

Linzer biol. Beitr.	32/1	213-233	31.5.2000
---------------------	------	---------	-----------

Die weiblichen akzessorischen Drüsen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* WALKER (Orthoptera, Gryllidae): Morphologie, Funktion und Entwicklung

R. STURM

A b s t r a c t. The female accessory sex glands of the black field cricket *Teleogryllus commodus* WALKER (Orthoptera, Gryllidae): morphology, function, and development.

The female accessory sex glands of the black field cricket *Teleogryllus commodus* WALKER appear in pairs in the ventral area of the 7th and 8th abdominal segment and lead to the genital chamber directly beside the terminal papilla of the ductus receptaculi. The glands reach a maximum length of 12 mm and can be subdivided into an apical region containing the terminal tubules, a middle region, and a basal region including the orifice. The glands' morphology is characterized by an epithelium that contains, from inside to outside, a cuticular intima, one layer of gland cells, and a basal lamina. The cuticle itself forms many hairlike processes and spines which are oriented in the direction of the flowing off secretion. Additionally, the cuticle does not show any channel-like structures or breaks. Therefore, the oily secretion can only pass this layer by diffusion. During the adult development of the female cricket, the accessory sex glands are marked by a significant growth due to the enlargement of single cells. Further, the number of certain compartments is increased, and a widespread lacunar system is formed. Secretory activity starts five to six days after the adult moult. The glandular substance facilitates the transport of fertilized eggs through the ovipositor and probably protects them from any harmful influences in the soil.

Einleitung

Bei einer Vielzahl von Insekten stellen akzessorische Drüsen einen wichtigen Bestandteil sowohl des weiblichen als auch des männlichen Reproduktionsapparates dar. Die Drüsen der Weibchen werden dabei aus dem Ektoderm gebildet, während jene des Männchens vornehmlich aus dem Mesoderm entstehen (KAULENAS 1992). Innerhalb der hemimetabolen Insekten (z.B. Orthoptera) liegen die Drüsenanlagen bereits im Larvalstadium vor, sodaß sofort nach der Adulthäutung die Ausdifferenzierung bis hin zur sekretorischen Aktivität erfolgen kann. Bisherige Forschungen haben sich vermehrt auf die männlichen akzessorischen Drüsen konzentriert (Überblick in GILLOTT 1996), wohingegen unser Kenntnisstand über Funktion und Morphologie der weiblichen akzessorischen Drüsen bis zum heutigen Zeitpunkt auf wenige Insektenarten beschränkt geblieben ist (GILLOTT 1988, KAULENAS 1992).

Nach GILLOTT (1988) variiert bei den weiblichen Insekten die Gestalt der sogenannten Kollateraldrüsen, zu welchen auch die akzessorischen Drüsen gezählt werden können, sehr stark. Lediglich der Grundbauplan dieser Drüsen, welcher sich - von innen nach außen

betrachtet - aus einer cuticulären Intima, einer oder zwei Zellagen und einer Basallamina zusammensetzt, kann hier als einheitlich erachtet werden. Im Falle eines einschichtigen Drüsenepithels wird dabei von den Zellen sowohl die Cuticula als auch das drüsenpezifische Sekret produziert. Die apikale Zellmembran ist hier zu einem dichten Verband von Mikrovilli umgeformt, und der Transport des Sekretes in das Drüsenlumen erfolgt nicht entlang definierter Kanäle. Ein derartiges Arrangement konnte bislang beispielsweise in *Chironomus plumosus* (WENSLER & REMPEL 1962) und *Heliothis zea* (CALLAHAN & CASCIO 1963) beobachtet werden. Im Falle eines zweischichtigen Drüsenepithels kann eine Untergliederung in die eigentlichen sekretorisch aktiven Zellen, welche ein zentrales Lumen mit Endapparat enthalten, und in die Cuticula-bildenden Zellen vorgenommen werden. Die hier meist sehr dicke cuticuläre Intima wird von einem Netz aus feinen Kanälen durchzogen, mit deren Hilfe das Sekret in das Drüsenlumen geleitet werden kann. Kollateraldrüsen mit zwei Zellagen liegen unter anderem bei *Periplaneta americana* (BRUNET 1952), *Glossina austeni* (TOBE et al. 1973, BONNANFANT-JAIS 1974), *Hyalophora cecropia* (BERRY 1968) und *Rhodnius prolixus* (LOCOCO & HUEBNER 1980) vor.

Für die Sekrete der weiblichen Kollateraldrüsen wurden bislang unterschiedliche Funktionen diskutiert. Während beispielsweise bei *Periplaneta americana* die erzeugte Drüsensubstanz als Baustoff für die Eikapseln dient (BRUNET 1952), unterstützt das Sekret bei *Rhodnius prolixus* den Transport von Spermien in das Receptaculum seminis (LOCOCO & HUEBNER 1980). Bei jenen Insektenweibchen, die einen Ovipositor besitzen, dient das Sekret der akzessorischen Drüsen vermutlich auch als Gleitmittel bei der Eiablage (MOSENER 1997).

In der vorliegenden Studie wurden Morphologie, Ultrastruktur und Funktion der weiblichen akzessorischen Drüsen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* (Insecta: Orthoptera) einer detaillierten Untersuchung unterzogen, um den Wissensstand bezüglich der Kollateraldrüsen bei Orthopteren zu erweitern. Zusätzliches Augenmerk wurde auch auf den Ablauf der Drüsenentwicklung nach Vollzug der Adulthäutung des Weibchens gelegt, wobei hier neben etwaigen morphologischen Veränderungen vor allem der Beginn der sekretorischen Aktivität ermittelt werden sollte.

Material und Methoden

Für die vorliegende Untersuchung wurden 1 bis 12 Tage alte, adulte Weibchen von *Teleogryllus commodus* WALKER (Insecta: Orthoptera) herangezogen. Die Tiere wurden unter Standardbedingungen (25 °C, 60 % relative Luftfeuchtigkeit, Photoperiode: 12 h) am Institut für Zoologie der Universität Salzburg gehalten und gezüchtet. Nähere Details über die verwendete Zuchtmethode können unter anderem bei POHLHAMMER et al. (1975), MUSIOL et al. (1990) und STURM (1998, 1999) nachgelesen werden.

Zur Präparation der akzessorischen Drüsen wurden ausgewählte Weibchen im Kohlendioxid-Strom betäubt, mit einer Rasierklinge dekapitiert und in eine mit Insekten-Ringerlösung (PRILLHOFER 1995) gefüllte Präparierschale überführt. Für lichtmikroskopische Untersuchungen wurden die mit einer feinen Spitzpinzette entfernten Drüsen auf einen Objektträger gelegt, mit Ringerlösung und einem Deckglas versehen. Etwaige Lebendfärbungen zur besseren Darstellung der Zellorganellen wurden mit Karmin-Essigsäure durchgeführt. Die mikroskopischen Studien erfolgten an einem Reichert Polyvar Interferenzkontrastmikroskop.

