

## Das Tympanalorgan von *Gryllus bimaculatus* Degeer (Saltatoria, Gryllidae)\*

Karin Michel\*\*

Institut für Zoologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Eingegangen am 23. Oktober 1973

### The Tympanic Organ of *Gryllus bimaculatus* Degeer (Saltatoria, Gryllidae)

*Summary.* The tympanic organ of *Gryllus bimaculatus* Degeer is situated at the lateral wall of the anterior trachea just distal to the subgenual organ. It consists of three groups of sensilla lying quite close together: the proximal part (10–12 scolopidia), the scolopidia of the posterior tympanic nerve (10–12 scolopidia), and a distal part (35–40 scolopidia).

Each scolopophorous sensillum of the tympanic organ is composed of the following distinct cells: the bipolar sense cell, which narrows to form the dendrite with the cilium, one or two glial cells, the proximal enveloping cell, the scolopale cell (= 1st sheath cell), the cap cell (= 2nd sheath cell), and the accessory cell (= 3rd sheath cell). The cilium is anchored within the dendrite with a long root, which divides into numerous rootlets. There are two basal bodies at the base of the cilium. The tip of the cilium projects into the cap, which, as in all hemimetabol insects, is not solid. Proximal to the cap the cilium widens into a dilatation containing electron-dense material in the centre. The cilium passes through an extracellular space, which is maintained by supporting structures, the rods, lying in the scolopale cell. The organ is attached to the epidermis of the wall of the leg by means of the accessory cells.

*Zusammenfassung.* Das Tympanalorgan von *Gryllus bimaculatus* Degeer liegt an der lateralen Wand der vorderen Trachee und schließt sich unmittelbar an das Subgenualorgan an. Es besteht aus 3 eng beieinanderliegenden Abschnitten: dem proximalen Abschnitt (10–12 Scolopidien), den Scolopidien des hinteren Tympanalnervs (10–12 Scolopidien) und einem distalen Abschnitt (35–40 Scolopidien).

Ein Scolopidium des Tympanalorgans besteht aus folgenden Zellen: einer bipolaren Sinneszelle, die sich nach distal in einen Sinnesfortsatz mit einem Sinnescilium fortsetzt, einer oder zwei Gliazellen, einer proximalen Hüllzelle, der Stützelle (= 1. Hüllzelle), der Kappenzelle (= 2. Hüllzelle) und der akzessorischen Zelle (= 3. Hüllzelle). Das Sinnescilium ist mit einem langen, sich aufspaltenden Wurzelfaden im Sinnesfortsatz verankert. An der Cilienbasis befinden sich zwei Basalkörper. Die Spitze des Ciliums reicht in einen Stiftkopf, der wie

\* Dissertation im Fachbereich Biologie der Universität Mainz.

\*\* Herrn Professor Dr. H. Risler bin ich für die Themenstellung und für die gewährte Unterstützung zu Dank verpflichtet. Herrn Professor Dr. K. Schmidt danke ich für die Einführung in die elektronenmikroskopische Technik und für wertvolle Anregungen und Hinweise.

bei allen hemimetabolen Insekten nicht massiv ist. Unterhalb des Stiftkopfes erweitert sich die Cilie zu einer Ciliendilatation, deren Zentrum elektronendichtes Material enthält. Die Cilie verläuft in einem extrazellulären Raum, der durch Stützstrukturen innerhalb der Stiftzelle, den Wandrippen, aufrecht gehalten wird. Das Organ hat an der lateralen Wand des Beines eine schmale Anheftungsstelle; die Verankerung in der Epidermis erfolgt über die akzessorischen Zellen.

### A. Einleitung

Tympanalorgane sind von mehreren systematischen Gruppen der Insekten bekannt. Sie gehören zu den Scolopalorganen und können im Thorax, in der Vordertibia oder an der Flügelbasis sowie im Abdomen ausgebildet sein. Sie zeigen recht unterschiedlichen Aufbau. So gibt es bei aquatilen Heteropteren und bei Noctuiden Organe mit nur 2 Scolopidien. Wesentlich komplizierter gebaut sind die abdominalen und pedalen Tympanalorgane der Orthopteren.

Erste Untersuchungen des Gehörorgans der Grillen stammen von v. Siebold (1844), Leydig (1860) und Graber (1882). Nach Herbig (1902) veröffentlichte Schwabe (1906) dann die genaueste lichtmikroskopische Untersuchung über dieses Organ. Nachfolgende lichtmikroskopische Arbeiten fußen alle auf Schwabes Angaben: Eggers (1928); Friedrich (1929); Kröning (1930); Schumacher (1936—37). 1972 erschien von Friedman eine erste elektronenmikroskopische Untersuchung an *Gryllus assimilis*.

Die vorliegende Arbeit hat im Rahmen einer breit angelegten Untersuchung der Feinstruktur von Mechanorezeptoren bei Insekten und anderen Arthropoden das Ziel, den Bau des Gehörorgans einer Grille genau zu beschreiben und die Ultrastruktur der Scolopidien darzustellen.

### B. Material und Methode

Das Untersuchungsobjekt, *Gryllus bimaculatus* Degeer, ist ein mediterraner Verwandter der Feldgrille, *Gryllus campestris* L. Es wurden Larven und Imagines zur Untersuchung benutzt.

Für die Lichtmikroskopie wurden abgetrennte Tibien frisch gehäuteter und auch voll ausgehäuteter Tiere nach Bouin, Dubosq-Brasil oder in Sublimat fixiert und in Paraffin oder Methacrylat eingebettet. Die Schnittdicke betrug 8 µm; gefärbt wurde mit Azan nach Heidenhain oder Hämatoxylin nach Delafield und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Ferner wurden Semidickschnitte (0,5—1 µm) aus Aralditpräparaten mit dem Ultramikrotom hergestellt und mit Toluidinblau oder Methylenblau gefärbt.

Zur Elektronenmikroskopie wurden die Tibien in Puffergemisch zurechtgeschnitten und 2 Std bei 4° C in 2%igem Osmiumtetroxid fixiert, das mit Veronal-Natriumacetat auf pH 7,2 gepuffert war. Anschließend wurden die Präparate in der aufsteigenden Alkoholreihe entwässert, in 95%igem Alkohol mit 1%igem Uranylacetat bei 40° C für 14—16 Std am Stück kontrastiert (Locke *et al.*, 1971) und über absoluten Alkohol und Propylenoxid in Araldit eingebettet. Mit Glasmessern wurden etwa 700 Å dicke Schnitte angefertigt und mit Bleicitrat nachkontrastiert. Die Bilder wurden mit einem Zeiss EM 9 aufgenommen.

## C. Ergebnisse

### I. Anatomie der Tibia

#### 1. Die Tympana

Wie alle Grillen besitzt auch *Gryllus bimaculatus* 2 ungleiche Tympana. Das hintere Tympanum ist 1—1,2 mm lang und 400—450  $\mu\text{m}$  breit (Abb. 1, hT). Vom Femur-Tibia-Gelenk ist es rund 620  $\mu\text{m}$  entfernt. Es liegt in einer Mulde des Beines; ein Querschnitt durch diese Region der Tibia ist annähernd bohnenförmig. Im Bereich des Tympanums ist das Integument so stark verdünnt, daß es mit der dicht anliegenden Tracheencuticula nur 5  $\mu\text{m}$  mißt. Das Tympanum ist am lateralen Rand etwas in die umgebende Cuticula eingesenkt, die sich hier nach innen wölbt und so einen Wulst bildet (Abb. 1, Wu).

Das vordere kleine Tympanum ist elliptisch und liegt etwas schräg zur Längsachse mit dem unteren Ende laterad. Meist ist es am oberen Ende etwas zugespitzt. Es ist durchschnittlich 360  $\mu\text{m}$  lang und 230  $\mu\text{m}$  breit. Seine Cuticula ist 15—20  $\mu\text{m}$  dick (Abb. 1, vT). Es liegt ungefähr der Mitte des hinteren Tympanums gegenüber.

Beide Tympana sind durch einen Rahmen von kräftigen Cuticularleisten umfaßt, der jedoch lateral teilweise verschwindet. Besonders stark sind die medialen Leisten ausgebildet. Sie werden von Schwabe (1906) als Tympanalleisten bezeichnet (Abb. 1, hTl und vTl). Sie lagern sich eng an die Tracheen an. Sie vereinigen sich distal der Trommelfelle mit den lateralen Leisten, indem sie im spitzen Winkel zusammenlaufen.

Die Flächen beider Trommelfelle sind in gleicher Weise mit Dörnchen besetzt, die an der übrigen Cuticula nicht vorhanden sind.

Im Gegensatz zum hinteren Tympanum hat das vordere keinen direkten Kontakt zu einer Trachee. Vielmehr bleibt hier die Epidermis zwischen Trachee und Tympanum zeitlebens erhalten, und man beobachtet schmale, stark verlängerte, stelzenförmige Zellen (Abb. 1, S), die Schwabe (1906) als Suspensorium bezeichnet.

#### 2. Die Tracheen

Aus dem Femur tritt eine große Stammtrachee in die Tibia (Abb. 2, hTr). Unterhalb des Gelenkes zweigt von ihr eine zweite Trachee ab (aufsteigender Ast, Schwabe, 1906) (Abb. 2, vTr; M = Mündung in die große Trachee). Diese bei der Abzweigung sehr enge Trachee erweitert sich im Bereich des Tympanalorgans so plötzlich, daß sie beinahe rechtwinklig nach außen vorspringt (äußere Kante, Abb. 2, äK). Kurz nach dieser Erweiterung kommunizieren große und kleine Trachee miteinander. Diese Verschmelzung ist durchschnittlich 95  $\mu\text{m}$  lang. Distal des Tympanalorgans verengt sich die kleine Trachee etwa auf den halben Durchmesser und mündet schließlich wieder in die große Trachee.

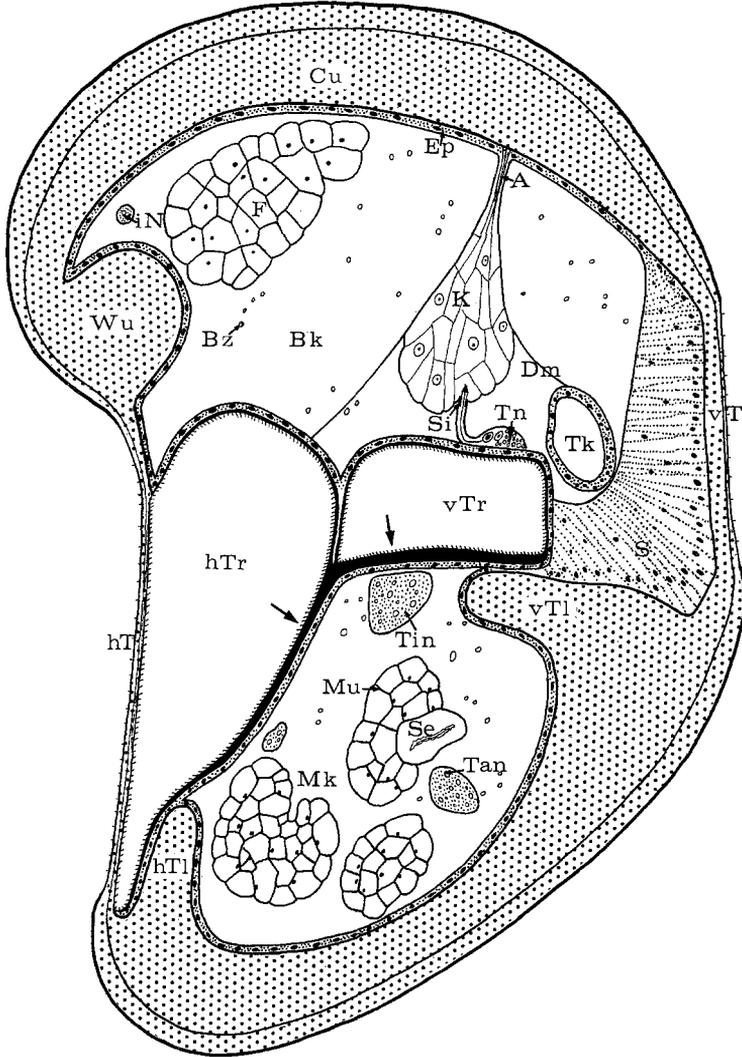


Abb. 1. Querschnitt durch die Tibia im Bereich des Tympanalorgans. Die laterale Seite des Beines ist in der Zeichnung oben, die mediale unten, die hintere links und die vordere rechts

Die große Trachee lagert sich mit ihrer durch typische Rippen versteiften Cuticula unmittelbar an die Cuticula der Epidermis. Die Tracheenmatrix und die Epidermis ziehen sich nach der endgültigen Ausbildung des Tympanums nach der Imaginalhäutung zurück. Die kleine, vordere Trachee dagegen ist durch das Suspensorium um ein

