

Studium des embryonalen Wachstums von Grillen (Insecta, Orthoptera): experimentelle und theoretische Ergebnisse

Robert Sturm

Abstract

The present contribution sets its main focus on the introduction of a computer model (EMBGROWTH, version 1.0), with the help of which the embryonic growth of hemimetabolous insects can be simulated. The mathematical approach is based upon two compartments (yolk mass, embryo) situated in the egg, between which a mass transfer advancing the embryonic development takes place. The continuously growing mass of the embryo is expressed by its increase in length, in the course of which temperature in the incubator and moisture of the substrate containing the eggs can have a significant effect on this process. In the concrete case, the embryonic development of the house cricket *Acheta domesticus* (L.) was subjected to a detailed theoretical and experimental study. The results obtained from the investigation unanimously indicate a sigmoidal growth course of the embryo with low growth rates at the beginning and end of embryogenesis and high rates at intermediate stages of this process. A regression-based comparison between model and experiment underlines the partly excellent correspondence of the datasets ($R^2 = 0.999$).

Zusammenfassung

Der vorliegende Beitrag legt sein Hauptaugenmerk auf die Vorstellung eines Computermodells (EMBGROWTH, Version 1.0), mit dessen Hilfe sich das embryonale Wachstum hemimetaboler Insekten simulieren lässt. Die mathematische Näherung basiert auf zwei im Ei befindlichen Kompartimenten (Dottermasse, Embryo), zwischen denen ein die Embryonalentwicklung befördernder Massentransfer stattfindet. Die kontinuierlich ansteigende Masse des Embryos gelangt durch dessen Längenzunahme zum Ausdruck, wobei die Bruttemperatur und die Feuchtigkeit des Lagerungssubstrates der Eier diesen Prozess maßgeblich beeinflussen können. Im vorliegenden Fall wurde die Embryonalentwicklung der Hausgrille *Acheta domesticus* (L.) einer genaueren Betrachtung unterzogen und sowohl theoretisch als auch experimentell untersucht. Die Resultate deuten unisono auf einen sigmoidalen Wachstumsverlauf des Embryos mit niedrigen Wachstumsraten zu Beginn und am Ende der Embryogenese und hohen Raten in deren mittlerem Stadium hin. Ein auf linearer Regression basierender Vergleich zwischen Model und Experiment unterstreicht die teils ausgezeichnete Übereinstimmung der Datensätze ($R^2 = 0,999$).

Einleitung

Die Embryogenese orthopteroider Insekten stellt einen Prozess dar, welcher zwar bereits über einen relativ hohen Dokumentationsgrad verfügt (HEYMONS 1895, MAHR 1960, ANDERSON 1972, WEBER & WEIDNER 1974, CHAPMAN 1998, STURM 2003, 2011), jedoch noch nicht in all seinen Details verstanden wird. Generell handelt es sich dabei um jenen innerhalb des Eies stattfindenden Entwicklungsvorgang, an dessen Ende die Nymphe, das dem Adulttier vorgeschaltete Stadium, steht (STURM 2003, 2010, 2016). Schon zu Beginn zeichnet sich die Embryogenese dadurch aus, dass eine synzytiale oder superfizielle Furchung auftritt, die in einer intensiven Kernteilung (Karyokinese) und dem vollständigen Ausbleiben der Zellteilung (Zytokinese) zum Ausdruck gelangt. Die Wanderung der neu gebildeten Kerne mitsamt deren umgebenden Zytoplasmamassen an die Eiperipherie und Kompartimentierung dieser als Energiden bezeichneten Einheiten mittels invaginierter Eimembran haben die Entstehung des Blastoderms zur Folge (WEBER & WEIDNER 1974, CHAPMAN 1998, STURM 2011, 2017).

Aus einem Teil des Blastoderms entwickelt sich in weiterer Folge das Keimband oder die Ventralplatte, während sich der andere Teil zu einer spezifischen Membran (Serosa) anordnet, welche für die Formierung des Dottersacks verantwortlich zeichnet. Das Keimband gilt als Ursprung des embryonalen Organismus und erfährt im Laufe seiner Entwicklung eine umfangreiche Differenzierung, innerhalb der der fundamentale Bauplan des Geradflüglers seine konkrete Ausgestaltung erfährt. Die stetige Vergrößerung des Keimbandes geht Hand in Hand mit der Bildung der drei Keimblätter (Ekto-, Meso- und Endoderm), aus denen im Zuge der Histo- und Organogenese die unterschiedlichen Insektenorgane hervortreten. Nach Vollendung der Gewebs- und Organentwicklung durchläuft der vollständig ausdifferenzierte Embryo eine Phase der intensiven Streckung, Muskelkontraktion und Gasaufnahme in die Tracheolen, an deren Ende der Vorgang des Ausschlüpfens aus dem Ei steht (WEBER & WEIDNER 1974, GROEPLER 1981, STURM 2003, 2011, 2017).

