

# Verteilung und Bewegungsweise der keulenförmigen Sensillen von *Gryllus bimaculatus* DEG.<sup>1)</sup>

VON HANS-JOACHIM BISCHOF<sup>2)</sup>

Zoologisches Institut der Technischen Universität Carolo-Wilhelmina in Braunschweig

Mit 5 Abbildungen

## A. Einleitung

An der Basis der Cerci der Grillen liegen Sensillen, deren Insertionsapparat den Fadenhaaren ähnlich, deren Schaft aber keulen- oder flaschenförmig ausgebildet ist. VON RATH (1888) beschrieb diese Sensillen zuerst bei *Gryllus campestris*, ebenso BERLESE (1909) und SIHLER (1924). Dieser fand die Keulen außerdem noch bei *Achaeta domesticus* und *Grylotalpa vulgaris*. HSÜ (1938) beschrieb sie ebenfalls bei *Grylotalpa*.

Nach NICKLAUS (1969) könnten die Keulen als Schwererezeptoren arbeiten. Gestützt wurde diese Vermutung hauptsächlich durch Versuche, bei denen die Ablenkung der Keulen im Schwerefeld beobachtet wurde.

Eine ausführliche Beschreibung des Insertionsapparates der Fadenhaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* und besonders der Anordnung der zum Rezeptor gehörenden Zellen gaben GNATZY und SCHMIDT (1971).

In der folgenden Untersuchung wird zunächst das Verteilungsmuster der Keulen auf den Cerci beschrieben. Weiter wurde vergleichend zu den Fadenhaaren der Schaben und Grillen das Bewegungsverhalten der Keulen näher untersucht und schließlich die Abweichung der Keule aus der Ruhestellung für alle Lagen im Schwerefeld bestimmt

## B. Haltung der Versuchstiere

*Gryllus bimaculatus* wurde bei 27°C und 50% Luftfeuchtigkeit in Tierzuchtbecken gehalten. Gefüttert wurde mit Salat, Haferflocken und Hundekuchen. Die Zucht geht auf mehrere 1970 auf Mallorca gefangene Grillen zurück.

## C. Die Verteilung der Keulen auf den Cerci

### 1. Methoden

Das Verteilungsmuster wurde mit einem Auflichtmikroskop untersucht; außerdem wurden Photos der Keulenfelder (Zeiss-Tessovar) ausgewertet.

### 2. Ergebnisse

Die keulenförmigen Sensillen bilden ein deutlich begrenztes, etwas ventrad verschobenes Feld auf dem basalen Teil an der Innenseite der Cerci (Abb. 1). Die größte Ausdehnung quer zur Cercuslängsachse beträgt etwa  $\frac{1}{3}$  des Cercusumfangs, die Ausdehnung in Längsrichtung ebenfalls etwa  $\frac{1}{3}$  der Gesamtlänge des Cercus. In jedem

<sup>1)</sup> Teil einer Dissertation. Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft und außerdem mit Hilfe von Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen gefördert.

<sup>2)</sup> Herrn Dr. NICKLAUS danke ich für das Thema und seine stete Unterstützung.



Abb. 1. *Gryllus bimaculatus* Deg. ♂, Abdomenende mit Cerci von dorsal. Beiderseits auf der Innenseite der Cerci die Keulfelder (KF)

Feld befinden sich 150 bis 200 Keulen. Ihre Anordnung auf beiden Cerci ist spiegel-symmetrisch.

Die Insertionsbecher der Keulen besitzen immer eine mehr oder weniger starke Neigung gegenüber der Cercusoberfläche, sie sind schräg eingebaut. Durch diesen schrägen Einbau, nicht durch eine Krümmung des Keulenschafts, sind die Keulen zum Teil stark gegen die Oberfläche des Cercus geneigt. Die Länge der Keulen variiert zwischen 20 und 250  $\mu\text{m}$ .

Nach der Größe der Keulen und ihrer Neigung läßt sich das Keulensfeld in verschiedene Bereiche einteilen (Abb. 2).