Für die Rasterelektronenmikroskopie wurde der gesamte Genitalapparat eines Weibchens freipräpariert und in einer Paraformaldehyd/Glutaraldehyd-Mixtur (KARNOVSKY 1965) 3 Stunden lang fixiert. Anschließend wurde das Objekt mehrmals in Cacodylat-Puffer gewaschen, in aufsteigender Alkoholreihe (50 % bis 100 %) dehydriert und einer Kritisch-Punkt-Trocknung unterzogen. Nach Bedampfung des Präparates mit Kohle und Besputterung mit Gold erfolgte die Herstellung von Aufnahmen an einem Cambridge 250 REM bei einer Beschleunigungsspannung von 10 bis 30 kV.

Für Untersuchungen mit dem Transmissionselektronenmikroskop mußten die akzessorischen Drüsen in Karnovsky-Lösung (KARNOVSKY 1965) 3 Stunden lang vorfixiert und in 1 %iger Osmiumtetroxid-Lösung für 2 Stunden nachfixiert werden. Nach dem Fixieren wurden die Objekte wiederum in Cacodylat-Puffer gewaschen und in aufsteigender Alkoholreihe dehydriert. Die abschließende Einbettung erfolgte in Epon 812. Die mit Hilfe eines Reichert OM-U2 Mikrotoms hergestellten Ultradünnschnitte wurden mit Uranylacetat/Bleicitrat kontrastiert und mit einem Philips EM 300 bei einer Beschleunigungsspannung von 80 kV mikroskopiert. Semidünnschnitte der Drüsen wurden unter Zuhilfenahme desselben Mikrotoms hergestellt, auf Objektträgern fixiert und mit Methylenblau-Lösung (2 %) gefärbt.

Zur Herstellung herkömmlicher histologischer Schnitte wurden Abdomina einzelner Weibchen in Bouin-Lösung fixiert. Die von den Objekten erzeugten Längsschnitte wurden auf Objektträgern aufgebracht und daraufhin mit Azan (gemäß ADAM & CZIHAK 1964) gefärbt.

Ergebnisse

Lage und Gestalt der akzessorischen Drüsen

Die akzessorischen Drüsen des Weibchens von *Teleogryllus commodus* treten paarweise auf und liegen im Ventralbereich des siebten bzw. achten Abdominalsegmentes (Abb. 1, 2, siehe S. 216, 217). Sie münden seitlich von der terminalen Papille des Ductus receptaculi in die sich nach kaudal öffnende Genitalkammer aus (Abb. 1 B, S. 216). Bei der ventralen Eröffnung eines Grillenweibchens liegen die Drüsen meist unter Längsmuskelsträngen sowie großen Tracheen verborgen und sind je nach Ernährungszustand des Tieres von einem mehr oder minder dichten Fettkörper eingehüllt.

Die äußere Gestalt der akzessorischen Drüsen variiert sehr stark und ist grundsätzlich von zahlreichen Verzweigungen gekennzeichnet, welche nach unregelmäßigem Muster orientiert sind (Abb. 3, S. 218). Die Längen ausgestreckter Drüsen reichen - je nach Entwicklungszustand - von 4 bis 12 mm. Demgegenüber erreichen die Organe infolge ihrer starken dorsoventralen Plättung lediglich eine Dicke von 0,4 bis 0,6 mm, im Bereich der Endstücke sogar nur von 0,3 mm.

Die akzessorischen Drüsen können im allgemeinen in drei Bereiche untergliedert werden, welche auch deutliche Unterschiede in ihrer Morphologie aufweisen (siehe unten). Die apikale Region umfaßt die zahlreichen Endstücke der Drüsen, welche gegenüber den anschließenden Gangstücken der mittleren Region meist köpfchenförmig erweitert sind und zudem paarweise auftreten können (Abb. 3, 4, S. 218, 220). Die einzelnen Gangsegmente bilden die Verbindung zur basalen Region der Drüse, welche den Mündungsbereich umfaßt und das vornehmlich in der apikalen Region gebildete Sekret sammelt.

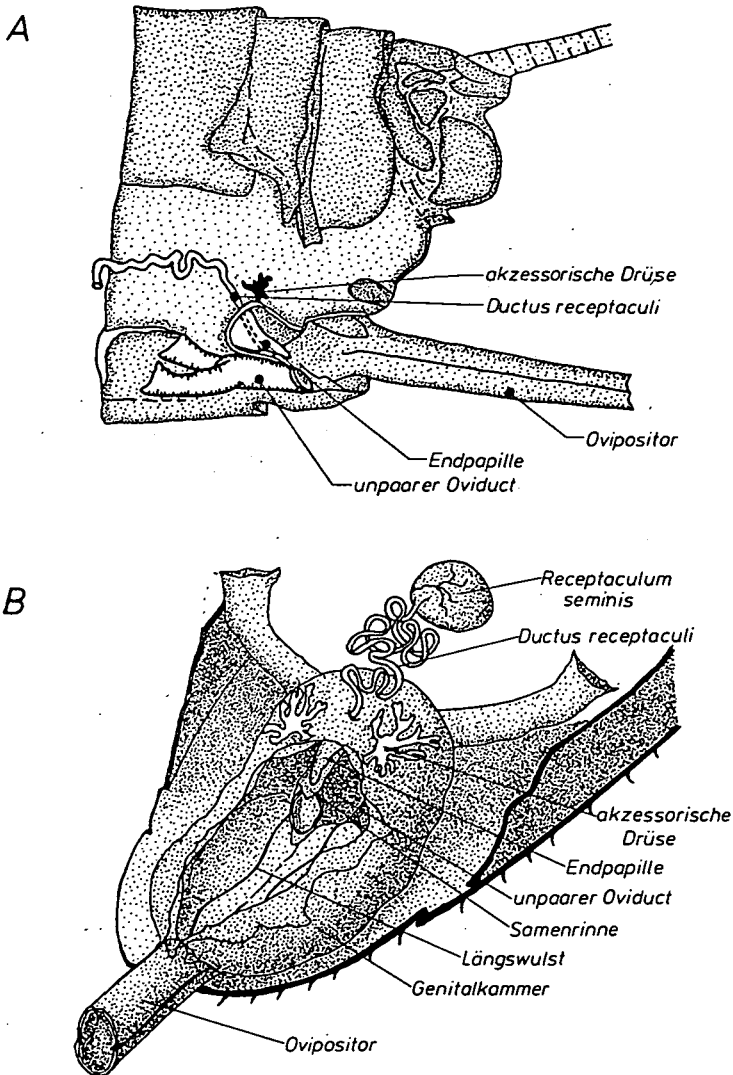


Abb. 1: A. Schematischer Längsschnitt durch den Genitalbereich des Weibchens von *Teleogryllus commodus*. B. Detailliertere Darstellung des weiblichen Genitalbereiches mit seinen einzelnen Bestandteilen und Lage der akzessorischen Drüsen.