Als eine Besonderheit aller hemimetabolen Insekten, welche sich insbesondere bei verschiedenen Spezies der Orthopteren beobachten lässt, gilt die den embryonalen Entwicklungsprozess begleitende Blastokinese. Hierbei erfährt der Embryo im Zuge seines Wachstums sowohl eine Rotations- als auch eine Translationsbewegung, die im Falle der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* eine Umpositionierung des embryonalen Kopfes vom posterioren zum anterioren Pol des Eies zur Folge haben (ANDERSON 1972, GROEPLER 1981). Bei verschiedenen Grillenarten wie beispielsweise *Acheta domesticus* oder *Teleogryllus commodus* besitzt das Keimband bereits seine korrekte Lage (Abb. 1), wodurch die Blastokinese einen komplexen, noch nicht vollständig aufgeklärten Verlauf mit temporärer Eintauchung des Embryos in den Dottersack nimmt (GROEPLER 1981, STURM 2011, 2017).

Computermodelle zur Simulation des embryonalen Wachstums von Insekten sind bislang aufgrund des weitgehenden Fehlens experimenteller Vergleichsdaten noch kaum zur Realisierung gelangt. Experimentelle Untersuchungen von Insekteneiern stellen aus mehrerlei Gründen eine wissenschaftliche Herausfor-

derung dar: Für die Analyse der embryonalen Körperlänge und deren Abhängigkeit von der Zeit ist es notwendig, gute Sicht auf den Organismus zu erlangen. Dies kann entweder durch eine Freipräparation der fixierten Strukturen oder die auf speziellen Fixierungsmethoden beruhende Erzeugung eines transparenten Chorions herbeigeführt werden (GROEPLER 1981, STURM 2011). Eine weitere Schwierigkeit besteht darin, eine möglichst lückenlose mikroskopische Dokumentation des embryonalen Wachstumsverlaufs zu erhalten, wozu das im Inkubator ausgebrütete Eiablagesubstrat in kurzen Zeitabständen (z. B. alle 12 Stunden) zu beproben ist (STURM 2011).

Der vorliegende Beitrag hat zweierlei Themen zum Inhalt: Zum einen sollen experimentelle Daten zum embryonalen Entwicklungsverlauf des Heimchens *Acheta domestica* (L., 1758) zur Vorstellung gelangen, deren Präsentation anhand von Längen-Zeit-Kurven erfolgt. Zum anderen soll ein innovatives Computerprogramm (EMBGROWTH, Version 1.0) beschrieben werden, welches zur Simulation des embryonalen Wachstums hemimetaboler Insekten dient und mögliche Einflussfaktoren dieses Prozesses mitberücksichtigt.

Material und Methoden

Experimentelle Untersuchung des embryonalen Wachstums bei *Acheta domestica*

Die von Weibchen des Heimchens in das Eiablagesubstrat (feuchter Sand) deponierten Eier wurden bei konstanten Umweltbedingungen in einem eigens für die Insektenzucht zur Verfügung gestellten Inkubator ausgebrütet. Um Detailkenntnisse über die Wirkung der Bruttemperatur auf den Wachstumsverlauf der Embryos zu erlangen, wurden drei experimentelle Durchläufe mit unterschiedlichen Umgebungstemperaturen (20 °C, 25 °C, 30 °C) veranlasst. Die Luftfeuchtigkeit im Brutschrank wurde unabhängig von der Temperatur auf 80% festgelegt (STURM 2011, 2017). Im Abstand von 12 Stunden wurden Eier aus dem Inkubator entnommen und gleich darauf jener von GROEPLER (1981) vorgestellten Fixierungsprozedur unterzogen. Dieser Vorgang hatte zur Folge, dass das zu diesem Zeitpunkt bestehende embryonale Entwicklungsstadium zur dauerhaften Konservierung gelangte und das Chorion eine für mikroskopische Beobachtungen geeignete Transparenz erlangte (Abb. 1). Die mikroskopische Analyse des embryonalen Wachstums erfolgte unter Anwendung von Durchlichtmodus und hoher Lichtstärke, um eine klare visuelle Differenzierung zwischen embryonalem Körper und Dottermasse vornehmen zu können. Die Körperlängen der jeweiligen im Zuge der Embryogenese auftretenden Entwicklungsstadien wurden bei geringer mikroskopischer Vergrößerung (40 x) und unter Zuhilfenahme eines geeichten Messokulars analysiert. Zur statistischen Untermauerung der Daten wurden von jedem eindeutig identifizierbaren Entwicklungsstadium 20 Embryos auf die geschilderte Art und Weise vermessen. Wie bereits in früheren wissenschaftlichen Beiträgen festgehalten werden konnte, erfährt die Grillenembryogenese mit steigender Temperatur eine signifikante Verkürzung (STURM 2003, 2011), wodurch auch einzelne embryogenetische Phasen hinsichtlich ihrer Dauer komprimiert werden. Diesem Phänomen musste bei den Experimenten durch eine Anpassung des Beprobungsintervalls Rechnung getragen werden (Abb. 2).

