Fusionierung mehrerer Larvalommatidien entstanden. Auch innerhalb der Diptera finden wir bei Chironomidae, bei den Planipennia zwei- oder mehrschichtige Retinulae. Hier ist die höhere Zahl an Retinulazellen im Stemma offensichtlich die Folge sekundärer Zellzahlerhöhungen, die entweder von vorn herein wahrscheinlich genetisch fixiert auftritt oder erst während des postembryonalen Wachstums kontinuierlich zugefügt werden. Innerhalb der Coleoptera haben die Adephaga (Carabidae, Dytiscidae, Gyrinidae) die ausgeprägtesten vielstufigen Stemmata (HESSE 1901, GRENACHER 1879, PATTEN 1888, BOTT 1928, PAULUS 1979, PAULUS 1986a). Die Zahl der beteiligten Retinulazellen liegt bei ca. 150–300! Ein Kristallkegel ist nicht ausgebildet. Bei den Dytiscidae (*Dytiscus, Acilius*) sind lediglich die corneagenen Zellen über dem Rhabdom hyalin und z. T. beträchtlich in die Länge gezogen. Sie bilden dann eine Art Glaskörper. Solche vielstufigen Stemmata ohne Kristallkegel entsprechen genau dem Bauprinzip der Myriapodenaugen. Nach den bisher besprochenen Umbildungswegen vom einfachen Larvalommatidium zu abgeleiteten vielzelligen Augen können die Adephaga-Stemmata in vollkommen gleicher Weise interpretiert werden. Da die basale Stemmatazahl auch für die Adephaga 6 darstellt, sollte keine Fusionierung von Einzelommatidien stattgefunden haben. Ähnlich wie im Fall wieder anderer Stemmata ist eine drastische Zellzahlvermehrung so eingetreten, dass diese sogar auf mehrere Lagen verteilt worden sind. Bei besonders lichtstarken Stemmata werden diese Retinulazellen allerdings auf eine einzige, becherförmige Retinaschicht verteilt. Solche Stemmata gleichen dann den mächtigen Linsenaugen bei vielen Spinnentieren. Dies ist bei den Larvalaugen von *Cicindela* (FRIEDRICHS 1931), aber auch den Stemma V und VI von *Acilius* (PATTEN 1888) der Fall.

3.2. Voraussetzungen zur getrennten Evolution von Larval- und Adultauge

Natürlich erhebt sich die Frage, auf welchen Wegen (phylogenetisch und entwicklungsbiologisch) Larven einen anderen Augentyp evolviert haben als ihre arteigenen Adultformen. Wie schon erwähnt, haben alle nicht-holometabolen Insekten und ihre Jugendstadien Facettenaugen, die sich von Ausnahmen abgesehen von denen der Adulten nicht unterscheiden. Dies muss auch so sein, da während des larvalen Wachstums an das larvale Facettenauge von Häutung zu Häutung neue Ommatidienreihen angebaut werden (MEINERTZHAGEN 1973, NOWEEL & SHELTON 1980). Da hier die Jugendstadien im Wesentlichen

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

die selbe Lebensweise wie ihre Erwachsenen haben, gibt es auch keinen Selektionsdruck auf eine andere Augenausbildung gegenüber den Adulten. Erste Voraussetzung für eine getrennte Evolution von Larvalaugen und Adultaugen ist eine Trennung der Habitate für ihre Träger und in der Folge getrennte Anpassungen an die unterschiedlichen Lebensweisen. So haben die Larven der Libellen zwar Facettenaugen, doch werden diese in den letzten Larvenstadien allmählich umkonstruiert. Ebenso wird die neuronale Verschaltung im Lobus opticus umgeordnet und offensichtlich dem fliegenden Adultus angepasst (MOUZE 1984). Echte Larvalaugen vergleichbar denen der ursprünglichen Holometabola gibt es bei Blattläusen. Das erste Jugendstadium schlüpft mit nur 3 Ommatidien aus dem Ei, deren Linsendurchmesser größer sind als von denen, die sehr viel später als Facettenauge ausgebildet werden (PFLUGFELDER 1937, PAULUS 1979). Im Gegensatz zu den Holometabola bleiben diese Larvalommatidien neben den Facettenaugen auch im Adultstadium bestehen. Die z. T. drastische Trennung der Lebensweise von Jugendstadien und ihren Adulten führte bei den Holometabola zu einer dem Larvalleben gegenüber dem Erwachsenen stark angepassten und vielfach gänzlich veränderten Larve mit zahlreichen larveneigenen Merkmalen. Da diese nicht unverändert ins Adultstadium übernommen werden konnten, musste sozusagen „wegen Umbau geschlossen" werden. Dieses Puppenstadium ist nun die wichtigste Voraussetzung für eine total getrennte Evolution von Larval- und Adultmerkmalen. Wie die vergleichende Untersuchung ergeben hat, startete die Larvalaugenevolution mit einem kleinen Facettenauge. Die frühe Augenanlage differenziert sich bei den Mecoptera wie bei den hemimetabolen Insekten zum ersten, noch kleinen Facettenauge. Das weitere Augenwachstum wird jetzt aber von Häutung zu Häutung insofern unterdrückt, als die Augenimaginalscheibe lediglich Zellproliferationen durchmacht, ohne dass diese sich endgültig zu Ommatidien differenzieren. Vielleicht stellen die bei den Larven vieler Culicidae und *Chaoborus* schon früh zu fast fertigen Ommatidien sich differenzierenden Adult-Facettenaugen eine Vorstufe zu den Mecoptera-Verhältnissen dar. Doch auch hier sind Larvalaugen- und Adult-Facettenaugenentwicklung zeitlich durch differentielle Genaktivität entkoppelt. Die frühen Larvalaugen sind die erste Differenzierung derselben Augenanlage, aus der später auch das Facettenauge entsteht. Diese erste frühe Differenzierung führt jedoch zu bereits abweichenden Ommatidienbauverhältnissen. Bei allen übrigen holometabolen Insektenlarven, einschließlich der Mecoptera, wird die Augenimaginalscheibe erst im letzten Larvalstadium und vor allem in der Puppenphase endgültig differenziert. Insofern sind die Larvalaugen homolog den Ommatidien der Erwachsenen. Diese Form der Homologie stellt jedoch eine konsekutive Homonomie dar. Diese Abkoppelung führte nun auf den geschilderten Evolutionswegen zum Larvalauge. Dies lief in jeder Ordnung unabhängig ab und führte immer wieder konvergent auf vielen Wegen zu teilweise vom ursprünglichen Ommatidium stark abweichend gebauten Stemmata.

3.3. Die Photorezeptoren der Myriapoda

Wie schon erwähnt haben die Myriapoda mit Ausnahme der Chilopoda-Scutigeromorpha keine Facettenaugen, sondern eine Ansammlung so genannter ocellärer Seitenaugen. Interessanterweise fehlen ihnen Medianaugen gänzlich.

3.3.1. Die ocellären Seitenaugen der Myriapoda und ihre phylogenetische Interpretation im Licht der Monantennata-Hypothese

Die Frage, ob und auf welcher Weise die vom typischen Mandibulata-Ommatidium stark abweichend gebauten Myriapodaseitenaugen diesen homolog sind, konnte auf ver-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

gleichend-morphologischen Weg allein bislang nicht gelöst werden (HESSE 1901, PAULUS 1979, SPIES 1981). Mehrere Gründe sprechen jedoch für eine Abstammung von Mandibulata-Facettenaugen. Gehen wir zunächst in traditioneller Interpretation davon aus, dass

1. die Mandibulata eine monophyletische Gruppe darstellen und
2. die Myriapoda als ihrerseits monophyletisches Taxon oder paraphyletische Gruppierung die Schwestergruppe der Insecta darstellen.

Dass dies zutrifft und die Myriapoda keine von den Crustacea unabhängige Entwicklung zu terrestrischen Arthropoda darstellen, wie dies vor allem MANTON (1973, 1977), zuletzt sogar noch einmal FRYER (1998) darzustellen versuchten, ist in der Zwischenzeit sowohl von morphologischer als auch molekular-phylogenetischer Sicht gut begründet widerlegt worden (z. B. DOHLE 1974, 1980, SHEAR & KUCKALOVA-PECK 1990, KUKALOVA-PECK 1992, WÄGELE 1993, KRAUS & KRAUS 1994, summaries: FORTEY & THOMAS 1998). Die Tatsache, dass die Zelle für Zelle bestehende mikromorphologische Übereinstimmung zwischen den Ommatidien von Crustacea und Insecta (inclusive Entognatha: Collembola) (Abb. 2 u. 3) nur als Homologie gedeutet werden kann, spricht ebenfalls für eine Monophylie der Mandibulata (PAULUS 1974, 1975, 1979, 1989, 2000), zumindest jedoch für das nur einmalige Entstehen solcher Augen bei einem Crustacea-Insecta-Clade. Dem wurde auch bisher kaum widersprochen, obwohl die Augen der Myriapoda so anders gebaut sind. Bei Homologie der Ommatidien von Crustacea und Insecta können die Seitenaugen der Myriapoda, wie die hier angenommene phylogenetisch-systematische Stellung zwingend nahe legt, nur sekundär abgewandelte Ommatidien sein. Nach DOHLE (1980, 1985) oder PAULUS (1986a, 1989) stellen die Myriapoda entweder als Monophylum oder als Paraphylum mit einer ihrer Teilgruppen eine Schwestergruppe der Insekten dar. Auf welche Weise solche abgewandelten Augen entstanden sein können, haben die über die vergleichende Analyse gewonnenen Befunde zur Evolution zum Larvalauge der Insekten modellhaft vorgeführt. Wenn dies auch kein unmittelbarer Beweis für eine derartige phylogenetische Abwandlungsreihe auch zum Myriapodenauge darstellt, so ist damit doch die Vorstellung, dass es so abgelaufen sein könnte, sehr wahrscheinlich gemacht worden.