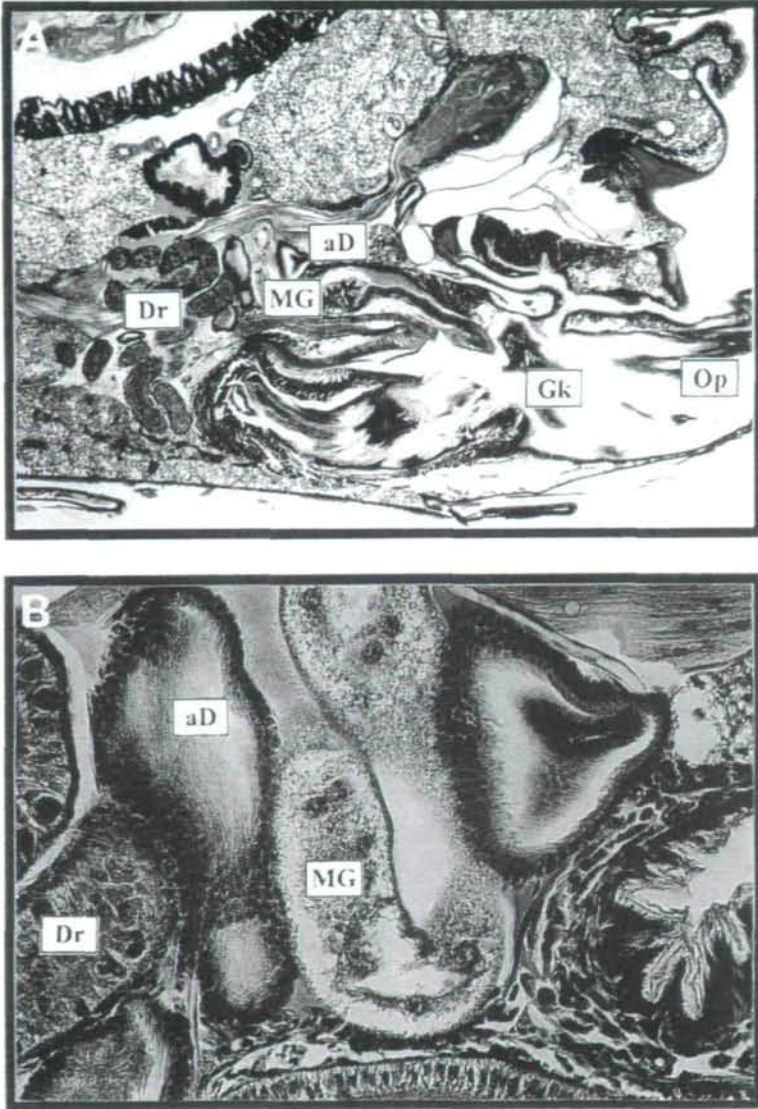


Abb. 2: A. Sagittalschnitt durch den ventralen Bereich des weiblichen Abdomens von *Teleogryllus commodus* zur Darstellung der Lage der einzelnen Bestandteile des Genitalkomplexes. Der Pfeil deutet auf die Endpapille des Ductus receptaculi (Länge der horizontalen Bildkante: 10 mm). B. Vergrößerter Ausschnitt des oberen Bildes mit Anschnitten des Ductus receptaculi (Dr), der akzessorischen Drüsen (aD) sowie der Malpighi-Gefäße (MG) (Länge der horizontalen Bildkante: 2 mm). Weitere Abkürzungen: Gk = Genitalkammer, Op = Ovipositor.

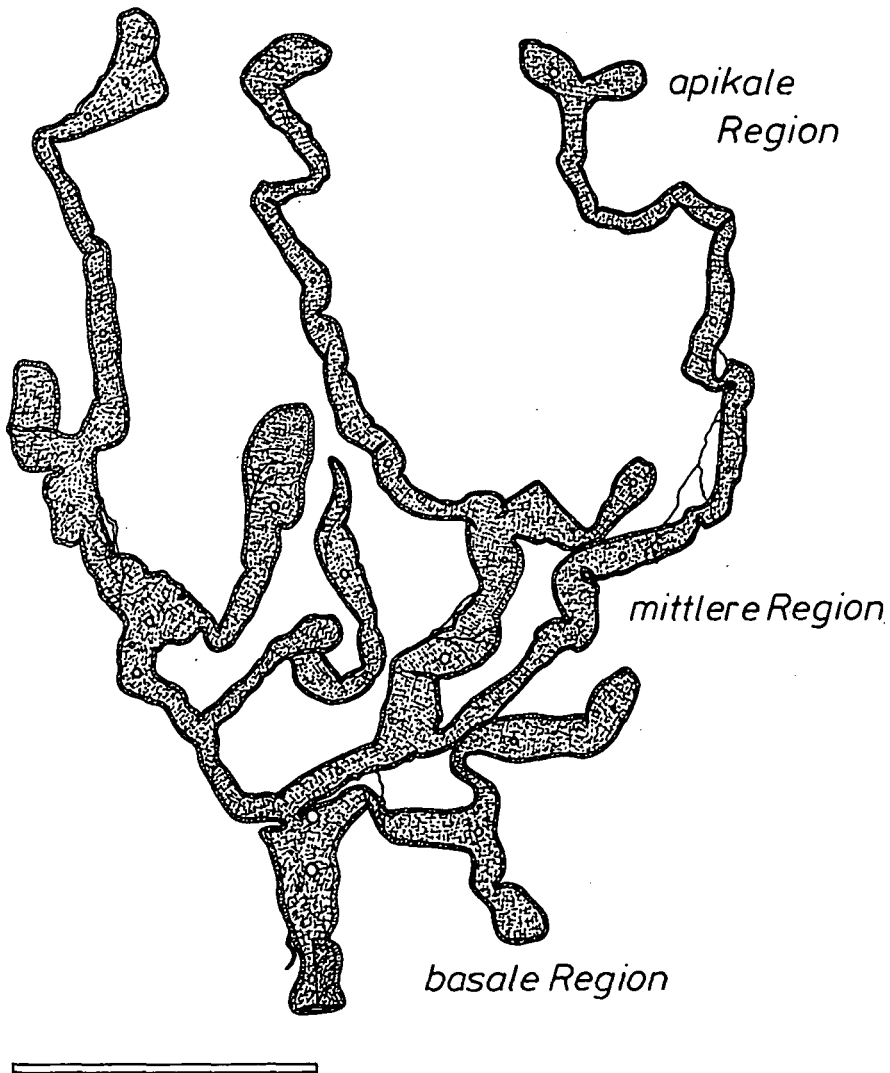


Abb. 3: Gestalt und Gliederung der akzessorischen Drüse in Weibchen von *Teleogryllus commodus* (Balkenlänge = 2 mm).

