

# Die keulenförmigen Sensillen auf den Cerci der Grille *Gryllus bimaculatus* als Schwererezeptoren

Hans-Joachim Bischof \* \*\*

Zoologisches Institut der Technischen Universität Carolo-Wilhelmina in Braunschweig,  
Braunschweig, Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 4. November 1974

## Club-shaped Hairs in the Cerci of the Cricket *Gryllus bimaculatus* Acting as Gravity Receptors

*Summary.* 1. The club-shaped hairs are innervated by one sensory cell with phasic-tonic properties. The largest changes of spike frequency are produced by deflection of the hairs along their preferential plane. The smallest deflection that will induce changes of the spike frequency is  $0.1^\circ$ . The height of the phasic response is correlated to the rising time of the stimulus. Sinusoidal stimuli up to 300 Hz cause stimulus-synchronized spike trains.

2. Spikes of the campaniform sensilla lying at the base of the club-shaped hairs were recorded simultaneously with the spikes of the hairs. The excitation pattern of the campaniform sensilla is phasic. They are excited only by moving the cup of the club-shaped hairs, not by deflecting the hairs alone.

3. The cricket may determine its position in relation to the gravity field by means of the club-shaped hairs. This can be demonstrated indirectly by measuring the deflexion of the hairs in the gravity field and registration of the electro-physiological characteristics of the receptor. Direct evidence is obtained by recording the nerve spikes while turning the cricket in the gravity field.

*Zusammenfassung.* 1. Die Sinneskeulen sind durch eine Sinneszelle innerviert, die phasisch-tonische Reizantworten zeigt. Die größten Änderungen der Impulsfrequenzen entstehen bei Ablenkung der Keulen in ihrer mechanischen Vorzugsebene. Die kleinste Auslenkung, die noch Impulsfrequenzänderungen hervorruft, beträgt  $0,1^\circ$ . Die Anstiegssteilheit des Reizes verändert die Höhe der phasischen Antwort. Auf Sinusreize antwortet der Rezeptor bis 300 Hz mit reizsynchrone Impulssalven.

2. Gemeinsam mit Impulsen des ableitenden Nerven konnten Impulse der an der Basis der Keulenbecher liegenden campaniformen Sensillen abgeleitet werden. Ihre Erregungsmuster sind phasisch, sie sprechen auf Bewegung des Bechers, nicht aber der Keulen allein an.

3. Keulenförmige Sensillen können prinzipiell die Lage der Grille im Schwerfeld messen. Dies wird indirekt durch die Messung der Ablenkung der Keule im Schwerfeld und die Registrierung der Amplitudenkennlinie, und direkt durch die Ableitung der Nervenimpulse während der Drehung des Tieres im Schwerfeld bewiesen.

## A. Einleitung

An der Basis der Cerci der Grillen liegen cuticuläre Sensillen, deren Insertionsapparat dem der Fadenhaare ähnlich, deren Schaft aber keulen- oder flaschenförmig ausgebildet ist. v. Rath (1888) beschrieb diese Sensillen zuerst bei *Gryllus campestris*, ebenso Berlese (1909) und Sihler (1924). Dieser fand die Keulen

\* Teil einer Dissertation. Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft und durch Forschungsmittel des Landes Niedersachsen gefördert.

\*\* Herrn Dr. R. Nicklaus danke ich für das Thema und seine stete Unterstützung.

außerdem bei *Achaeta domesticus* und *Gryllotalpa vulgaris*. Hsü (1938) beschrieb sie ebenfalls bei *Gryllotalpa*.

Eine ausführliche Beschreibung des Insertionsapparates der Fadenhaare auf den Cerci der Grille und besonders der zum Rezeptor gehörenden Zellen gaben Gnatzy und Schmidt (1971). Roth und Slifer (1973) berichteten von keulenförmigen Sensillen (spheroid sense organs) bei verschiedenen amerikanischen Schabenarten. Nicklaus (1969) vermutete, die Keulen könnten als Schwere-rezeptoren arbeiten. Gestützt wurde diese Vermutung durch Versuche, bei denen die Ablenkung der Keulen durch das Schwerfeld beobachtet wurde.

Bischof (1974) untersuchte die mechanischen Eigenschaften der Rezeptoren und fand, daß die Keulen sich bevorzugt in einer Ebene bewegen und in jeder Raumlage definiert durch die Schwerkraft ausgelenkt werden.

In der folgenden Untersuchung soll neben der Registrierung der Rezeptoreigenschaften geklärt werden, ob der Übertragungsapparat der Keule Ablenkungen durch die Schwerkraft in vom Organismus verwertbare Änderungen der Impulsraten umsetzen kann. Dazu wurde einmal durch Vergleich der Rezeptorkennlinien mit den gemessenen Werten der Auslenkung der Keule im Schwerfeld festgestellt, ob der reizübertragende Apparat bei mechanischer Auslenkung der Keule um entsprechende Beträge vom Organismus verwertbare Informationen hergibt, und zum anderen die Impulsfrequenzänderungen direkt bei Drehung des Tieres im Schwerfeld registriert.

## B. Methodik

Für die elektrophysiologischen Versuche fanden Larven des letzten Larvenstadiums oder frisch gehäutete adulte Tiere Verwendung. Die Grillen wurden aus den Zuchten ein bis zwei Tage vor dem Versuch herausgefangen und bis zum Versuchstag isoliert ohne Futter und Wasser gehalten, da auf diese Weise bessere Arbeitsbedingungen erzielt werden (Guillet und Bernard, 1973).