3.3.2. Das sekundäre Facettenauge der Scutigeromorpha (Notostigmophora) (Chilopoda)

Es bleibt zu klären, wie das Facettenauge von *Scutigera* in diesen Homologisierungsweg passt. *Scutigera* und *Thereuopoda* besitzen ein Facettenauge aus Ommatidien, die in ihrem Aufbau allerdings nicht dem der Mandibulata entsprechen. Wie GRENACHER (1879), ADENSAMER (1894), HESSE (1901), HANSTRÖM (1934) und durch PAULUS (1979) über EM-Untersuchungen zeigen konnten, liegen die Differenzen vor allem im Bau des dioptrischen Apparates und der Zahl der Retinulazellen (Abb. 7). Unter der Cornea liegt ein Kristallkegel-ähnlicher Glaskörper, der aus vielen hyalinen, kernlosen Abschnitten besteht, die eine Abscheidung der 8–13 ihn umgebenden Pigmentzellen darstellt. Die Retinulazellen bilden ein monaxonales Rhabdom in zwei Zelllagen: distal 9–23, proximal stets konstant 4 Retinulazellen. Es spricht demnach alles dafür, dass dieses Ommatidium ein sekundäres ist und sich höchstwahrscheinlich aus Chilopodenseitenaugen neu rekrutiert hat. Es handelt sich um ein Pseudo-Facettenauge (ADENSAMER 1894), d. h. um eine sekundäre Neuentstehung; womit die Nicht-Homologie zu den sonstigen Arthropoda-Facettenaugen ausgedrückt werden soll. Wie PAULUS (1979) schon ausgeführt hat, gibt es bei den Insekten auch hierzu einen Parallelfall, der als Modell für diese Au-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

genevolution dienen kann. Bei den Strepsiptera als Teilgruppe der Holometabola finden sich bei den Männchen Facettenaugen, die sich aus Stemmata zusammensetzen (STROHM 1910, WACHMANN 1972, BUSCHBECK et al. 1999). Für dieses wurde der Ausdruck „ocelläres" (KINZELBACH 1971) oder „stemmatäres Facettenauge" (PAULUS 1979) geprägt. Auch hier wurde aus bisher nicht bekannten Gründen das ursprüngliche Adult-Facettenauge durch ein neues, diesmal aus Larvalorganen aufgebautes ersetzt. Auch hier wurde ein Glaskörper als Kristallkegelersatz neu erfunden. Im Licht der neuen Stammbaumhypothesen muss aber auch die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass wir es hier mit einem sehr ursprünglichen Typ von Facettenauge zu tun haben könnten. Wenn die Myriapoda eine Schwestergruppe der Chelicerata sind (FRIEDRICH & TAUTZ 1995, HWANG et al. 2001), kann das *Scutigera*-Facettenauge von Chelicerata-Xiphosura-Vorfahren als beibehalten angenommen werden. Als Neuerung ist der vielteilige Kristallkegel-Glaskörper entstanden. Wenn sie die Schwestergruppe der „Pancrustacea (Crustaceomorpha) – Tetraconata" sind, könnte der vielteilige Kristallkegel hier als Vorläufer des Tetraconus entstanden sein. Dann sollten die Semperzellen homolog sein.

Diese Hypothesen könnten allerdings dann auf den Prüfstand kommen, wenn der vielteilige Kristallkegel eine Konsequenz von Wachstumsvorgängen von Häutung zu Häutung ist. Die Hypothese hierzu ist, dass Jungtiere von Scutigera einen vierteiligen Kristallkegel (also Tetraconus) haben, der in der Folge von Augenvergrößerungen durch Einbau weiterer Kristalkegelsektoren vergrößert worden ist (PAULUS 1979). Leider liegen hierzu bis heute keine gezielten Untersuchungen vor. Dies würde die Annahme zulassen, dass das Scutigera-Facettenauge zwar modifiziert ist, aber primär in den Grundplan der Mandibulata passen würde. Dann gehört in diesen Grundplan ein vierteiliger Kristallkegel, der bei Scutigera und damit in der Basis der Chilopoda oder gar aller Myriapoda, entweder vermehrt (Notostigmophora: *Scutigera*) oder gänzlich abgebaut wurde (Diplopoda, übrige Chilopoda).

4. Phylogenetische Diskussion der Befunde

Die vergleichende Betrachtung hat gezeigt, dass es im Sinn von BOCK & v. WAHLERT (1965) „multiple evolutionary pathways" zu Stemmata gegeben hat. Zur Klärung dieser Konvergenzen wurde immer wieder das bestehende phylogenetische System der Insekten oder Arthropoden benutzt, um die jeweilige Hypothese der Homologie oder Konvergenz auf ihre „Passung" zu prüfen. Die spezifische Ausbildung von Fusionsstemmata ist allein danach, gleichgültig, ob das bestehende phylogenetische System im Detail richtig ist oder nicht, vielfach konvergent entstanden. Auf dem Niveau des Ommatidiums allerdings sind sie dennoch alle homolog, wie die vergleichende, weitergehende Betrachtung gezeigt hat.

Die Frage, ob das Ommatidium der Crustacea und das der Insecta homolog ist, muss zur Klärung dahingehend präzisiert werden, ob die gemeinsame letzte Stammart genau dieses Ommatidium mit allen seinen Spezialmerkmalen (Synapomorphien) wie 2 Corneagenzellen, 4 Semperzellen und primär 8 Retinulazellen bereits besessen hat oder nur eine Vorstufe hierzu. In letzterem Fall wäre die spätere zelluläre Identität in beiden Gruppen konvergent, eventuell als Folge funktioneller Zwänge als parallele Vervollkommnung (REGENFUSS 1975) entwickelt worden. Die Ommatidien sind dann homoiolog bezogen auf den Besitz **aller** spezifischen Zellen. Die homologe Basis stellt der geringere Anteil gemeinsamer identischer Information zur Bildung eines Ommatidiums dar. Um diese Frage zu klären, wurden die bestehenden phylogenetisch begründeten Kladogramme als Verwandtschaftshypothesen benutzt, um die Wahrscheinlichkeit ei-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

ner Homologie oder Homoiologie abschätzen zu können. Es ist in diesem Zusammenhang wichtig zu betonen, dass für solche Überlegungen Kladogramme nicht etwa begründet werden.

5. Die Phylogenie der Lateralaugen im Lichte der Crustacea + Hexapoda (Insecta) – Hypothese

Wegen der fast schon dogmatischen phylogenetischen Hypothese der Gruppierung der Tracheata oder Monantennata (= Antennata), also Myriapoda + Insecta als Schwestergruppierung wurde eine dritte Interpretationsmöglichkeit, die aus der Zelle für Zelle bestehenden Übereinstimmung im Bau des Ommatidiums zwischen Crustacea und Insecta nie ernsthaft in Erwägung gezogen. Das bisherige Argumentationsschema der Mandibulata (= Crustacea + (Myriapoda + Insecta)) lässt nur dann die Möglichkeiten der Homologie zwischen Crustacea und Insecta zu, wenn das Myriapodenauge sekundär verändert worden ist. Die Annahme eines ursprünglichen Zustandes der Myriapodenaugen führt zwingend zur Interpretation der Konvergenz des Insekten-/Crustaceenommatidiums. Die dritte Möglichkeit der Interpretation der genannten Merkmalszustände liegt in der Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses Myriapoda + (Crustacea + Insecta)), eine Hypothese, die bereits von HANSTRÖM (1926, 1940) auf Grund vergleichender Untersuchungen am Arthropodengehirn vertreten worden ist. Dann könnten die Myriapodenaugen ohne die Konsequenz der Nicht-Homologie von Crustacea/Insecta-Ommatidien als ursprünglich interpretiert werden. Der zunächst abwegig erscheinende Gedanke wurde inzwischen durch eine Reihe unabhängiger Untersuchungen der Molekulargenetik bestätigt. Die Sequenzanalyse bestimmter Makromoleküle ergab Stammbäume, in denen erstens die Monophylie der Arthropoda sehr gut bestätigt wurde, die andererseits aufzeigten, dass nicht die Myriapoda, sondern die Crustacea die Schwestergruppe der Insecta sein könnten (TURBEVILLE et al. 1991, BALLARD et al. 1992, WHEELER et al. 1993, FRIEDRICH & TAUTZ 1995, AVEROF & AKAM 1995a, b, GIRIBET & RIBERA 2000, GIRIBET et al. 2001, SHULZ & REGIER 2000, EDGECOMBE et al. 2000, EDGECOMBE & GIBERET 2002, DOHLE 2001, HWANG et al. 2001). Trotz der inzwischen zahlreichen Übereinstimmungen in prinzipiellen Aussagen darf aber nicht übersehen werden, dass verschiedene Arbeitsgruppen sich bezüglich der Stellung der Myriapoda klar widersprechen. Sie stimmen aber immerhin in der Aussage überein, dass die Schwestergruppe der Insekten die Crustacea und nicht die Myriapoda ist. So bedarf es für eine allgemeinere Akzeptanz noch weiterer fundierter Untersuchungen (siehe auch WÄGELE & STANJEK 1995, OSORIO et al. 1995). Diese Hypothese ist insofern beinahe als revolutionierend zu betrachten, da sie eine Neuerung der Auffassung der Phylogenie der Arthropoda beinhaltet und damit natürlich auch unser Thema der Augenevolution betrifft. Zunächst ist damit die auf MANTON zurückgehende „Uniramia-Hypothese" (MANTON 1977) und damit die Annahme der polyphyletischen Entstehung der Mandibulata oder gar der Arthropoda endgültig widerlegt, wie dies aus morphologischer Sicht schon mehrfach gezeigt worden war (KUKALOVÁ-PECK 1992, WÄGELE 1993). Die Augendiskussion betreffend ergibt sich daraus die Möglichkeit, die Myriapodenaugen wesentlich einfacher zu erklären. Das bisherige Mandibulata-Ommatidium ist dann eine Neubildung der Crustacea + Insecta allein. Die Myriapoda könnten in Scutigera dann sogar doch ein „altes", also primäres Facettenauge haben, das sich aus Ommatidien mit einer „Vorläuferkonstruktion" des Ommatidiums mit einem aus nicht fixierten Kristallkegelzellzahlen oder vielleicht bereits aus nur vier Teilen bestehenden Kristallkegels und einer noch nicht fixierten Zahl Retinulazellen zusammensetzt. Die