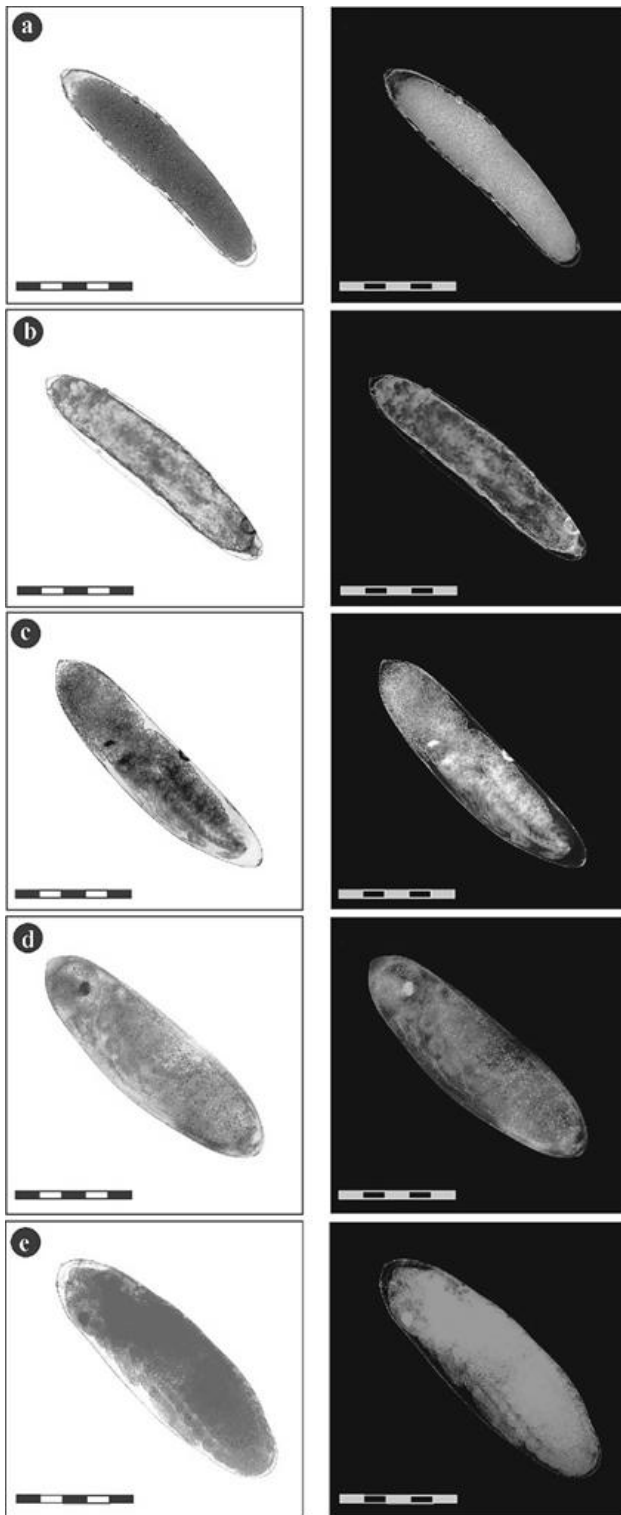


Abbildung 1:
Lichtmikroskopische Aufnahmen (normale und kontrastgesteigerte, invertierte Darstellung) einzelner Stadien der Embryonalentwicklung von *Acheta domestica*: (a) undifferenziertes Ei mit enthaltener Dottermasse; (b) Beginn der Entwicklung des Keimbandes (Blastoderm); (c) mittleres Stadium mit Anlage der Extremitäten und beginnender Differenzierung des Kopfes; (d) weitgehend ausdifferenzierter Embryo vor dem Rückenschluss; (e) ausentwickelter Embryo kurz vor dem Schlüpfen (Balkenlängen: 1 mm).

Mathematische Modellierung des Embryonalwachstums hemimetaboler Insekten

Das hier vorgestellte embryonale Wachstumsmodell basiert auf der relativ einfachen Hypothese, wonach die Größenentwicklung des im Ei befindlichen Organismus als Resultat eines kontinuierlichen Massentransfers vom Dotterkörper in Richtung Embryo aufzufassen ist. Aus mathematischer Sicht lässt sich dieses Phänomen am besten anhand eines aus zwei Kompartimenten (Dotterkörper, Embryo) bestehenden Modells darstellen, wobei der zwischen den beiden Einheiten stattfindende Massentransport durch eine so genannte Transferrate zum Ausdruck gelangt (Abb. 3). Für eine detaillierte mathematische Beschreibung der

theoretischen Näherung soll die interessierte Leserschaft auf eine aktuelle Abhandlung des Autors (STURM 2017) verwiesen werden, in welcher alle dem Modell zugrunde liegenden Formeln ihre Erwähnung finden. Hier lässt sich zusammenfassend festhalten, dass die embryonale Massenzunahme den mathematischen Grundlagen zufolge in Form einer mehr oder minder akzentuierten sigmoidalen Funktion von der Zeit abhängt. Der Zusammenhang zwischen embryonaler Körperlänge und Masse wird über die physikalische Dichte einerseits und die leicht simplifizierte Annahme einer linearen Proportionalität der Körperdimensionen (Länge \propto Breite \propto Höhe) andererseits hergestellt.

