



Entwicklung der motorischen Aktivität des Rezeptakularkomplexes in Weibchen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus*

Robert Sturm

Brunnleitenweg 41, 5061 Elsbethen, Österreich; E-Mail: sturm_bert@hotmail.com

eingereicht: 08.04.2024; akzeptiert: 25.06.2024

Abstract

Development of the motoric activity of the receptacular complex in females of the black field cricket *Teleogryllus commodus* (Insecta, Orthoptera). The motoric activity of the receptacular complex in female crickets pursues the aim of an ordered transport of spermatozoa from the receptaculum seminis to the terminal papilla. In the present contribution it should be investigated, how these motorics change during adulthood of the insects. For this purpose, the window method, according to which the ventral abdomen of the female is equipped with a rectangular opening at the 7th and 8th segment, was applied. The window enabling the visibility of the receptacular complex was finally closed with a transparent film. From a total of 20 females the motoric activity (contractions per minute) was measured over 40 days (premature stage to senescence). Thereby, a preliminary significant increase of the contraction number with respective maximum at day 10 could be observed. With proceeding age the phase of increasing motoric activity is followed by a stage with continuously declining number of contractions.

Keywords: Receptacular complex, spermatozoa, motoric activity, reproduction

Zusammenfassung

Die motorische Aktivität des Rezeptakularkomplexes in Grillenweibchen verfolgt den primären Zweck eines geregelten Transportes der Spermatozoen vom Receptaculum seminis zur terminalen Papille. In der vorliegenden Arbeit soll untersucht werden, wie sich diese Motorik im Laufe des Adultlebens der Insekten verändert. Dafür gelangte die Fenstermethode, bei der das ventrale Abdomen des Weibchens am siebenten und achten Segment mit einer rechteckigen Öffnung versehen wird, zur Anwendung. Dass die Einsehbarkeit des Rezeptakularkomplexes gewährende

Fenster wurde abschließend mit einer durchsichtigen Folie verschlossen. Von insgesamt 20 Weibchen wurde die motorische Aktivität (Kontraktionen pro Minute) über einen Zeitraum von 40 Tagen (frühreifes Stadium bis Seneszenz) erfasst. Dabei konnte eine anfängliche signifikante Zunahme der Kontraktionszahl mit entsprechendem Maximum an Tag 10 beobachtet werden. Der Phase mit steigender motorischer Aktivität folgt mit zunehmendem Alter ein Abschnitt mit kontinuierlich sinkender Kontraktionszahl.

Schlüsselwörter: Rezeptakularkomplex, Spermatozoa, motorische Aktivität, Reproduktion

Einleitung

Bei Weibchen zahlreicher Insekten ist der Reproduktionstrakt durch die Präsenz eines oder mehrerer Receptacula seminis (Spermatheken) gekennzeichnet, welche die vom Männchen im Zuge des Paarungsprozesses empfangenen Spermatozoen speichern und bei der Befruchtung der Eier wieder abgeben (Snodgrass 1937, Klass 2003, Sturm 2005, 2008, 2009). Innerhalb der Gruppe der Langfühlerschrecken (Ensifera) besitzen die weiblichen Tiere lediglich ein einzelnes derartiges Speicherorgan, das mit der Genitalkammer über den Ductus receptaculi in Verbindung steht. Diese tubuläre Struktur findet sowohl bei der Aufnahme als auch der Abgabe von Spermien ihre Nutzung, wobei peristaltische Bewegungen für den Transport der Keimzellen in die eine oder andere Richtung sorgen (Snodgrass 1937, Chapman 1998). Bei Grillenweibchen besitzt das Receptaculum die Gestalt einer Kugel oder eines Ellipsoids mit einem Durchmesser von etwa 1 mm. Der Ductus receptaculi erreicht eine Länge von bis zu 25 mm und einen Durchmesser von 0,1 bis 0,2 mm. Die leitende Struktur verweilt in stark gewundener Form im Abdomen und setzt sich für gewöhnlich aus drei Abschnitten mit unterschiedlicher Histologie und Größe des Lumens zusammen (Abb. 1; Heberdey 1931, Pohlhammer et al. 1975, Dallai & Melis 1967, Matsuda 1976, Essler et al. 1992, Gillott 1998, Sturm 2005, 2008, 2009).