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

aus der ursprünglich zwingend sich ergebende Annahme eines sekundären Facettenauges ("Pseudofacettenauge") wäre damit nicht mehr notwendig.

Übereinstimmungen im speziellen Bau der Ommatidien zwischen Crustacea finden sich übrigens auch noch in der Anordnung der Rhabdomeren und den sogenannten cone cell roots zwischen bestimmten Rhabdomeren (MELZER et al. 1997). Vielleicht gehört sogar das geschichtete Rhabdom zum Grundplan der Crustacea + Insecta (PAULUS 1979). Weitere Argumente liefern die Morphogenese und „pattern formation" der Retinulae bei höheren Crustacea (HAFNER & TOKARSKI 1998) und höherer Insekten (z. B. CAMPOS-ORTEGA & WAITZ 1978, TOMLINSON & READY 1987, TREISMAN & HEBERLEIN 1998).

Auch im Bau des Gehirns finden sich eine bemerkenswert große Zahl von Übereinstimmungen zwischen Crustacea und Insecta allein (STRAUSFELD 1998, STRAUSFELD et al. 1998). In diesem Zusammenhang muss erwähnt werden, dass neuerdings sogar eine

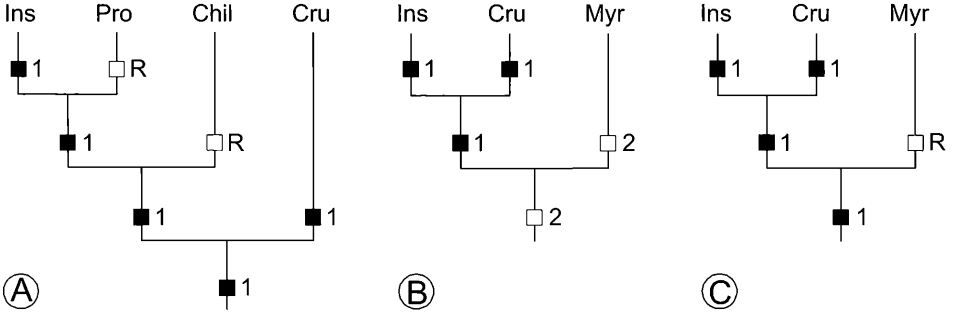

Abb. 14: Phylogenetische Hypothesen über die Gruppen der Mandibulata nach Betrachtung und Interpretation allein der Augenstrukturen und der Ausbildung des Lobus opticus:

A Traditionelles Crustacea + Tracheata-Konzept. B und C Crustacea + Insecta-Konzept mit der Annahme der Monophylie der Myriapoda. Ins = Insecta, Pro = Progoneata (Symphyla + (Diplopoda + Pauropoda)), Chil = Chilopoda, Cru = Crustacea, Myr = Myriapoda.

Merkmalszustände:

1 = Mandibulata-Ommatidium mit einem 4-teiligen Kristallkegel, 2 Corneagenzellen, 8 Retinulazellen und einem Lobus opticus, der nur zwei Neuropile ohne Chiasmata hat. Der 3-teilige Lobus opticus mit zwei Chiasmata entstand bei höheren Crustacea und den Insecta unabhängig (konvergent). Bei den Progoneata und Chilopoda ist das dritte Neuropil (Medulla interna) vielleicht reduziert, ohne dass das Chiasma zwischen Lamina und Medulla verschwunden ist.

2 = Primäres Facettenauge bestehend aus Ommatidien mit einem vielteiligen, kristallkegelähnlichen Glaskörper, einem zweilagigen Rhabdom bestehend aus mindestens 9–23 distalen und stets nur 4 proximalen Retinulazellen (wie bei *Scutigera* und *Thereuopoda*). Lobus opticus mit nur zwei Neuropilen mit nur einem Chiasma, welches dann bei den Crustacea primär reduziert sein muss (B), oder das (die) Chiasma ist in allen Gruppen unabhängig entstanden.

R = Modifizierung des Facettenauges mit mandibulaten Ommatidien (also mit einem Tetraconus) zu Fusionsstemmata.

Im Dendrogramm A erfolgte die Reduktion und Bildung von Fusionsstemmata in den paraphyletischen Myriapoda zweimal unabhängig. Im Dendrogramm B entstand das Mandibulata-Ommatidium bei dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Crustacea + Insecta. Das Ommatidium im Facettenauge von *Scutigera* ist ursprünglich und wurde innerhalb der Chilopoda und Diplopoda unabhängig reduziert und modifiziert. Im Dendrogramm C ist die Reduktion des Mandibulata-Ommatidium für die Myriapoda eine Synapomorphie, während die Bildung des *Scutigera*-Facettenauges daraus sekundär ist (daher „Pseudofacettenauge") (wie in Dendrogramm A).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

wichtige weitere Hypothese der alten HANSTRÖM'schen Darstellungen (HANSTRÖM 1926, 1928, 1940) eines Schwestergruppen-Verhältnisses zwischen Insecta und allein den Malacostraca der Crustacea aufgegriffen worden ist (OSORIO et al. 1997, STRAUSFELD 1998). Diese Annahme stützt sich vor allem auf den detaillierten Bau des Lobus opticus. Ursprünglich soll bei den basalen Crustacea ein Lobus opticus mit nur zwei Verschaltungszentren (Lamina, Medula I), bei höheren Krebsen (Malacostraca) und Insecta dagegen drei (Lamina, Medulla I, Medulla II = Medulla interna) sein. Die Übereinstimmungen sind in der Tat keineswegs trivial und umfassen außer den beiden Chiasmata auch spezielle Anordnungen von sekundären Neuronen. Dagegen kann im Moment nur gesagt werden, dass Chiasmata mehrfach konvergent bei Mollusca (Cephalopoda), bei Wirbeltieren und eben bei Euarthropoda entstanden sind, so dass eine Konvergenz auch zwischen Malacostraca und Insecta nicht gänzlich unwahrscheinlich ist (SCHOLZ 1992). Auch STRAUSFELD (1998) spricht in seiner zusammenfassenden Arbeit in diesem Zusammenhang von „deep optic neuropils and optic chiasmata are homoplastic in insects and crustaceans" Eine vergleichende Betrachtung der Neurogenese bei verschiedenen Arthropoda darunter auch des Lobus opticus (z. B. wieder HARZSCH & WALOSSEK 2001) unterstützen die Ansicht einer nahen Verwandtschaft von Crustacea und Insecta (WHITINGTON 1996) (Abb. 14). Im Übrigen gibt es bislang kaum vergleichbar gründliche Untersuchungen der Gehirne der Myriapoda. Bislang vorliegende Analysen vor allem der Konstruktion der Pilzkörper im Protocerebrum unterstützen das Schwestergruppenverhältnis Insecta (Hexapoda) und Malacostraca-Crustacea, lassen jedoch neben den Branchiopoda nur die Chilopoda als weitere Schwestergruppe erscheinen. Die Diplopoda dagegen befinden sich in der Nähe der Onychophora (STRAUSFELD et al. 1998). Die Befunde hier sind jedoch z. T. höchst merkwürdig, da z. B. die Archaeognatha (*Machilis*) innerhalb der Insecta überhaupt keine Pilzkörper besitzen, wohl aber die Zygentoma (*Thermobia*). Hier ist die Annahme einer Reduktion dieser komplexen Gehirnstrukturen so naheliegend, dass sich daraus die Frage ergibt, wie zuverlässig Gehirnstrukturen für phylogenetische Aussagen tatsächlich sind. Möglicherweise finden sich jedoch hier Hinweise auf neuronale Reduktionserscheinungen, die den Schluss zulassen, dass viele der Pancrustacea-Merkmale hier auch einmal existiert haben könnten.