Die Tiere wurden dekapitiert und nach Entfernung der Flügel und Extremitäten so auf einen Plexiglasblock gebettet, daß das Keulenfeld des rechten Cerus nach oben zeigte. Da alle Keulen sich im Übertragungsverhalten gleichen, wurden alle quantitativen Messungen an der am weitesten distal liegenden Keule des Feldes gemacht. Diese Keule steht auf dem Cercus nahezu senkrecht, ihre Bewegungsebene liegt in Richtung seiner Längsachse (Bischof, 1974).

Die Ableitungen erfolgten mit Wolframelektroden auf zwei Apparaturen: einer elektrophysiologischen Standardapparatur mit schwingungsisoliertem Tisch sowie einem Drehtisch, der es erlaubte, das Präparat mit eingestochenen Elektroden um 2 senkrecht aufeinander stehende Achsen zu drehen (Beschreibung des Drehtisches: Nicklaus, 1969). Auf der Standardapparatur wurden die Keulen durch einen Kleinlautsprecher mit aufgesetzter Nadel, bei Drehung im Schwerfeld durch die in verschiedenen Winkeln zur Keulennachse einfallende Schwerkraft in ihrer Vorzugsebene verschieden weit ausgelenkt.

Die weiche Cuticula und die bewegliche Lagerung der Keulenbecher machen einen Einstich ohne Schädigung des Sensillum sehr schwierig. Antworten des Rezeptors konnten nur bei sehr genauer Placierung der Elektrode abgeleitet werden. Die Impulse erschienen positiv, je nach Lage der Elektrode mono- oder diphasisch. Das bei den meisten Ableitungen nur sehr niedrige Generatorpotential war negativ.

## C. Ergebnisse

### a) Campaniforme Sensillen

Beim Vortreiben der Elektrode erhielt ich vor den Impulsen der Keulen fast immer Registrierungen von einer der am Rand liegenden campaniformen Sensillen (Gnatzy und Schmidt, 1971; Edwards und Palka, 1974).

Bei einigen Versuchen gelang es, von Keulen und campaniformen Sensillen gleichzeitig abzuleiten. Dabei konnte folgendes festgestellt werden: Die campaniformen Sensillen am Fuß der Keulenbecher sind Rezeptoren vom phasischen Typ. Auf Luftströmungen, die die Keule stark ablenken und zu einer starken Erregung des ableitenden Nerven führen, sprechen sie nicht an. Erst bei Bewegung des Insertionsapparates selbst werden Impulse erzeugt. Diese Bewegung des Keulenbeckers ist durch Ablenkung der Keulen mit Luftströmung oder Schwereauslenkung jedoch nicht zu erreichen. Eine Erklärung der Funktion der campaniformen Sensillen muß also davon ausgehen, daß die Keulen, um ein Ansprechen der Kuppeln zu erreichen, mechanisch so stark ausgelenkt werden müssen, daß der Kuppelbecher bewegt wird.

*b) Trapezreize mit kurzer Anstiegszeit und verschiedenen Amplituden*

Das verwendete Reizsystem erlaubte wegen der entstehenden Überschwingungen keine exakten Rechteckreize. Bei Anstiegszeiten von 2 msec waren diese Überschwingungen aber schon so gering, daß sie vernachlässigt werden konnten. Die folgenden Versuche zur Amplitudenabhängigkeit wurden mit Reizen dieser kurzen Anstiegszeit durchgeführt.

Quantitativ nicht ausgewertete Versuche zeigen, daß die Stärke der Erregung der Sinneskeulen (wie die der Fadenhaare auf dem Cercus der Schaben) von der Richtung der Auslenkung abhängt. Maximale Veränderungen der Impulsfrequenzen treten bei Ablenkung der Keulen in ihrer mechanischen Vorzugsebene auf (Nicklaus, 1965, 1967 a, b). Die hier beschriebenen Versuche beschränken sich auf die Auslenkung des Rezeptors in dieser Ebene.

Die keulenförmigen Sensillen gehören zur Gruppe der phasisch-tonischen Rezeptoren (Abb. 1). Bei Abbiegung in eine Richtung der Vorzugsebene steigt die Impulsfrequenz zuerst stark an, erreicht nach dem 3. oder 4. Impuls in weniger als 10 msec bis 1250 Imp/sec und fällt danach in ca. 0,5 sec auf ein Plateau ab, das jeweils vom Grad der Auslenkung der Keule bestimmt wird. Nach Beendigung des Reizes ist eine postexcitatorische Pause zu beobachten, die ebenfalls abhängig von Länge und Amplitude des Reizes variiert; danach steigt die Impulsfrequenz in ebenfalls vom Reiz abhängigen Zeiten wieder auf die vor dem Reiz registrierte Frequenz an.

Beim Einstich an freistehenden Keulen trat ohne Auslenkung mit dem Reizgeber eine Grundfrequenz von mindestens 30 Imp/sec auf. Auch bei den Versuchen zur Veränderung der Impulsfrequenz im Schwerfeld ging die Frequenz niemals auf Null herunter. Die höchste abgeleitete Grundfrequenz betrug 80 Imp/sec. Wird die Keule in die Richtung der Vorzugsebene, in der die Frequenz bei Ablenkung ansteigt, zunehmend stärker abgelenkt, so steigt die Frequenz der phasischen Spitze bis 4° schnell an (Abb. 2, f max), bei größeren Ablenkwinkeln ist keine klare Beziehung zwischen der Größe der Ablenkung und der phasischen Frequenzspitze herzustellen.