Die dem Transport von Spermatozoen durch den Ductus receptaculi zugrundeliegende Peristaltik wird mehreren Studien zufolge durch eine in dieser tubulären Struktur integrierte Muskelschicht erzeugt, wohingegen die Bewegung einzelner Spermien entlang eines Chemogradienten als unbedeutend erachtet werden kann (Pohlhammer 1978, Essler et al. 1992, Sturm 2005). Am Beispiel der australischen Feldgrille ließ sich feststellen, dass der Rezeptakularkomplex durch den vierten Segmentalnerv des terminalen abdominalen Ganglions innerviert ist (Sugawara 1993). Dieser Umstand legt eine neuronale Kontrolle der Freisetzung von Spermatozoen aus dem Receptaculum nahe. Gegenwärtig besteht in der Forschung zu dieser Thematik die Auffassung, dass die motorische Aktivität des Rezeptakularkomplexes im Wesentlichen auf einer spontanen myogenen Peristaltik basiert, in welche stärkere, durch Nervenimpulse erzeugte Kontraktionen eingeschaltet sind (Fatt & Katz 1952, Rüegg 1988). Während der erste Prozess einen kontinuierlichen Fluss der Spermatozoen zur Folge hat, zeichnet der zweite Prozess für das Hin-

auspressen der Keimzellen aus der Endpapille und die Befruchtung der Eier verantwortlich. Die Refraktärzeit zwischen zwei Nervenimpulsen hängt dabei vom physiologischen Zustand des Weibchens ab (Pohlhammer 1978, Okelo 1979, Sugawara 1993).

Neuere Studien an Weibchen der australischen Feldgrille und des Heimchens konnten demonstrieren, dass die in Kontraktionen pro Minute gemessene motorische Aktivität des Rezeptakularkomplexes während der Oviposition die höchsten Werte annimmt. Bei noch nicht verpaarten Tieren hingegen kann eine wesentlich geringere Aktivität beobachtet werden. Mittlere Kontraktionszahlen erhält man schließlich unmittelbar nach der Paarung der Tiere sowie nach deren Eiablage in das Substrat (Sturm 2005, 2008, 2009). Trotz fortgeschrittener Kenntnisse zur motorischen Aktivität des Rezeptakularkomplexes in verschiedenen Grillenweibchen sind bislang noch etliche Fragen in Bezug auf dieses für den Reproduktionsprozess so essenzielle Organsystem unbeantwortet geblieben. So besteht beispielsweise noch kein detailliertes Wissen darüber, wie sich die Motorik im Laufe des Adultlebens der weiblichen Tiere entwickelt. Genau dieser Problematik soll der vorliegende Beitrag nachgehen, wobei wiederum die australische Feldgrille (*Teleogryllus commodus*) ins Zentrum der Aufmerksamkeit rückt. Grundsätzlich gilt es zu prüfen, wie sich der zeitliche Verlauf der motorischen Aktivität vom ersten bis zum 40. Tag des Adultstadiums konkret gestaltet und ob eine Verbindung mit der in früheren Studien beschriebenen Fekunditätskurve der Weibchen besteht (Sturm 2010).

Material und Methoden

Zucht und Haltung von *Teleogryllus commodus*

Die australische Feldgrille wurde in einer speziellen Klimakammer am ehemaligen Institut für Zoologie der Universität Salzburg gezüchtet und gehalten. In Bezug auf die Umweltbedingungen gelangte dabei ein über mehrere Jahre optimiertes Standardprotokoll zur Anwendung, welches eine konstante Umgebungstemperatur von 25°C, eine relative Luftfeuchtigkeit von 60% und eine Licht- bzw. Dunkelphase von jeweils 12 h vorsieht. Einzelne Nymphenstadien der Grillen waren in verschließbaren Kunststoffboxen untergebracht, die zuvor mit einer 3 cm dicken Torfschicht befüllt und mit als Unterschlupf für die Tiere dienenden Eikartons ausgestattet wurden. Als Nahrung wurde den Nymphen frischer Salat, proteinreicher Quark, Standarddiät für Labortiere (Altromin 1222) und Wasser angeboten. Unmittelbar nach Vollziehung der Adulthäutung wurden die Grillen nach Geschlecht sortiert und vorübergehend in Glasgefäße (Volumen: 5 l) überführt, welche Papierknäuel und Nahrung (Wasser, Salat, Standarddiät) enthielten (Sturm 2005, 2008, 2011, Sturm & Pohlhammer 2000).