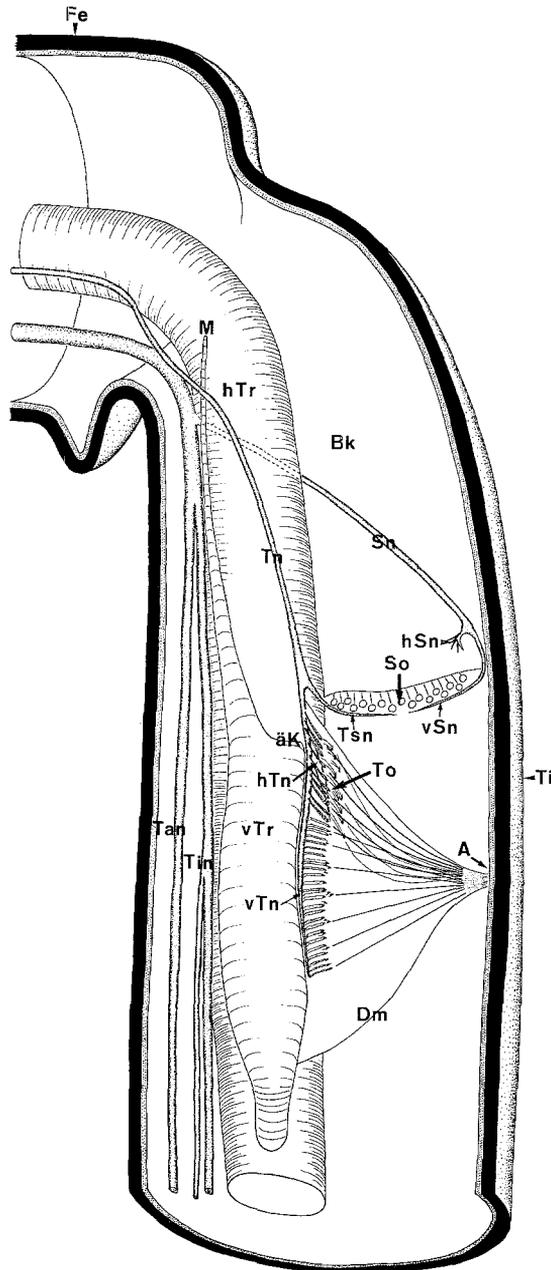


Abb. 2. Längsschnitt durch die Tibia, von der Vorderseite des Beines gesehen. Verlauf der Nerven und Lage des Subgenual- und Tympanalorgans. Die beiden Sinnesorgane sind etwas vergrößert dargestellt

beträchtliches vom kleinen Tympanum abgerückt (Abb. 1, S). Bei beiden Tracheen ist die Cuticula in dem dem Muskelkanal benachbarten Abschnitt verdickt (Abb. 1, Pfeile). Diese kräftige Tracheenwand stützt sich bei der kleinen Trachee auf die vordere Tympanalleiste.

Durch die beiden Tracheen und vordere und hintere Tympanalleiste wird die Tibia in zwei Abschnitte getrennt: den Muskelkanal auf der Innenseite des Beines, in dem Muskelstränge (Abb. 1, Mu), eine Sehne (Abb. 1, Se) und zwei starke Nerven (Abb. 1, Tin, Tan) verlaufen, und den Blutkanal auf der Lateralseite, in dem die Sinnesorgane liegen (Abb. 1, Mk, Bk).

### 3. Das Trachealkörperchen

Zwischen der vorderen kleinen Trachee und dem Suspensorium des kleinen Tympanums fällt ein Gebilde auf, das Schwabe (1906) als Trachealkörperchen bezeichnet (Abb. 1, Tk). Es ragt laterad über die Trachee hinaus in den Blutkanal. Lichtmikroskopisch erscheint es als eine Blase aus einschichtigem Epithel. Es entwickelt sich nach der Imaginalhäutung aus der Tracheenmatrix der kleinen Trachee. Es enthält ein homogen aussehendes Material, das der Blutflüssigkeit ähnelt, mit ihr aber nicht in Verbindung steht. Das Körperchen liegt dem kleinen Tympanum direkt gegenüber; sein proximales Drittel liegt im Bereich des Tympanalorgans distal der Kommunikation der Tracheen.

### 4. Verlauf der Nerven

Im Femur-Tibia-Gelenk treten nach der Beugseite verlagert zwei getrennte Nerven in die Tibia über: der stärkere Beinnerv und seitlich davon der schwächere Tympanalnerv. Unterhalb des Femur-Tibia-Gelenks spaltet sich der Subgenualnerv (Abb. 2, Sn) vom Beinnerven ab. Er zieht distalwärts zur lateralen Beinseite und gibt dabei zwei Äste ab, die Hautsinneszellen innervieren (Abb. 1, iN, und Abb. 2, hSn). Sein Hauptteil enthält jedoch die Axone einiger Sinneszellen des Subgenualorgans, die in dem Sinneszellbogen am weitesten lateral liegen. Die Axone der restlichen Sinneszellen des Subgenualorgans bilden einen Seitenast des Tympanalnervs, den Subgenualast (Abb. 2, Tsn).

Der größere Teil des Beinnervs teilt sich unterhalb der Abzweigung des Subgenualnervs in den Tibial- und den Tarsalnerven (Abb. 1 und 2, Tin, Tan). Beide verlaufen im Muskelkanal distad.

Der Tympanalnerv folgt auf der Lateralseite ininigem Abstand der kleinen Trachee. Durch die Erweiterung der vorderen Trachee kommt er nunmehr an ihre laterale Wand zu liegen (Abb. 2, Tn). Rund 35  $\mu\text{m}$  unterhalb vom Rand des Subgenualorgans teilt sich der Tympanalnerv in einen kürzeren hinteren (Abb. 3, hTn) und einen längeren vorderen Ast (Abb. 3, vTn).

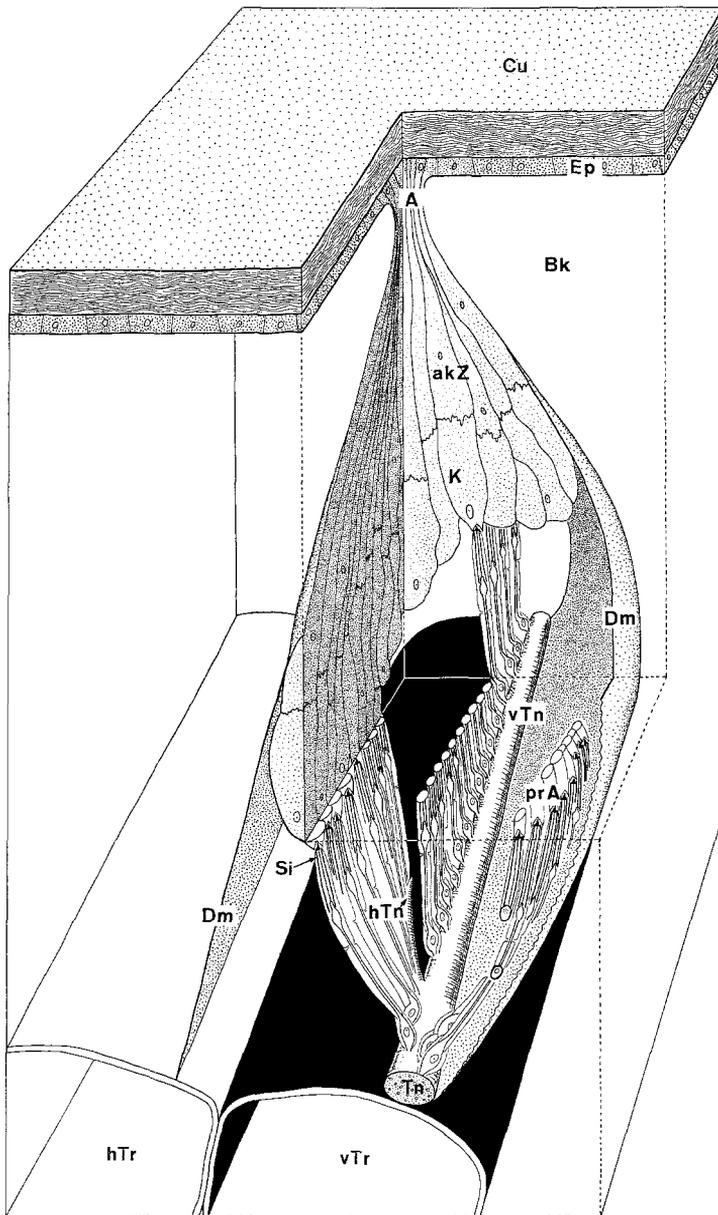


Abb. 3. Tympanalorgan von proximal gesehen. Das Organ ist aufgeschnitten gezeichnet, um die Verlaufsrichtung der 3 Scolopidiengruppen darstellen zu können

## II. Lage und Bau des Tympanalorgans

### 1. Lichtmikroskopische Ergebnisse

Das Tympanalorgan schließt sich fast abstandslos an das Subgenualorgan an (Abb. 2, To, So). Es ist vom Femur-Tibia-Gelenk ungefähr 830  $\mu\text{m}$ , vom oberen Rand des großen Tympanums 210  $\mu\text{m}$  entfernt. Der obere Rand des kleinen Tympanums liegt etwas distal vom Beginn des Organs.

Die Anordnung der Scolopidien geht aus Abb. 3 hervor. Der Ausschnitt ist so gezeichnet, daß man einen Einblick vom Femur-Tibia-Gelenk in das Organ hat.

Der Tympanalnerv nimmt die Neuriten von 3 Sensillengruppen auf. Eine erste proximale Gruppe, bestehend aus 10—12 Scolopidien, tritt in den noch ungeteilten Abschnitt des Nerven ein (Abb. 3, prA), eine hintere (10—12 Scolopidien) und eine vordere Gruppe (35—40 Scolopidien) in die beiden Äste.

Der hintere Tympanalnerv (Abb. 3, hTn) zieht in einem Winkel von 45° oder auch steiler schräg nach distal; er ist ungefähr 70  $\mu\text{m}$  lang.

Im ganzen sind die zum Tympanalorgan gehörenden Sinneszellen in einer Länge von etwa 290  $\mu\text{m}$  anzutreffen. Sie liegen dichtgedrängt zu mehreren seitlich vom Nerven in Richtung zur hinteren Trachee. Die zu den Sinneszellen des vorderen Tympanalnervs gehörenden Sinnesfortsätze verlaufen zunächst entlang der Tracheenwand, biegen dann im rechten Winkel um und ragen in den Blutkanal hinein. Die Sinnesfortsätze der übrigen Scolopidien verlaufen geradlinig (s. Abb. 7a, Sf).

Die Spitzen der Sinnesfortsätze mit dem Stift enden in einem kegelförmigen Gebilde aus großen Zellen (Abb. 1 und 3, Si). Die Spitze dieses Kegels liegt der vorderen Trachee gegenüber an der lateralen Wand der Tibia. Etwa auf halber Höhe des Organs ragt von der Epidermis der Beinwand ein zapfenförmiges Gebilde in den Blutkanal, mit dem die Zellen des Organs in Verbindung treten. Diese Anheftung des Organs ist 20—25  $\mu\text{m}$  stark (Abb. 1—3, A); die Sinnesfortsätze der Scolopidien sind nun so ausgerichtet, daß sie mit ihrer Spitze zu der Anheftungsstelle zeigen (Abb. 2, To, A).

Das gesamte Organ wird von einer Basalmembran umhüllt, die als Deckmembran (Schwabe, 1906) bezeichnet wird. Sie legt sich dicht an die Hüllzellen an und geht an der Anheftungsstelle in die Basalmembran der Epidermis über (Abb. 1—3 und 11c, Dm). Von den Hüllzellen aus zieht sie durch den Blutkanal an die vordere und hintere Trachee; im distalen Bereich endet sie am Trachealkörperchen. Proximal geht sie in die Hüllmembran des Subgenualorgans über; in distaler Richtung erstreckt sie sich noch ungefähr 220  $\mu\text{m}$  weit über das Organ hinaus, einen immer kleiner werdenden Raum umgrenzend.