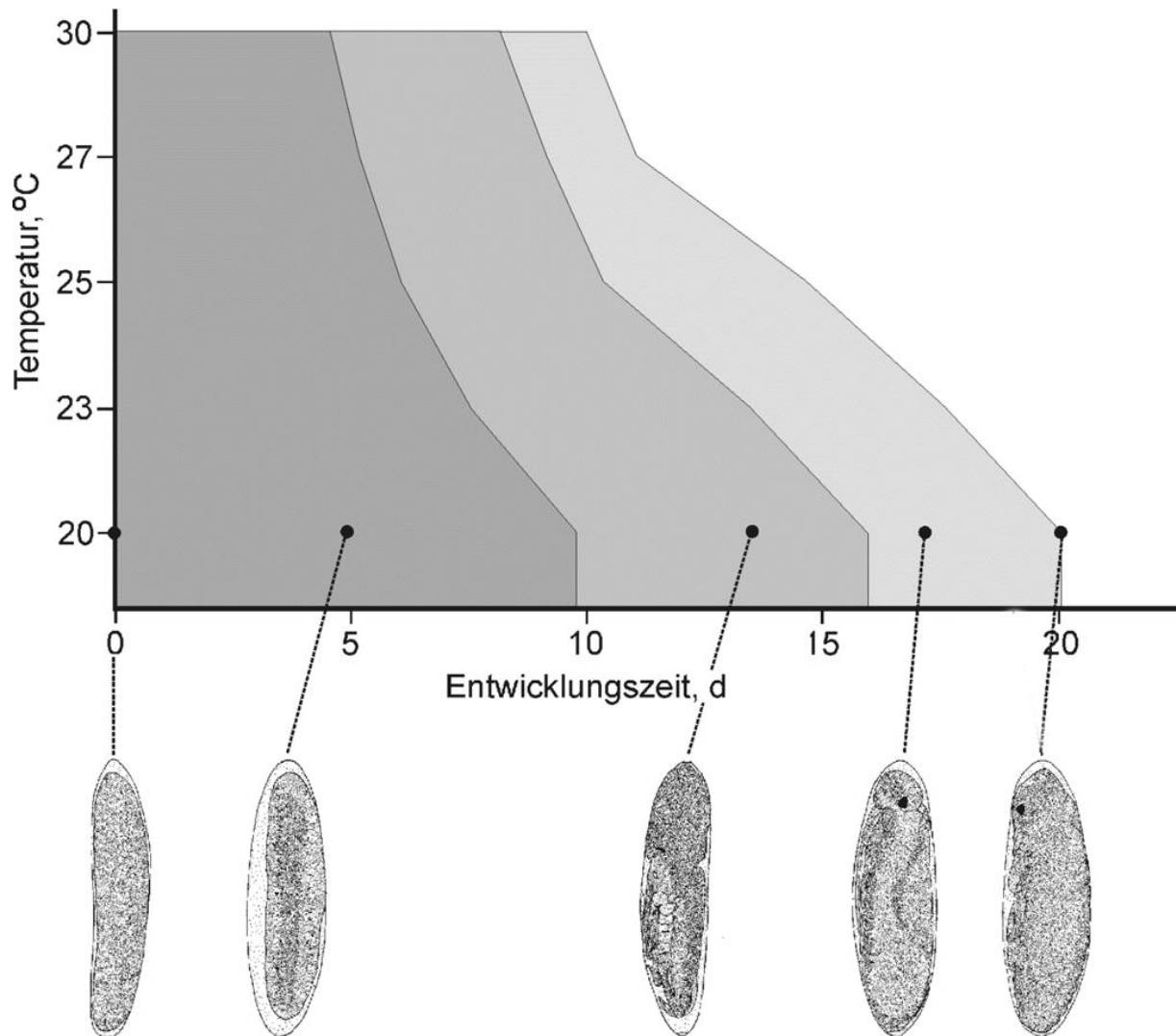


Abb. 2: Abhängigkeit der Embryogenesedauer und der zeitlichen Länge einzelner Entwicklungsphasen von der Umgebungstemperatur (STURM 2011). Die gezeichneten Embryogenesestadien entsprechen - von links nach rechts betrachtet - den Phasen (a) bis (e) in Abb. 1.

Die Inhalte des Modells wurden im Computerprogramm EMBGROWTH zusammengefasst, welches den Anwender und die Anwenderin zur Durchführung beliebiger Simulationen befähigt und zudem den direkten Vergleich zwischen theoretischen und experimentellen Daten gestattet (Abb. 3). Eine vom Programm bereits aufgenommene wichtige Frage betrifft mögliche Einflussfaktoren des embryonalen Entwicklungsverlaufs. Hier findet neben der weiter oben erwähnten Umgebungstemperatur insbesondere die Feuchtigkeit des Substrates ihre Berücksichtigung (STURM 2017).