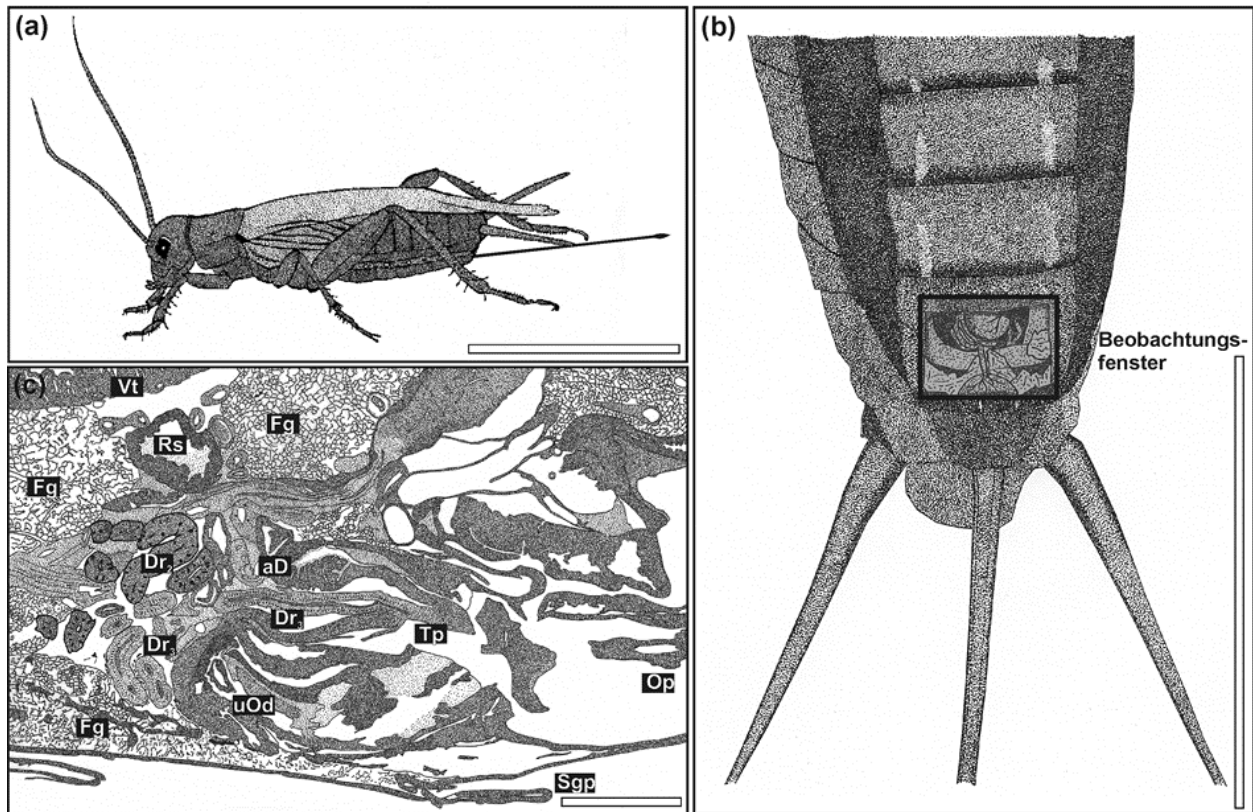


Abb. 1: (a) Weibchen der australischen Feldgrille (Balken: 1 cm); (b) Ansicht des ventralen Abdomens mit Fenster zur Beobachtung der motorischen Aktivität des Rezeptakularkomplexes (Balken: 0,5 cm); (c) Medianschnitt durch das ventrale Abdomen mit wichtigen Bestandteilen: aD...akzessorische Drüse, Dr₂...Ductus receptaculi/Region 2, Dr₃...Ductus receptaculi/Region 3, Fg...Fettgewebe, Op...Ovipositor, Rs...Receptaculum seminis, Sgp...Subgenitalplatte, Tp...Terminalpapille, uOd...unpaarer Ovidukt, Vt...Verdauungstrakt (Balken: 0,5 mm).