Die Sauerstoffversorgung der Drüsen erfolgt über zahlreiche Tracheolen, welche ein das gesamte Organ überziehendes Netz formen. Am feinsten ist dieses Geflecht von Sauerstofftransportwegen in den apikalen Regionen einzelner Drüsen ausgebildet.

Morphologie einzelner Drüsenabschnitte

Bereits bei der Betrachtung einer freipräparierten akzessorischen Drüse unter dem Lichtmikroskop kann ein einschichtiges Drüsenepithel erkannt werden, welches das sehr weiträumige Drüsenlumen umschließt (Abb. 4, 5A, siehe S. 220, 221). Bei der Studie von histologischen Präparaten sowie Semidünnschnitten kann der Aufbau des Epithels genauer beobachtet werden (Abb. 6, siehe S. 222). Dieses setzt sich - von innen nach außen betrachtet - aus einer cuticulären Intima, einer einzelnen Lage von Drüsenzellen und einer Basallamina zusammen. Die den Abschluß gegen das Lumen bildende Cuticula ist durch die Ausbildung zahlreicher haar- bzw. dornenförmiger Fortsätze gekennzeichnet, welche stets in Abflußrichtung des Sekretes orientiert sind (Abb. 5A, 6, siehe S. 221, 222). Die cuticuläre Intima wird von den Drüsenzellen nebst dem eigentlichen Sekret gebildet. Alle Zellen gleichen einander in ihrem Erscheinungsbild und besitzen eine hochprismatische Form mit basal gelegenen Zellkern. In den 3 oben beschriebenen Drüsenregionen können jedoch zum Teil deutliche Unterschiede bezüglich der einzelnen Komponenten des Epithels festgestellt werden:

- **Apikale Drüsenregion:** Die Zellen erreichen eine Höhe von ca. 80 µm und werden nach außen hin von einer lediglich 2 bis 5 µm dicken Basallamina abgegrenzt. Die cuticuläre Intima bildet bis zu 20 µm lange Fortsätze aus, welche in hoher Anzahl in das Lumen ragen.
- **Mittlere Drüsenregion:** Die Zellgröße bleibt gegenüber der apikalen Region nahezu unverändert (Höhe: 60 bis 80 µm), während die äußere Basallamina etwas an Dicke gewinnt und hier zwischen 4 und 8 µm mißt. Demgegenüber kann eine Verkürzung der Cuticula-Fortsätze auf 10 bis 15 µm beobachtet werden.

Basale Drüsenregion: In diesem Bereich nimmt die Zellhöhe deutlich ab und beträgt 50 bis 60 µm. Die Basallamina erreicht hingegen mit bis zu 10 µm ihre größte Mächtigkeit. Die Länge der cuticulären Fortsätze kann im Schnitt mit 10 µm angegeben werden, nimmt also ebenfalls noch einmal drastisch ab. Als Besonderheit dieser Region gilt eine zusätzliche Muskelschicht, welche im Mündungsbereich der Drüse das Epithel umschließt und aus je einer Lage zirkulärer und longitudinaler Muskelfasern besteht (Abb. 5 B, siehe S. 221). Die Muskelschicht dient dem Verschuß der Drüse und verhindert dadurch ein unkontrolliertes Ausfließen des Sekretes. Eine durch abwechselnde Kontraktion von Ring- und Längsmuskulatur erzeugte peristaltische Bewegung an der Drüsenbasis könnte weiters das aktive Austreiben der Drüsensubstanz bewirken.

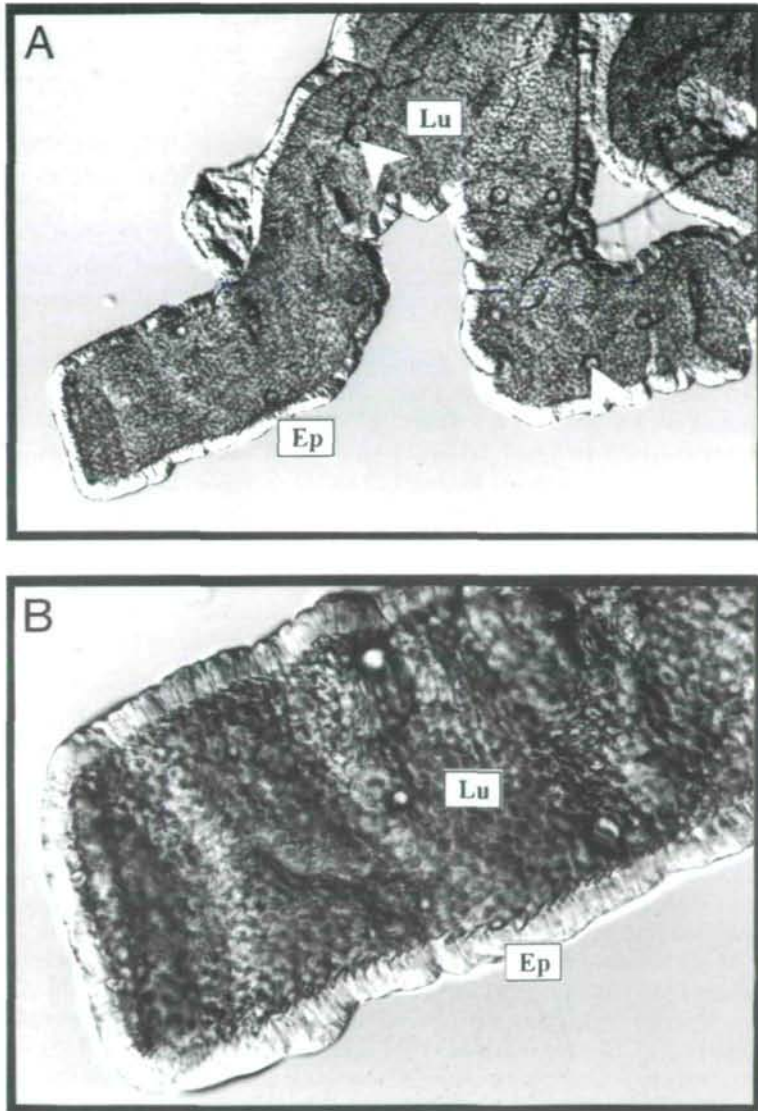


Abb. 4: A. Interferenzkontrastaufnahme der apikalen und mittleren Drüsenregion. Deutlich erkennbar ist hier bereits das einschichtige Epithel (Ep), welches das weiträumige Drüsenlumen (Lu) umschließt (Länge der horizontalen Bildkante: 2,5 mm). Pfeile kennzeichnen einzelne Sekrettröpfchen. B. Vergrößerte Darstellung eines Endköpfchens der akzessorischen Drüse. Hier kann die luminal an das Epithel anschließende cuticuläre Intima klar erkannt werden (Länge der horizontalen Bildkante: 1 mm).