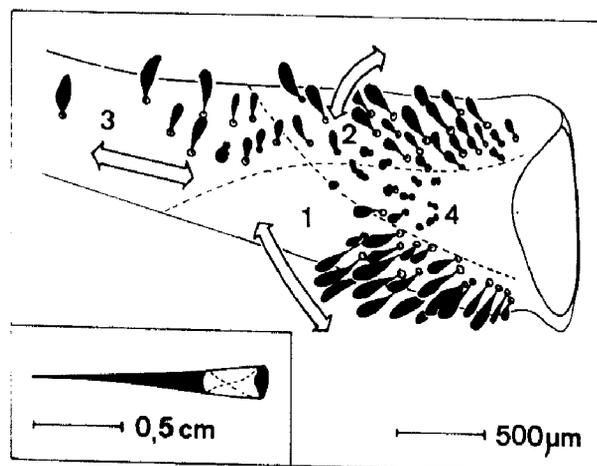


Abb. 2. Schema eines Keulensfeldes auf einem linken Cercus. Fadenhaare, Borsten und kleinere Keulen weggelassen. Bereiche 1-3 mit Angabe der Hauptbewegungsebene. Bereich 1 liegt ventral, Bereich 2 dorsal. Einsatz: Größe des Keulensfeldes im Vergleich zur Gesamtlänge des Cercus

In der Mitte des Feldes liegt ein Bereich mit sehr kleinen, aufrecht stehenden, maximal 50  $\mu\text{m}$  langen Keulen. Bei manchen Tieren sind diese Keulen nicht voll ausgebildet (Ber. 4). Dieser mittlere Bereich wird von allen Seiten, außer der an die Basis grenzenden, von großen, gut ausgebildeten, bis 250  $\mu\text{m}$  langen Keulen umschlossen (Ber. 1, 2, 3). Durch die Neigung der Keulen sind hier weitere drei Bereiche abzugrenzen. Am distalen Ende des Feldes liegen Keulen, die im rechten Winkel zur Cercusoberfläche angeordnet oder bis zu 20° basad geneigt sind (Ber. 3). Am dorsalen bzw. ventralen Rand des Feldes liegen zwei Bereiche mit distad geneigten Keulen (Ber. 1 u. 2). Sie bilden mit der Cercusoberfläche Winkel zwischen 30 und 70°.

Die Winkel der Keulen in der Längsebene des Cercus (Feld 1 und 2 gleich geneigt, Feld 3 entgegengesetzt) betragen zueinander 30 bis 90°, in der Querebene jeweils 45° zwischen Bereich 1 und 3 bzw. 2 und 3 sowie 90° zwischen 1 und 2.

In den einzelnen Bereichen sind nur wenige von Tier zu Tier vergleichbare Regelmäßigkeiten in der Anordnung der Keulen zueinander zu finden: In Feld 1 sind ein bis zwei deutliche Längsreihen zu erkennen, ebenfalls in Feld 2 und 3. Recht gut konstant sind die Lagebeziehungen der drei am weitesten distal gelegenen Keulen.

#### D. Richtcharakteristik der Keulen

##### 1. Methoden

Bei Beobachtung des Cercus unter dem Mikroskop ist leicht ersichtlich, daß sich die Keulen wie die Fadenhaare unabhängig von der Luftströmungsrichtung nur in einer Ebene bewegen. Weitergehende Schlußfolgerungen über die Bewegungsweise der Keulen erlaubt eine Methode, die von NICKLAUS (1965) zur Messung der Richtcharakteristik bei den Fadenhaaren der Schaben benutzt wurde. Dabei wird die Abhängigkeit der rücktreibenden Kräfte vom Grad und der Richtung der Auslenkung gemessen: Die Keule haftet aufgrund elektrostatischer Anziehung an einer kleinen Lackkugel (etwa 10  $\mu\text{m}$  Durchmesser), die an einer Lautsprechermembran befestigt ist und mit Hilfe dieses Reizgebers bewegt werden kann. Sie wird mit der Lackkugel so weit aus ihrer Ruhelage gezogen, bis die rücktreibenden Kräfte (verursacht durch die elastischen Eigenschaften des Keulenlagers) größer als die Adhäsion an der Lackkugel werden und die Keule in die Ausgangslage zurückspringt.