Fig 1: (a) Female of the black field cricket (bar: 1 cm); (b) Image of the ventral abdomen with window for the observation of the motoric activity of the receptacular complex (bar: 0.5 cm); (c) Median section through the ventral abdomen with essential components: aD...accessory gland, Dr₂...ductus receptaculi/region 2, Dr₃...ductus receptaculi/region 3, Fg...fatty tissue, Op...ovipositor, Rs...receptaculum seminis, Sgp...subgenital plate, Tp...terminal papilla, uOd...unpaired oviduct, Vt...ingestion tract (bar: 0,5 mm).

Untersuchung der motorischen Aktivität des Rezeptakularkomplexes

Für das Studium der Peristaltik von Receptaculum seminis und Ductus receptaculi wurden insgesamt 20 Weibchen herangezogen, welche in einem Kunststoffcontainer (L x B x H = 50 x 40 x 30 cm) mit entsprechender Torflage und Unterschlupfmöglichkeit gehalten wurden. Die Nahrung der Tiere bestand wiederum aus frischem Salat, Standarddiät für Labortiere und Wasser. Die weiblichen Grillen wurden nach Beendigung des Frühreifstadiums (ca. fünfter Tag der Adultphase) aus der Box entnommen und jeweils mit einem Männchen verpaart. Nach dem Rücktransfer in den Container verblieben die Tiere die gesamte restliche adulte Lebens-

zeit an Ort und Stelle. Für die quantitative Analyse der Motorik des Rezeptakularkomplexes gelangte die sogenannte Fenstermethode zur Anwendung (Sturm 2002, 2005). Dabei wurde bei jedem zuvor narkotisierten Weibchen im Bereich des siebenten und achten abdominalen Sternits mithilfe einer feinen Augenschere ein rechteckiges Fenster aus dem Hinterleib herausgeschnitten, um Einsicht in die darunterliegenden Organe zu erhalten (Abb. 1). Die Öffnung wurde nach Freilegung des Rezeptakularkomplexes wieder unter Verwendung einer passenden transparenten Folie verschlossen, wobei zur Fixierung der Abdeckung am Abdomen Superkleber und zur Abdichtung Paraffin zum Einsatz kamen. Die motorische Aktivität (Kontraktionen pro Minute) von Receptaculum seminis und Ductus receptaculi wurde für jedes Weibchen einmal am Tag unter dem Stereomikroskop festgehalten, wobei die einzelnen Tiere durch individuelle Markierungen voneinander unterschieden werden konnten. Der Beobachtungszeitraum erstreckte sich dabei vom ersten bis zum 40. Tag der adulten Lebensspanne (Stadium der Frühreife bis Seneszenz), und die jeweiligen Messungen wurden zu einem festgelegten Zeitpunkt (9:00 bis 10:00, 3 Minuten pro Tier) durchgeführt.

Ergebnisse

Die Resultate der vorliegenden Studie sind in der Abb. 2 zusammengefasst. Wenn man sich der täglich gemessenen motorischen Aktivität des Rezeptakularkomplexes zuwendet, kann man feststellen, dass die Peristaltik über den gewählten Beobachtungszeitraum keineswegs konstant verläuft. In den ersten vier Tagen der adulten Lebensspanne schwankt die Aktivität zwischen 16,1 \pm 2,5 und 18,2 \pm 3,0 Kontraktionen pro Minute, ehe sie am fünften Tag (Verpaarung mit dem Männchen) kurzzeitig ein Minimum erreicht (14,2 \pm 2,3 Kontraktionen pro Minute). In weiterer Folge ist ein Anstieg der Kontraktionsfrequenz zu registrieren, wobei die maximale Intensität der Peristaltik mit 26,0 \pm 4,8 Kontraktionen pro Minute am 10. Tag der Adultphase erreicht wird. Einem Stadium mit nahezu konstanter Aktivität, welches sich bis zum 16. Tag erstreckt, folgt ein weiterer Abschnitt mit kontinuierlich abnehmender Kontraktionszahl des Rezeptakularkomplexes. Am Ende des Beobachtungszeitraums (40. Tag) können schließlich 15,3 \pm 2,6 Kontraktionen pro Minute gemessen werden (Abb. 2). Innerhalb der vorgesehenen 3 Minuten Messdauer konnte die Kontraktionszahl pro Minute als konstante Größe herausgearbeitet werden.