Auch andere Sinnesorgane könnten einfacher interpretiert werden. Stiftführende Sinnesorgane (Scolopidien) gibt es nur bei Crustacea und Insecta, nicht jedoch bei Myriapoda (PAULUS 1986). Im Monantennata-Modell müssen sie demnach bei den Myriapoda reduziert worden sein. Nach dem neuen Modell haben sie natürlich nie welche besessen. Der Besitz von Scolopidien stellt daher eine weitere Synapomorphie der Crustacea + Insecta dar.

Zusammenfassend lässt sich unter der neuen Prämisse sagen, dass die vergleichende Morphologie der Augenstrukturen sich sehr gut damit in Einklang bringen lässt, zumindest dieser Hypothese nicht widerspricht.

6. Sind die Myriapoda monophyletisch?

Im Licht der neuen molekularen Sequenzdaten und deren Konsequenz für die Schwestergruppen innerhalb der Mandibulata wurde bisher stets davon ausgegangen, dass die Myriapoda als Monophylum zu betrachten seien. Bereits im Monantennata-Konzept war dies aber in der Regel nicht der Fall. Hier gelten die Chilopoda als Schwestergruppe der Progoneata + Insecta (DOHLE 1980, KRAUS & KRAUS 1994, 1998). Die Argumente, die in diesem Konzept für eine Monophylie sprechen könnten, gelten als wenig gut begründet (PAULUS 1986). In der vergleichenden Analyse der Pilzkörperkonstruktionen im Proto-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

cerebrum scheinen die Myriapoda ebenfalls nicht als Monophylum auf (STRAUSFELD et al. 1998). Die bisherigen Argumente für die Monophylie sind im Wesentlichen Reduktionsmerkmale:

– Fehlen (Reduktion) der Medianaugen
– Fehlen (Reduktion) von Scolopidien
– Umbau der Facettenaugen in Stemmata.

Für alle diese Merkmale kann jedoch mehrfache Konvergenz nicht ausgeschlossen werden, wenn auch das einzige positive Merkmal, nämlich der Umbau der Facettenaugen zu isolierten Stemmata, keineswegs trivial ist. Der Bau dieser Stemmata entspricht nämlich ausschließlich dem eines hochgradig fusionierten Doppelstemma, einem Augentypus, der bei Insektenlarven nur einer von vielen möglichen ist. Falls ein „Ozellus" bei *Polyxenus* ein nur leicht modifiziertes Mandibulata-Ommatidium ist, dann allerdings sind Fusionsstemmata bei Diplopoda und Chilopoda mehrfach konvergent gebildet worden. Dies gilt auch bei der Annahme, dass das Facettenauge von *Scutigera* ursprünglich ist. Dann wurde nämlich der Kristallkörper mehrfach konvergent reduziert.

Das Schwestergruppenverhältnis Progoneta + Insecta wird vor allem mit dem Besitz einer 2. Maxille als Labium („Labiophora", KRAUS & KRAUS 1994) und dem Besitz von Styli mit Coxalvesikeln begründet. Beides müssen im Konzept Crustacea + Insecta natürlich Konvergenzen sein. Das Monantennata-Konzept wird neuerdings wieder durch den gemeinsamen Besitz einer Ganzbeinmandibel (telognathic mandibles nach MANTON 1964) begründet (KRAUS & KRAUS 1994, 1998). Die Argumente stammen aus morphologischen Befunden. Doch die neuen immunogenetischen Befunde bezüglich der Expression von „distalless" zeigen, dass sowohl Myriapoda als auch Insecta so wie die Crustacea Beinbasis-Mandibeln besitzen (PANGANIBAN et al. 1995, WILLIAMS & NAGY 1996, POPADIC et al. 1998, WILLIAMS 1998, SCHOLZ et al. 1998). Im Zusammenhang mit dem Arthropoda-Spaltbein-Konzept nach LAUTERBACH (1972, 1980, 1983), könnten Styli Reste eines Exopoditen sein (PAULUS 1986a, 1996). Diese Styli sind in ihrer abgewandelten spezifischen Qualität bei basalen Hexapoda (Insecta) und Symphyla so übereinstimmend, dass deren Konvergenz nur schwer vorstellbar ist. Im Licht des Crustacea + Insecta-Konzeptes müssen sie aus Exopoditen mehrfach konvergent zu Styli umgebildet worden sein. Dies gilt dann in gleicher Weise auch für die Coxalbläschen.

Auch ectodermale Malpighi-Schläuche und der Verlust der Mitteldarmdrüsen ist dann mehrfach konvergent.

Was spricht nun **für** eine Monophylie der Myriapoda im Konzept Crustacea-Insecta?

– Umbau der Facettenaugen in Fusions-Stemmata und damit gekoppelt das Fehlen der Medianaugen,
– Fehlen der Mitteldarmdrüsen (konvergent zu Insecta),
– ectodermale Malpighi-Schläuche (konvergent zu Insecta),
– Stabbeine mit Styli (reduziert bei Chilopoda) (konvergent bei Insecta),
– paarige Krallen (eventuell mehrfach konvergent selbst innhalb der Myriapoda),
– Verlust der 2. Antennen (konvergent zu Insecta),
– Reduktion der Palpen an der Gnathobasis-Mandibel (konvergent bei den Insecta),
– terrestrische Lebensweise (konvergent zu Insecta): nicht sicher, da das Tracheensystem der Chilopoda und Progoneata sehr verschieden gebaut ist. Sollte die terrestrische

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

Lebensweise (mit entsprechenden Anpassungen) bei Myriapoda zwei Mal entstanden sein, dann benötigen wir gut begründete Synapomorphien einerseits für Chilopoda + (Progoneata + (Crustacea + Insecta)) oder Progoneata + (Chilopoda + (Crustacea + Insecta)).
- Reduktion der frei lebenden Primärlarve (Nauplius) (konvergent bei Insecta),
- Trichobothrien (Bothriotrichen) (konvergent zu Insecta); vielleicht selbst innerhalb der Myriapoda konvergent, da der hochabgeleitete Typ von „bulb formed trichobothria" nur bei den Progoneata vorkommt (HAUPT 1979).

7. Myriapoda als Paraphylum im Pancrustacea-Konzept

Da alle genannten Merkmale auch innerhalb eines „Myriapoda-clades" mehrfach konvergent reduziert worden sein können, bleibt noch die Frage, wie die genannten Merkmale in ein Paraphylum-Schema passen könnten. Dazu muss gleich angemerkt werden, dass sogar die Reduktion der 2. Antennen ebenfalls mehrfach konvergent innerhalb dieses „clades" angenommen werden muss. Von der Struktur der Photorezeptoren her können hierzu keine neuen Argumente geliefert werden, da auch sie natürlich mehrfach konvergent reduziert oder umgebaut worden sein müssten. Dies würde außerdem die Annahme einer weiteren mehrfachen Konvergenz der Eroberung des Landes zur Folge haben. Eine spezielle neue Betrachtung müsste den Symphyla entgegengebracht werden, da die alte Symphylen-Theorie der Hexapoda-Entstehung nicht widerlegt ist. Dass die Symphyla zu den Progoneata gestellt werden, ist bislang nicht gut begründet worden. Auch wenn dies alles prinzipiell denkbar ist, scheinen mir die Wahrscheinlichkeiten solcher Annahmen immer geringer zu werden.

8. Myriapoda-Augen als ursprüngliche Euarthropoda-Augen

Da die Lateralozellen der Myriapoda einen sehr ursprünglichen Eindruck machen, sollte zum Schluss noch der Gedanke verfolgt werden, dass sie tatsächlich ursprünglich sind. Dazu passen die molekularen Stammbäume von TURBEVILLE et al. (1991), FRIEDRICH & TAUTZ (1995) oder HWANG et al. (2001), so dass diese Hypothese nicht gänzlich aus der Luft gegriffen zu sein scheint. Hier stellen die Myriapoda die Schwestergruppe aller übrigen Euarthropoda dar. Dann könnte das gänzliche Fehlen von Medianaugen ebenfalls primär sein und passt darin zu dem offenbar ebenfalls gänzlichen Fehlen solcher Augen bei den Trilobitomorpha. Dann könnten die Medianaugen eine Synapomophie erst ab den Chelicerata-Mandibulata-Clades sein. Das Facettenauge ist dann erst eine Neuerfindung ab den Trilobitomorpha. Daraus folgt, dass es bei den Scutigeromorpha konvergent ist. Ein weiteres Argument für diese These ist dann die Erfindung des Spaltbeines mit Endo- und Exopodit ebenfalls erst ab den Trilobitomorpha, da die Myriapoda einfache Stabbeine besitzen. Erklärungsbedürftig sind dann allerdings die Styli der Symphyla.