##### 2. Ergebnisse

Das Ergebnis eines dieser Versuche zeigt Abbildung 3. Die Keulen besitzen eine bevorzugte Bewegungsebene. Sie lassen sich durch die Lackkugel deutlich in einer Ebene weiter auslenken als in den übrigen, das heißt, die rücktreibenden Kräfte sind in dieser Ebene wesentlich geringer. Die größte Auslenkung beträgt etwa 16°, die kleinste quer dazu etwa 4°. Das gewonnene Diagramm ist nicht völlig symmetrisch; die Ablenkungswinkel sind nach einer Seite etwas kleiner als zur anderen.

Vergleichend dazu wurde derselbe Versuch an einem Fadenhaar durchgeführt (Abb. 4). Die gewonnene Kurve ist der bei den Keulen gefundenen sehr ähnlich; auch hier ist die Auslenkbarkeit in einer Ebene etwa viermal so groß wie in der quer dazu liegenden. Die in diesem Versuch gefundene Vorzugsebene stimmt mit der beim Anblasen beobachteten überein. Es ist also möglich, schon durch Anblasen sichere Aussagen über die Lage der Vorzugsebene bei den einzelnen Keulen zu machen. Während bei den Fadenhaaren die Vorzugsrichtung bei in einer Reihe stehenden Haaren gleich ist, verteilen sich die Bewegungsrichtungen bei den Keulen anders: die Keulen eines Teilabschnitts bewegen sich ungefähr in der gleichen Richtung (Abb. 2).

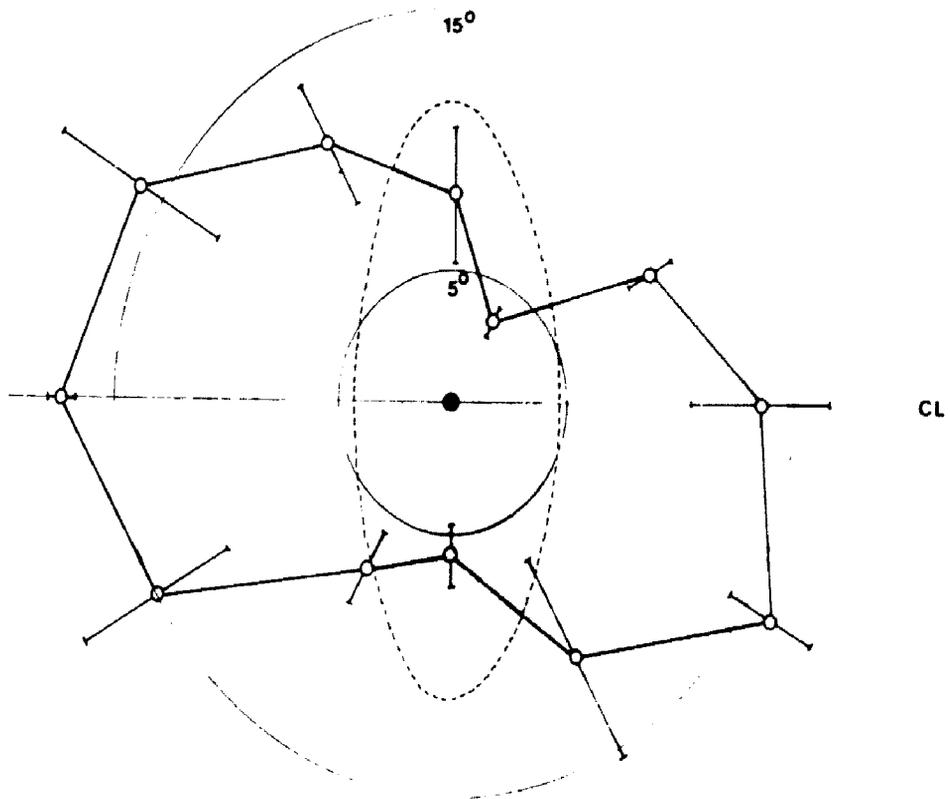


Abb. 3. Auslenkung der Keule bis zum Abspringen von der Lackkugel. Die Größe der Auslenkung ist jeweils in ihrer Richtung aufgetragen. Mittelwerte aus je 10 Messungen, doppelte Standardabweichung. Oval: Keulendurchmesser. CL.: Cercuslängsachse