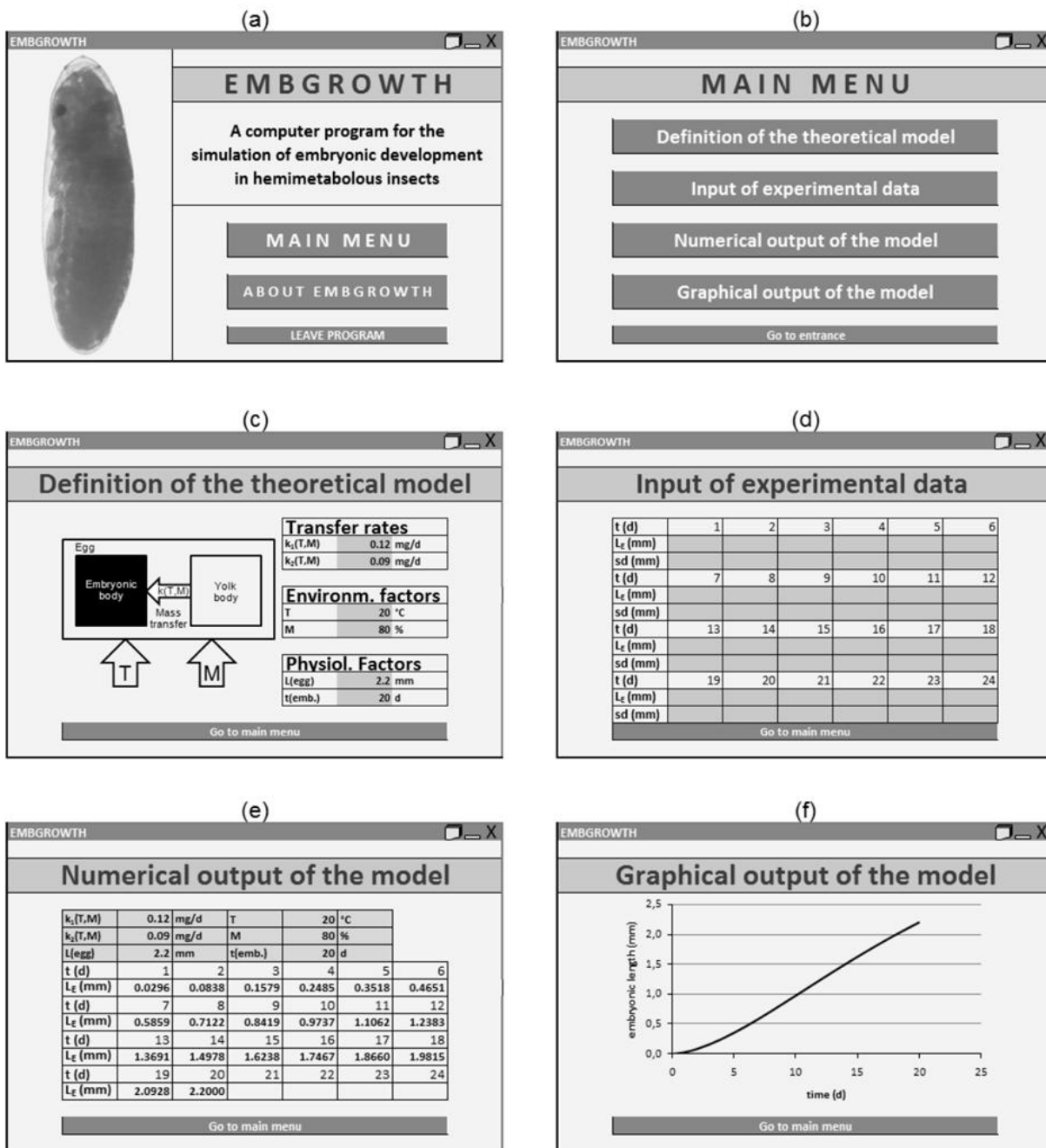


Abb. 3: Eingabe- und Ausgabefenster des Computerprogrammes EMBGROWTH zur Simulation des embryonalen Wachstums von hemimetabolen Insekten: (a) Eingangsfenster; (b) Fenster mit Hauptmenü; (c) Fenster zur Eingabe verschiedener Modellparameter; (d) Fenster zur Eingabe experimenteller Daten; (e) Ausgabefenster mit numerischen Modellergebnissen; (f) graphische Darstellung der Modellresultate.