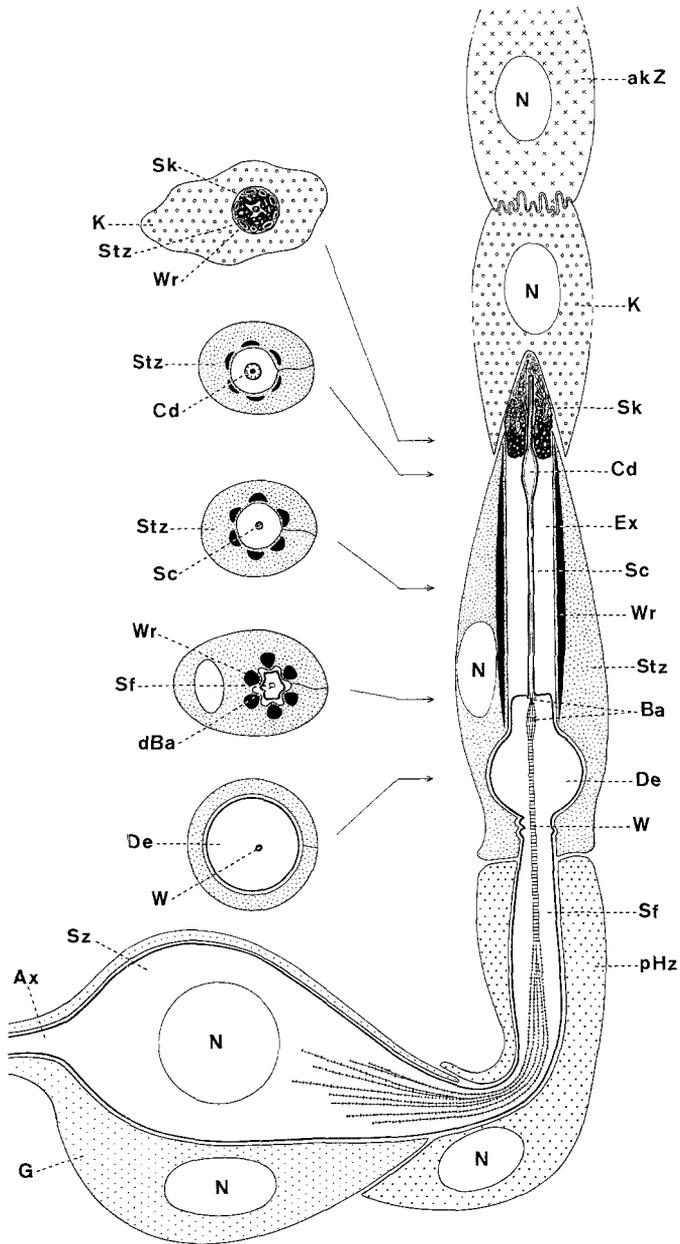


Abb. 4. Schematischer Längsschnitt durch ein Scolopidium. Die Pfeile geben an, wo die entsprechenden Querschnitte geführt sind

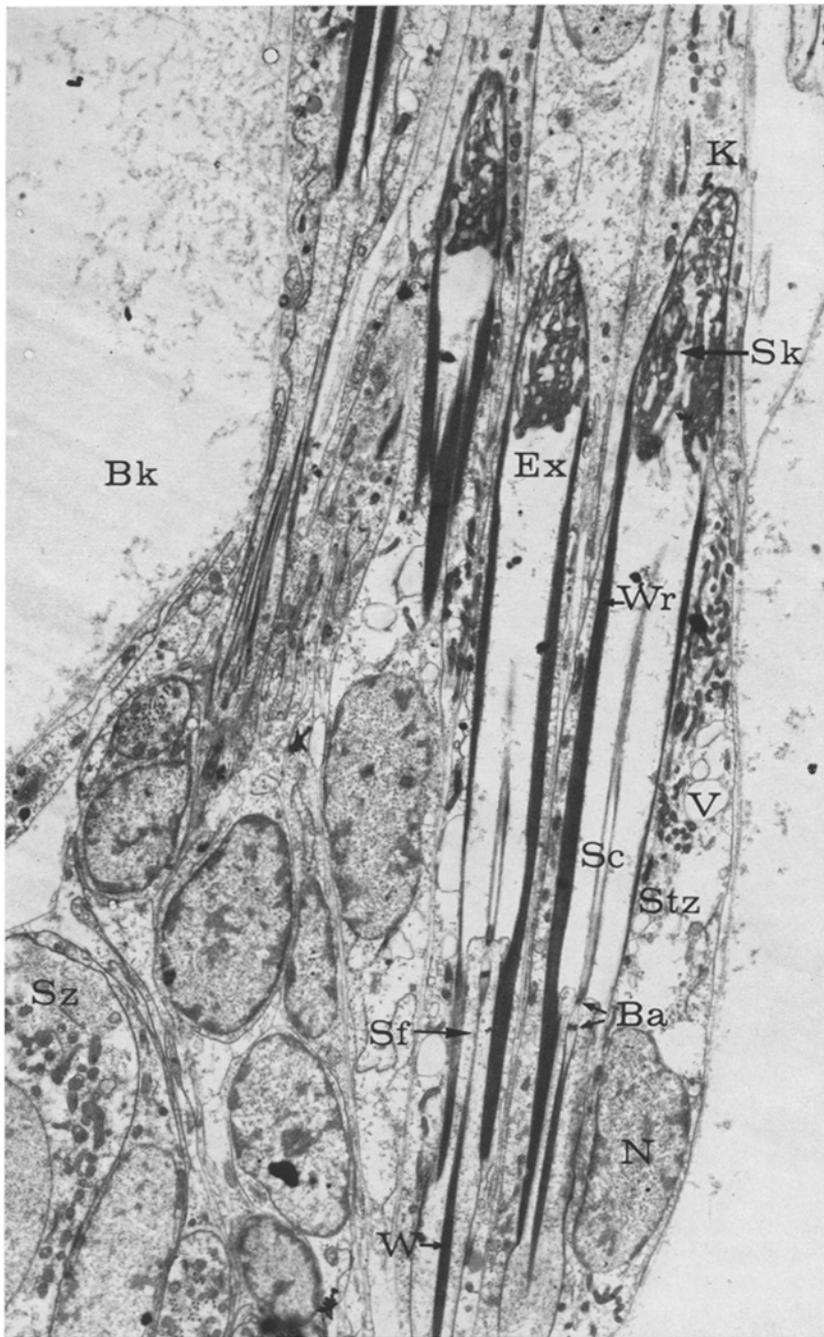


Abb. 5

## 2. Elektronenmikroskopische Ergebnisse

a) *Sinneszelle, Sinnesfortsatz, Sinnescilium*. Das Tympanalorgan besteht aus etwa 60 Scolopidien, die alle gleich gebaut sind. Zu jedem Sensillum gehört eine bipolare Sinneszelle (neuron, Gray, 1960; sensory neuron, Friedman, 1972) (Abb. 4—7, Sz). Sie ist 15—17  $\mu\text{m}$  im Durchmesser groß und entsendet ein Axon, um das sich Hüllzellen in mehreren konzentrischen Schichten legen, zum Nerven (Abb. 7b u. 7b Inset, Ax). Ihr Zellkern ist kugelig. Das Cytoplasma enthält sehr viele Mitochondrien, die oft auffallend konzentrisch um den Kern angeordnet sind. Ferner sind große Golgi-Komplexe, granuläres endoplasmatisches Reticulum und zahlreiche nicht membrangebundene Ribosomen vorhanden. Die Sinneszelle verengt sich zu einem schlauchförmigen Sinnesfortsatz (meist Dendrit genannt: Ghiradella, 1971; Gray, 1960; Miller, 1970; Friedman, 1972) (Abb. 4—8, 9a, c und 10c, Sf), der ein Sinnescilium trägt. Er enthält zahlreiche langgestreckte Mitochondrien (Abb. 6, 8a und 10c, Mi) und Neurotubuli (Abb. 6 und 8a, Nt), im basalen Teil auch granuläres endoplasmatisches Reticulum, freie Ribosomen und Golgi-Komplexe. Er hat im größten Teil seines Verlaufs einen etwa gleichen Durchmesser (ungefähr 2,5  $\mu\text{m}$ ), erweitert sich aber kurz vor seinem apikalen Ende zu einer blasenförmigen Auftreibung (Dendritenerweiterung) (Abb. 4 und 6, De). Diese Dendritenerweiterung enthält nur wenige Mitochondrien und keine Neurotubuli mehr.

Der Sinnesfortsatz verengt sich danach wieder. In diesem engeren Abschnitt liegen die beiden Basalkörper (Abb. 4—6 und 9c, Ba). Der distale ist der Insertionspunkt für das Sinnescilium. Von ihm gehen 9 Doppeltubuli in das Cilium. Nach basal gehen von ihm 9 Wurzelfibrillen aus (Abb. 8c und 9a u. c, fiF, fingerförmige Fortsätze, Gray, 1960), die an dem proximalen Basalkörper vorbeilaufen und sich dann zunächst zu einem Zylinder (Abb. 8b, W) und dann zu einem kompakten Wurzelfaden vereinigen (Abb. 4, 5 und 9c, W). Der Wurzelfaden läuft in basaler Richtung durch den Sinnesfortsatz. Unterhalb der Dendritenerweiterung spaltet er sich in zahlreiche Wurzelfibrillen auf, die bis zum Zellkern der Sinneszelle ziehen (Abb. 4, 6, 7b, 8a und 10c, W); dort können bis zu 40 Anschnitte beobachtet werden. Im Längsschnitt weist der Wurzelfaden eine regelmäßige Querstreifung auf, die eine Haupt-

Abb. 5. Längsschnitt durch eine Scolopidiengruppe. Bei den beiden medial getroffenen Scolopidien erkennt man die Spitze des Sinnesfortsatzes (Sf) mit dem Wurzelfaden (W) und den Basalkörpern (Ba). Die Cilien (Sc) liegen nur z. T. in der Schnittebene. Die Stützelle (Stz) enthält die Wandrippen (Wr) und ist stark vakuolisiert (V). Sie und die Kappenzelle (K) umgeben den Stiftkopf (Sk).

10. Larvenstadium. Vergr. 4760  $\times$

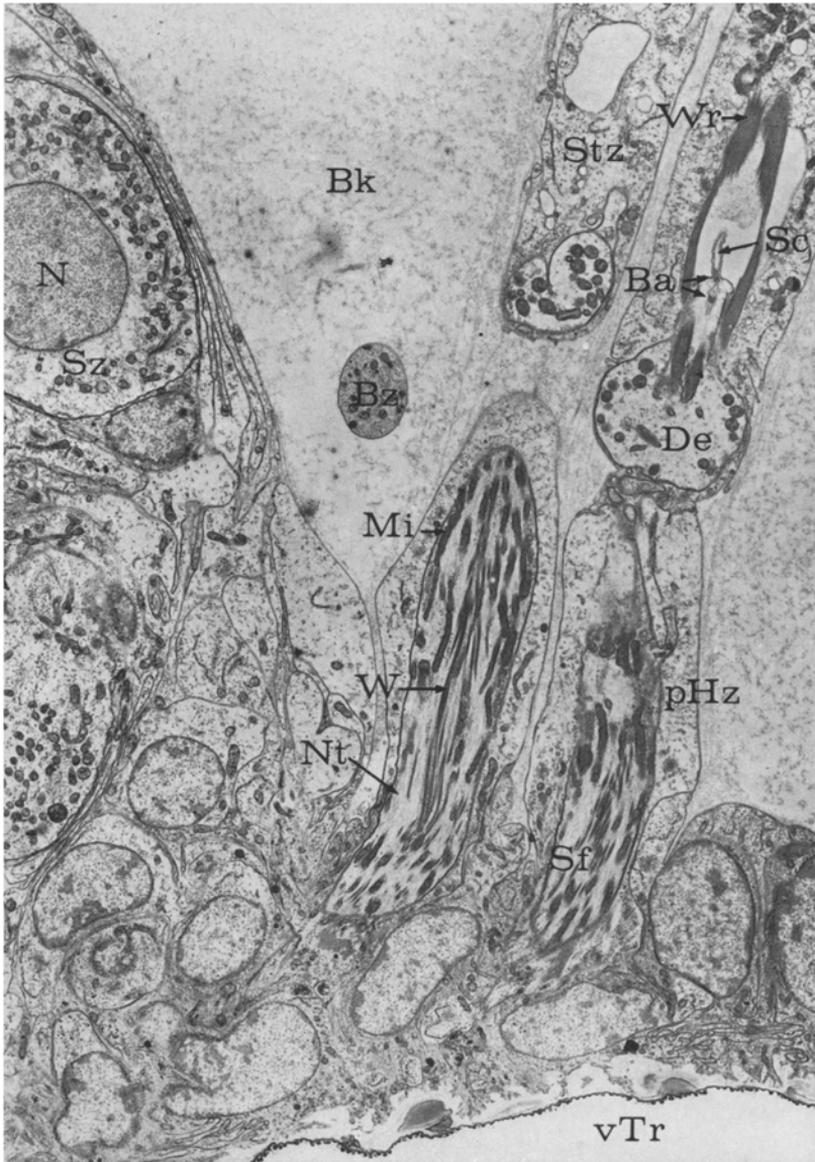


Abb. 6. Längsschnitt durch den proximalen Bereich zweier Scolopidien. Der Sinnesfortsatz (*Sf*), der Neurotubuli (*Nt*), Mitochondrien (*Mi*) und die Wurzelfäden (*W*) enthält, ist basal von der proximalen Hüllzelle (*pHz*) und apikal von der Stütz zelle (*Stz*) umgeben. Imago. Vergr. 4250 ×

Abb. 7. a Sinneszelle (*Sz*) aus dem distalen Teil des Organs. Der Sinnesfortsatz (*Sf*) läuft zunächst entlang der Trachee und biegt dann im rechten Winkel um. Zwei Gliazellen (*G*) und die proximale Hüllzelle (*pHz*) sind als Umhüllungs zellen zu erkennen. Imago. Vergr. 2400 ×. b Längsschnitt durch den Tympanalnerven (*Tn*) und eine Sinneszelle (*Sz*) mit Axon (*Ax*) und Sinnesfortsatz (*Sf*). 4. Larven-