Im tonischen Bereich sind die Reiz-Erregungsbeziehungen klarer. Die tonische Frequenz steigt bis 4° Ablenkung stark, bis 10° langsamer, danach kaum mehr an. Ein konstantes Niveau wird innerhalb des untersuchten Zeitraumes nach Reizbeginn nicht erreicht. Der kleinste Ablenkwinkel, der noch eine Änderung der Grundfrequenz hervorruft, beträgt 0,1°.

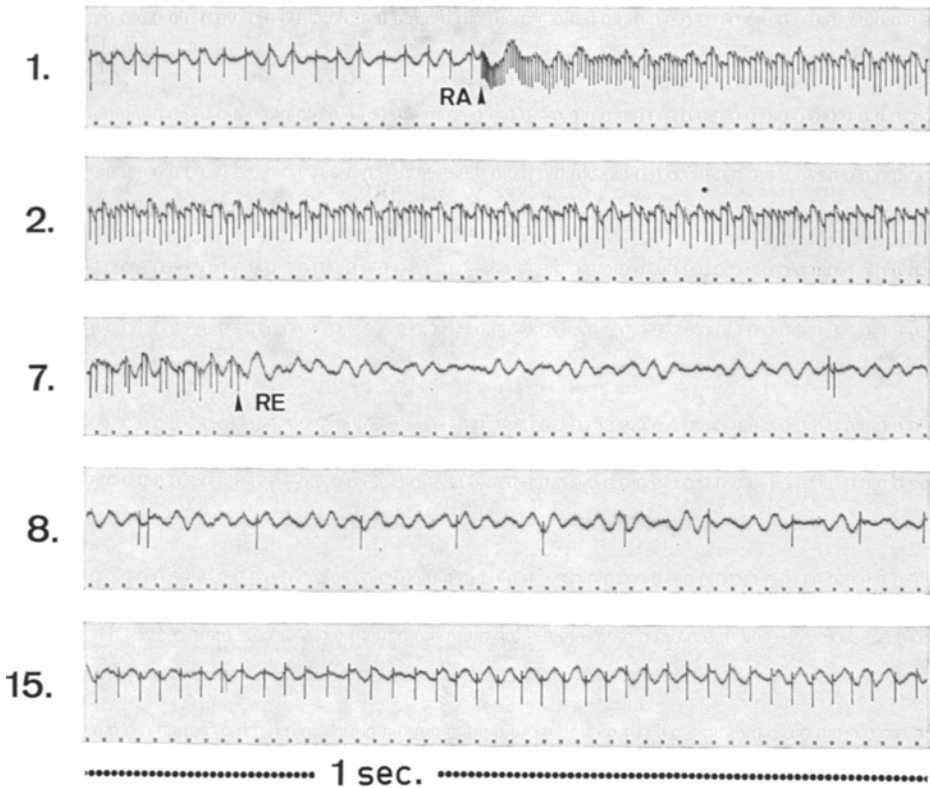


Abb. 1. Originalregistrierung der Rezeptorantwort auf einen Rechteckreiz. Reizamplitude:  $2^\circ$ . Reizanfang (RA) und Reizende durch Pfeile gekennzeichnet. Zahlen vor den einzelnen Zeilen: sec nach Beginn des ersten Streifens. Amplitude der Impulse: ca. 1 mV

Bei Auslenkung der Keule in Gegenrichtung entsteht durch Aussetzen der Impulse eine Pause, die bei zunehmendem Auslenkwinkel länger wird. Ebenfalls abhängig von der Größe des Reizes steigt nach Einsetzen der Impulse die Frequenz in verschiedenen Zeiten auf ein Plateau, das für alle Ablenkungen gleich zu sein scheint und unter dem Ausgangsniveau liegt. Bei einer Auslenkung von  $8,5^\circ$  wird diese Frequenz erst nach 41 sec erreicht (gestrichelte Linie in Abb. 3).

#### c) Einfluß der Anstiegssteilheit auf die Form der Erregung

Bei den folgenden Versuchen betrug die Auslenkung der Keule jeweils  $8^\circ$ , die Anstiegszeit auf das Reizplateau und damit die Steilheit der Anstiegsflanke wurde verändert (Abb. 4). Mit wachsender Anstiegszeit wird die phasische Spitze niedriger, gleichzeitig rückt die Maximalfrequenz zeitlich vom Reizanfang weg. Die Höhe der Maximalfrequenz ändert sich zuerst schnell, dann wesentlich langsamer (Einsatzbild, Abb. 4); ein völliges Verschwinden der phasischen Spitze war bis zu Reizanstiegen von 2 sec nicht zu beobachten. Längere Anstiegszeiten wurden nicht untersucht.