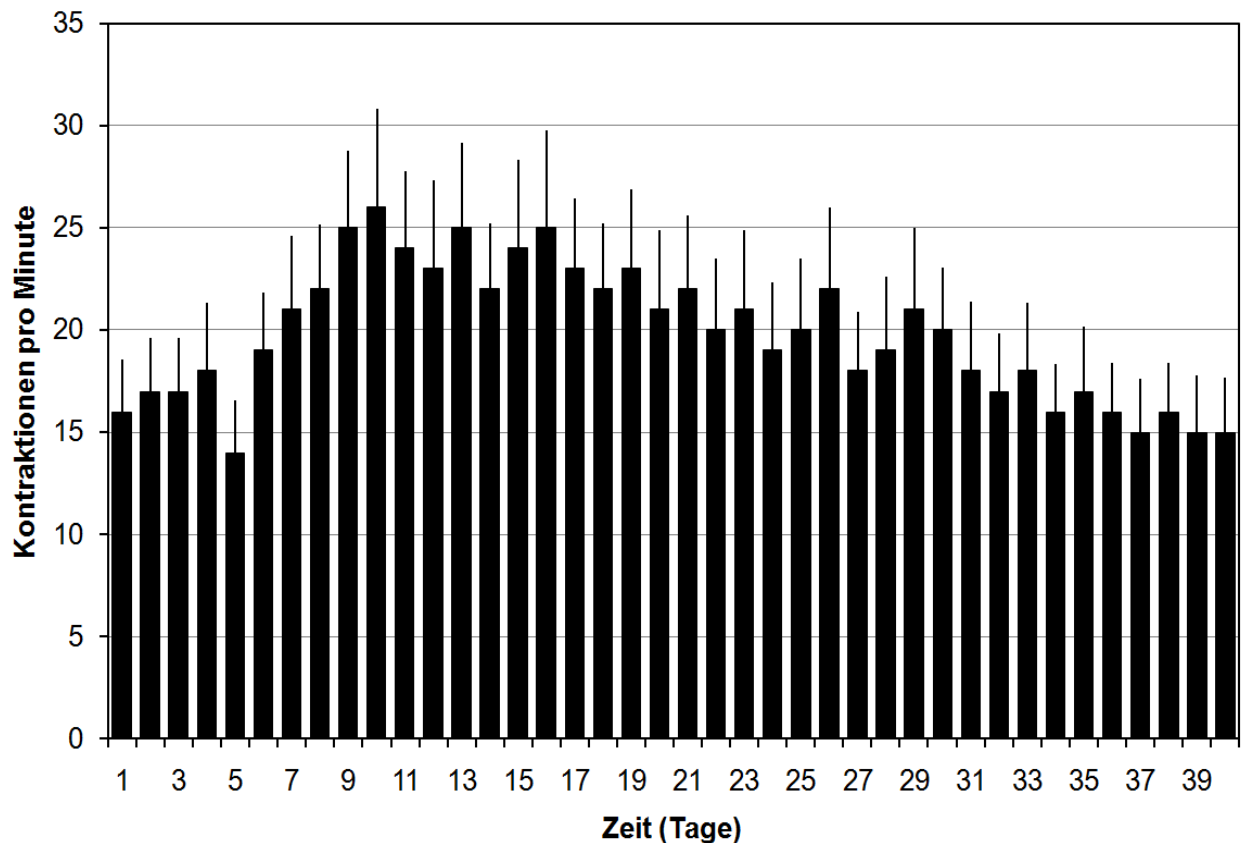


Abb. 2: Tägliche Werte (Mittelwert \pm Standardabweichung, N = 20) der motorischen Aktivität des Rezeptakularkomplexes in Weibchen der australischen Feldgrille. Die über einen Zeitraum von 40 Tagen gemessene Peristaltik wird in Kontraktionen pro Minute angegeben.

Fig. 2: Daily values (mean \pm standard deviation, N = 20) of the motoric activity of the receptacular complex in females of the black field cricket. Peristaltic movement measured over a time period of 40 days is provided in contractions per minute.