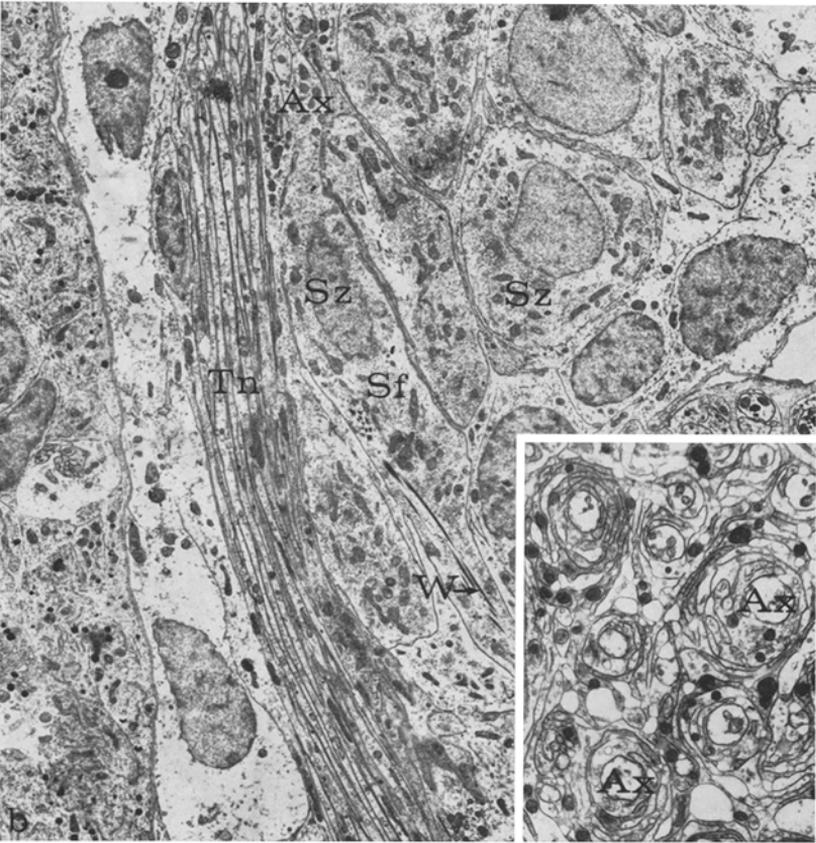
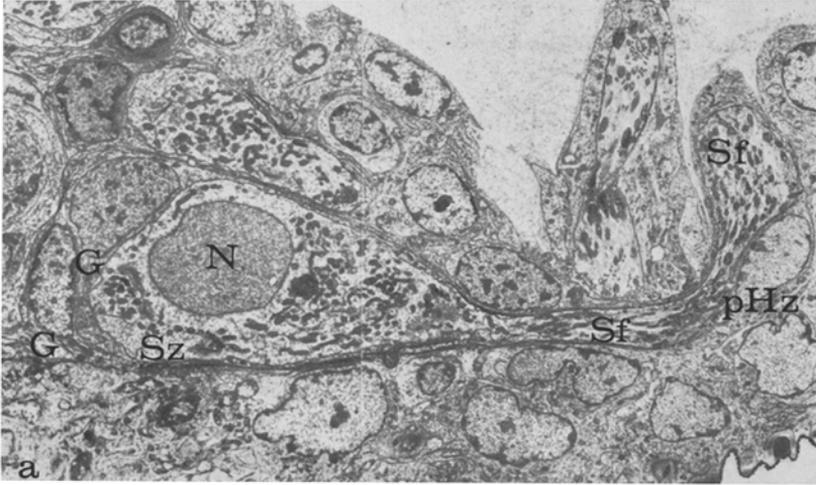


Abb. 7a u. b

stadium. Vergr. 3400 $\times$ . Inset: Querschnitt durch mehrere Axone (Ax), um die sich Hüllzellen in mehreren Schichten legen. 10. Larvenstadium. Vergr. 7500 $\times$

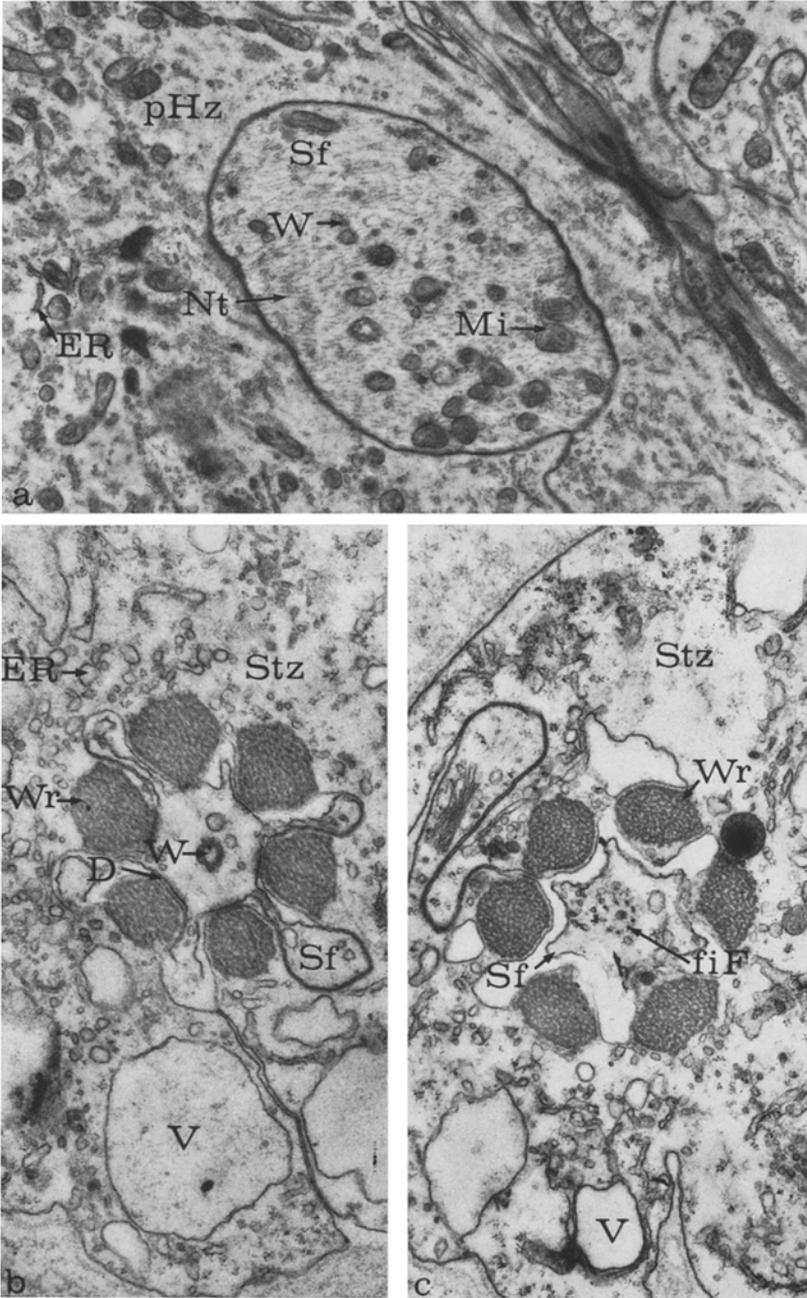


Abb. 8a—c

periode von ungefähr 650 Å hat. In einer Periode lassen sich 6 verschiedene Banden unterscheiden. Im Querschnitt ist der Wurzelfaden unregelmäßig strukturiert. Beides deutet darauf hin, daß der Wurzelfaden aus einem Gerüsteiweiß besteht; die Querstreifung läßt darauf schließen, daß es Kollagen ist (Fawcett, 1961).

Die Basalkörper (basal body, Ghiradella, 1971; Friedman, 1972) sind wie bei anderen Insekten gleich groß (z. B. root apparatus, Gray, 1960; Uga u. Kuwabara, 1965; Howse, 1968; Schmidt, 1969b; Zhantiev, 1969; Howse u. Claridge, 1970; Corbière-Tichané, 1971; Chu-Wang u. Axtell, 1972; Schmidt, 1972). Sie unterscheiden sich aber in ihrem Bau. Beide Basalkörper sind etwa so lang wie breit (0,17 µm) und bestehen aus einem Hohlzylinder, dessen Wand wie bei Centriolen aus 9 Gruppen von je 3 schräg nebeneinander stehenden Mikrotubuli besteht. Am distalen Basalkörper beobachtet man am apikalen Ende an jeder Mikrotubuligruppe Fibrillen, die radiär nach außen verlaufen. Sie sind ungefähr 520 Å lang, bestehen aus elektronendichtem Material, enden in einer Anschwellung und sind alle durch ringförmig angeordnetes elektronendichtes Material miteinander verbunden. Dieser äußere Ring hat einen Durchmesser von 0,355 µm (Abb. 9b, dBa) (proximaler Basalkörper Abb. 9a, pBa).

Im proximalen Abschnitt des Cilienschafes unmittelbar im Anschluß an den Basalkörper liegt auf einer Länge von 0,4 µm innerhalb der Doppeltubuli ein Ring elektronendichten Materials.

Die 9 Doppelfibrillen der Cilie sind wie bei allen Sinnescilien in einem Ring angeordnet. Zwei zentrale Fibrillen fehlen (Abb. 5, 6, 9c u. d und 11a, Sc). Die eine Fibrille eines Paares, die A-Fibrille, besteht aus homogenem elektronendichtem Material; sie ist anscheinend ein Stab. Sie besitzt 2 armförmige Fortsätze (Dyneinarme), die auf das nächste Fibrillenpaar gerichtet sind. Die zweite Fibrille ist anscheinend ein Tubulus, denn sie hat helleres Material in ihrem Zentrum. Der Tubulus ist C-förmig ausgebildet, so dicht ist er an den Stab angeschmiegt (Abb. 11a, Sc).

Die Cilie verläuft in einem extrazellulären Raum, der mit Flüssigkeit angefüllt ist. Im elektronenoptischen Bild beobachtet man leicht flockiges, fibrilläres Material. Die Spitze der Cilie reicht in ein ebenfalls

Abb. 8a—c. Querschnitte durch das Scolopidium in verschiedenen Bereichen des Sinnesfortsatzes. a Im basalen Teil des Sinnesfortsatzes (*Sf*) sind neben den Mitochondrien (*Mi*) auch Wurzelfäden (*W*) und zahlreiche Neurotubuli (*Nt*) zu erkennen. Imago. Vergr. 12000 ×. b Der Wurzelfaden (*W*) bildet einen Zylinder. Sinnesfortsatz (*Sf*) und Stütz zelle (*Stz*) sind dort, wo die Wandrippen (*Wr*) liegen, durch Desmosomen (*D*) verbunden. Imago. Vergr. 18000 ×. c Der Wurzelfaden (*W*) spaltet sich in 9 fingerförmige Fortsätze (*fiF*) auf. Imago. Vergr. 16800 ×