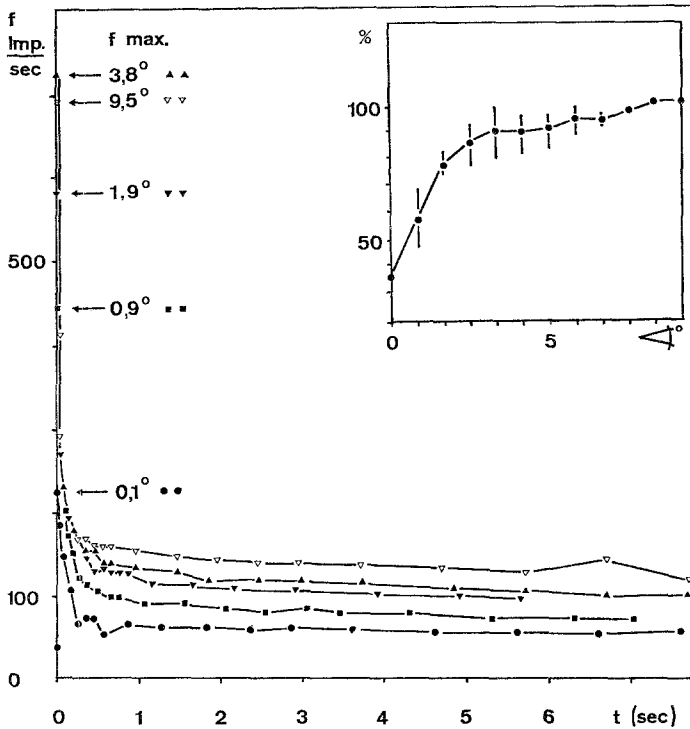


Abb. 2. Rezeptorantwort bei Rechteckreizen in Richtung maximaler Frequenzerhöhung mit verschiedenen Reizamplituden. Die für die einzelnen Registrierungen verwendeten Symbole stehen jeweils in Höhe der bei dieser Ablenkung erreichten phasischen Spitze ( $F_{max}$ ). Einsatz: Tonische Frequenz 4–6 sec nach Reizbeginn in Abhängigkeit von der Größe der Auslenkung in Depolarisationsrichtung. Mittelwerte aus 3 Registrierungen mit Angabe der Extremwerte

In Abb. 5 wird die Impulsfrequenz in Abhängigkeit von der Reizamplitude dargestellt. Die Maximalfrequenz liegt bis auf sehr kurze Reizeiten immer bei der gleichen Auslenkung, nämlich bei ca.  $1^\circ$ . Bei der kürzesten Anstiegszeit (Reg.-Nr. 1, 30 msec) ist offensichtlich der Rezeptor nicht in der Lage, bis zur Auslenkung von einem Grad die Maximalfrequenz zu entwickeln.

Nach Ende des Reizanstiegs fällt die Impulsfrequenz auf das für  $8^\circ$  charakteristische tonische Niveau ab.

#### d) Antworten des Rezeptors auf Sinusreize

Die Sinusreize wurden wie Rechteckreize mit Hilfe des Reizgebers auf die Keule übertragen. Die Reizamplitude blieb dabei stets gleich; im untersuchten Bereich zeigte der benutzte Lautsprecher keine Eigenresonanz.

Die Durchschnittsfrequenz der Impulse in der Zeit vom ersten bis zum letzten Impuls einer Reizschwingung (Abb. 6, 1) steigt während der Erhöhung der Reizfrequenz stetig an. Ab 90 Hz ist ein Plateau erreicht, ab 200 Hz erscheint pro Reiz noch ein Impuls.

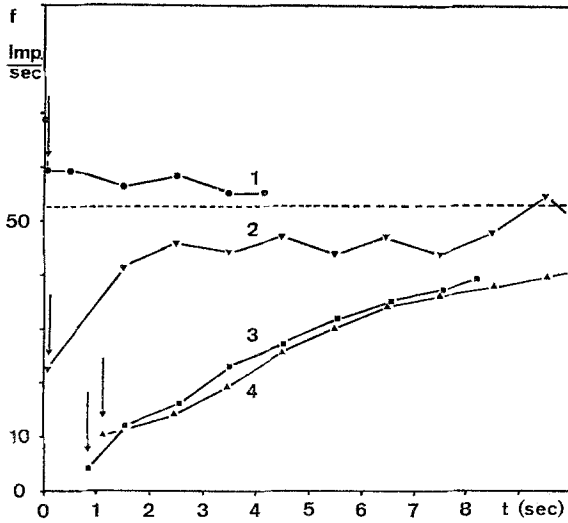


Abb. 3. Impulsfrequenzen bei Rechteckreizen verschiedener Amplitude in Richtung maximaler Frequenzerniedrigung.  $\theta$  = Reizanfang. Gestrichelte Linie: Niveau der Registrierung 40 sec nach Reizbeginn bei Ablenkung von  $8,5^\circ$ . Es wird vermutet, daß sich auch die Impulsfrequenz bei anderen Auslenkungen in Repolarisationsrichtung diesem Wert annähert.  $1 = 0,1^\circ$ ,  $2 = 0,9^\circ$ ,  $3 = 3,8^\circ$ ,  $4 = 8,5^\circ$ . Pfeile: Zeitpunkt des jeweils 1. Impulses nach Reizbeginn

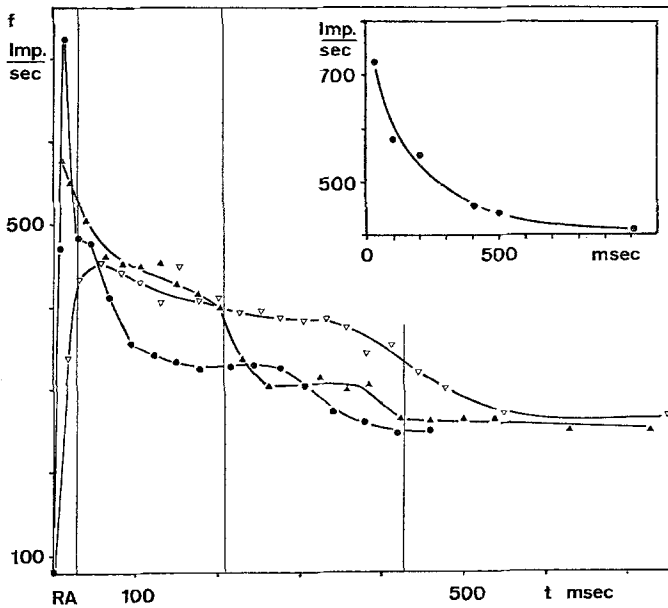


Abb. 4. Trapezreiz mit verschiedenen Anstiegszeiten. RA Reizanfang.  $\bullet$  = 30 msec,  $\blacktriangle$  = 220 msec,  $\blacktriangledown$  = 430 msec Reizanstiegszeit. Auslenkung konstant  $8^\circ$ . Einsatz: Maximalfrequenz bei verschiedenen Anstiegszeiten