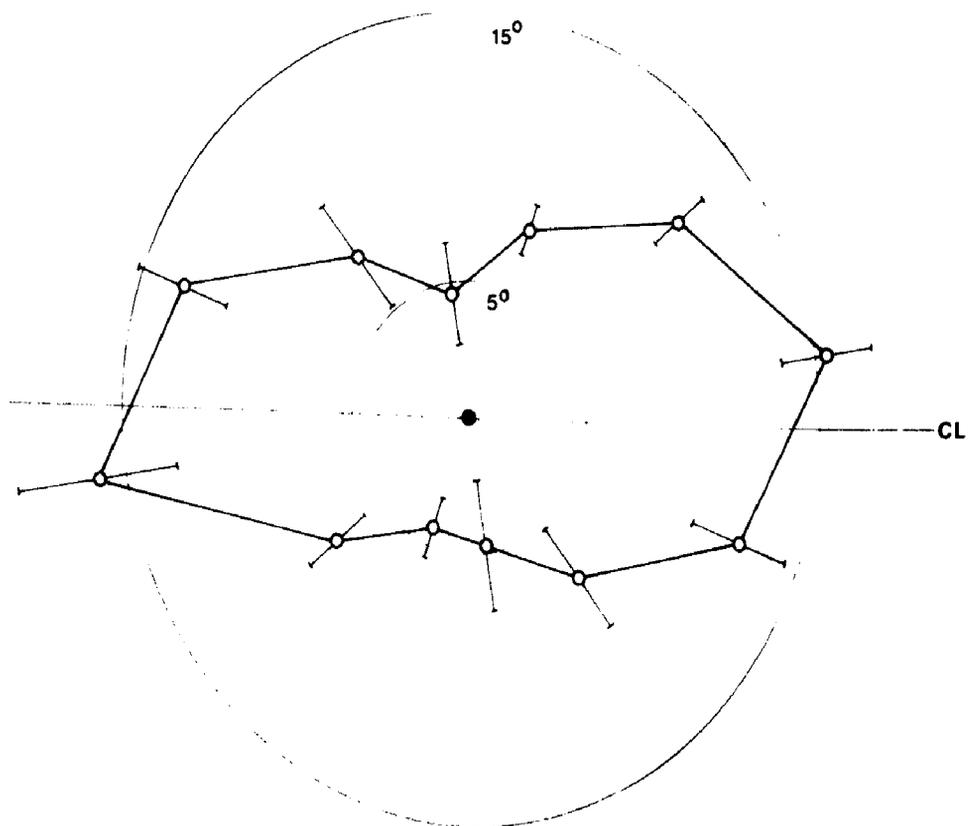


Abb. 4. Auslenkung eines Haars mit Hilfe der Lackkugelmethode. Bezeichnungen siehe Abb. 4

### 3. Diskussion zu C. und D.

Fadenhaare und Keulen besitzen eine klare Richtcharakteristik; die Beweglichkeit ist in einer Ebene deutlich am größten. Die Auslenkung von  $16^\circ$  ist wahrscheinlich die durch den Becherrand bedingte größtmögliche; bei diesem Winkel schlägt die Keule am Becherrand an (gemessen an eigenen Schnitten der Insertionsbecher; die von GNATZY und SCHMIDT (1971) veröffentlichten Photos bestätigen diese Hypothese). Da der Becherinnenrand höchstens leicht oval geformt ist, kann die in der quer zur Vorzugsebene liegende kleinste Auslenkung von etwa  $4^\circ$  nicht ebenfalls durch Anschlag am Rand hervorgerufen werden; das gemessene Diagramm muß auf die Richtwirkung der Lagerung des Fußes zurückgehen.