Diskussion

Die vorliegende Studie gilt als Bestätigung der eingangs formulierten Feststellung, wonach die motorische Aktivität des Rezeptakularkomplexes in Weibchen der australischen Feldgrille einer bestimmten Entwicklung folgt. Konkret liegt vor der Verpaarung der Tiere eine verminderte Peristaltik mit unter 20 Kontraktionen pro Minute vor. Die Motorik steigt in der Hauptphase der Oviposition auf teilweise über 25 Kontraktionen pro Minute an, ehe sie im fortgeschrittenen Adulteralter wieder kontinuierlich abfällt und sich dem Initialwert annähert. Die gewonnenen Daten zeigen eine gute Korrespondenz mit den Resultaten früherer Untersuchungen (Pohlhammer 1978, Sturm 2005), bei denen nach einer möglichen Assoziation zwischen Rezeptakularmotorik und physiologischem Zustand des Weibchens gesucht wurde. Darüber hinaus erscheint eine Übertragung der Erkenntnisse auf andere Grillenarten zulässig, da etwa das Heimchen eine sehr ähnliche Aktivität des Organsystems erkennen lässt wie die australische Feldgrille (Sturm 2012, 2018). Die

in Abb. 1 skizzierte Fenstermethode erweist sich als nahezu optimales Untersuchungsverfahren, da der Eingriff praktisch keinen Einfluss auf die physiologische Aktivität des Weibchens nimmt. So verlaufen Nahrungsaufnahme, Verpaarung und Eiablage trotz des künstlichen Abdomenteils weitgehend ungestört.

Bei genauerer Betrachtung der täglichen motorischen Aktivität des Rezeptakularkomplexes (Abb. 2) fällt auf, dass die Standardabweichung als typischer Parameter zur Beschreibung der statistischen Streuung durchweg hohe Werte (15 bis 20% des Mittelwertes) annimmt. Diese gesteigerte Schwankungsbreite der Durchschnittswerte beruht im Wesentlichen auf der Tatsache, dass zu einem gegebenen Untersuchungszeitpunkt keineswegs alle Weibchen im gleichen physiologischen Zustand verharren. Während sich einige Individuen bei der Entnahme aus dem Kunststoffcontainer gerade der Oviposition zuwenden, nehmen andere Individuen Nahrung auf und wieder andere ziehen sich in ihren Unterschlupf zurück. All diese Ereignisse resultieren nach bisheriger Erkenntnis in unterschiedlichen motorischen Aktivitäten von *Receptaculum seminis* und *Ductus receptaculi* (Pohlhammer 1978, Okelo 1979, Sugawara 1993, Sturm 2005, 2018). Auch bei höherem Alter der Weibchen scheint diese Überlappung physiologischer Zustände noch gegeben zu sein, wenn auch die Eiablage in ihrer Intensität kontinuierlich abnimmt (Sturm 1999, 2010, 2011).

Stellt man die Entwicklung der motorischen Aktivität des Rezeptakularkomplexes auf Basis der hier gewonnenen Daten als Kurve dar, erhält man jene in Abb. 3 skizzierte Funktion (strichlierte Linie). Ein Vergleich mit der bereits an anderer Stelle ausführlich diskutierten Fekunditätskurve (Sturm 2010, 2011) zeigt, dass sich einzelne Phasen des Adultlebens der Weibchen in diesen Funktionen widerspiegeln. Die ersten Tage des Erwachsenenstadiums zeichnen sich durch die Reifung der Geschlechtsdrüsen (Sturm & Pohlhammer 2000, Sturm 2000, 2008) und die Absenz reproduktiver Aktivität aus. Nach Überwindung dieser Phase treten die verpaarten Weibchen in die Hauptphase der Fortpflanzung ein, welche mehrere Wochen andauert. Nach Erreichen einer maximalen reproduktiven Kapazität mit größtmöglicher Aktivität einzelner Fortpflanzungsorgane tritt mit jedem Tag eine kontinuierliche Abnahme der Reproduktionsleistung auf (Abb. 3). Im Endstadium der adulten Lebensphase tritt die Fortpflanzung vermehrt in den Hintergrund.

Abschließend kann die Feststellung getroffen werden, dass die Reproduktionsaktivität von Grillenweibchen, wie hier am Beispiel der australischen Feldgrille demonstriert wurde, einem spezifischen Verlauf unterliegt, in den sich die einzelnen an der Fortpflanzung beteiligten Organsysteme einzugliedern scheinen. Für genauere Erkenntnisse in Bezug auf diese wichtige Frage sind in Zukunft freilich noch weitere Studien durchzuführen.