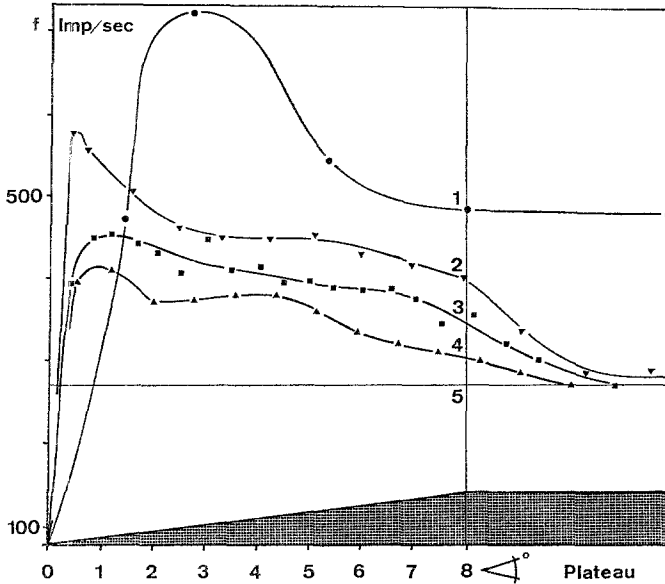


Abb. 5. Impulsfrequenzen bei verschiedenen Reizanstiegszeiten in Abhängigkeit vom Reizniveau. 1 = 30 msec, 2 = 200 msec, 3 = 400 msec, 4 = 1 msec, 5 = gemeinsames tonisches Niveau nach Erreichen des Reizplateaus

Die Durchschnittsfrequenz während der gesamten Reizdauer (Abb. 6, 2) zeigt ein merkwürdiges Verhalten: Bis ca. 20 Hz bleibt sie annähernd gleich, sie beträgt ca. 150 Imp/sec, ab 35 Hz steigt sie sprunghaft um fast 100 Hz an. Diesen Wert behält sie bis 300 Hz, um bei 750 Hz wieder auf das alte Niveau abzusinken. Eine ähnliche Erscheinung beobachtete Nicklaus (pers. Mitt.) bei den Fadenhaaren der Schaben.

*e) Antworten des Rezeptors bei Drehung der Grille im Schwerfeld*

Bei den folgenden Versuchen sollte die Abhängigkeit der Impulsfrequenz von der Auslenkung der Keule im Schwerfeld direkt beobachtet werden. Dazu wurde die Grille mit eingestochenen Elektroden so eingestellt, daß die Drehebene des Tisches mit der Hauptbewegungsebene der untersuchten Keule übereinstimmte. Während der Drehung des Versuchstisches änderte sich, wahrscheinlich durch Verlagerung der Elektroden, das Verhältnis zwischen Impulshöhe und Grundrauschen.

Dadurch wurden die Registrierungen meist schon nach Drehung um 90° nach links und rechts aus der Ausgangsposition heraus unauswertbar. Nur bei zwei Ableitungen gelang es, während des vollen Drehbereiches von 360° auswertbare Impulsantworten abzuleiten. Die Frequenzmuster der Teilstücke stimmen aber in den registrierten Bereichen mit den vollständigen Kurven überein.

Die Auswertung der beiden vollständigen Registrierungen ergab, daß sich die abgeleiteten Impulsfrequenzen während der Drehung deutlich ändern. Der Frequenzunterschied zwischen Maximum und Minimum beträgt einmal 40, ein-

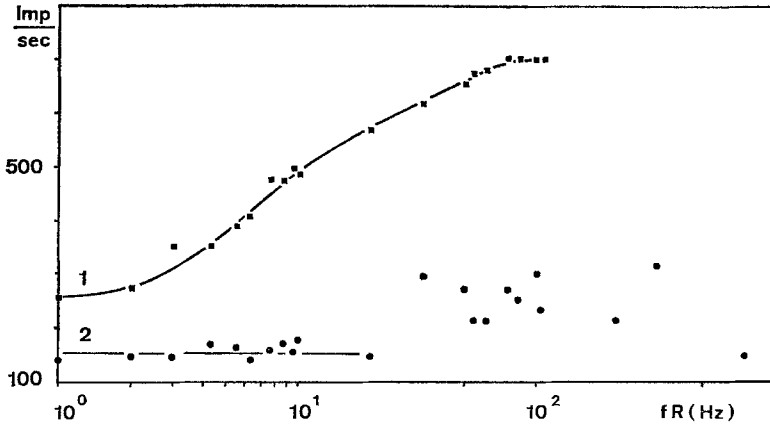


Abb. 6. Sinusreize. Abszisse: Reizfrequenz, Ordinate: Impulsfrequenz. Obere Kurve: Durchschnittsfrequenz je einer auf eine Reizschwingung fallende Impulssalve während der Zeit vom ersten zum letzten Impuls. Untere Kurve: Impulsfrequenz gemittelt über die gesamte Reizdauer