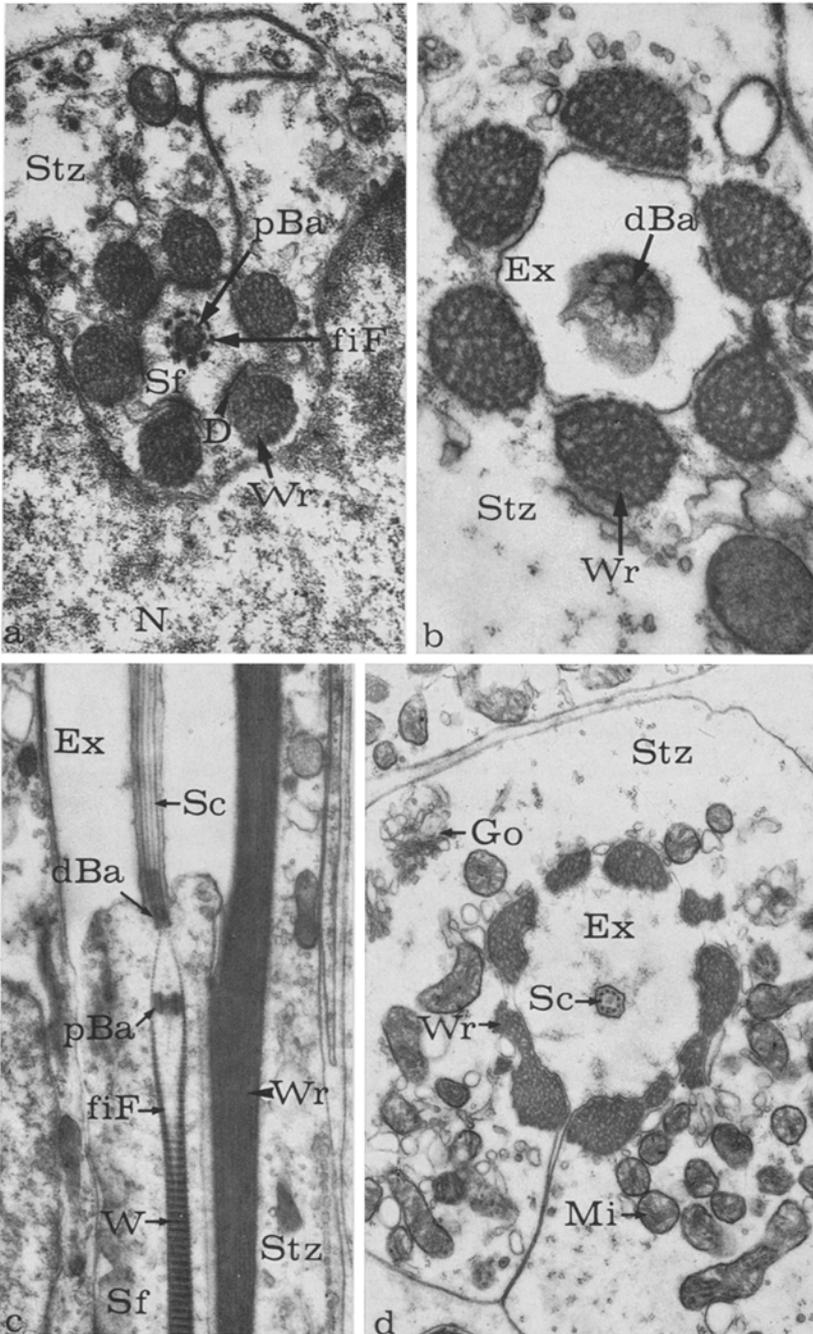


Abb. 9a-d

extrazellulär liegendes Gebilde, den Stiftkopf (cap, Gray, 1960; cap material, Friedman, 1972). Der Ciliendurchmesser beträgt  $0,3 \mu\text{m}$ ; unmittelbar unterhalb des Stiftkopfes erweitert sich die Cilie jedoch auf fast das Dreifache. Diese Erweiterung, die länger als breit ist, wird als Ciliendilatation (Gray, 1960) bezeichnet; in ihr lagert sich an die Doppeltubuli elektronendichtes Material an; in der Mitte liegt außerdem eine ovale Masse aus elektronendichtem Material. Dieses Material ist nicht homogen; es ist vielmehr aus Fibrillen zusammengesetzt (Abb. 10 a, Cd). Die Ciliendilatation reicht gerade noch in den Stiftkopf; dann verengt sich die Cilie wieder auf ihren ursprünglichen Durchmesser (Abb. 4 und 10 b, Sc, Sk).

Der Stiftkopf hat eine langgezogen kegelförmige Gestalt mit abgerundeter Spitze. Er besteht aus homogenem elektronendichtem Material, das sehr wahrscheinlich dem Cuticulamaterial ähnlich ist. Der Stiftkopf ist kein kompaktes Gebilde; vielmehr ist er von Lakunen durchsetzt. Im basalen Abschnitt sind diese Lücken noch relativ gering; zur Spitze nehmen sie jedoch so zu, daß das Stiftkopfmateriale wie ein Gerüst aussieht. Zentral bleibt ein Kanal, in den die Cilie hineinragt. Sie reicht jedoch nicht ganz bis in die Spitze des Stiftkopfes. An seinem basalen Ende ist sie fest eingeklemmt (Abb. 4, 5, 10 b und 11 b, Sk).

b) *Die Umhüllungszellen.* Sinneszelle, Sinnesfortsatz und Cilium werden von mehreren Hüllzellen umgeben. Um die Sinneszelle liegt stets eine Gliazelle (Schwann-cell, Gray, 1960; glial cell, Friedman, 1972). Sie umschließt die Sinneszelle oft nur mit einer dünnen Zellschicht, ihr Zellkern ist daher flach zusammengedrückt (Abb. 4 und 7 a, G)! Ob generell zu jeder Sinneszelle eine Gliazelle gehört, konnte nicht festgestellt werden. Wahrscheinlich können es mehrere sein (Abb. 7 a, G).

An die Gliazelle schließt sich eine proximale Hüllzelle an (fibrous sheath-cell, Gray, 1960; connective tissue cell, Friedman, 1972). Sie

Abb. 9. a Querschnitt durch den proximalen Basalkörper (*pBa*), der von fingerförmigen Fortsätzen (*fiF*) des Wurzelfadens umgeben ist. 4. Larvenstadium. Vergr.  $25800 \times$ . b Querschnitt durch den distalen Basalkörper (*dBa*). Von jeder Mikrotubuligruppe geht ein radiär verlaufendes Filament aus, das mit einer Anschwellung an einem Ring aus elektronendichtem Material endet. 6. Larvenstadium. Vergr.  $28500 \times$ . c Längsschnitt durch die Cilienbasis mit den beiden Basalkörpern. Der Wurzelfaden (*W*) spaltet sich in Wurzelfibrillen (*fiF*) auf, die am proximalen Basalkörper (*pBa*) vorbeilaufen und am distalen Basalkörper (*dBa*) enden. 10. Larvenstadium.  $15000 \times$ . d Querschnitt durch ein Scolopidium im Bereich der Cilie. Die Stiftzelle (*Stz*), die neben den Wandrippen (*Wr*) Mitochondrien (*Mi*), Golgi-Apparate (*Go*) und endoplasmatisches Reticulum enthält, bildet den extrazellulären Raum (*Ex*), in dem die Cilie (*Sc*) verläuft. 10. Larvenstadium. Vergr.  $16000 \times$

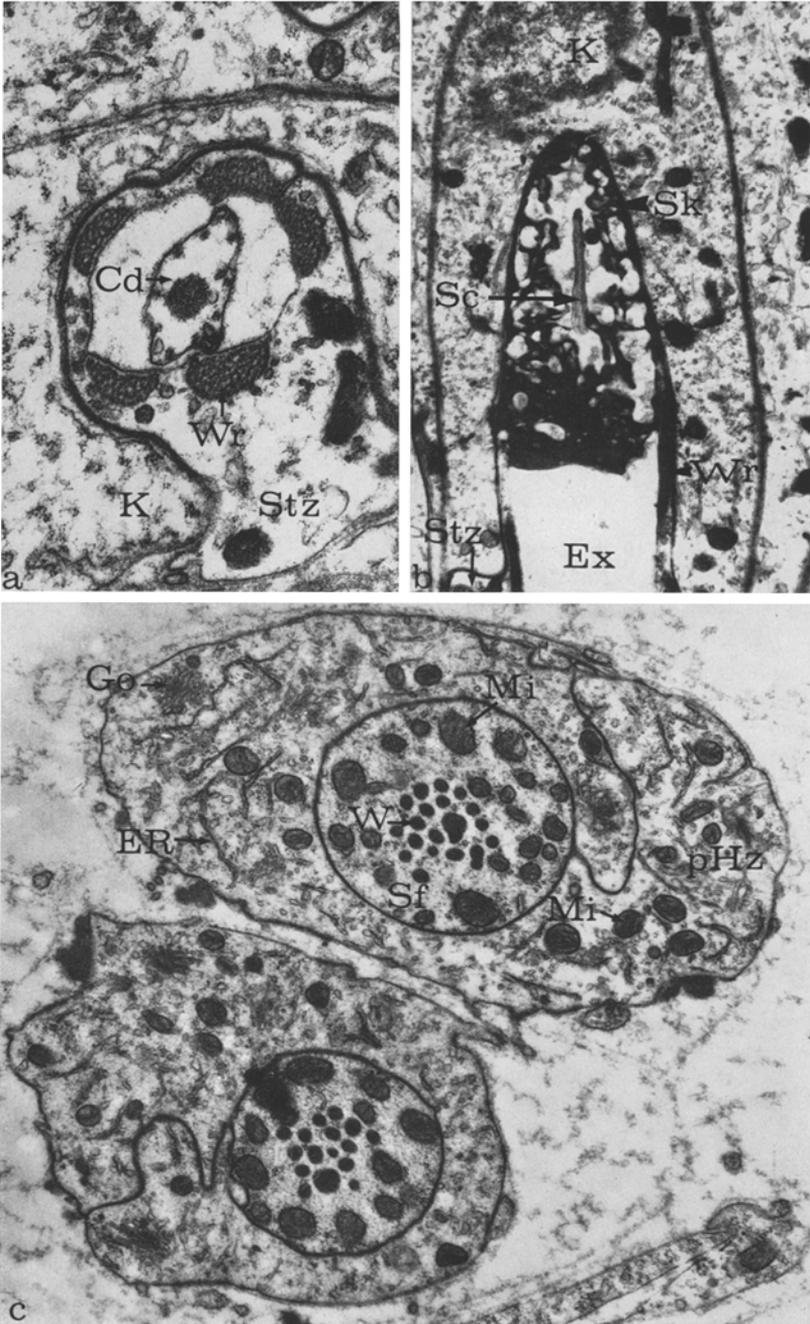


Abb. 10a—c

umschließt den Sinnesfortsatz bis zu einer Höhe unterhalb seiner Erweiterung (Abb. 4, 6, 7a, 8a und 10c, pHz). Der Zellkern liegt im basalen Teil, meist in unmittelbarer Nachbarschaft der Sinneszelle. Das Cytoplasma dieser Zelle enthält Mitochondrien, granuläres endoplasmatisches Reticulum, freie Ribosomen und Golgi-Komplexe. Mikrotubuli wurden nicht beobachtet.

Die sich anschließende Hüllzelle, die Stifzelle (scolopale cell, Gray, 1960; Friedman, 1972) (bei Scolopidien meist als 1. Hüllzelle bezeichnet), verläuft mit etwa gleichweitem Durchmesser wie die proximale Hüllzelle bis zum Stiftkopf (Abb. 4—6, 8b u. c, 9a—d und 11a u. b, Stz). Sie umschließt basal mit einer dünnen Zellschicht die Dendritenerweiterung und bildet dann den extrazellulären Raum, in dem die Cilie verläuft. Der Zellkern liegt dem apikalen Bereich des Sinnesfortsatzes gegenüber. Die Stifzelle enthält zahlreiche Mitochondrien, Golgi-Komplexe, agranuläres und granuläres endoplasmatisches Reticulum, freie Ribosomen und ist in der basalen Hälfte vakuolisiert. Die auffälligsten Strukturen dieser Zelle sind jedoch die Wandrippen (rods, Gray, 1960; scolopale material, Friedman, 1972) (Abb. 4—6, 8b u. c, 9a—d, 10a und 11a u. b, Wr). Sie sind so angeordnet, daß man bei lichtoptischer Betrachtung früher der Meinung war, es handele sich um einen Hohlzylinder. Elektronenoptisch erkennt man einzelne Stäbe, die konzentrisch an der Innenwand der Stifzelle angeordnet sind. Sie stützen den Extrazellularraum. Die Wandrippen beginnen unmittelbar an der Dendritenerweiterung; bisweilen zwingen sie diese so ein, daß sie sich asymmetrisch nach einer Seite ausdehnt. Meist sind es 6 Wandrippen, selten auch 5 oder 7. Sie sind im Querschnitt annähernd rund (Abb. 8b, Wr). Nach distal zu werden sie im Querschnitt etwas flacher und verschmelzen schließlich zu einem einheitlichen Ring (Abb. 11a, Wr). Als einzelne Stäbe — meist mehr als 6 — ragen die Wandrippen noch über die Stiftkopfbasis hinaus (Abb. 10b und 11b, Wr). Der Stiftkopf ist so eingebuchtet, daß die Wandrippen versenkt wie in Rinnen verlaufen. Sie sind bis zu ihrem distalen Ende von zipfelförmigen Ausläufern der Stifzelle umgeben (Abb. 11b, Stz). Im Querschnitt zeigen

Abb. 10. a Querschnitt durch ein Scolopidium im Bereich der Ciliendilatation (*Cd*). Die Cilie enthält hier zwischen den Mikrotubuli eine ovale Masse aus elektronendichtem Material. 4. Larvenstadium. Vergr. 19200 ×. b Längsschnitt durch den Stiftkopf (*Sk*). In seinem Zentrum ist das distale Ende der Cilie (*Sc*) zu erkennen. 10. Larvenstadium. Vergr. 10200 ×. c Querschnitt durch 2 Scolopidien. Der Sinnesfortsatz (*Sf*), der mehrere Wurzelfäden (*W*) enthält, ist von der proximalen Hüllzelle (*pHz*) umgeben. Diese hat in ihrem Cytoplasma Mitochondrien (*Mi*), endoplasmatisches Reticulum (*ER*) und Golgi-Apparate (*Go*). 10. Larvenstadium. Vergr. 13200 ×