Die Diagramme sind in Richtung der Bewegungsebene nicht völlig symmetrisch; die Auslenkungen zur einen Seite sind etwas größer als zur anderen, und die Achse, die die Punkte mit der geringsten Auslenkung verbindet, geht nicht genau durch den Mittelpunkt. Dieser Tatsache entspricht die Beobachtung, daß sich bei schwachen Luftströmungen die Haare und Keulen bevorzugt nach einer Seite bewegen, was auch GNATZY und SCHMIDT feststellten. Inwieweit Asymmetrien des distalen Fortsatzes für diese einseitige Ablenkung verantwortlich sind, ist gegenwärtig noch nicht zu entscheiden. NICKLAUS (1965) erhielt mit der gleichen Methode bei den Fadenhaaren der Schaben eine ähnliche Richtcharakteristik, die maximale Auslenkung beträgt ebenfalls  $16^\circ$ . Das abgebildete Diagramm ist in bezug auf die  $90^\circ$ -Achse symmetrisch; NICKLAUS erwähnt aber, daß bei einigen Versuchen Asymmetrien in der hier gefundenen Art ebenfalls vorliegen.

Die Keulen sind spiegelbildlich auf beiden Cerci in Feldern angeordnet. Jedes Keulenfeld kann in vier Bereiche aufgeteilt werden, in denen Keulen mit jeweils etwa gleicher Bewegungsebene und Neigungsrichtung stehen. Diese Anordnung könnte so gedeutet werden, daß ein aus einer beliebigen Richtung kommender Reiz gut perzipiert und außerdem zur Erhöhung der Meßgenauigkeit mehrfach gemessen werden kann.

### E. Auslenkung der Keule durch die Schwerkraft

#### 1. Methodik

Das mit Wachs-Kolophonium aufgeklebte Tier wird so auf einem senkrecht stehenden Drehtisch befestigt, daß sich der ebenfalls festgelegte Cercus mit der zu untersuchenden Keule ungefähr im Drehpunkt des Tisches befindet. Der Drehtisch mit dem darauf befestigten Tier wird in den Strahlengang eines umgebauten Diaprojektors so hineingestellt, daß der Schattenriß des Cercus mit der Keule auf einer etwa 20 m entfernten Wand scharf abgebildet wird. Die Keule wird dabei 175fach vergrößert.

Der Cercus wurde quer zum Strahlengang des Projektors festgeklebt. Bei dieser Lage des Cercus stimmte für die am weitesten distal gelegene Keule die Vorzugsebene mit der Drehebene des Tisches überein. Da diese Keule außerdem leicht zu identifizieren war, war sie für die Ablenkversuche am besten geeignet.

Jede Meßreihe begann bei  $\alpha = 0^\circ$  (Abb. 5). In dieser Stellung lag der Cercus etwas waagrecht, und die Keule zeigte nach oben. Wurde jetzt der Cercus mit Hilfe des Drehtisches in  $30^\circ$ -Schritten gedreht, so wurde gleichzeitig die Keule aus ihrer senkrechten Stellung herausbewegt. An der Skala des Drehtisches konnte deshalb der Sollwert der Keule abgelesen werden, d. h. der Winkel zur Senkrechten, den die Keule haben müßte, wenn sie unbeweglich wäre. Durch Markierung des tatsächlichen Winkels der Keule zur Schwerkraft an der Projektionswand konnte der Istwert bestimmt werden, also der Winkel, den die Keule aufgrund der zusätzlichen Auslenkung durch die Schwerkraft tatsächlich innehatte. Die Abweichung des Istwerts vom Sollwert ( $\beta$ ) wurde gegen den Sollwert  $\alpha$  aufgetragen (Abb. 5).