Fassen wir einige der Konsequenzen zusammen:

1. Lateralozellen einfach strukturiert, kein Facettenauge
2. Primäres Fehlen der Medianaugen
3. Stabbeine ohne Anhänge (primär)
4. Fehlen der Extremitäten des Tritocerebralsegmentes (apomorph)
5. Besitz von Mandibeln (apomorph), konvergent zu Mandibeln der Pancrustacea.
6. Unterlippe aus 1. und 2. Maxillen (autapomorph), konvergent zu Pancrustacea,
7. Tracheensystem, konvergent zu Arachnida und Insecta

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

8. ectodermale Malpighi-Schläuche, konvergent zu Insecta

Schon diese kurze Zusammenstellung zeigt, dass die Positionierung der Myriapoda als Schwestergruppe aller übrigen Euarthropoda zu einer großen Zahl von Konvergenz-Annahmen führt, so dass diese Hypothese nur wenig Wahrscheinlichkeit besitzt.

Fazit

Augenstrukturen lassen sich für beide Haupt-Hypothesen (Tracheata- oder Pancrustacea-Konzept) als nicht widersprechende Argumentationen heranziehen. So bleibt abzuwarten, inwieweit die anderen Argumente für die Crustacea-Insecta-Hypothese sich als so stichhaltig erweisen werden, dass sie im funktionellen und phylogenetischen Zusammenhang die sich mehr und mehr festigende Aussage bekräftigt. Schwierig zu erklären und damit zu widerlegen, scheint mit noch immer das Argument zu Gunsten der Monantennata-Hypothese bezüglich des gemeinsamen Verlustes der 2. Antennen zu sein. Für die Monantennata-Hypothese sprechen auch nicht näher behandelte Fakten der Medianaugen- und Frontalorgan-Argumentationen (PAULUS 1972b, 1979). Das gänzliche Fehlen solcher Photorezeptoren bei den Myriapoda ist nämlich ein starkes Indiz für eine *sekundäre Umkonstruktion und Vereinfachung* der Lateralaugen bei den Myriapoda. Vier Medianozellen und zwei Paar Frontalorgane gehören nämlich zum Grundbauplan der Euarthropoda (PAULUS 1972b, 1979). Sowohl bei Crustacea als auch bei Insecta werden Medianaugen (Naupliusaugen, Stirnocellen) stets dann vollständig reduziert, wenn die Facettenaugen stark vereinfacht, modifiziert (z. B. zu Stemmata) oder gar reduziert werden. Dies dürfte an einer funktionellen und damit sicher auch neuronalen Kopplung beider Photorezeptortypen liegen. In der neuen Crustacea-Insecta-Hypothese hätten die jetzt ursprüngliche Facettenaugen besitzenden Chilopoda-Scutigeromorpha keine Veranlassung, ihre Medianaugen völlig zu reduzieren. *Polyxenus* scheint in seinen Lateralozellen noch eindeutig als Mandibulata-Ommatidien identifizierbare Einheiten zu besitzen. Bei ihnen finden sich als einzige Myriapoda sowohl im Sinn der Tracheata- als auch der Myriapoda + „Pancrustacea"-Hypothese als Reste eines vierteiligen Kristallkegels (Tetraconus). Ob diese Zellen tatsächlich Kristallkegelreste sind, könnte vielleicht über den bei anderen Arthropoden bereits praktizierten offenbar hochspezifischen Test auf das Antigen 3G6 erfolgen (Edwards & MEYER 1990).

Eine andere Hypothese könnte allerdings von einem primären Fehlen von Medianaugen und übrigens auch von Facettenaugen ausgehen, nämlich durch die Annahme, dass die Myriapoda älter als die Trilobitomorpha + Chelicerata + Pancrustacea sind. Dann hätten sie noch vor den Chelicerata das Land erobert, hätten noch keine Facettenaugen entwickelt, noch keine Medianaugen besessen etc. Das *Scutigera*-Facettenauge wäre dann unabhängig von denen der Chelicerata-Pancrustacea entstanden, das „Ommatidium" von *Polyxenus* eine zufällige Konvergenz. Mit Einschränkungen entspricht diese Annahme den Stammbaumvorstellungen von TURBEVILLE et al. (1991), FRIEDRICH & TAUTZ (1995) oder HWANG et al. (2001). Dann müssen natürlich alle Merkmale des Mandibulata-Tracheata-Konzeptes konvergent sein, so z. B. die Mandibeln, das extremitäten -(antennen)-lose Tritocephalon etc.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

Zusammenfassung

Neue phylogenetische Auswertungen von molekularen DNA/RNA-Sequenzuntersuchungen legen nahe, dass nicht die Myriapoda, sondern die Crustacea die Schwestergruppe der Insekten sind (TURBEVILLE et al. 1991, BALLARD et al. 1992, WHEELER et al. 1993, FRIEDRICH & TAUTZ 1995, AVEROF & AKAM 1995a, b, WHEELER 1998, GIRIBET & RIBERA 2000, GIRIBET et al. 2001, SHULZ & REGIER 2000, EDGECOMBE et al. 2000, EDGECOMBE & GIRIBET 2002, SHULZ & REGIER 2000, DOHLE 2001, HWANG et al. 2001). Dies macht es erforderlich, die Strukturen der Augen zu überprüfen, inwieweit sie mit den neuen Stammbaumhypothesen in Einklang zu bringen sind.

Die Homologie der Facettenaugen von Insecta und Crustacea wird deutlich unterstrichen, da beide aus Ommatidien zusammengesetzt sind, die Zelle für Zelle (2 Corneagen- bzw. 2 Hauptpigmentzellen; 4 Semperzellen, die einen vierteiligen Kristallkegel bilden; ursprünglich 8 Retinulazellen). Diese konstanten Zellzahlen bleiben auch dann erhalten, wenn große funktionelle Umbildungen des dioptrischen Apparates vorkommen.

Um die deutlichen strukturellen Abweichungen der Myriapodenaugen zu erklären, gibt es zwei verschiedene Zugänge, die davon abhängen, welche phylogenetische Position die Myriapoda im System der Mandibulata einnehmen. Im traditionellen Tracheata-Konzept können die Myriapodaaugen nur sekundär modifizierte Facettenaugenreste sein. Diese Abwandlung kann erklärt werden, wenn man die gut belegten Umbildungswege von Facettenaugen zu Larvalaugen (Stemmata) bei den holometabolen Insekten als Analog-Modell heranzieht. Innerhalb der Endopterygota konnte gezeigt werden, dass es vielfältige und in jeder Insektenordnung konvergente Abwandlungen der Ommatidien zu unterschiedlichen Stemmata-Typen gibt. In jedem Fall wurde das Facettenauge zunächst in einzelne Larval-Ommatidien zerlegt. Diese wurden dann häufig weiter so abgewandelt, dass mit den resultierenden so genannten Fusionsstemmata zweiter Ordnung, bei denen alle Ommatidien verschmolzen sind, genau solche Lateralaugen entstanden sind, die denen der Myriapoda gleichen. Daraus kann der Schluss gezogen werden, dass die Myriapodenaugen, die in keiner Weise einem Mandibulata-Ommatidium entsprechen, durch völlig vergleichbare Abwandlungsprozesse und -wege entstanden sind. Das Facettenauge von *Scutigera* (Myriapoda, Chilopoda) setzt sich dann aus Ommatidien zusammen, die sekundär reorganisierte Myriapodenstemmata darstellen, die einen neuen kristallkörper-ähnliche „Glaskörper" erfunden haben. Dieses sekundäre Facettenauge wurde daher „Pseudofacettenauge" benannt (Abb. 10).

Falls man jedoch die Crustacea und Insecta als Schwestergruppen annimmt, deren Schwestergruppe die Myriapoda sind, dann könnte das *Scutigera*-Facettenauge auch als ursprünglich gedeutet werden. Der vierteilige Kristallkegel ist dann eine Synapomorphie der Crustacea + Insecta alleine. Die übrigen Augentypen der Myriapoda (laterale Linsenaugen) müssen aber auch dann sekundär abgewandelte, jetzt allerdings *Scutigera*-Ommatidien sein (Abb. 10). In Ergänzung werden noch weitere morphologische Strukturen für die Frage der Mono- oder Paraphylie der Myriapoda, auch im Zusammenhang des Schwestergruppenverhältnisses von Crustacea + Insecta diskutiert.

Als dritte Möglichkeit kommt allerdings auch in Frage, dass die Myriapoda zwar die Schwestergruppe der Crustacea + Insecta sind, ihre Lateralaugen aber dennoch sekundär abgewandelte Insekten/Crustaceen-Ommatidien sind. Dann treffen alle Interpretationen zu, die unter Möglichkeit 1 (Tracheata-Hypothese) geschildert wurden (z. B. das *Scutigera*-Facettenauge ist ein „Pseudofacettenauge") (Abb. 10, C).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

Abstract

According to molecular sequence data Crustacea and not Myriapoda seem to be the sister-group to Insecta ("Pancrustacea or Tetraconata"). This makes it necessary to reconsider how the morphology of their eyes fit with these new cladograms.