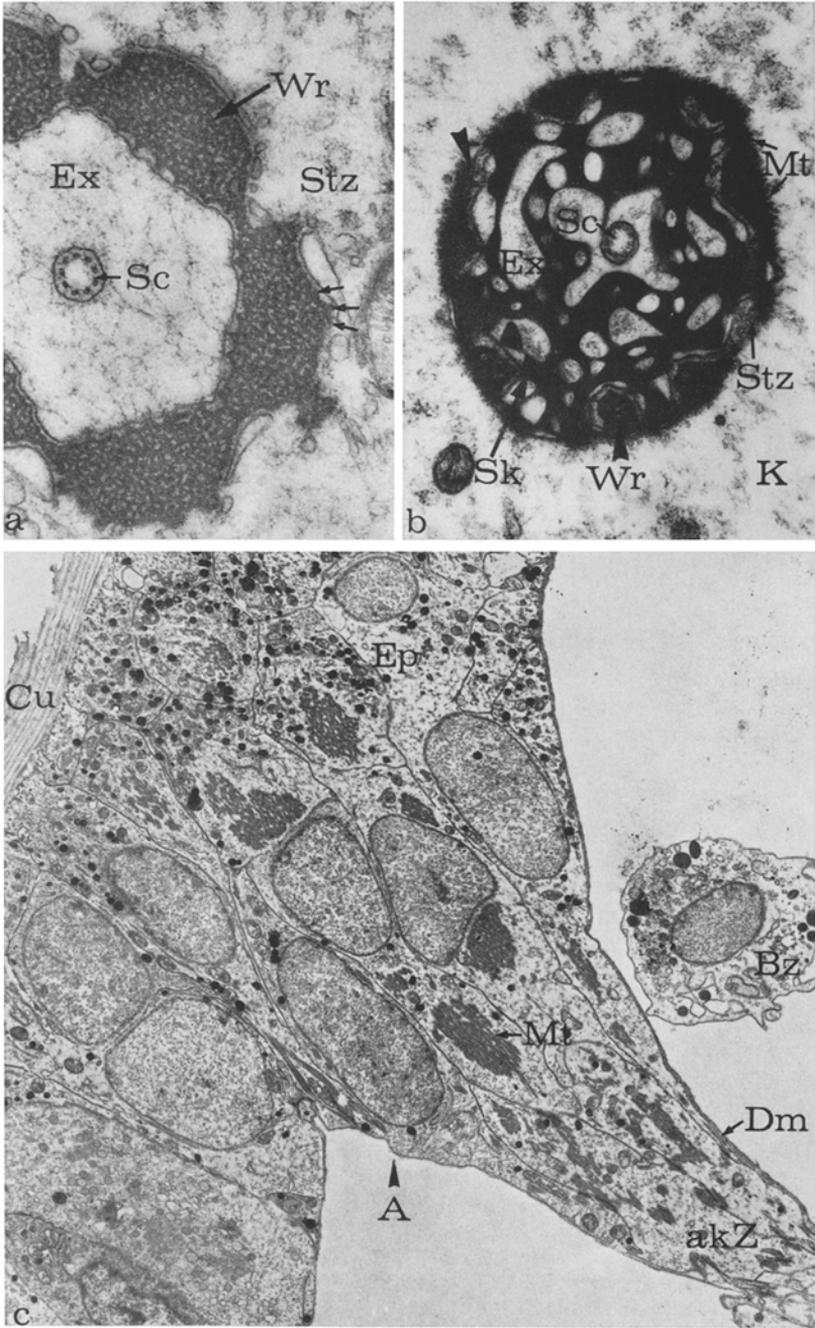


Abb. 11a—c

die Wandrippen ein dichtes Gerüst, in dem Mikrotubuli zu erkennen sind (Abb. 11a, Pfeile), die in der Längsrichtung der Wandrippen verlaufen. Auch im Längsschnitt erkennt man die längsgerichteten Fibrillen des Gerüsts und dazu noch eine sehr feine Querstreifung (Abb. 9c, Wr). Diese Beobachtungen sprechen dafür, daß die Wandrippen aus einem Gerüsteiweiß bestehen (Schmidt, 1972).

Beide Umhüllungszellen, die proximale Hüllzelle und die Stifftzelle, haben sich während der Ontogenie eines Scolopidiums wahrscheinlich nach Ausbildung des Sinnesfortsatzes und des Sinnesciliums um diese beiden Bildungen herumgelegt, denn man beobachtet bei beiden Zellen im gesamten Verlauf eine Querwand (surface-connecting membrane, Gray, 1960): an dieser Stelle müßten die Zellteile zusammengestoßen sein.

An die Stifftzelle schließt sich eine weitere Umhüllungszelle an: die Kappenzelle (attachment cell, Gray, 1960; cap cell, Ghiradella, 1971; interstitial cell, Friedman, 1972) (2. Hüllzelle) (Abb. 1—5, 10a u. b und 11b, K). Sie umgibt ein kurzes Stück die Stifftzelle (Abb. 5, 10a u. b und 11b, K, Stz) und ist mit deren Ausläufern verfalzt. Ferner umhüllt sie den größten Teil des Stifftkopfes. Unmittelbar an der Membran zum Stifftkopf bzw. zur Stifftzelle befindet sich ein Kranz von Mikrotubuli, die parallel zur Längsrichtung des Scolopidiums verlaufen (Abb. 11b, Mt). In dieser Abbildung hat es den Anschein, daß die Mikrotubuli zu Hemidesmosomen laufen (Pfeil). Die Kappenzellen werden sehr voluminös und haben eine unregelmäßige Gestalt. Sie bilden zusammen mit den akzessorischen Zellen (3. Hüllzelle) einen kegelförmigen Zellhaufen, der an der lateralen Wand des Beines angeheftet ist (Abb. 1—3 und 11c, A). Durch Zählen der Zellkerne konnte festgestellt werden, daß die Anzahl der Zellen doppelt so hoch ist wie die der Scolopidien im ganzen Organ. Es dürfte damit erwiesen sein, daß jedem Scolopidium außer der zweiten Hüllzelle auch eine dritte zugeordnet werden kann, auch wenn dies aus der Anordnung der Hüllzellen nicht mehr hervorgeht (Abb. 3, 4 und 11c, akZ).

Die Zellmembranen von Kappenzellen und akzessorischen Zellen sind sehr stark miteinander verfalzt. Bei frisch gehäuteten Tieren

Abb. 11. a Querschnitt durch die Cilie (*Sc*) und die Wandrippen (*Wr*), die hier zu einem unregelmäßigen Zylinder verschmolzen sind. In den Wandrippen sind Mikrotubuli zu erkennen (Pfeile). Imago. Vergr. 28500 ×. b Querschnitt durch die Stifftkopfbasis. Die Wandrippen (*Wr*) verlaufen — umgeben von Zipfeln der Stifftzelle (*Stz*) — in Einbuchtungen des Stifftkopfes (*Sk*). An Hemidesmosomen zwischen Stifft- und Kappenzellen (*K*) inserieren Mikrotubuli (*Mt* und Pfeil). 5. Larvenstadium. Vergr. 24150 ×. c Anheftungsstelle (*A*) an der lateralen Beinwand. In den zwischengeschalteten Epidermiszellen (*Ep*) sind dichte Bündel von Mikrotubuli (*Mt*). 6. Larvenstadium. Vergr. 3570 ×

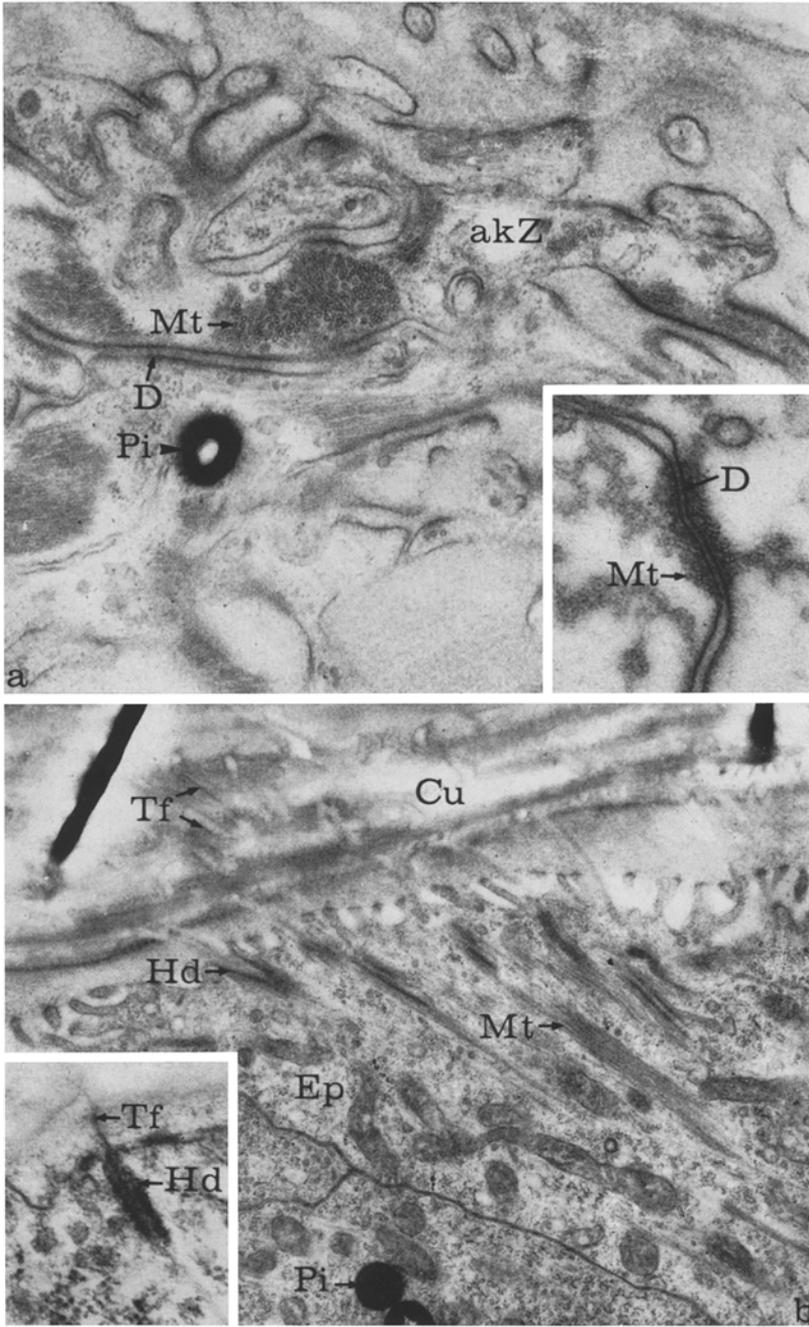


Abb. 12a u. b

enthalten die Zellen außer einem kugeligen Kern nur wenige Mitochondrien, viel agranuläres endoplasmatisches Reticulum und Mikrotubuli. Bei vollkommen ausgewachsenen und geschlechtsreifen Tieren enthalten die Zellen außer dem Kern nur noch Reste von Zellorganellen. Die Verfaltungen zwischen den einzelnen Zellen sind fast verschwunden.

Die Membranen sind durch zahlreiche Desmosomen (Maculae adhaerentes) verbunden (Abb. 12a u. 12a Inset, D). In Verbindung mit diesen beobachtet man oft Mikrotubuli. Ich vermute, daß die Mikrotubuli, die rund um den Stiftkopf gruppiert sind, zu den Desmosomen ziehen und daß dadurch eine Verankerung erfolgt.

Im Bereich der Anheftungsstelle sind die Mikrotubuli wesentlich zahlreicher. Sie ziehen in dichten Bündeln jeweils durch die akzessorischen Zellen und die Epidermiszellen (Abb. 11c, Mt). Dort finden sie an Hemidesmosomen ihre Anheftungsstelle (Abb. 12b, Hd, Mt). Diese Hemidesmosomen bilden eine Hülle für Tonofibrillen, die in die Cuticula bis zur Epicuticula ziehen (Abb. 12b u. 12b Inset, Tf). Die Hemidesmosomen entstehen durch Einstülpungen der Epidermismembran, an deren Innenseite elektronendichtes Material angelagert ist (Abb. 12b, Hd).