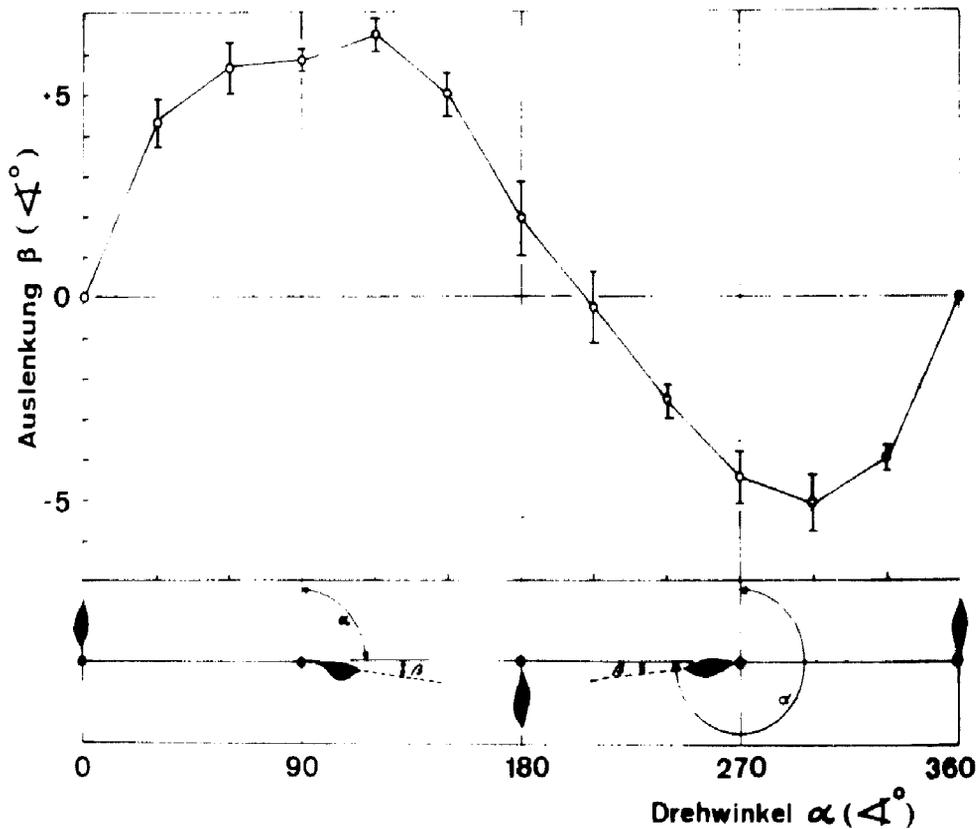


Abb. 5. Ablenkung der Keule im Schwerfeld.  $\alpha$  = Sollwinkel der Keule zur Schwerkraft.  $\beta$  = Abweichung der Keule vom Sollwert (durch Schwerkraft bedingter Zusatzwinkel). Mittelwerte aus je 10 Messungen, doppelte Standardabweichung. + bzw. - = Abweichung der Keule nach links bzw. rechts aus der Ausgangslage

## 2. Ergebnisse

Wird der Cercus mit der Keule aus der Ausgangslage herausgedreht, so bewegt sich die Keule durch die zusätzlich angreifende Schwerkraft um einen größeren Betrag als der Cercus: Die Keulendrehung eilt der Drehung des Cercus vor (Abb. 5). Diese Voreilung erreicht bei 90°-Stellung des Cercus den größten Wert, etwa 6°. Beim Weiterdrehen auf 180° (hängende Keule) geht diese Voreilung langsam wieder zurück. Dreht man weiter auf 270°, bleibt die Keule hinter der Drehung des Cercus zurück; auch hier wird die größte Abweichung bei waagrecht stehender Keule erreicht, ebenfalls wieder etwa 6°. Bei Drehung in die Ausgangslage geht die Abweichung dann auf 0° zurück. Der Auslenkbereich der Keule beträgt damit insgesamt 12°. Im gesamten Drehbereich folgt die Auslenkung der Keulen ungefähr dem Sinus des Winkels, den die Keule zur Senkrechten, also zur Richtung der Schwerkraft, einnimmt.

## 3. Diskussion

Mit Hilfe der vorliegenden Methode, die aus der von NICKLAUS (1969) weiterentwickelt wurde, war es möglich, die Messung der Ablenkung im Schwerfeld wesentlich zu vereinfachen. Außerdem konnte die Auslenkung der Keule auch im oberen Winkelbereich (270 bis 90°) bestimmt werden.

Die Messung widerlegt den Eindruck, den man beim Betrachten der Keule unter

dem Stereomikroskop hat, daß nämlich die Keule in den oberen Quadranten beim Durchgang durch die Senkrechte umkippt. Es erweist sich, daß die Keulen im gesamten Winkelbereich proportional dem Sinus des absoluten Winkels zur Schwerkraft ausgelenkt werden. Diese Beziehungen fand NICKLAUS (1969) bei seinen Messungen der Auslenkung im unteren Winkelbereich ebenfalls.