Experimentelle und theoretische Ergebnisse

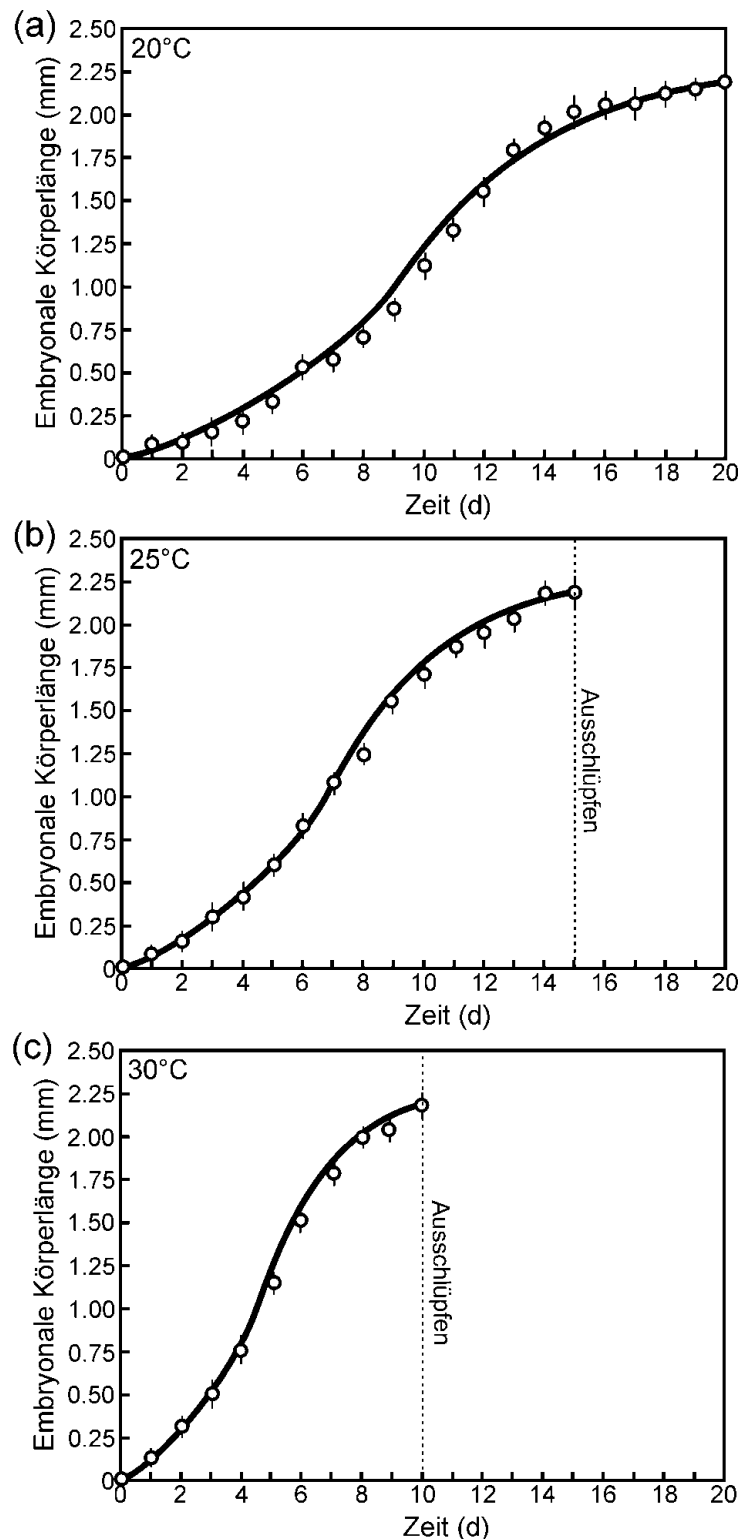
Abbildung 4 fasst die im Zuge der Wachstumsstudie erzielten experimentellen und theoretischen Resultate zusammen. Bei Annahme einer Bruttemperatur von lediglich 20 °C lässt sich eine Dauer der Embryogenese von exakt 20 Tagen ermitteln. Innerhalb dieses Zeitraumes nimmt die embryonale Körperlänge im Schnitt um 0,11 mm pro Tag zu, bis schließlich ein endgültiger Wert von 2,2 mm

erreicht worden ist. Wie den experimentellen Daten zu entnehmen ist, zeichnen sich die ersten acht Tage der Entwicklung durch Wachstumsraten von durchschnittlich 0,09 mm/d aus. Daran schließt eine Phase mit stark beschleunigter Zunahme der Körperlänge und entsprechend erhöhten Wachstumsraten an (0,25 mm/d). In der Schlussphase der Embryogenese (14. bis 20. Tag) erfährt das Wachstum wiederum eine deutliche Verlangsamung (0,04 mm/d). Die auf Basis des Computermodells ermittelte embryonale Wachstumskurve vermag die experimentellen Daten auf teils vorzügliche Weise zu präzidieren, wobei sich die Unterschiede zwischen Experiment und Modell auf 0 bis 10% belaufen (Abb. 4a).

Eine Anhebung der Bruttemperatur auf 25 °C hat gemäß Abb. 4b eine Verkürzung der Embryogenesedauer auf 15 Tage und eine damit assoziierte zeitliche Straffung einzelner Entwicklungsphasen zur Folge. Experiment und Modell deuten auch in diesem Fall sehr klar auf einen sigmoidalen Wachstumsverlauf hin, der jedoch im Vergleich zum ersten experimentellen Durchlauf durch wesentlich höhere Wachstumsraten gekennzeichnet ist. Diese betragen je nach Entwicklungsphase zwischen 0,06 mm/d und 0,35 mm/d. Die Übereinstimmung zwischen Experiment und Modell weist auch in diesem Fall eine größtenteils hohe Güte auf.

Abbildung 4:

Graphische Darstellung des embryonalen Wachstumsverlaufs von *Acheta domesticus* bei verschiedenen Umgebungstemperaturen (n = 20): (a) Entwicklung bei 20 °C; (b) Embryogenese bei 25 °C; (c) Verlauf bei 30 °C. Theoretische Ergebnisse werden durch die stark gezeichneten Kurven, experimentelle Resultate hingegen durch die Punkte (Mittelwerte \pm Standardabweichungen) repräsentiert.