Innerhalb jedes Scolopidiums kommen weitere Desmosomen vor. In Übereinstimmung mit dem Thurmschen Schema (1970) finden sich septierte Desmosomen zwischen der Stiftzelle und dem Dendriten, zwischen der proximalen Hüllzelle und der Stiftzelle sowie innerhalb der Querwände dieser 2 Zellen. In den Verfaltungen zwischen Stift- und Kappenzellen sind sie ebenfalls anzutreffen. Ob sie jedoch hier und zwischen dem Dendriten und der Stiftzelle den Sinnesfortsatz in geschlossenen Bändern umgeben, muß noch offen bleiben; ich konnte die Desmosomen bis jetzt immer nur in einzelnen kleineren Arealen beobachten. Auffallend sind auch Hemidesmosomen vom Macula adhaerens-Typ zwischen Stiftzelle und Dendrit, die den Wandrippen in ihrem basalen Abschnitt gegenüber liegen (Abb. 8b und 9a, D).

c) *Trachealkörperchen*. Dieses blasenförmige Körperchen wird durch ein unregelmäßiges, verschieden dickes Epithel begrenzt (Abb. 13a, ETK). Die Zellen enthalten oft Anhäufungen von Fibrillen, deren Verlaufsrichtung zur Mitte des Körperchens gerichtet ist. Sie finden sich überall

Abb. 12. a Ausschnitt aus den akzessorischen Zellen (*akZ*) im Bereich der Anheftungsstelle. Die Mikrotubuli (*Mt*) verlaufen hier in ansehnlichen Bündeln. 6. Larvenstadium. Vergr. 39900 ×. Inset: Desmosom (*D*) zwischen akzessorischen Zellen. Die Mikrotubuli (*Mt*) finden hier ihre Anheftung. 10. Larvenstadium. Vergr. 41600 ×. b Ausschnitt aus der Anheftungsstelle. Mikrotubuli (*Mt*) enden an Hemidesmosomen (*Hd*), von denen Tonofibrillen (*Tf*) in die Cuticula (*Cu*) ziehen. Imago. Vergr. 47500 ×. Inset: Hemidesmosom (*Hd*) mit Tonofibrille (*Tf*). 4. Larvenstadium. Vergr. 56500 ×

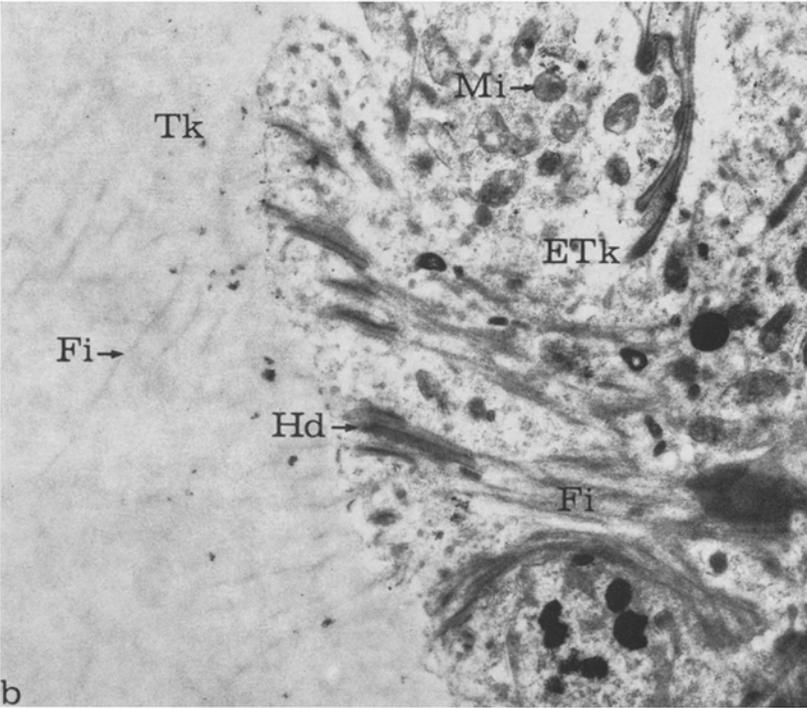
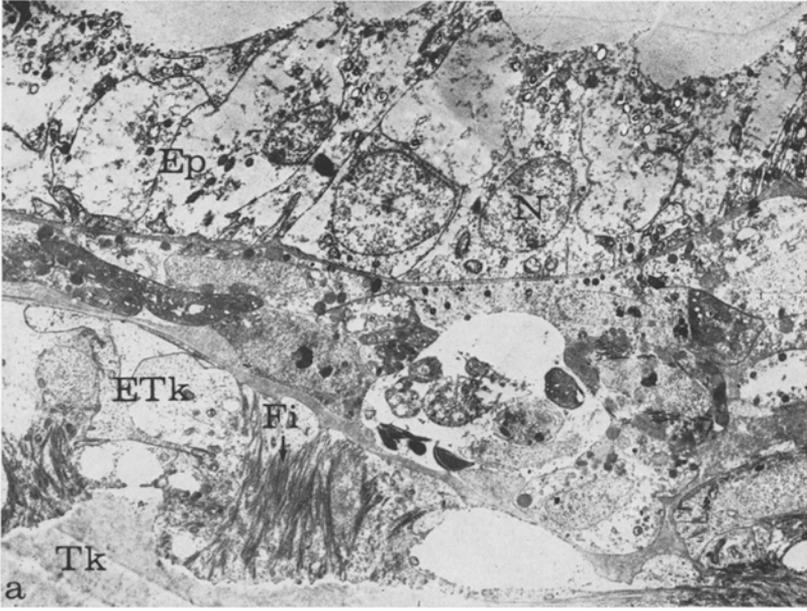


Abb. 13a u. b

in dem Körperchen verstreut (Abb. 13a, Fi). Auch sie sind an Hemi-desmosomen angeheftet (Abb. 13b, Hd, Fi). Darüber hinaus beobachtet man außer einem Zellkern und wenigen Mitochondrien keine Zellorganellen. Der Inhalt des Körperchens gleicht nicht ganz der Körperflüssigkeit. Die Elektronendichte ist ungefähr gleich, aber die Masse im Trachealkörperchen ist weniger körnig, sondern eher flockig und gelegentlich von Fibrillen durchzogen (Abb. 13b, Fi).

## D. Diskussion

### I. Morphologie

Die von Schwabe (1906) veröffentlichte Monographie über Tympanalorgane von Feld- und Laubheuschrecken sowie Grillen ist nicht zu Unrecht von späteren Autoren immer wieder zitiert worden. Der exakten Beschreibung der Beinmorphologie und der Anordnung der Sensillen des Tympanalorgans bei *Acheta domesticus* (L.) (= *Gryllus domesticus*) ist nichts Wesentliches hinzuzufügen; ich beobachtete den gleichen Bau.

Um so erstaunlicher ist es, daß in der 1972 erschienenen licht- und elektronenmikroskopischen Arbeit von Friedman so manches unklar bleibt. Friedman beschreibt in der Vordertibia von *Gryllus assimilis* 3 Sinnesorgane: ein Subgenualorgan, ein Zwischenorgan — beides Scolopalorgane — und ein Tympanalorgan, das keine Scolopidien hat. Bei dem Zwischenorgan (intermediate organ) handelt es sich um das sonst als Tympanalorgan bezeichnete Organ. Das Tympanalorgan Friedmans ist das Suspensorium zwischen vorderer Trachee und vorderem Tympanum. Es wurde bis jetzt nie als Sinnesorgan angesprochen, und auch ich konnte bei meinen Untersuchungen bei *Gryllus bimaculatus* keine Anzeichen für eine Innervierung dieses Epithels finden. Die Frage nach einem Zwischenorgan — wie es bei den Tettigoniidae vorkommt — beschäftigte auch Schwabe (1906). Er vermutete, daß dieses Organ möglicherweise den proximalen Stiften des Tympanalorgans der Grillen homolog sei, denn sie unterscheiden sich ja in ihrer Verlaufsrichtung von den übrigen Scolopidien.

Die Bilder vom Tympanalorgan von *Gryllus assimilis* ähneln den Bildern, die ich von *Gryllus bimaculatus* gemacht habe, so sehr, daß anzunehmen ist, daß beide Organe gleich gebaut sind. Die abweichenden Angaben, unter anderem über die Innervierung und die Anzahl der Sinneszellen und Scolopidien, müßten noch einmal überprüft werden.

Abb. 13. a Ausschnitt aus dem Trachealkörperchen (*Tk*). Sein Epithel (*ETk*) schmiegt sich dicht an die Epidermis (*Ep*), die sich beim Fixieren von der Cuticula gelöst hat. Imago. Vergr. 3570 ×. b Epithel (*ETk*) des Trachealkörperchens (*Tk*) mit Fibrillen (*Fi*). Der Inhalt des Körperchens ist ebenfalls von Fibrillen (*Fi*) durchzogen. Imago. Vergr. 15000 ×

Ein Vergleich mit der Friedmanschen Beschreibung der Ultrastruktur ergibt, daß die Scolopidien der beiden Grillenarten im wesentlichen gleich gebaut sind. Auch das von Gray (1960) am Tympanalorgan von *Locusta migratoria* beschriebene Scolopidium ist ähnlich gebaut. In der Friedmanschen Beschreibung fehlt allerdings eine Erwähnung der Dendritenerweiterung. Ich vermute, daß Friedman bei seinen Untersuchungen keinen vollständigen Längsschnitt zur Verfügung hatte, zumal die Proportionen in seiner Zeichnung nicht stimmen. So ist im Vergleich zu den beiden anderen Darstellungen z.B. der Abschnitt, in dem der Wurzelfaden einen Zylinder bildet, viel zu lang, der ciliare Abschnitt dagegen viel zu kurz gezeichnet. Auch umfassen die Wandrippen den Sinnesfortsatz nur in seinem apikalen Bereich ein kurzes Stück.

Gleich ist das Auftreten von Neurotubuli im proximalen Bereich des Sinnesfortsatzes. Sie enden unterhalb der Dendritenerweiterung. Unwahrscheinlich erscheint es mir, daß sie sich zusammenlegen und damit die Wurzelfäden bilden, wie dies Friedman vermutete; denn die Neurotubuli dürften aus einem anderen Material bestehen als die Wurzelfibrillen; zum mindesten fehlen ihnen die für die letzteren so charakteristischen Querstreifen.

Unterschiedliche Beschreibungen gibt es über den basalen Cilienbereich und die Basalkörper. Gray bezeichnet den proximalen Basalkörper als root apparatus; den distalen beschreibt er als ein Rohr, das die Cilienbasis bildet und als Insertion für die fingerförmigen Fortsätze einerseits und die Doppeltubuli andererseits dient. Friedman erwähnt nur einen Basalkörper; ein Aufspalten des Wurzelfadens in 9 Fortsätze hat er nicht gesehen. Auch Ghiradella (1971) hat in ihrer Untersuchung über das Tympanalorgan bei der Noctuide *Feltia subgothica* H. nur einen Basalkörper mit Sicherheit beobachtet.

Die von Gray (1960) und Young (1971) beschriebenen Querverbindungen vom proximalen Basalkörper zu den fingerförmigen Fortsätzen des Wurzelfadens (als spokes bzw. flanges bezeichnet) sind bei *Gryllus bimaculatus* nicht vorhanden. Doch findet man am distalen Basalkörper ähnliche Bildungen, die zu einem äußeren Ring aus elektronendichtem Material verlaufen; sie sind in dieser Form für ein Scolopidium nur von Young (radiating spokes) beschrieben worden. Ähnliche Bildungen wurden jedoch schon in Kinocilien des inneren Ohrs und der Seitenlinienorgane bei Vertebraten (Flock u. Duvall, 1965, spokes), bei Ciliaten (Tucker, 1971, rosette), bei Flagellaten (Gibbons u. Grimstone, 1960, transitional fibers) oder an cilientragenden Zellen der Chorioidea beim Hühnerembryo (Doolin u. Birge, 1966, transitional fibers) beobachtet. Young beschrieb außerdem in der Basis der Cilie radiale Filamente, die von den Mikrotubuli zur Cilienmembran verlaufen. Auch diese Bildungen wurden bei *Gryllus bimaculatus* nicht gesehen.

Die Cilie ähnelt dem von Gray für *Locusta migratoria* beschriebenen Typ weitgehend. Während hier die elektronendichte Struktur in der Ciliendilatation aus langgestreckten und gewundenen Fibrillen besteht, ist es bei *Gryllus bimaculatus* eine einheitliche ovale Struktur. Friedman erwähnt keine Ciliendilatation, obwohl sie auf seiner Abb. 22, Tafel 17, deutlich zu erkennen ist.

Auch in der Anordnung der Hüllzellen ähneln sich die Scolopidien von *Locusta migratoria*, *Gryllus assimilis* und *Gryllus bimaculatus*. Während jedoch Gray schreibt, daß sowohl die Gliazelle (Schwann-cell) als auch die proximale Hüllzelle (fibrous sheath-cell) mehrere Sinneszellen bzw. Dendriten umschließt, kommen jedem Scolopidium im Tympanalorgan von *Gryllus bimaculatus* eine oder zwei Gliazellen und eine proximale Hüllzelle zu. Gray und Friedman beobachteten weiterhin in der proximalen Hüllzelle fibrilläres Material und extrazellulär — aber in Verbindung mit der proximalen Hüllzelle — Kollagenfasern. Beides wurde bei *Gryllus bimaculatus* nicht gefunden. Es fehlen hier ebenfalls die von Friedman beschriebenen „cylinder-like elements“. Sie scheinen mir keine speziell zum Scolopalorgan gehörenden Organellen zu sein, da sie an ganz verschiedenen Stellen intra- oder extrazellulär vorkommen.