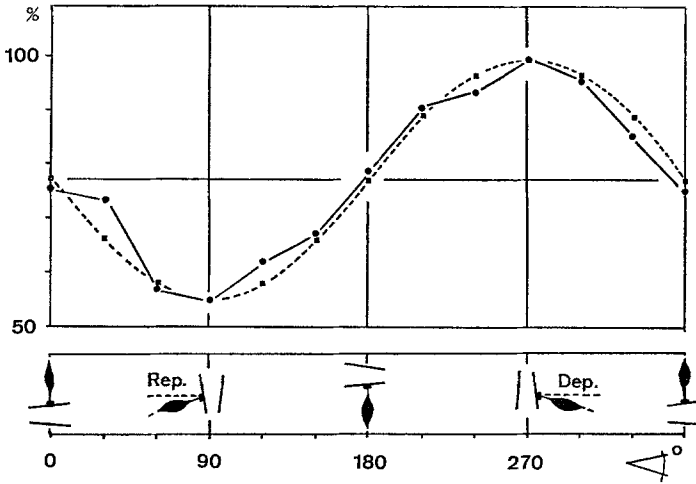


Abb. 7. Frequenzgang des ableitenden Nerven der Keule bei Drehung der Grille im Schwerfeld. Mittelwerte aus den auf die Maximalfrequenz normierten und optimal zur Deckung gebrachten Einzelregistrierungen. Gestrichelte Kurve: Sinusschwingung

mal 20 Impulse/sec. Der Abstand der Extremwerte voneinander beträgt bei beiden Registrierungen 180°, allerdings sind die Kurven in Richtung der Abszisse um ca. 60° gegeneinander verschoben. Diese Verschiebung ist dadurch zu erklären, daß in der Versuchsanordnung die 0°-Stellung des Drehtisches nicht unbedingt mit der „Senkrecht“-Stellung der Keule übereinstimmte; Abweichungen von ±30°, bedingt durch das Aufkleben der Keule auf den Drehtisch und den nicht bei allen Keulen gleichen Neigungswinkel zur Cercusoberfläche, waren die



Regel. Der Unterschied zwischen beiden Messungen ist also durch eine Verschiebung des Maßstabs, nicht durch unterschiedliche Kennlinien der Keulen zu erklären. Deshalb konnten beide Kurven zur Deckung gebracht werden, die Kurvenpunkte wurden auf den höchsten Frequenzwert normiert und die erhaltenen Werte ermittelt (Abb. 7). Es ergibt sich eine Kurve, die mit einer Sinusschwingung gut übereinstimmt. Wie bei den Versuchen zur Amplitudenkennlinie auf der Standardapparatur erfolgte auch bei diesen Messungen Frequenzerhöhung bei Ablenkung der Keule in Richtung auf die Basis des Cercus, Frequenzerniedrigung in Gegenrichtung.

#### D. Diskussion

Die Antwort der keulenförmigen Sensillen auf Rechteckreize gleicht der anderen phasisch-tonischer Rezeptoren. Nach der Amplitudenkennlinie für die tonische Frequenz ist dem Tier prinzipiell eine zentrale Auswertung der Stellung der Keule möglich. Für eine solche Messung ist die kurze Einstellzeit auf das Plateau (ca. 0,5 sec) sinnvoll. Ähnlich kurz ist die Einstellzeit bei den Trichobothrien der Feuerwanzen (Draslar, 1973).

Bis zu welchem Auslenkungsgrad die Impulsfrequenzen noch ausgewertet werden können, kann nicht sicher gesagt werden. Die Frequenzunterschiede, aber auch die Streuungen der einzelnen Werte werden bei größeren Auslenkungen geringer.

Bei Abbiegung zur Seite mit Erniedrigung der Frequenz geben nur kleine Auslenkungen bis  $1^\circ$  noch auswertbare Information. Bei größeren Auslenkungen steigt die Länge der Pause und die Zeit des Anstiegs auf das tonische Niveau so an, daß eine sinnvolle Auswertung nicht mehr möglich erscheint. Das tonische Niveau liegt zwar unter der Ruhfrequenz, ist aber für alle Ablenkungen gleich hoch. Das entspricht weitgehend den von Thurm (1964) bei den Borstenfeldsensillen der Biene gefundenen Verhältnissen.

Die Steilheit des Reizanstiegs ist im phasischen Teil der Rezeptorantwort codiert. Mit zunehmender Anstiegszeit wird die phasische Spitze niedriger (Abb. 4, Einsatz). Die konstante Lage der Spitzenfrequenz bei längeren Anstiegszeiten (Abb. 5) ist auch den Ergebnissen von Barth (1967) bei *Cupiennius salei* (Reizung mit Sinusreizen gleicher Frequenz und verschiedenen Anstiegszeiten) zu entnehmen; eine Deutung dieser Tatsache ist bisher noch nicht möglich. Auf Sinusreize antwortet der Rezeptor bis 300 Hz mit reizsynchronen Impulssalven. Bei Reizung mit höheren Frequenzen ist die Impulsfolge asynchron. Die mittlere Frequenz der Impulssalven (Abb. 6, 1) hat im untersuchten Bereich eine einfache Beziehung zur Reizfrequenz. Dagegen besitzt die mittlere Impulsfrequenz während der gesamten Reizdauer keinen übersichtlichen Zusammenhang: sie bleibt zunächst konstant, steigt dann an auf ein Maximum und sinkt dann wieder auf den zu Anfang erreichten Wert ab (Abb. 6, 2). Es ist daher zu vermuten, daß die Antwort des Rezeptors auf einen einzigen Sinusreiz das vom Tier ausgewertete Kriterium ist; eine Summation über mehrere Impulse ergibt offensichtlich keinen Sinn.