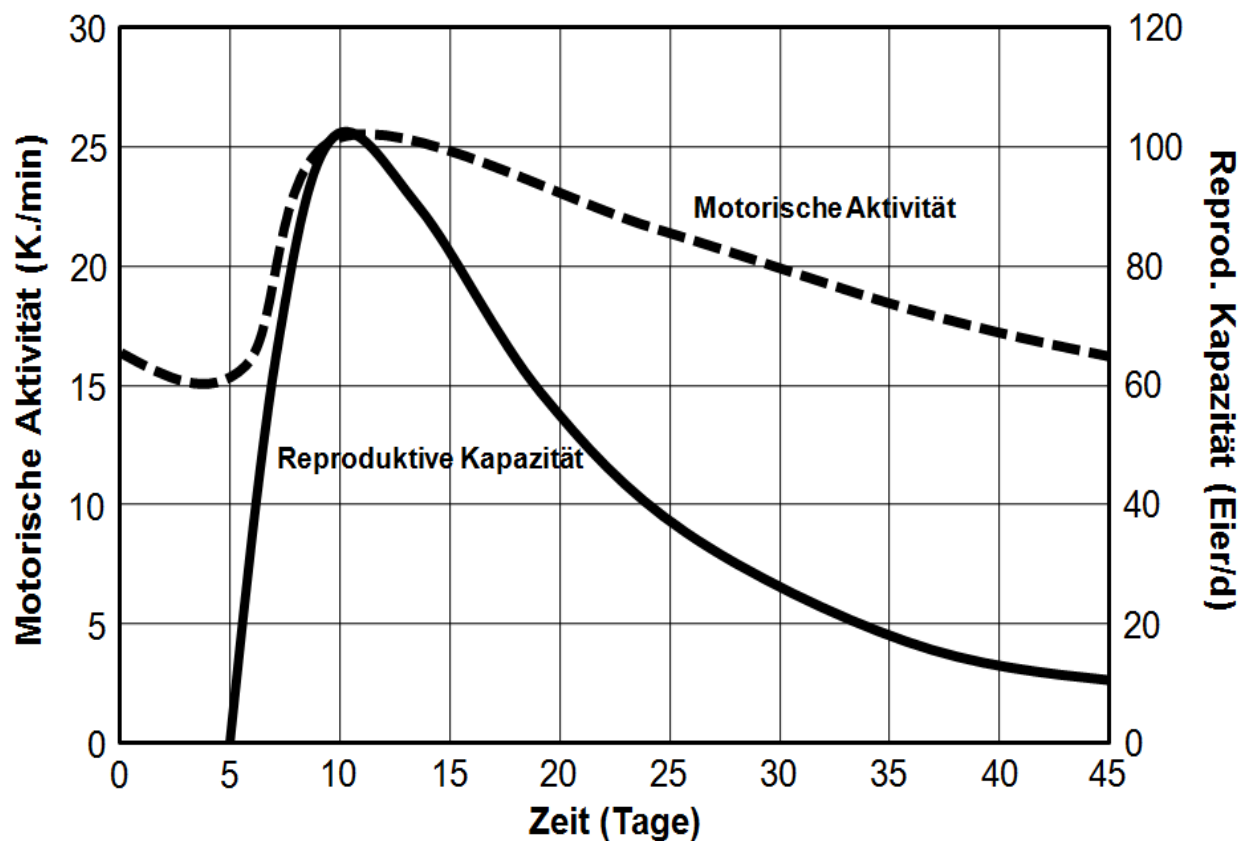


Abb. 3: Zeitlicher Verlauf von reproduktiver Kapazität (abgelegte Eier pro Tag) und motorischer Aktivität des Rezeptakularkomplexes (Kontraktionen pro Minute) in Weibchen der australischen Feldgrille.

Fig. 3: Temporal course of the reproductive capacity (deposited eggs per day) and the motoric activity of the receptacular complex (contractions per minute) in females of the black field cricket.