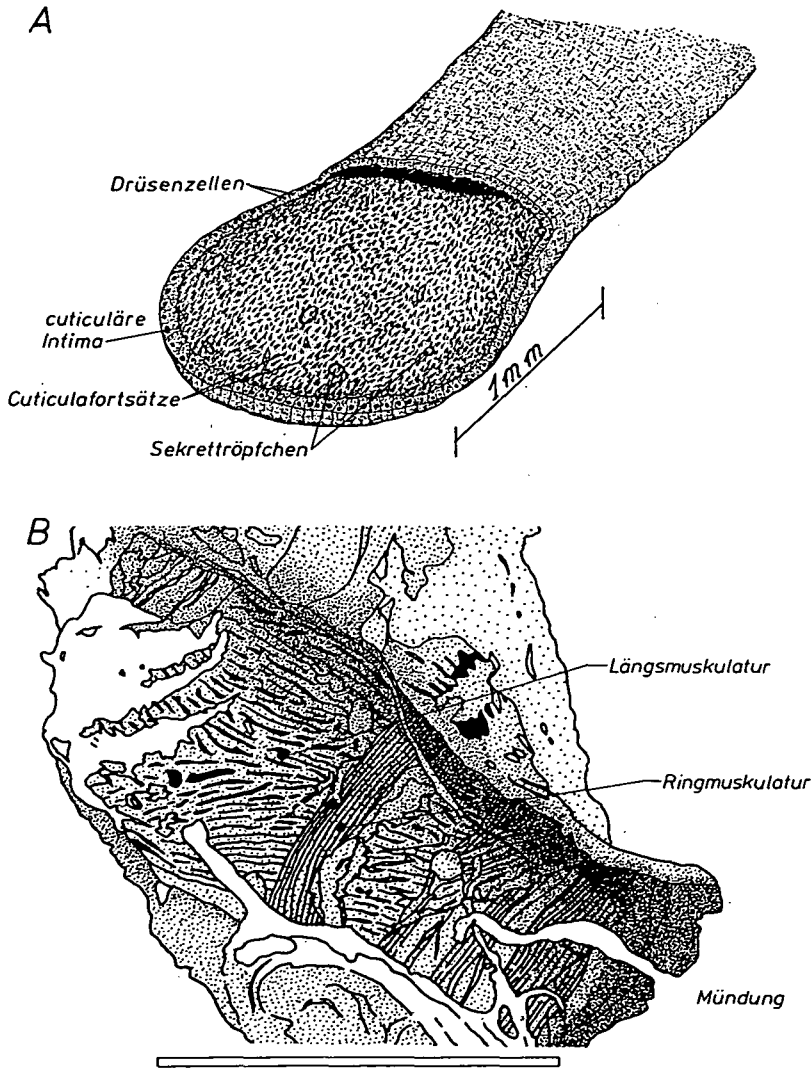


Abb. 5: A. Schnitt durch ein Endköpfchen der akzessorischen Drüse zur Darstellung der haar- bis dornenförmigen cuticulären Fortsätze, welche in dichter Anordnung vornehmlich in Richtung des Sekretabflusses orientiert sind. B. Darstellung des basalen Drüsenabschnittes mit umgebenden Lagen von Längs- und Ringmuskulatur (Länge des Balkens: 1 mm).



Abb. 6: Semidünnschnitt durch die apikale Region einer vollständig ausdifferenzierten akzessorischen Drüse. Neben dem Grundbauplan (cuticuläre Intima, einschichtiges Epithel, Basallamina) fallen hier vor allem basal und um den Zellkern herum positionierte Hohlräume auf, welche ein weitläufiges lankunäres System (IS) ausbilden. Abkürzungen: cF = cuticuläre Fortsätze, Ep = Epithel, Lu = Lumen. Länge des Balkens: 0,2 mm.

Feinstruktur einer Drüsenzelle

Die Ultrastruktur einzelner Zellen der weiblichen akzessorischen Drüse läßt sich nur mit Hilfe der Transmissionselektronenmikroskopie studieren. In Abb. 7 (siehe S. 224) ist eine Drüsenzelle mit ihren Bestandteilen sowie manchen Besonderheiten gezeichnet. Im basalen Teil jeder Zelle stellt der Zellkern das vorherrschende Kompartiment dar. Dieser erreicht einen Durchmesser von ca. 30 μm , zeigt eine meist sehr unregelmäßige Form und enthält neben einem zentralen Nukleolus große Mengen an genetisch inaktivem Heterochromatin (Abb. 8, 9, siehe S. 225, 228). Die basale Zellmembran ist in sekretorisch aktiven Zellen von Einbuchtungen gekennzeichnet, welche tief ins Zellinnere ragen und dort ein lakunäres System ausbilden können (Abb. 9B, D, siehe S. 228). Diese Hohlräume sind meist in hoher Dichte um den Kern herum positioniert. Auch die Basallamina ist mancherorts in die Zelle eingebuchtet, jedoch in weit geringerem Maße als die Zellmembran selbst (Abb. 9B, siehe S. 228). In unmittelbarer Kernnähe sowie im apikalen Zellteil kann rauhes und daraus entstandenes glattes endoplasmatisches Retikulum beobachtet werden. Daneben sind im Cytoplasma dieses Zellbereichs noch die für die Proteinsynthese essentiellen Dictyosomen und zahlreiche Mitochondrien anzutreffen. Letztere sind bis zu 5 μm lang, zeigen eine gestreckte oder gebogene Form und können laut Schnittbild dem Cristae-Typus zugeordnet werden (Abb. 9 C, siehe S. 228). Neben den Kompartimenten enthält das Cytoplasma hauptsächlich Protein-gefüllte Vesikel sowie vom glatten endoplasmatischen Retikulum gebildete Öltröpfchen, welche größtenteils an der apikalen Zellmembran freigesetzt werden. Die apikale Membran selbst ist zu einem dichten Saum von Mikrovilli umgeformt (Abb. 9C, siehe S. 228), welcher jedoch in Bereichen erhöhter Exocytosetätigkeit zahlreiche Auflösungserscheinungen zeigt. Die Mikrovilli werden von der dreischichtigen cuticulären Intima überdeckt. Die innerste Schicht (Endocuticula) ist durch eine regelmäßige Anordnung der Chitin-Elemente gekennzeichnet und erreicht eine Dicke von maximal 8 μm . Die im elektronenmikroskopischen Bild etwas dunklere Exocuticula variiert in ihrer Mächtigkeit am stärksten (0 bis 1,5 μm), wohingegen die nach außen abschließende Epicuticula relativ konstante Dicke aufweist (ca. 0,3 μm). Apikale Zellmembran und überlagernde Cuticula können mitunter in die Zelle eingefaltet sein (Abb. 9A, C, siehe S. 228). Am tiefsten Punkt dieser Einfaltungen ist die cuticuläre Intima meist stark ausgedünnt; ihre Gesamtdicke beträgt hier lediglich noch 0,4 bis 2,5 μm . Die bereits im vorigen Kapitel beschriebenen cuticulären Fortsätze zeigen im Schnittbild ebenfalls einen dreischichtigen Bau.