Homology of facetted eye structures in Insecta (Hexapoda in the sense of Ento- and Ectognatha) and Crustacea is clearly supported by identical numbers of cells in an ommatidium (2 corneageneous or primary pigment cells, 4 Semper cells which build the crystalline cone and primarily 8 retinula cells). These cell numbers are retained even when great functional modification occurs, especially in the region of the dioptric apparatus.

There are two different possibilities to explain differences in eye structure in Myriapoda depending on their phylogenetic position in the cladogram of Mandibulata. In the traditional Tracheata cladogram, eyes of Myriapoda must be secondarily modified. This modification can be explained using the different evolutionary pathways of insect facetted eyes to insect larval eyes (stemmata) as an analogous model system. Comparative morphology of larval insect eyes from all holometabolan orders shows that there are several evolutionary pathways which have led to different types of stemmata and that the process always involved the breaking up the compound eye into individual larval ommatidia. Further evolution led on many occasions to so-called fusion-stemmata that occur convergently in each holometabolic order and reveals, in part, great structural similarities to the lateral ocelli of myriapods. As myriapodan eyes cannot be regarded as typical mandibulate ommatidia, their structure can be explained as a modified complex eye evolved in a comparable way to the development to the fusion-stemmata of insect larvae. The facetted eyes of *Scutigera* (Myriapoda, Chilopoda) must be considered as secondarily reorganized lateral myriapodan stemmata, the so-called „pseudo-compound eyes" New is a crystalline cone-like vitreous body within the dioptric apparatus.

In the new cladogram with Crustacea and Insecta as sister-groups however, the facetted eyes of *Scutigera* can be interpreted as an old precursor of the Crustacea – Insecta facetted eye with modified ommatidia having a four-part crystalline cone, etc. as a synapomorphy. Lateral ocelli of all the other Myriapoda are then modified like insect stemmata. Precursor is then the *Scutigera*-Ommatidium. In addition further interpretations of evolutionary pathways of myriapodan morphological characters are discussed.

Key words: Facetted eye, lateral ocelli, median eyes, ommatidium, stemmata, larval eyes, phylogeny of Arthropoda, cladogram of Mandibulata, monophyly of Myriapoda, *Scutigera* pseudofacetted eye.

Literatur

ABELE L.G., KIM W. & FELGENHAUER B. E., 1989: Molecular evidence for inclusion of the phylum Pentastomida in the Crustacea. Molecular Biol. Evol. 6 (6), 685–692.

ADENSAMER T., 1894: Zur Kenntnis der Anatomie und Histologie von *Scutigera coleoptrata*. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 43, 573–578.

AVEROF M. & AKAM M., 1995a: Hox genes and the diversification of insect and crustacean body plans. Nature 376, 420–423.

AVEROF M. & AKAM M., 1995b: Insect-crustacean relationships: insights from comparative developmental and molecular studies. Phil. Trans. R. Soc. London B 347, 293–303.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

BÄHR R. R., 1974: Contribution to the morphology of chilopod eyes. Symp. zool. Soc. London 32, 383–404.

BALLARD J. W. O., OLSEN G. J., FAITH D. P., ODGERS W. A., ROWELL D. M. & ATKINSON P. W., 1992: Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. Science 258, 1345–1348.

BIERBRODT E., 1943: Der Larvenkopf von *Panorpa communis* L. und seine Verwandlung, mit besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen. Zool. Jahrb. Anat. 68, 49–136.

BOCK W.J. & WAHLERT G. v., 1965: Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269–299.

BOLKER J. A. & RAFF R. A., 1996: Developmental genetics and traditional homology. BioEssays 18, 489–494.

BOTT H. R., 1928: Beiträge zur Kenntnis von *Gyrinus natator*. II. Der Sehapparat. Z. Morph. Ökol. Tiere 10, 207–306.

BUDD G. E., 2002: A palaeontological solution to the arthropod head problem. Nature 417, 271–275.

BURNETT B., 1981: Compound eyes in the cephalocarid crustacean *Hutchinsoniella macrantha*. J. Crustacean Biol. 1 (1), 11–15.

BUSCHBECK E., EHMER B. & HOY R., 1999: Chunk versus point sampling: Visual imaging in a small insect. Science 286, 1178–1180.

CAMPOS-ORTEGA J.A. & WAITZ M., 1978: Cell clones and pattern formation: Developmental restrictions in the compound eye of *Drosophila*. Wilhelm Roux's Archives 184, 155–170.

CAVENEY, S., 1986: The phylogenetic significance of ommatidium structure in the compound eyes of polyphagan beetles. Canadian J. Zool. 64 (9), 1787–1819.

CONSTANTINEANU M. J., 1930: Der Aufbau der Sehorgane bei den im Süßwasser lebenden Dipterenlarven und bei Puppen und Imagines von *Culex*. Zool. Jb. Anat. 52, 253–346.

CORNELI W. , 1924: Von dem Aufbau des Sehorganes der Blattwespenlarven und der Entwicklung des Netzauges. Zool. Jb. Anat. 46, 573–605.

CRONIN T.W., 1986: Optical design and evolutionary adaptation in crustacean compound eyes. J. Crust. Biol. 6, 1–23.

DEBAISIEUX P., 1944: Les yeux des Crustacées: structures, développment, réactions à l'éclairement. Cellule 50, 5–122.

DELLA VALLE A., 1893: Gammarini. Fauna Flora Golfes Neapel 20, 1–948.

DIERSCH R., MELZER R. R. & SMOLA U., 1999: Morphology of the compound eyes of two ancestral phyllopods, *Triops cancriformis* and *Lepidurus apus* (Notostraca, Triopsidae). Journal of Crustacean Biology 19, 213–223.

DOHLE W., 1980: Sind die Myriapoda eine monophyletische Gruppe? Eine Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen der Antennaten. Abh. naturwiss. Ver. Hamburg (N. F.) 23, 45–104.

DOHLE W., 1985: Phylogenetic pathways in the Chilopoda. Proc. 6th int. congr. Myriapodology. Bijdragen tot de Dierkunde 55 (1), 55–66.

DOHLE W., 1997: Are the insects more closely related to the crustaceans than to the myriapods? Entomologia Scandinavica Suppl. 51, 7–16.

DOHLE W., 1998: Myriapod – insect relationships as opposed to an insect – crustacean sister group relationship. In: FORTEY R. A. & THOMAS R. H. (eds.), Arthropod Relationships. The Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser. 55, 305–315. Chapman & Hall, London.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

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. France 37, 85–103.

EDGECOMBE G. D. & GIRIBET G., 2002: Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda. 143–168. iNet: http://www.austmus.gov.au/invertebrates/other/edgecombe_Giribet_2002.pdf

EDGECOMBE G. D., WILSON G. D. F., COLGAN D. J., GRAY M. R. & CASSIS G., 2000: Arthropod cladistics: Combined analysis of histone H3 and U2 snRNA sequences and morphology. Cladistics 16, 155–203.

EDWARDS J. S. & MEYER M. R., 1990: Conservation of antigen 3G6: a crystalline cone constituent in the compound eye of arthropods. J. Neurobiol. 21, 441–452.

ELOFSSON R., 1992: To the question of eyes in primitive crustaceans. Acta Zool. (Stockholm) 73 (5), 369–372.

ELOFSSON R., HALLBERG E. & NILSSON H. L., 1980: The juxtaposed compound eye and organ of Bellonci in *Haploops tubicola* (Crustacea: Amphipoda) – The fine structure of the organ of Bellonci. Zoomorphology 96, 255–262.

ELOFSSON R. & ODSELIUS R., 1975: The anostracan rhabdom and the basement membrane. An ultrastructural study of the *Artemia* compound eye (Crustacea). Acta Zool. (Stockholm) 56, 141–153.

FORTEY R. A. & THOMAS R. H. (eds.), 1998: Arthropod Relationships. The Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser. 55, 383 pp. Chapman & Hall, London.

FRIEDRICH M. & TAUTZ D., 1995: Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. Nature 376, 165–167.

FRIEDRICHS H. F., 1931: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Sehorgane der Cicinceliden (Col.). Z. Morph. Ökol. Tiere 21, 1–172.

FRYER G., 1996: Reflections on arthropod evolution. Biol. J. Linn. Soc. 58, 1–55.

FRYER G., 1998: A defense of arthropod polyphyly. In FORTEY R. A. & THOMAS R. H. (eds.), Arthropod Relationships. The Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser. 55, 23–33. Chapman & Hall, London.

GATEN E., 1998: Optics and phylogeny: is there an insight? The evolution of superposition eyes in the Decapoda (Crustacea). Contributions to Zoology 67 (4), 223–236.

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., EDGECOMBE G.D. & WHEELER W. C., 2001: Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. Nature 413, 157–161.

GRENACHER H., 1879: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen.

GÜLDNER F. H. & WOLF J. R., 1970: Über die Ultrastruktur des Komplexauges von *Daphnia pulex*. Z. Zellforsch. 104, 259–274.

HAFNER G. S. & TOKARSKI T. R., 1998: Morphogenesis and pattern formation in the retina of the crayfish *Procambarus clarkii*. Cell & Tissue Research 293 (3), 535–550.

HALLBERG E., 1982: The fine structure of the compound eye of *Argulus foliaceus* (Crustacea: Branchiura). Zool. Anz. 208, 227–236.