Bei Anhebung der Temperatur auf 30 °C ist eine weitere Verkürzung der Embryogenesedauer zu beobachten. Die vollständig ausdifferenzierte Nymphe vermag bereits nach zehn Tagen aus dem Ei zu schlüpfen (Abb. 4c). Die Wachstumsgeschwindigkeiten erfahren dabei nochmals eine signifikante Steigerung, wobei zugehörige Wachstumsraten je nach Entwicklungsphase zwischen 0,08 mm/d und 0,40 mm/d variieren. Die vom Experiment vorgezeichneten Trends finden im Modell ihre weitestgehende Bestätigung, da auch gemäß theoretischer Prädiktion bei dieser Temperatur mit einem steilen sigmoidalen Wachstumsverlauf zu rechnen ist.

Diskussion

Wie bereits in zahlreichen früheren Studien gezeigt werden konnte (WEBER & WEIDNER 1974, MERKEL 1977, HOFFMANN 1985, STURM 2003, 2010, 2011, 2016a, 2016b, 2017), beinhaltet die Entwicklung hemimetaboler Insekten sowohl eine Embryonal- als auch eine Nymphalphase, welche sich beide durch spezifische Wachstumsverläufe auszeichnen. Nymphen einzelner Grillenarten durchlaufen eine unterschiedliche Anzahl an Häutungsstadien (STURM 2003, 2010, 2011), welche experimentellen Untersuchungen zufolge ein individuelles Wachstumsverhalten der Organismen aufweisen können. Während frühe und späte Stadien eine eher verzögerte Zunahme der Körperlänge erkennen lassen, tritt bei mittleren Stadien innerhalb kurzer Zeit eine Vervielfachung der nymphalen Körpergröße auf (STURM 2016a, 2016b). Dieses durch eine sigmoidale Funktion approximierbare Wachstum kann als eine Folge körperinterner Entwicklungsprozesse interpretiert werden, welche in der Früh- und Spätphase des Nymphenstadiums über eine deutlich gesteigerte Intensität verfügen.

Der vorliegende Beitrag konnte anhand experimenteller und theoretischer Daten recht klar demonstrieren, dass das embryonale Wachstum hemimetaboler Insekten gewisse Ähnlichkeiten mit der Längenentwicklung innerhalb des nachgeschalteten Nymphenstadiums besitzt. Auch hier konnte ein sigmoidaler Wachstumsverlauf mit entsprechend hohen Wachstumsraten bei intermediären Entwicklungsphasen festgestellt werden. Vergleichsstudien zum embryonalen Wachstum hemimetaboler Insekten sind bislang aufgrund der einleitend attestierten Problemfelder nur in geringem Maße durchgeführt worden, wobei jene von GROEPLER (1981) an *Locusta migratoria* getätigte Untersuchung über einen gewissen repräsentativen Charakter verfügt. Obwohl sich der Autor weitgehend auf eine qualitative Deskription der Embryogenese bei dieser Wanderheuschreckenspezies beschränkt hat, können anhand des in der Publikation bereitgestellten fotografischen Materials auch quantitative Abschätzungen des embryonalen Wachstums vorgenommen werden. Eine genaue chronologische und morphometrische Analyse der von GROEPLER unterschiedenen embryonalen Entwicklungsphasen führt zu dem Schluss, dass entsprechende Wachstumsverläufe von Grillen und Wanderheuschrecken über zahlreiche Korrespondenzen verfügen.

Wie bereits in früheren wissenschaftlichen Untersuchungen festgehalten werden konnte (KAUFMANN 1932, GOURI & MCFARLANE 1958, BURSELL 1964, HOFFMANN 1974, 1985, 1995, SHARP & DEMICHELE 1977, BEHRENS et al. 1983, RATTE 1985, STURM 1999, 2002, 2003, 2010, 2011), steht die nymphale Entwicklung hemi-

metaboler Insekten unter dem Einfluss einer Vielzahl an Umweltfaktoren, unter denen die Temperatur, die Fotoperiode, die den Organismen zur Verfügung gestellte Nahrungsmenge, die Zusammensetzung des Futters sowie die intra- und interspezifische Konkurrenz eine übergeordnete Rolle spielen. Innerhalb des physiologischen Vorzugsbereiches eines gewissen Insekts zeigen Umgebungstemperatur, Proteingehalt in der Nahrung und Länge der Fotoperiode eine positive Korrelation mit der nymphalen Wachstumsgeschwindigkeit, wohingegen jede Form der Konkurrenz zu einer drastischen Verzögerung der Entwicklung führen kann. Da die Embryogenese innerhalb eines geschlossenen, vom Eivolumen definierten Systems stattfindet, üben nur wenige externe Faktoren Einfluss auf das embryonale Wachstum aus. Gemäß dem vorliegenden Beitrag gehen wachstumsregulierende Effekte lediglich von der Umgebungstemperatur und von der im Substrat bestehenden Feuchtigkeit aus. Während die Temperatur ein Maß für jene dem Embryo von außen zugeführte Wärmeenergie darstellt, korreliert die Substratfeuchtigkeit mit dem vom Ei absorbierten, mit diversen Ionen angereicherten Wasser (HOFFMANN 1985, 1995). Beide Faktoren vermögen das embryonale Wachstum innerhalb des physiologischen Vorzugsbereiches zu fördern (STURM 2016a, 2016b). Obwohl das hier vorgestellte Modell des embryonalen Wachstums hemimetaboler Insekten eine erfolgreiche experimentelle Validation erfahren hat, enthält es dennoch noch einige Simplifikationen, die es durch zukünftige Forschungen auf dem Gebiet sukzessive auszuräumen gilt.