Die bei Drehung der Grille im Raum erhaltene Frequenzkurve (Abb. 8) stimmt sehr gut mit einer Sinusfunktion überein. Dieselbe sinusförmige Ab-

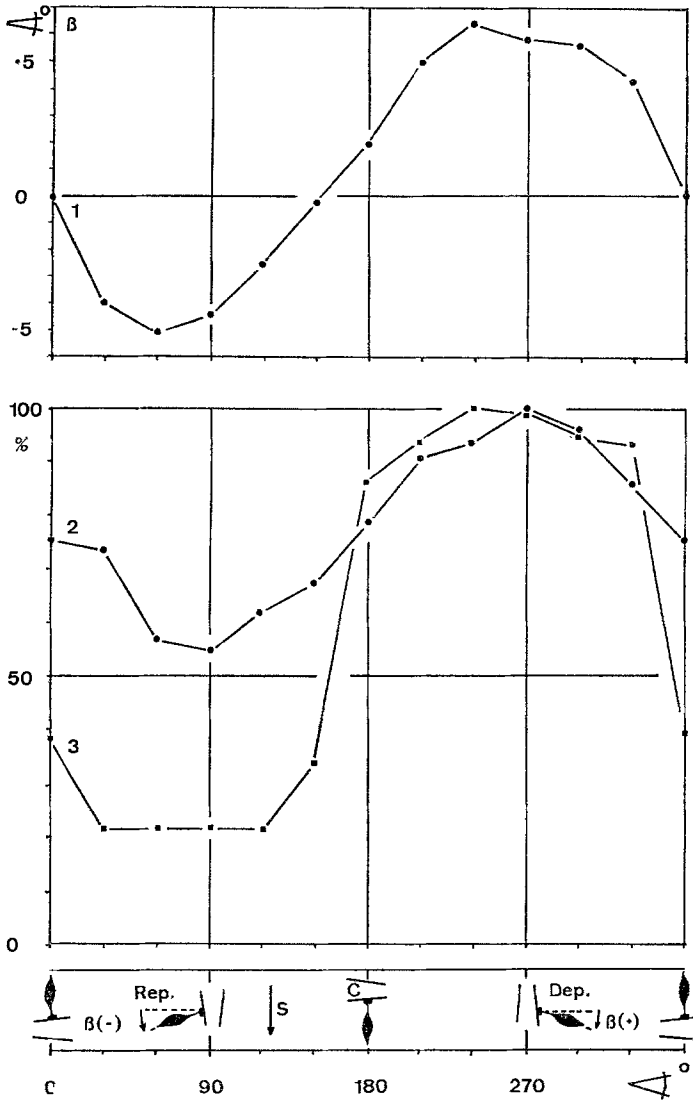


Abb. 8. 1 Ablenkung der Keule im Schwerfeld. Abszisse: Sollwinkel der Keule zur Schwerkraft. Ordinate: Abweichung der Keule vom Sollwert durch die Schwereeinwirkung. Verändert nach Bischof 1974. 2 Abb. 7. 3 Aus Abb. 9/1 und Abb. 2 (Einsatz) sowie Abb. 3 rekonstruierte Impulsfrequenz bei Ablenkung der Keule im Schwerfeld

hängigkeit erhielt ich bei der Messung der Auslenkung der Keule im Schwerfeld (Bischof, 1974, Abb. 8, 1). Auf Grund dieser beiden Abhängigkeiten müßte nun andererseits die Impulsfrequenz linear von der Auslenkung der Keule abhängig sein. Abb. 2 (Einsatz) zeigt, daß diese Abhängigkeit aber nur in einem kleinen

Bereich, nämlich für ca.  $5^\circ$  Auslenkung, besteht. Folglich müssen kompliziertere Beziehungen vorliegen.

Kombiniert man die Ergebnisse der Messung der Ablenkung der Keulen im Schwerfeld (Bischof, 1974 und Abb. 8, 1) mit den bei Abbiegung der Keule mittels eines mechanischen Reizgebers gewonnenen Frequenzwerten, so erhält man Abb. 8, 3. Kurve 8, 2 zeigt noch einmal den Frequenzgang, der bei der direkten Messung ermittelt wurde.

In beiden Kurven stimmen Maxima und Minima in ihrer Lage bezüglich des Abszissenwertes (die Extremwerte liegen jeweils  $180^\circ$  voneinander entfernt), sehr gut überein. Unterschiedlich ist die Differenz zwischen Minimal- und Maximalfrequenz. Während bei der direkten Ableitung das Minimum bei 53% des Maximalwertes liegt, erreicht die indirekt gemessene Kurve ein Minimum von 20%. Der Unterschied zwischen beiden Kurven könnte so gedeutet werden: Bei der direkten Messung auf dem Drehtisch wurde nicht der optimale Ausschlag der Keule erreicht. Gründe dafür sind einmal eine eventuelle Verklemmung des Rezeptors durch die Elektrode, zum anderen die Tatsache, daß die Drehungen mit ziemlicher Sicherheit nicht genau in der Vorzugsebene lagen.

Abb. 8, 3 würde dann den Frequenzgang zeigen, der von der Keule bei optimaler Auslenkung in der Vorzugsebene abgegeben wird. Der Hauptarbeitsbereich der Keule liegt danach im Bereich um die Stellungen „senkrecht hängend“ bzw. „senkrecht stehend“, während sie in waagrechter Lage wesentlich unempfindlicher auf Lageveränderungen des Tieres anspricht.