HALLBERG E., NILSSON H. L. & ELOFSSON R., 1980: Classification of amphipod compound eyes – the fine structure of the ommatidial units (Crustacea, Amphipoda). Zoomorphology 94, 279–306.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

HANSTRÖM B., 1926: Eine genetische Studie über die Augen und Sehzentren von Turbellarien, Anneliden und Arthropoden. Kgl. Svensk. Vetensk. Handl. 4, 1–176.

HANSTRÖM B., 1928: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Springer, Berlin.

HANSTRÖM B., 1934: Bemerkungen über das Komplexauge der Scutigeriden. Lunds Univ.Arsskr. N. F. (Adv. 2) 30 (6), 1–13.

HANSTRÖM B., 1940: Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. K. Svenska Vetonsky Akad. Handl. 18 (8), 1–266.

HARTENSTEIN V., 1997: Development of the insect stomatogastric nervous system. Trends in Neuroscience (TINS) 20 (9), 421–427.

HARZSCH S. & WALOSSEK D., 2001: Serotonin-immunoreactive neurons in the ventral nerve cord of Crustacea: a character to study aspects of arthropod phylogeny. Arthropod Structure and Development 29, 307–322

HAUPT J., 1979: Phylogenetic aspects of recent studies in myriapod sense organs (p. 391–406). In: CAMATINI M. (ed.): Myriapod biology. Acad. Press, London.

HESSE R., 1901: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Z. wiss. Zool. 70, 347–473.

HOFBAUER A. & BUCHNER E., 1989: Does *Drosophila* have seven eyes? Naturwiss 765, 335–336.

HOLMGREN N., 1916: Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Vorstudien zu einer Phylogenie der Arthropoden. Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. 56 (1), 1–303, 12 Tafeln.

HWANG U. W., FRIEDRICH M., TAUTZ D., PARK C. J. & 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*. C. R. Acad. Sci. Paris D 268, 3180–3182.

KINZELBACH R., 1971: Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung. Zoologica 41, 1–256.

KIRSCHFELD K., 1984: Linsen und Komplexaugen: Grenzen ihrer Leistung. Naturwiss. Rundschau 37 (9), 352–362.

KRAUS O., 1998: Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In: FORTEY R. A. & THOMAS R. H. (eds.), Arthropod Relationships. The Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser. 55, 295–304. Chapman & Hall, London.

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 (N. F.) 34, 5–31.

KUKALOVÁ-PECK, J., 1992: The „Uniramia" do not exist. Can. J. Zool. 70, 236–255.

LAND M. F., 1976: Superposition images are formed by reflection in the eyes of some oceanic decapod Crustacea. Nature 263, 764–765.

LAND M. F., 1980: Compound eyes: old and new optical mechanisms. Nature 287, 681–686.

LAND M. F., 1981: Optics and vision in invertebrates. In: AUTRUM H. (ed.), Handbook of sensory physiology: Vision in invertebrates. Vol. VII, 6B, p. 471–592. Springer, Berlin.

LAUTERBACH K.-E., 1972: Über die sogenannte Ganzbeinmandibel der Tracheata, insbesondere der Myriapoda. Zool. Anz. 188 (3/4), 145–154.

LAUTERBACH K.-E., 1980: Schlüsselereignisse in der Evolution des Grundplans der Mandibulata (Arthropoda). Abh. naturwiss. Ver. Hamburg, N. F. 23, 105–161.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

LAUTERBACH K.-E., 1983: Zum Problem der Monophylie der Crustacea. Abh. naturwiss. Ver. Hamburg, N. F. 26, 293–320.

LI S. N. & CHANG Y. Z., 1991: Ultrastructure of the larval stemmata, the stemmata nerves and the optic neuropiles of the larval cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Lepidoptera, Noctuidae). Int. J. Insect Morphol. Embryol. 20 (1/2), 1–14.

MANTON S. M., 1964: Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B 264, 1–183.

MANTON S. M., 1973: Arthropod phylogeny – a modern synthesis. J. Zool. Proc. Zool. Soc. (London) 171, 111–130.

MANTON S. M., 1977: The Arthropoda. Habits, Functional Morphology and Evolution. Clarendon Press, Oxford.

MARSHALL N. J. & LAND M. F., 1993: Some optical features of the eye of stomatopods. J. comp. Physiol. A, Sensory Neur. behav. Physiol. 173 (5), 565–594.

MARSHALL N. J., LAND M. F., KING C. A. & CRONIN T. W., 1991: The compound eyes of mantis shrimps (Crustacea, Hoplocarida, Stomatopoda). I. Compound eye structure: The detection of polarized light. Phil. Trans. Roy. Soc. London B Biol. Sci. 334 (1269), 33–56.

MEINERTZHAGEN I. A., 1973: Development of the compound eye and optic lobe of insects. In: YOUNG D. (ed.), Developmental Neurobiology of Arthropods. Cambridge University Press, New York.

MELZER R. R., 1994: Optic lobes of the larval and imaginal scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Mecoptera, Panorpidae): A neuroanatomical study of neuropil organization, retinula axons, and lamina monopolar cells. Cell and Tissue Res. 275 (2), 283–290.

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.

MELZER R. R., KRISTENSEN N. P. & PAULUS H. F., 1994: The larval eye of Nannochoristid scorpionflies (Insecta, Mecoptera). Acta Zoologica (Stockholm) 75 (3), 201–208.

MELZER R. R. & PAULUS H. F., 1989: Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten – Die Stemmata der höheren Dipteren und ihre Abwandlung zum BOLWIG-Organ. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 27, 200–245.

MELZER R. R. & PAULUS H. F., 1990: Larval optic neuropils in *Chaoborus* – Further arguments for homology between Bolwig's organ and stemmata of primitive dipterans. Naturwissenschaften 77, 392–394.

MELZER R. R. & PAULUS H. F., 1991: Morphology of the visual system of *Chaoborus crystallinus* (Diptera: Chaoboridae) (I): Larval compound eyes and stemmata. Zoomorphology 110, 227–238.

MELZER R. R. & PAULUS H. F., 1994: Post-larval development of compound eyes and stemmata of *Chaoborus crystallinus* (De Geer 1776) (Diptera, Chaoboridae): Stage-specific reconstructions within individual organs of vision. Int. J. Insect Morph. Embryol. 23 (3), 261–274.

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.

MELZER R. 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.

MEYER-ROCHOW V. B., 1974: Structure and function of the larval eye of the sawfly, *Perga*. – J. Insect Physiol. 20, 1565–1591.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

MISCHKE U. & WELLMANN H., 1985: Die Ultrastruktur okularer und extraokularer Photorezeptoren des Kartoffelkäfers (Chrysomelidae: *Leptinotarsa decemlineata*). Verh. Dt. Zool. Ges. 78, 291.

MOUZE M., 1984: Morphologie et developpment des yeux simples et composés des insectes. In: ALI M. A. (ed.), Photoreception and vision in invertebrates, 661–698, New York.

NILSSON D-E., 1989: Optics and evolution of the compound eye. In: STAVENGA D. B., HARDIE R. S. (eds.), Facets of vision, 30–73. Springer, Heidelberg.

NILSSON D-E., 1990: Three unexspected cases of refracting superposition eyes in crustaceans. J. comp. Physiol. A, 167, 71–78.

NILSSON D-E., 1996: Eye ancestry – old genes for new eyes. Current Biol. 6, 39–42.

NILSSON D-E. & OSORIO D., 1998: Homology and parallelism in arthropod sensory processing. In: FORTEY R. A. & THOMAS R. H. (eds.), Arthropod Relationships. The Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser. 55. Chapman & Hall, London.

NOWEEL M. S. & SHELTON P. M. J., 1980: The eye margin and compound-eye development in the cockroach: evidence against recruitment. J. Embryol. Exp. Morph. 60, 329–343.

OAKLEY T. H. & CUNNINGHAM C. W., 2002: The independent evolutionary origin of an arthropod compound eye. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 99, 1426–1430.

OSCHE G., 1973: Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. Aufsätze u. Reden senckenb. naturf. Ges. 24, 155–165.

OSORIO D., AVEROF M. & BAKON J. P., 1995: Arthropod evolution: Great brains, beautiful bodies. Trends in Ecol. & Evol. (TREE) 10 (11), 449–454.

OSORIO D., BAKON J. P., WHITINGTON, P. M., 1997: The evolution of the arthropod nervous system. American Scientist 85, 244–253.

PANGANIBAN G., SEBRING A., NAGY L. & CARROLL S., 1995: The development of crustacean limbs and the evolution of arthropods. Science 270, 1363–1366.

PATTEN W., 1888: Studies on the eyes of Arthropods. II. Eyes of *Acilius*. J. Morph. 2, 97–190.

PAULUS H. F., 1972a: Zum Feinbau der Komplexaugen einiger Collembolen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung (Insecta, Apterygota). Zool. Jb. Anat. 89, 1–116.

PAULUS H. F., 1972b: Die Feinstruktur der Stirnaugen einiger Collembolen (Insecta, Entognatha) und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Insekten. Z. zool. Syst. Evolutionsf. 10, 81–122.

PAULUS H. F., 1974: Die phylogenetische Bedeutung der Ommatidien der apterygoten Insekten (Collembola, Archaeognatha, Zygentoma). Pedobiologia 14, 123–133.