Auch in der Deutung der Hüllzellen 2 und 3 gibt es Unterschiede zu der Friedmanschen Arbeit. Die doppelte Benennung der Zellen rührt daher, daß doppelt so viele Zellen vorhanden sind wie Scolopidien. Nur die Kappenzellen haben Kontakt mit den Stiften; die akzessorischen Zellen stellen dagegen die Verbindung zwischen ihnen und der Cuticula her. Friedman unterteilte zwar nicht in 2 verschiedene Hüllzellen, doch beobachtete er in dem von ihm als „interstitial cells“ bezeichneten kegelförmigen Zellhaufen im Zentrum Zellen, die elektronendichteres Cytoplasma und mehr Mikrotubuli aufweisen und daher dunkler erscheinen als diejenigen Zellen, die diesen Teil umgeben. Einen solchen Unterschied zwischen dunklen und hellen Zellen gibt es bei *Gryllus bimaculatus* nicht. Es sind ohnedies weniger Mikrotubuli vorhanden als in anderen Scolopalorganen (z. B. Schmidt, 1969: Johnstonsches Organ und Zentralorgan bei *Chrysopa*; Young, 1971: Chordotonalorgan bei *Periplaneta*; Corbière-Tichané, 1971: Chordotonalorgan bei der Larve von *Speophyes* und besonders Ghiradella, 1971: Tympanalorgan von *Feltia*). Man beobachtet sie in geringer Zahl rund um die Stiftköpfe und an den Desmosomen zwischen den Kappenzellen und akzessorischen Zellen. Erst im Bereich der Anheftungsstelle treten sie in ansehnlichen Bündeln auf.

Das Tympanalorgan ist über den Kegel von Kappen- und akzessorischen Zellen an der lateralen Wand des Beines angeheftet. Wie aus der Feinstruktur geschlossen werden kann, ist die Anheftung besonders fest. Sie erfolgt über die erwähnten Mikrotubulibündel, die an Hemidesmo-

somen der äußeren Epidermismembran ihre Anheftung finden. Außerdem verankern Tonofibrillen ebendiese Epidermismembran, indem sie durch die Cuticula bis zur Epicuticula verlaufen. Tonofibrillen sind extrazelluläre, fibrilläre Gebilde, die von der Epidermiszelle ausgeschieden werden (Seifert, 1970). Die gleiche Art der Verankerung wurde von Schmidt (1972) beschrieben: Anheftung der Kappenzellen bei Ephemeropterenscolopidien; ebenso finden sich gleiche Beschreibungen über die Muskelanheftung am Integument bei Auber (1963), Lai-Fook (1967), Caveney (1969), Talbot *et al.* (1972). Bassot u. Martoja (1966) beschrieben die Anheftung von Mikrotubuli im Ductus ejaculatorius bei Orthopteren und Moulins (1968) ähnliche Bildungen innerhalb der Epidermis.

### II. Funktion

Die Tympanalorgane der Grillen sind wahrscheinlich Schalldruckempfänger. Durch die Schallwellen werden die Trommelfelle in Schwingungen versetzt. Vom morphologischen Bau gesehen scheint das große Tympanum dafür sehr geeignet, da in seinem Bereich die Cuticula dünn und nahtlos mit der Cuticula der anliegenden Trachee verbunden ist; die nach der Imaginalhäutung anfangs vorhandene Epidermisschicht zieht sich später zurück. Die Schwingungen des Trommelfelles übertragen sich auf die Luft der Tracheen. Da beide Tracheen im Bereich des Tympanalorgans durch eine Öffnung miteinander verbunden sind, setzen sich die Schwingungen leicht zur kleinen Trachee fort. Da nun auch beide Tracheen verdickte Cuticulawände nach der Seite des Muskelkanals haben und sich die Tympanalleisten dicht an diese Wände anlagern, muß angenommen werden, daß ihre Wandteile zum Blutkanal hin bevorzugt von den Schwingungen der Luft in Mitleidenschaft gezogen werden. Unterstützt wird dieser Vorgang dadurch, daß die kleine Trachee proximal und distal vom Organ weitgehend verschlossen ist. Durch Schwingungen der lateralen Wand der kleinen Trachee werden die Scolopidien durch Zug gereizt.

Der adäquate Reiz ist eine Zugspannungsänderung, die in der Längsrichtung der Nervenendigung erfolgen muß (Bässler, 1965; Young, 1971). Diese Zugspannungsänderung wird durch die Cilie wahrgenommen, die zwischen dem apikalen Ende des Sinnesfortsatzes und dem Stiftpkopf ausgespannt ist. Der Ort der Reizperzeption ist wahrscheinlich die Ciliendilatation (Howse, 1968); doch sind die Vorgänge, die zur Entstehung eines Impulses führen, noch nicht ganz geklärt.

### Abkürzungen

A	Anheftungsstelle	Ax	Axon
äK	äußere Kante der kleinen Trachee	Bk	Blutkanal
akZ	akzessorische Zelle	Bz	Blutzelle

Cd	Ciliendilatation	Pi	Pigment
Cu	Cuticula	pBa	proximaler Basalkörper
D	Desmosom	pHz	proximale Hüllzelle
dBa	distaler Basalkörper	prA	proximaler Abschnitt
De	Dendritenerweiterung	S	Suspensorium
Dm	Deckmembran	Sc	Sinnescilium
Ep	Epidermis	Se	Sehne
ER	endoplasmatisches Reticulum	Sf	Sinnesfortsatz
ETk	Epithel des Trachealkörperchens	Si	Stift
Ex	Extrazellularraum	Sk	Stiftkopf
F	Fettgewebe	Sn	Subgenualnerv
Fe	Femur	So	Subgenualorgan
Fi	Fibrillen	Stz	Stiftzelle
fiF	fingerförmige Fortsätze	Sz	Sinneszelle
G	Gliazelle	Tan	Tarsalnerv
Go	Golgi-Komplex	Tf	Tonofibrille
Hd	Hemidesmosom	Ti	Tibia
hSn	hinterer Ast des Subgenualnervs	Tin	Tibialnerv
hT	hinteres Tympanum	Tk	Trachealkörperchen
hTl	hintere Tympanalleiste	Tn	Tympanalnerv
hTr	hintere Trachee	To	Tympanalorgan
iN	integumentaler Nerv	Tsn	Subgenualast des Tympanalnervs
K	Kappenzelle	V	Vakuole
M	Mündung der kleinen Trachee	vSn	vorderer Ast des Subgenualnervs
Mi	Mitochondrium	vT	vorderes Tympanum
Mk	Muskelkanal	vTl	vordere Tympanalleiste
Mt	Mikrotubulus	vTr	vordere Trachee
Mu	Muskel	W	Wurzelfaden
N	Nucleus	Wr	Wandrippe
Nt	Neurotubulus	Wu	Wulst

### Literatur

- Auber, J.: Ultrastructure de la jonction myo-épidermique chez les Diptères. *J. Microscopie* **2**, 325—336 (1963)
- Bässler, U.: Proprioceptoren am Subcoxal- und Femur-Tibia-Gelenk der Stabheuschrecke *Carausius morosus* und ihre Rolle bei der Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung. *Kybernetik* **2**, 168—193 (1965)
- Bassot, J.-M., Martoja, R.: Données histologiques et ultrastructurales sur les microtubules cytoplasmiques du canal éjaculateur des Insectes Orthoptères. *Z. Zellforsch.* **74**, 145—181 (1966)
- Caveney, S.: Muscle attachment related to cuticle architecture in Apterygota. *J. Cell Sci.* **4**, 541—559 (1969)
- Chu-Wang, I.-W., Axtell, R. C.: Fine structure of the terminal organ of the house fly larva, *Musca domestica* L. *Z. Zellforsch.* **127**, 287—305 (1972)
- Corbière-Tichané, G.: Ultrastructure des organes chordotonaux des pièces céphaliques chez la larve du *Speophyes lucidulus* Delar. (Coléoptère Cavernicole de la sous-famille des Bathysciinae). *Z. Zellforsch.* **117**, 275—302 (1971).
- Doolin, P. F., Birge, W. J.: Ultrastructural organization of cilia and basal bodies of the epithelium of the choroid plexus in the chick embryo. *J. Cell Biol.* **29**, 333—345 (1966)

- Eggers, F.: Die stiftführenden Sinnesorgane. Zool. Bausteine **2** (1928)
- Fawcett, D.: Cilia and flagella. In: The cell. Biochemistry, physiology, morphology, Vol. 2, J. Brachet, A. E. Mirsky, Eds., p. 217—297, 1. Aufl. New York-London: Academic Press 1961
- Flock, Å. M. B., Duvall, A. J.: The ultrastructure of the kinocilium of the sensory cells in the inner ear and lateral line organs. J. Cell Biol. **25**, 1—8 (1965)
- Friedman, M. H.: A light and electron microscopic study of sensory organs and associated structures in the foreleg tibia of the cricket, *Gryllus assimilis*. J. Morph. **138**, 263—328 (1972)
- Friedman, M. H.: An electron microscopic study of the tympanal organ and associated structures in the foreleg tibia of the cricket, *Gryllus assimilis*. J. Morph. **138**, 329—348 (1972)
- Friedrich, H.: Vergleichende Untersuchungen über die tibialen Scolopalorgane einiger Orthopteren. Z. wiss. Zool. **134**, 84—148 (1929)
- Ghiradella, H.: Fine structure of the noctuid moth ear. 1. The transducer area and connections to the tympanic membrane in *Feltia subgothica* Haworth. J. Morph. **134**, 21—46 (1971)
- Gibbons, I. R., Grimstone, A. V.: On flagellar structure in certain flagellates. J. biophys. biochem. Cytol. **7**, 697—716 (1960)
- Graber, V.: Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. 1. Morphologischer Teil. Arch. mikr. Anat. **20**, 506—640 (1882)
- Gray, E. G.: The fine structure of the insect ear. Phil. Trans. roy. Soc. B **243**, 75—94 (1960)
- Gray, E. G., Pumphrey, R. J.: Ultrastructure of the insect ear. Nature (Lond.) **181**, 618 (1958)
- Herbig, C.: Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von *Gryllus domesticus*. Arch. mikr. Anat. **61**, 697—729 (1902)
- Howse, P. E.: The fine structure and functional organization of chordotonal organs. Symp. zool. Soc. Lond. **23**, 167—198 (1968)
- Howse, P. E., Claridge, M. F.: The fine structure of Johnston's organ of the leaf-hopper, *Oncopsis flavicollis*. J. Insect Physiol. **16**, 1665—1675 (1970)
- Kröning, F.: Hörorgane und Gehörsinn bei Insekten. Naturwissenschaften **18**, 380 (1930)
- Lai-Fook, J.: The structure of developing muscle insertions in insects. J. Morph. **123**, 503—528 (1967)
- Leydig, F.: Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Arch. f. Anat. u. Phys. 265—314 (1860)
- Locke, M., Krishnan, N.: Hot alcoholic phosphotungstic acid and uranyl acetate as routine stains for thick and thin sections. J. Cell Biol. **50**, 550—556 (1971)
- Miller, L. A.: Structure of the green lacewing tympanal organ (*Chrysopa carnea*, Neuroptera). J. Morph. **131**, 359—382 (1970)
- Moulins, M.: Étude ultrastructurale d'une formation de soutien épidermo-conjonctive inédite chez les Insectes. Z. Zellforsch. **91**, 112—134 (1968)
- Schmidt, K.: Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege *Chrysopa* Leach (Chrysopidae, Planipennia). Z. Zellforsch. **99**, 357—388 (1969)
- Schmidt, K.: Vergleichend morphologische Untersuchungen am Johnstonschen Organ der Insekten. Habilitationsschrift der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Johannes Gutenberg-Universität, Mainz (1972)
- Schumacher, J.: Die Hörorgane unserer Heuschrecken und Grillen. Mikrokosmos **30** (1936/37)

- Schwabe, J.: Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. *Zoologica* **50**, 1—154 (1906)
- Seifert, G.: *Entomologisches Praktikum*, 1. Aufl. Stuttgart: Thieme 1970
- Siebold, T. v.: Über das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. *Wiegmanns Arch. Naturgesch.* **10**, 52—81 (1844)
- Talbot, P., Clark, W. H., Lawrence, A. L.: Ultrastructural observations of the muscle insertion and modified branchiostegite epidermis in the larval brown shrimp, *Penaeus aztecus*. *Tissue & Cell* **4**, 613—628 (1972)
- Thurm, U.: Untersuchungen zur funktionellen Organisation sensorischer Zellverbände. *Verh. dtsh. zool. Ges.* **64**, 79—88 (1970)
- Tucker, J. B.: Development and deployment of cilia, basal bodies, and other microtubular organelles in the cortex of the ciliate *Nassula*. *J. Cell Sci.* **9**, 539—567 (1971)
- Uga, S., Kuwabara, M.: On the fine structure of the chordotonal sensillum in antenna of *Drosophila melanogaster*. *J. Electron Micr.* **14**, 173—181 (1965)
- Young, D.: The structure and function of a connective chordotonal organ in the cockroach leg. *Phil. Trans. roy. Soc. B* **256**, 401—426 (1970)
- Zhantiev, R. D.: The ultrastructure of mechanoreceptor sensilla in insects (in Russian). *Žurnal obščej biologii* **30**, 224—231 (1969)

Dr. Karin Michel  
Zoologisches Institut der Universität  
D-5300 Bonn  
Poppelsdorfer Schloß  
Bundesrepublik Deutschland