Als Besonderheit der Cuticula kann das Fehlen jeglicher kanalförmiger Strukturen oder Bruchstellen angeführt werden, durch welche das Drüsensekret in das Lumen geleitet werden könnte. Beobachtungen zufolge sammelt sich das Sekret insbesondere im Bereich der oben dokumentierten cuticulären Einfaltungen, wo es scheinbar durch die wesentlich dünnere Cuticula-Schicht dringen kann.

Die Verbindung zwischen zwei benachbarten Zellen erfolgt jeweils durch Punktdesmosomen und Tight Junctions, welche eine Durchdringen von Hemolympe in das Drüsenlumen verhindern.

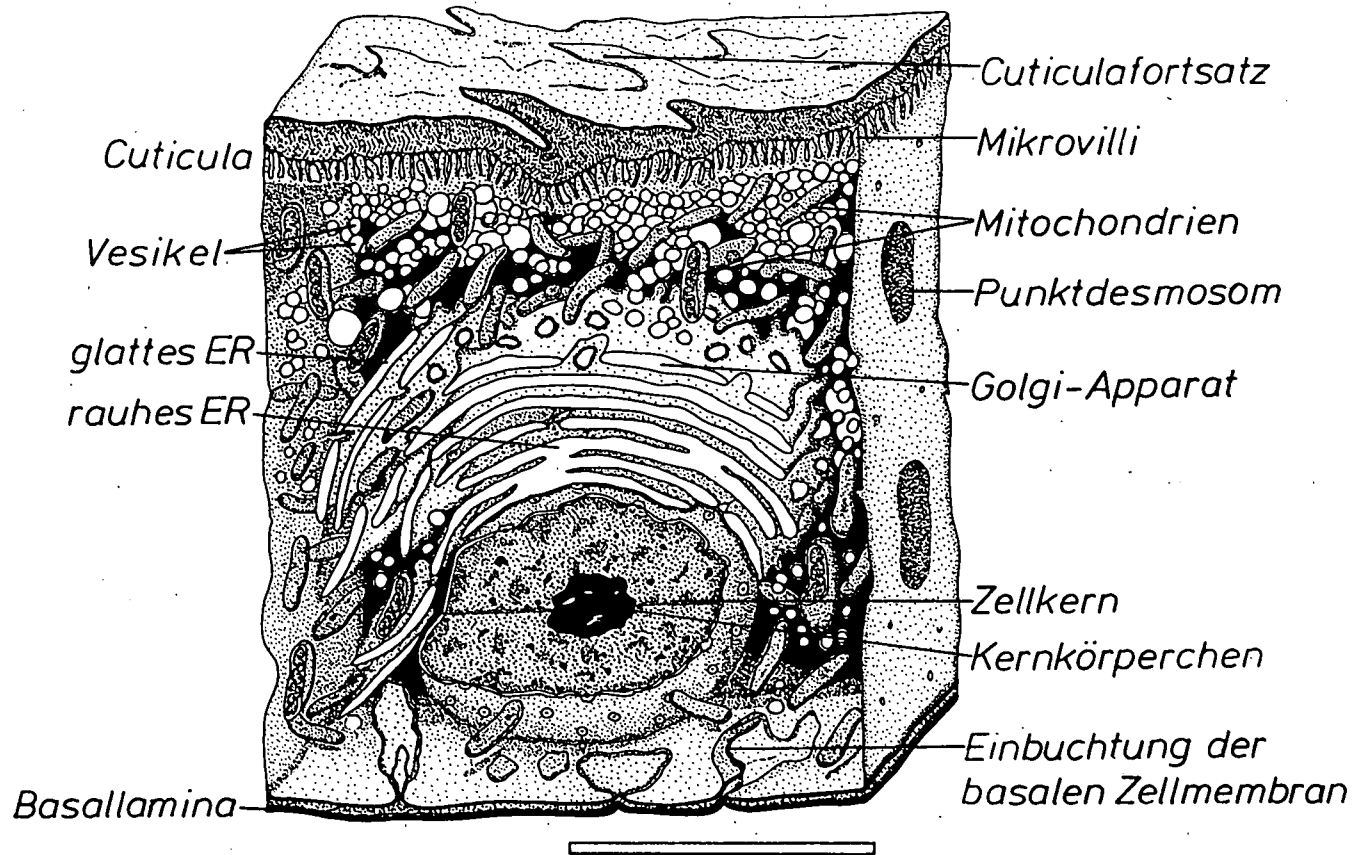


Abb. 7: Schema einer Drüsenzelle mit ihren einzelnen Bestandteilen sowie den im Text beschriebenen Besonderheiten (Balkenlänge: 30 µm).