Mit der vorliegenden Untersuchung ist nachgewiesen, daß die Schwerkraft für die Keulen eine meßbare Größe darstellt. Es bleibt allerdings offen, ob die Schwere der für die Keulen „adaequata“ Reize ist. Außer auf langsame Reize reagiert der Rezeptor, wie die Versuche mit Sinusreizung zeigen, auch auf schnelle periodische Reize, wie sie unter natürlichen Verhältnissen z.B. durch Schall erzeugt werden können. Der Hauptarbeitsbereich der Keulen muß dabei bei niedrigen Frequenzen liegen (Abb. 6). Die Ergebnisse von Pumphrey und Rawdon-Smith (1936), Petrowskaja *et al.* (1972) und Edwards und Palka (1974) lassen daran zweifeln, daß die Cercalhaare als Hörhaare dienen können. Bei hohen Frequenzen wird die für eine Impulsantwort am Cercalnerven benötigte Schallintensität höher, als sie unter natürlichen Bedingungen auftritt. Eine Funktion als Ferntastsinnesorgan, wie Görner und Andrews (1969) sie für die Trichobothrien der Spinnen nachweisen, ist bei der bevorzugten Rezeption niedriger Frequenzen wahrscheinlicher.

Es erscheint also durchaus denkbar, daß von den Keulen ganz verschiedene Reizqualitäten aufgenommen werden können. Ob die Aufnahme und vor allem die Verarbeitung der Signale gleichzeitig erfolgen kann oder ob ein Reiz beim Auftreten eines anderen überdeckt wird, kann nach diesen Versuchen noch nicht gesagt werden. Der für das Tier wirksame Reiz kann nur durch Verhaltensversuche bestimmt werden. Zur Reaktion auf Luftbewegungen oder Schall liegen noch keine Untersuchungen vor. Über die Frage der Schwereorientierung durch die Keulen gibt es erste Versuche (Bischof, 1972). Danach scheinen die Keulen, wenn auch nicht allein, an der Schwererezeption beteiligt zu sein.

## Literatur

- Barth, F. G.: Ein einzelnes Spaltsinnesorgan auf dem Spinnentarsus: Seine Erregung in Abhängigkeit von den Parametern des Luftschallreizes. *Z. vergl. Physiol.* **55**, 407—449 (1967)
- Berlese, A.: *Gli Insetti*. Societa Editrice Libreria Mailand, Vol. I, p. 647 (1909)
- Bischof, H. J.: Untersuchungen zur Funktion der Sinneskeulen auf den Cerci der Insekten. Diplomarbeit Braunschweig 1972
- Bischof, H. J.: Verteilung und Bewegungsweise der keulenförmigen Sensillen von *Gryllus bimaculatus* DEG. *Biol. Zbl.* **93**, 449—457 (1974)
- Draslar, K.: Functional properties of trichobothria in the bug (*Pyrrhocoris apterus* L.). *J. comp. Physiol.* **84**, 175—184 (1973)
- Edwards, J. S., Palka, J.: The cerci and abdominal fibres of the house cricket, *Achaeta domestica*. I. Anatomy and physiology of normal adults. *Proc. roy. Soc. B* **185**, 83—103 (1974)
- Gnatzy, W., Schmidt, K.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus*, Teil I: Faden- und Keulenhaare. *Z. Zellforsch.* **122**, 190—209 (1971)
- Görner, P., Andrews, P.: Trichobothrien, ein Ferntastsinnesorgan bei Webespinnen. *Z. vergl. Physiol.* **64**, 301—317 (1969)
- Guillet, J. C., Bernard, J.: Shape and amplitude of the spikes induced by natural or electrical stimulation in insect receptors. *J. Insect Physiol.* **18**, 2155—2171 (1972)
- Hsü, F.: Étude cytologique et comparée sur les sensilla des Insekten. *Cellule* **47**, 5—60 (1938)
- Nicklaus, R.: Die Erregung einzelner Fadenhaare von *Periplaneta americana* in Abhängigkeit von der Größe und Richtung der Auslenkung. *Z. vergl. Physiol.* **50**, 331—362 (1965)
- Nicklaus, R.: Zur Richtcharakteristik der Fadenhaare von *Periplaneta americana*. *Z. vergl. Physiol.* **54**, 434—437 (1967a)
- Nicklaus, R.: Zur Funktion der keulenförmigen Sensillen auf den Cerci der Grillen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Innsbruck*, 393—398 (1969)
- Nicklaus, R., Lundquist, P. G., Wersäll, J.: Die Übertragung des Reizes auf den distalen Fortsatz der Sinneszellen bei den Fadenhaaren von *Periplaneta americana*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Heidelberg*, 578—584 (1967b)
- Petrowskaja, Y. D., Rozhkova, G. J., Kaplan, V. I., Losev, N. J., Tokareva, V. S.: Analysis of the total reactions of the fibres of the cercal nerve of the house cricket to sound signals. *Biofizika* **17**, 2, 297—302 (1972)
- Pumphrey, R. J., Rawdon-Smith, A. F.: Synchronized action potentials in the cercal nerve of the cockroach (*Periplaneta americana*) in response to auditori stimuli. *J. Physiol. (Lond.)* **87**, 4p (1936)
- Rath, O. v.: Über die Hautsinnesorgane der Insekten. *Z. wiss. Zool.* **46**, 413 (1888)
- Roth, L. M., Slifer, E.: Spheroid sense organs on the cerci of Polyphagid cockroaches (Blattaria, Polyphagidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **2**, 13—24 (1973)
- Sihler, H.: Über die Sinnesorgane an den Cerci der Insekten. *Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ont.* **45**, 519—580 (1924)
- Thurm, U.: Das Rezeptorpotential einzelner mechano-rezeptorischer Zellen von Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **48**, 131—156 (1964)

Hans-Joachim Bischof  
 Lehrstuhl für Verhaltensphysiologie  
 der Universität  
 D-4800 Bielefeld  
 Postfach 8640  
 Bundesrepublik Deutschland