Autor:
Mag. Dr. Robert Sturm
Brunnleitenweg 41
A-5061 Elsbethen
Österreich

Literatur

- ANDERSON, D.T. (1972): The development of hemimetabolous insects. - In: COUNCE, S.J. & WADDINGTON, C.H. (eds.): *Developmental Systems: Insects*. Vol. 1. - Academic Press, London: 95-163.
- BEHRENS, W., HOFFMANN, K.H., KEMPA, S., GÄßLER, S. & MERKEL-WALLNER, G. (1983): Effects of diurnal thermoperiods and quickly oscillating temperatures on the development and reproduction of crickets, *Gryllus bimaculatus*. - *Oecologia* 59: 279-287.
- BURSELL, E. (1964): Environmental aspects: temperature. - In: ROCKSTEIN, M. (ed.): *The Physiology of Insecta*. Volume I. - Academic Press, New York: 283-321.
- CHAPMAN, R.F. (1998): *The Insects: Structure and Function*. - Cambridge University Press, Cambridge; 770 S.
- HEYMONS, R. (1895): Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren - Unter Besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. - Gustav Fischer, Jena; 136 S.
- HOFFMANN, K.H. (1974): Wirkung von konstanten und tagesperiodisch alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*. - *Oecologia* 17: 39-54.
- HOFFMANN, K.H. (1985): *Environmental physiology and biochemistry of insects*. - Springer, Heidelberg; 211 S.

- HOFFMANN, K.H. (1995): Fortpflanzung und Entwicklung. - In: GEWECKE, M. (Hg.): Physiologie der Insekten. - Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, New Yor: 69-110.
- GHOURI A.S. K. & MCFARLANE J.E. (1958): Observations on the development of crickets. - Canadian Entomologist 90: 158-165.
- GROEPLER, W. (1981): Das Experiment Embryonalentwicklung der Wanderheuschrecke. - Biologie in unserer Zeit 11: 91-94.
- KAUFMANN, O. (1932): Einige Bemerkungen über den Einfluss von Temperaturschwankungen auf die Entwicklungsdauer und Streuung bei Insekten und seine graphische Darstellung durch Kettenlinie und Hyperbel. - Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 25: 354-361.
- MAHR, E. (1960): Normale Entwicklung, Pseudofurchung und die Bedeutung des Furchungszentrums im Ei des Heimchens (*Gryllus domesticus*). - Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 49: 263-311.
- MERKEL, G. (1977): The effects of temperature and food quality on the development of *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae). - Oecologia 30: 129-140.
- RATTE, H.T. (1985): Temperature and Insect Development. - In: HOFFMANN, K.H. (ed.): Environmental physiology and biochemistry of insects. - Springer, Heidelberg: 33-66.
- SHARPE, O.J.H. & DEMICHELE, D.W. (1977): Reaction kinetics of poikilotherm development. - Journal of Theoretical Biology 64: 649-670.
- STURM, R. (1999): Einfluss der Temperatur auf die Eibildung und Entwicklung von *Acheta domesticus* (L.) (Insecta: Orthoptera: Gryllidae). - Linzer biologische Beiträge 31 (2): 731-737.
- STURM, R. (2002): Einfluss der Temperatur auf die Embryonal- und Larvalentwicklung bei verschiedenen Grillenarten (Insecta: Orthoptera). - Linzer biologische Beiträge 34 (1): 485-502.
- STURM, R. (2003): Längen- und Gewichtsentwicklung der Larven verschiedener Grillenarten (Orthoptera: Gryllidae) vom Zeitpunkt des Ausschlüpfens bis zur Adulthäutung. - Linzer biologische Beiträge 35 (1): 487-498.
- STURM, R. (2010): Experimente zur Nymphenentwicklung der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* Walker 1869 (Insecta, Orthoptera). - Articulata 21 (1): 25-34.
- STURM, R. (2011): Ökophysiologische Studien an ausgewählten Orthopteren. Einfluss der Umgebungstemperatur auf Fortpflanzung und Entwicklung verschiedener Grillenarten. - VDM, Saarbrücken; 116 S.
- STURM, R. (2016a): Modeling larval growth of various cricket species (Insecta, Orthoptera). - Computational and Mathematical Biology 5: 6.
- STURM, R. (2016b): Mathematische Modelle in der Biologie - Das Wachstum von Insekten theoretisch betrachtet. - Naturwissenschaftliche Rundschau 69 (6): 287-292.
- STURM, R. (2017): Embryonic growth of hemimetabolous insects: experimental data and theoretical predictions. - Computational and Mathematical Biology 7: 3 (in Druck).
- WEBER, H. & WEIDNER, H. (1974): Grundriss der Insektenkunde. 5. Aufl. - Gustav Fischer, Stuttgart; 640 S.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Articulata - Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V. DGfO](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [32_2017](#)

Autor(en)/Author(s): Sturm Robert

Artikel/Article: [Studium des embryonalen Wachstums von Grillen \(Insecta, Orthoptera\): experimentelle und theoretische Ergebnisse 39-48](#)