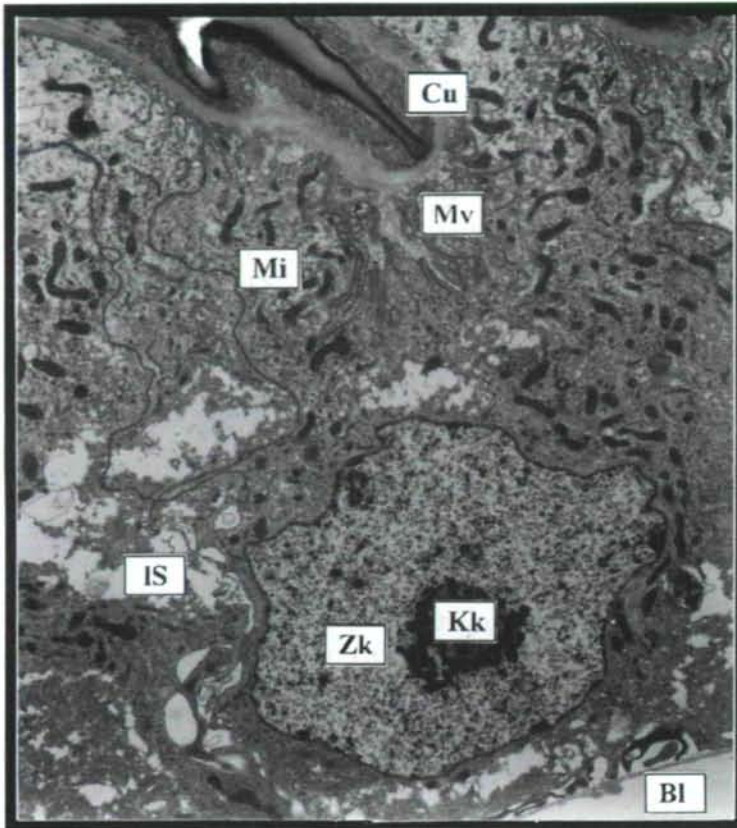


Abb. 8: TEM-Aufnahme einer vollständig ausdifferenzierten Drüsenzelle (Länge der horizontalen Bildkante: 50 μm). Abkürzungen: Cu = Cuticula, Mv = Mikrovilli, Mi = Mitochondrium, IS = lakunäres System, K = Zellkern, Kk = Kernkörperchen, Bl = Basallamina.

Funktion des Sekretes der weiblichen akzessorischen Drüsen

Das von den Drüsenzellen erzeugte Sekret bildet im Lumen kleine Tröpfchen aus, welche auf ihrem Wege zur Drüsenmündung teilweise miteinander verschmelzen und schließlich in gesammelter Form in die Genitalkammer freigesetzt werden. Sowohl durch Experimente mit wasser- und fettlöslichen Farbstoffen als auch durch Mischungsversuche konnte eindeutig der lipophile Charakter des Drüsensekretes nachgewiesen werden. Über dessen Funktion können jedoch bislang keine sicheren Aussagen getroffen werden. Beobachtungen an 12 Tage alten Weibchen zeigten, daß diese ölige Substanz gleichmäßig über die inneren Wandungen der Genitalkammer verteilt ist und von dort auf die Oberfläche abzulegender Eier übertragen wird. Das Sekret scheint in weiterer Folge als eine Art Gleitmittel für den erleichterten Transport der Eier durch den Ovipositor zu dienen. Eine Schutzfunktion des Sekretfilmes vor allem gegenüber im Boden lebenden Mikroorganismen kann ebenfalls nicht ausgeschlossen werden.

Entwicklung der Drüsen - Start der sekretorischen Aktivität

Während der Adultentwicklung des Grillenweibchens (Erlangung der Geschlechtsreife) sind die akzessorischen Drüsen signifikanten Veränderungen unterworfen. Am augenscheinlichsten ist hierbei einerseits die Längenzunahme der Drüsen von durchschnittlich 4 mm bei zwei Tage alten Weibchen auf 11 mm bei 12 Tage alten Tieren und andererseits die Veränderung der Färbung von durchsichtig weiß im frühen Stadium zu bräunlich gelb im sekretorisch aktiven Zustand. Detaillierte lichtmikroskopische Studien an Semidünnschnitten sowie Untersuchungen zahlreicher transmissionselektronenmikroskopischer Aufnahmen ergaben, daß die Drüsenzellen im Adultstadium des Grillenweibchens keiner mitotischen Teilung unterliegen und demzufolge die Größenzunahme der Drüsen alleine durch das Wachstum einzelner Zellen zustande kommt. Mißt die Zelle einer zwei Tage alten Drüse im Schnitt ca. 40 µm, so steigt deren Höhe in einer voll ausdifferenzierten Drüse auf bis zu 80 µm an (Abb. 10, siehe S. 230). Die Zunahme der Zellgröße wird von der Bildung des oben beschriebenen lakunären Systems begleitet. Mit der Entwicklung der Drüsen kommt es auch zu einer deutlichen Vermehrung von Protein- und Lipid-erzeugenden Kompartimenten bzw. der Energie-liefernden Mitochondrien. Der apikale Mikrovillisaum wird mit fortschreitender sekretorischer Aktivität und damit verbundener Exocytosetätigkeit aufgelöst und zeigt bei 12 Tage alten Weibchen bereits zahlreiche Unterbrechungen.

Der Start der sekretorischen Aktivität ist - wie bereits angedeutet wurde - durch eine Gelbfärbung der Drüsen charakterisiert. Durch Beobachtung von 1 bis 12 Tage alten Weibchen konnte festgestellt werden, daß dieser Farbwechsel fünf bis sechs Tage nach der Adulthäutung erfolgt. Ab diesem Zeitpunkt können unter dem Lichtmikroskop auch vereinzelte Sekrettröpfchen in den Drüsenlumina erfaßt werden. Der Beginn der Sekretproduktion ist zeitlich etwa mit dem Ende der Eireifung gleichzusetzen, sodaß eine erste Eibefruchtung und -ablage ab dem 6. bis 8. Tag nach der Adulthäutung ermöglicht wird.