Damit erscheint die sinusförmige Beziehung zwischen der Stellung der Keule im Schwerfeld und der Ablenkung der Keule hinreichend gesichert, und es ist möglich, folgendes aus den Versuchen abzuleiten: Die Keule hängt nicht lose im Gelenk, sondern sie wird federnd in einer Mittelstellung gehalten. Federung und Keulengewicht sind so aufeinander abgestimmt, daß die Keule bei jeder Stellung zur Schwerkraft definiert abgelenkt wird. Bei zu weicher Federung würde die Keule am Rand des Bechers oder einer anderen begrenzenden Struktur anschlagen – im Diagramm (Abb. 5) würden dadurch die Sinushalbbögen oben und unten abgeschnitten. Bei zu harter Federung würde die Keule sich nicht ausreichend oder gar nicht bewegen.

Im Bereich der Ablenkung durch die Schwere folgt die Federung dem linearen Kraftgesetz für eine Spiralfeder:  $M = -D\beta$  ( $M$  = Drehmoment an der Achse,  $D$  = Winkelrichtgröße,  $\beta$  = Winkel zur Ruhestellung), welches besagt, daß bei einer Spiralfeder das Drehmoment an der Achse linear proportional dem Auslenkwinkel ist.

Das geht aus folgender Überlegung hervor: Bei der Drehung der Keule im Schwerfeld wirkt auf das Drehlager der Keule ein Drehmoment, das sich mit dem Winkel zur Schwerkraft sinusförmig ändert:  $M = rK \sin \alpha$  ( $M$  = Drehmoment,  $r$  = Entfernung zwischen Schwerpunkt und Drehpunkt der Keule,  $K$  = Gewicht der Keule,  $\alpha$  = Winkel zur Schwererichtung).

Greift an der Keule ein durch die Schwerkraft erzeugtes Drehmoment an, so bewegt sich die Keule so lange aus ihrer Ruheposition, bis dieses Moment durch das zweite, durch die Spannung der Feder bei der Auslenkung erzeugte kompensiert wird:  $M_1 = M_2$  oder  $D\beta = rK \sin \alpha$ ;  $\beta = (rK/D) \sin \alpha$ .  $r$ ,  $K$ ,  $D$  sind Konstanten, also ist  $\beta$  direkt von  $\sin \alpha$  abhängig, was durch die gefundene Kurve bestätigt wird.

Das lineare Kraftgesetz gilt strenggenommen nur für nicht zusammengesetzte Systeme. Da an der Keulenfederung auf jeden Fall mehrere Komponenten beteiligt sein müssen (z. B. die Gelenkhaut und der distale Fortsatz der Sinneszelle), ist die gute Übereinstimmung mit dem Kraftgesetz nur dadurch zu erklären, daß eine Komponente der Lagerung gegenüber den anderen überwiegt und deren Einfluß auf die Federung unterdrückt.

### F. Schluß

NICKLAUS (1969) vermutete, daß die Keulen als Schwererezeptoren dienen könnten. Ziel meiner Untersuchungen war es, weitere Informationen über das mechanische Verhalten der Sensillen zu sammeln und dadurch zum Verständnis der Funktion beizutragen. Sowohl die Verteilung der Keulen, die Ausrichtung in verschiedenen Raumlagen und die unterschiedlichen Bewegungsebenen sprechen für die Möglichkeit der Schwererezeptoren, ebenso auch das Bewegungsverhalten, die bei jeder Lage der Keule vom Sinus des Winkels abhängige Auslenkung.

Der Mechanismus, der den auf die Keulen wirkenden Reiz in die Nervenerregung umsetzt, ist ebenfalls empfindlich genug für eine Umwandlung der durch die Abbiegung gegebenen Information in Nervenimpulse. Ich erhielt deutlich erkennbare Rezeptor-

antworten schon bei Ablenkungen von  $0,7^\circ$  (BISCHOF, in Vorber.). Sicherheit darüber, ob die durch die Keulen gelieferte Information zur Schwereorientierung ausgenutzt wird, können nur Verhaltensversuche bringen. JANDER, HORN und HOFFMANN (1970) schlossen aus ihren Versuchen über die Bedeutung der Gelenkrezeptoren pterygoter Insekten, daß die Keulen keinen Einfluß auf die Schwereorientierung haben. Wir fanden demgegenüber Änderungen im Laufverhalten der Grillen nach Amputation der Cerci, die auf eine Beteiligung der Keulen hinweisen könnten, aber noch kein einheitliches Bild bieten (BISCHOF 1972, unveröff.).