Literatur

- Chapman RF (1998) The Insects. Structure and Function (4th ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 468 p.
- Dallai R, Melis G (1967) La fine struttura delle vie genitali femminili e della spermatheca in *Gryllus campestris*. Redia 60: 47-68.
- Essler H, Herzog E M, Musiol I M, Pohlhammer K (1992) Morphology of the receptacular complex in the cricket *Teleogryllus commodus* (Saltatoria: Ensifera: Gryllidae). Entomologia Generalis 17: 219-232.
- Fatt P, Katz B (1952) Spontaneous subthreshold activity of motor nerve endings. Journal of Physiology 117: 109-128.
- Gillott C (1988) Accessory Sex Glands in Arthropoda. In: Adiyodi KG, Adiyodi RG Reproductive Biology of Invertebrates III. Accessory Glands. John Wiley & Sons, New York, p. 319-473.

- Heberdey R F (1931) Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten. Zeitschrift der Morphologie und Ökologie der Tiere 22: 416-586.
- Klass K-D (2003) The female genitalic region in basal earwigs (Insecta: Dermaptera: Pygidicranidae s. l.). Entomologische Abhandlungen 61: 173-225.
- Matsuda R (1976) Morphology and Evolution of the Insect Abdomen. Pergamon Press, Oxford, 166 p.
- Okelo O (1979) Mechanism of sperm release from the receptaculum seminis of *Schistocerca vaga* Scudder (Orthoptera: Acrididae). International Journal of Invertebrate Reproduction 1: 121-131.
- Pohlhammer K (1978) Die Besamung der Eier bei der australischen Grille *Teleogryllus commodus* Walker (Insecta, Orthoptera). Zoologisches Jahrbuch Abteilung Anatomie und Ontogenie der Tiere 99: 157-173.
- Pohlhammer K, Dürnberger H, Edson K, Treiblmayr K, Weinbörmair G (1975) Die Stimulierung der Eiablage durch die Paarung bei der Grille *Teleogryllus commodus* Walker. Zoologisches Jahrbuch Abteilung Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere 79: 9-25.
- Rüegg J C (1988) Calcium in Muscle Activation. Springer, Berlin, 256 p.
- Snodgrass R E (1937) The male genitalia of orthopteroid insects. Smithsonian Miscellaneous Collections 96: 1-107.
- Sturm R (1999) Einfluss der Temperatur auf die Eibildung und Entwicklung von *Acheta domesticus* (L.) (Insecta: Orthoptera: Gryllidae). Linzer biologische Beiträge 31: 731-737.
- Sturm R (2002) Development of the accessory glands in the genital tract of female *Teleogryllus commodus* Walker (Insecta, Orthoptera). Arthropod Structure & Development 31: 231-241.
- Sturm R (2005) Motoric activity of the receptacular complex in the cricket *Teleogryllus commodus* (Insecta: Orthoptera: Gryllidae). Entomologische Abhandlungen 62: 185-192.
- Sturm R (2008) Morphology and histology of the ductus receptaculi and accessory glands in the reproductive tract of the female cricket, *Teleogryllus commodus*. Journal of Insect Science 8: 35.
- Sturm R (2009) Morphology and histology of the reproductive system in females of the black field cricket *Teleogryllus commodus* Walker 1869 (Insecta: Orthoptera): a drawing study. Linzer biologische Beiträge 41: 863-879.
- Sturm R (2010): Life time egg production in females of the cricket *Teleogryllus commodus* (Insecta: Orthoptera): Experimental results and theoretical predictions. Linzer biologische Beiträge 42: 803-815.
- Sturm R (2011) Ökophysiologische Studien an ausgewählten Orthopteren. VDM, Saarbrücken, 112 p.

- Sturm R (2018) Motoric activity of the receptaculum seminis and ductus receptaculi in females of the house cricket *Acheta domesticus* (L., 1758) (Insecta: Orthoptera). *Linzer biologische Beiträge* 50: 1679-1687.
- Sturm R, Pohlhammer K (2000) Morphology and development of the female accessory sex glands in the cricket *Teleogryllus commodus* (Saltatoria: Ensifera: Gryllidae). *Invertebrate Reproduction & Development* 38: 13-21.
- Sugawara T (1993) Oviposition behaviour in the cricket *Teleogryllus commodus*: mechanosensory cells in the genital chamber and their role in the switch-over of steps. *Journal of Insect Physiology* 39: 335-346.