PAULUS H. F., 1975: The compound eye of apterygote insects. In: HORRIDGE G. A., (ed.), The compound eye and vision of insects, 1–20. Clarendon Press, Oxford.

PAULUS H. F., 1979: Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: GUPTA A. P. (ed.), Arthropod phylogeny, 299–383. Van Nostrand Reinhold Co, New York–London.

PAULUS H. F., 1986a: Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten – Ein Modell für die Entstehung und Ableitung der ozellären Lateralaugen der Myriapoda von Facettenaugen. Zool. Jb. Syst. 113 (3), 353–371.

PAULUS H. F., 1986b: Comparative morphology of the larval eyes of Neuropteroidea. In: GEPP J., ASPÖCK H. & HÖLZEL H. (eds.), Recent research in neuropterology, 157–164. Proc. 2nd Symp. Neuropterology Hamburg.

PAULUS H. F., 1989: Das Homologisieren in der Feinstrukturforschung: Das Bolwig-Organ der höheren Dipterenlarven und seine Homologisierung mit Stemmata und Ommatidia eines ursprünglichen Facettenauges der Mandibulata. Zool. Beitr. N. F. 32 (3), 437–478.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

PAULUS H. F., 1996a: Euarthropoda, Gliederfüßer i. e. S. In: WESTHEIDE, W. & RIEGER R. (eds.), Spezielle Zoologie Teil 1, Einzeller und Wirbellose Tiere, 435–444. Gustav Fischer, Stuttgart–Jena–New York.

PAULUS H. F., 1996b: Evolutionary pathways of larval eyes in Coleoptera. Proc. XX. Int. Congr. Entomol. Firence (Italy), 4.

PAULUS H. F., 2000: Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: A new attempt using photoreceptor structure. J. Zool. Syst. Evol. Res. 38, 189–208.

PAULUS H. F. & SCHMIDT M., 1978: Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten. I. Die Augen der Trichoptera und Lepidoptera. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 16, 188–216.

PFLUGFELDER O., 1937: Vergleichend-anatomische, experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten. Zoologica 34, 1–102.

POPADIC A. & PANGANIBAN G., RUSCH D., SHEAR W.A. & KAUFMAN T.C., 1998: Molecular evidence for the gnathobasic derivation of arthropod mandibles and for the appendicular origin of the labrum and other structures. Dev. Gene Evol. 208 (3), 142–150.

REGENFUSS H., 1975: Die Antennen-Putzeinrichtung der Adephaga, parallele evolutive Vervollkommnung einer komplexen Struktur. Zeitschr. zool. Syst. Evolutionsf. 13, 278–299.

REMANE A., 1952: Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Akad. Verlagsges. Geest u.Portig, Leipzig.

RIEDL R., 1975: Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. 372 pp., Parey, Hamburg. (engl. Version: 1978, Wiley, New York).

SCHOLZ G., 1992: Sind die optischen Loben von Insekten und höheren Krebsen (Malacostraca) homolog? Verh. Dt. Zool. Ges. 85, 90.

SCHOLZ G., MITTMAN 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. Int. J. Dev. Biol. 42, 801–810.

SCHÖNENBERGER N., 1977: The fine structure of the compound eye of *Squilla mantis* (Stomatopoda). Cell Tissue Res. 176, 205–233.

SCHRAM F. R., 1986: Crustacea. Oxford Univ. Press, New York.

SHEAR W. A. & KUKALOVÁ-PECK, J., 1990: The ecology of paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. Can. J. Zool. 68, 1807–1834.

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.

SMOLA U. & SEIFERT P., 1986: Elektronenmikroskopische Untersuchung der extraokularen Photorezeptoren bei *Psychoda cinerea* Banks (Diptera, Psychodidae). Verh. deutschen zool. Gesell. 79, 379–380.

SPEARS T. & ABELE L. G., 1998: Crustacean phylogeny inferred from 18S rDNA. – In: FORTEY R. A. & THOMAS R. H. (eds.), Arthropod Relationships, 169–187. The Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser. 55. Chapman & Hall, London.

SPIES T., 1981: Structure and phylogenetic interpretation of diplopod eyes (Diplopoda). Zoomorphology 98, 241–260.

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., HANSEN L., LI Y., GOMEZ R. S. & ITO K., 1998: Evolution, discovery, and interpretation of arthropod mushroom bodies. Learning and Memory 5: 11–37. iNet: http://evolbrain.neurobio.arizona.edu/Evolbrain/html/mbevol/

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

STRAUSS E., 1926: Das Gammaridenauge. Wiss. Ergebnisse Deutsch. Tiefsee-Expedition Valdivia 20, 1–84.

STROHM K., 1910: Die zusammengesetzten Augen der Männchen von *Xenos rossii*. Zool. Anz. 36, 156–159.

TOMLINSON A. & READY D. F., 1987: Cell fate in the *Drosophila* ommatidium. Dev. Biol. 123, 264–275.

TREISMAN J. E. & HEBERLEIN U., 1998: Eye development in *Drosophila*: Formation of the eye-field and control of differentiation. Curr. Top. Dev. Biol. 39, 119–158.

TURBEVILLE J. M., PFEIFER D. M., FIELD K. G. & RAFF R. A., 1991: The phylogenetic status of arthropods, as inferred from 18S rRNA sequences. Molec. Biol. Evol. 8, 669–686.

VOGT K., 1975: Zur Optik des Flußkrebsauges. Z. Naturf. 30 C, 691.

VOGT K., 1980: Die Spiegeloptik des Flußkrebsauges. J. comp. Physiol. 135, 1–19.

WACHMANN E., 1972: Zum Feinbau des Komplexauges von *Stylops* sp. (Insecta, Strepsiptera). Z. Zellforsch. 123, 411–424.

WÄGELE J. W., 1993: Rejection of the „Uniramia" hypothesis and implications of the Mandibulata concept. Zool. Jb. Syst. 120, 253–288.

WÄGELE J. W. & STANJEK G., 1995: Arthropod phylogeny inferred from partial 12SrRNA revisited: monophyly of the Tracheata depends on sequence alignment. J. Zool. Syst. Evol. Research 33, 75–80.

WAGNER G. P. 1989: The biological homology concept. Ann. Rev. Ecol. Syst. 20, 51–69.

WAGNER G. P. 1994: Homology and the mechanisms of development. In: HALL B. K. (ed.), Homology: The hierarchical basis of comparative biology, 274–301. Academic Press, New York.

WEBER H., 1933: Lehrbuch der Entomologie. G. Fischer, Jena.

WEHNER R., 1981: Spatial vision in Arthropods. In: AUTRUM H. (ed.), Handbook of sensory physiology VII, 6 C, Springer, Berlin.

WEYGOLDT P. & PAULUS H. F., 1979: Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. I. Morphologische Untersuchungen, 85–116. II. Kladogramme und die Entfaltung der Chelicerata, 177–200. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 17.

WHEELER W. C., 1998: Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods. In: FORTEY R. A. &THOMAS R. H. (eds.), Arthropod Relationships. The Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser. 55, 87–96. Chapman & Hall, London.

WHEELER W. C., CARTWRIGHT P. & HAYASHI C. Y., 1993: Arthropod phylogeny: a combined approach. Cladistics 9, 1–39.

WHITINGTON P. M., 1996: Evolution of neural development in the arthropods. Seminars in Cell and Developmental Biol. 7, 605–614.

WILLIAMS T. A., 1998: Distelless expression in crustaceans and the patterning of branched limbs. Dev. Genes. Evol. 207, 427–434.

WILLIAMS T. A. & NAGY L. M., 1996: Comparative limb development in insects and crustaceans. Seminars in Cell & Developmental Biology 7, 615–628.

WILLS M. A., 1998: A phylogeny of recent and fossil Crustacea derived from morphological characters. In: FORTEY R. A. & THOMAS R. H. (eds.), Arthropod Relationships. The Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser. 55, 189–209. Chapman & Hall, London.

YAMAMOTO K. & TOH Y., 1975: The fine structure of the lateral ocellus in the Dobsonfly larva. J. Morphol.146, 415–430.

YASUYAMA K. & MEINERTZHAGEN I. A., 1999: Extraretinal photoreceptors at the compound eye's posterior margin in *Drosophila melanogaster*. J. Comp. Neurol. 421, 193 – 202.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.zobodat.at

ZRZAVÝ J., HYPŠA V. & VLÁŠKOVÁ M., 1998: Arthropod phylogeny: taxonomic congruence, total evidence and conditional combination approaches to morphological and molecular data sets. In: FORTEY R. A. & THOMAS R. H. (eds.), Arthropod Relationships. The Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser. 55, 97–107. Chapman & Hall, London.

Autor:

o. Univ.-Prof. Dr. Hannes F. PAULUS, Institut für Zoologie, Abt. Evolutionsbiologie, Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien. E-Mail: Hannes.PAULUS@univie.ac.at.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 141

Autor(en)/Author(s): Paulus Hannes F.

Artikel/Article: Von den Augen der Collembola zur Phylogenie derArthropoda: Können Augenstrukturen Argumente zu den Fragen der Monophylie der Pancrustacea, Tracheata oder Hexapoda liefern? 29-67