### G. Zusammenfassung

1. Die Keulen der Grillen liegen in einem eng begrenzten Feld spiegelsymmetrisch auf den Innenseiten der Cerci an deren Basis. Jedes Feld kann in vier Teilbereiche aufgeteilt werden, in denen die Keulen etwa die gleiche Neigung und Bewegungsebene besitzen.

2. Die Adhäsion der Keulen an einer Lackkugel wurde benutzt, um die rücktreibenden Kräfte bei Abbiegung der Keulen und Fadenhaare in verschiedene Richtungen zu messen. Diese Kräfte sind in einer Ebene deutlich größer als in anderen: die Keule besitzt eine mechanische Richtcharakteristik, sie läßt sich in einer Ebene deutlich leichter auslenken. Bei den Fadenhaaren wurde eine ebenso deutliche Richtcharakteristik gefunden.

Eine beim Anblasen des Haares und der Keule gefundene Auslenkung, bevorzugt nach einer Seite der Bewegungsebene, kommt in einer leichten Asymmetrie der Kraftdiagramme zum Ausdruck.

3. Die Ablenkung der Keulen durch die Schwerkraft wird durch stark vergrößerte Abbildung der Keulen mit Hilfe eines Projektors gemessen. Die Keulen werden in jeder Lage dem Sinus ihres absoluten Winkels zur Schwerkraft entsprechend ausgelenkt.

### Summary

#### Distribution and Way of Movement of the Club-shaped Hairs of *Gryllus bimaculatus* DEG.

1. The club-shaped hairs of the cricket are inserted in a bounded area symmetrically on the inner sides of the base of the cerci. Each area can be divided into four parts each containing hairs of the same inclination and plane of movement.

2. The adhesion of the club-shaped hairs to a ball of dry varnish was used for measuring the back-driving forces of the club-shaped and the filiform hairs while they were deflected in different directions. These forces are definitely larger in one plane, which means that the club-shaped and the filiform hairs possess a preferential plane of movement. Weak air currents bend the hairs along the preferential plane more to one side than to the other; the diagrams of the back-driving forces are asymmetrically as well.

3. The deflexion by gravity of the club-shaped hairs was measured by enlarging the shadows of the hairs with a projector. The angle of deflexion of the hairs from their resting position follows the sine of their absolute angle to gravity.

*Schriftenverzeichnis*

- BERLESE, A., 1909, Gli Insetti, Società Editrice Libreria Vol. 1, Mailand.
- BISCHOF, H.-J., 1972, Untersuchungen zur Funktion der keulenförmigen Sensillen auf den Cerci der Insekten. Diplomarbeit Braunschweig.
- GNATZY, W., und K.SCHMIDT, 1971, Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* DEG. Teil 1. Z. f. Zellforsch. 122: 190-209.
- HSÜ, F., 1938, Étude cytologique et comparée sur les sensilla des Insectes. Cellule 47: 5-60.
- JANDER, R., E.HORN und M.HOFFMANN, 1970, Die Bedeutung von Gelenkrezeptoren in den Beinen für die Geotaxis der höheren Insekten (Pterygota). Z. vergl. Physiol. 66: 326-342.
- NICKLAUS, R., 1965, Die Erregung einzelner Fadenhaare von *Periplaneta americana* in Abhängigkeit von der Größe und Richtung der Auslenkung. Z. vergl. Physiol. 50: 331-362.
- , 1969, Zur Funktion der keulenförmigen Sensillen auf den Cerci der Grillen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Innsbruck, Zool. Anz. Suppl. 32:393-398.
- V.RATH, O., 1888, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Z. wiss. Zool. 46: 413.
- SIHLER, H., 1924, Über die Sinnesorgane an den Cerci der Insekten. Zool. Jb. Anatom. u. Ont. 45: 519-580.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. Hans-Joachim BISCHOF, Zool. Inst. der TU Carolo-Wilhelmina, D-33 Braunschweig, Pockelsstr. 10a.