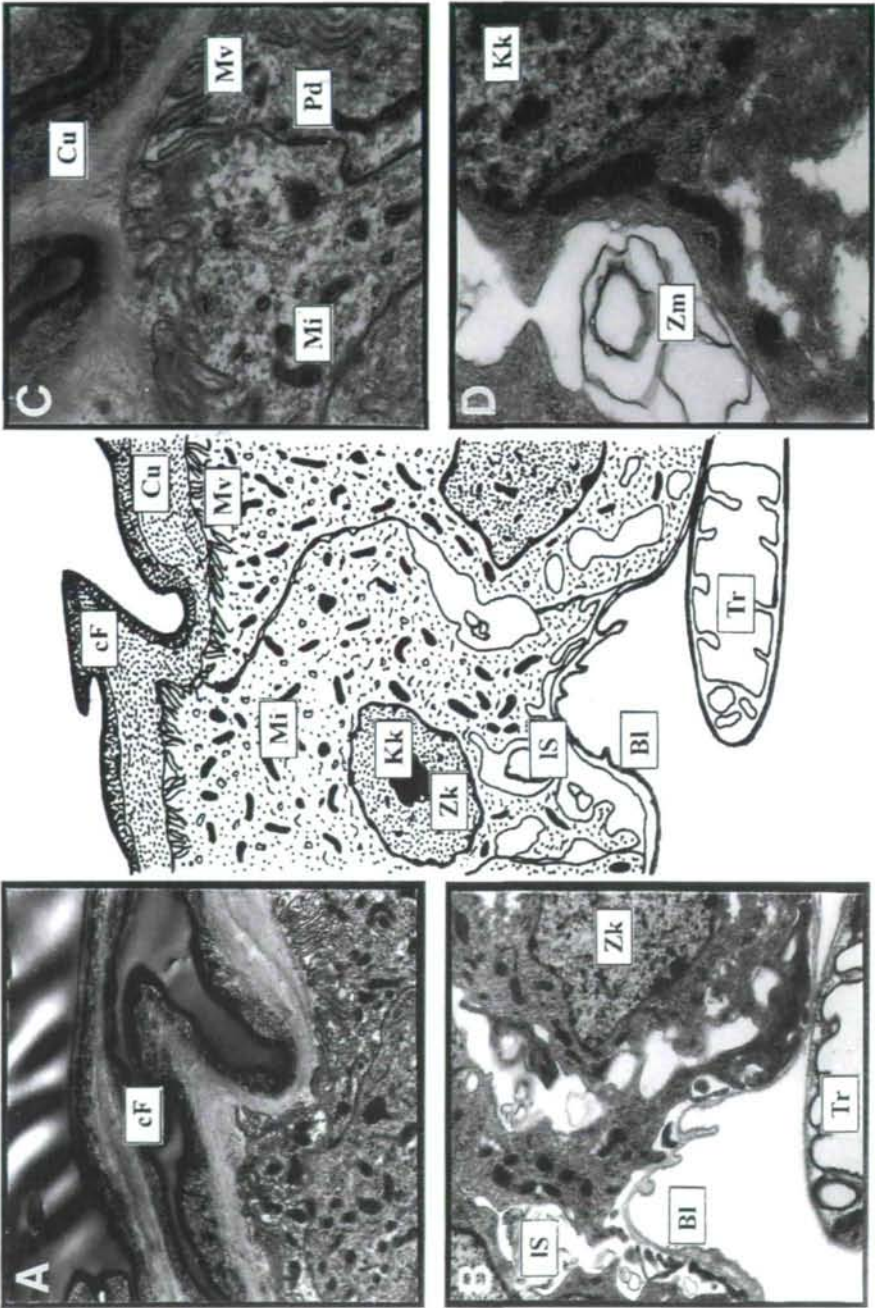
Diskussion

Die akzessorischen Drüsen des Weibchens von *Teleogryllus commodus* zeigen jenen von GILLOTT (1988) beschriebenen Bau mit cuticulärer Intima, einzelner Schicht von Drüsenzellen und nach außen hin abschließender Basallamina. Die die Abgrenzung gegen das Drüsenlumen ausbildende Cuticulaschicht wird von den Zellen des Epithels produziert und weist als Besonderheit bis zu 20 µm lange, in Richtung des Sekretabflusses orientierte Fortsätze von haar- bis dornenförmiger Gestalt auf. Die Funktion dieser Fortsätze ist bislang nicht eindeutig aufgeklärt; sie dürften jedoch dazu dienen, dem Sekret den Weg in Richtung Drüsenmündung und weiter in die Genitalkammer zu weisen, wo ähnliche, sehr feine Strukturen beobachtet werden können (SUGAWARA 1993). Durch die sehr dichte und kompakte Anordnung der Fortsätze in der Drüse wird auch ein minimales Lumen aufrechterhalten, welches für ein normales Funktionieren des Organes notwendig ist. ESSLER et al. (1992) berichten über ähnliche cuticuläre Strukturen im Receptaculum seminis von *Teleogryllus commodus* und sehen deren Funktion ebenfalls in einer Richtungsweisung. Hier jedoch werden sich aktiv bewegende Spermien in Richtung Ductus receptaculi geleitet. Von anderen Vertretern der Orthoptera liegen bisher keine Daten über ähnliche Strukturen vor. Bei manchen weiblichen Fangschrecken kann im Gegenteil ein vollständiges Fehlen der cuticulären Intima registriert werden (FUSEINI & KUMAR 1972).

Neben ihren Fortsätzen ist die Cuticula der weiblichen akzessorischen Drüse von *Teleogryllus commodus* noch durch eine weitere Besonderheit gekennzeichnet, nämlich das Fehlen jeglicher kanalartiger Strukturen, wie sie beispielsweise von ESSLER et al. (1992) für die cuticuläre Schicht des Ductus receptaculi im selben Insekt beschrieben werden, sowie etwaiger Bruchstellen, wie sie etwa in der Cuticula der Spermatheka von *Rhodnius prolixus* auftreten (LOCOCO & HUEBNER 1980). Beide Strukturen dienen der ungehinderten Ausleitung des Sekretes in das Lumen. In der akzessorischen Drüse scheint das Sekret in der Lage zu sein, durch die Cuticula zu permeieren. Dies geschieht jedoch bevorzugt an jenen Stellen, wo die cuticuläre Lage in die Zelle eingesenkt und stark ausgedünnt ist. Über die Permeabilität der Cuticula für nicht-ionische Substanzen berichtet bereits TREHERNE (1957) und zeigt dabei, daß ausschließlich lipophile Sekrete wie jenes aus der akzessorischen Drüse in der Lage sind, eine derartige Schicht zu durchdringen. Eine ähnliche Situation, welche die vorgestellte Theorie untermauern soll, bieten die Cornua-Drüsen der Drohnen von *Apis mellifera*, deren Sekret die stark gefaltete Cuticula ebenfalls durch Diffusion zu überwinden vermag (KOENIGER et al. 1996). Auch die cuticuläre Intima der abdominalen Pheromondrüsen weiblicher Nachtfalter zeigt keinerlei ausleitende Struktur, wird aber dennoch von den Lockstoff-Molekülen überwunden (SCHNEIDER 1994).

Die Entwicklung der akzessorischen Drüsen wird vor allem durch eine deutliche Größenzunahme charakterisiert, welche nicht etwa durch mitotische Teilung, sondern lediglich durch das Wachstum der Drüsenzellen hervorgerufen wird. Eine solche Konstanz der Zellzahl liegt statistischen Untersuchungen zufolge auch während der Entwicklung der akzessorischen Drüsen von *Chrysomya putoria* vor (TIRONE & AVANCINI 1997). Verursacht wird das Zellwachstum bei *Teleogryllus commodus* einerseits durch eine signifikante Vermehrung von endoplasmatischem Retikulum, Dictyosomen und Mitochondrien, andererseits durch die Bildung eines weitlumigen lakunären Systems. Die Vermehrung Sekretproduzierender Kompartimente und Energie-liefernder Organellen wird vergleichsweise auch für die männlichen akzessorischen Drüsen zahlreicher Insektenarten dargestellt (HAPP 1984). Wie das Beispiel von *Tenebrio molitor* zeigt, kann ein derartiger Prozeß bis zu einer

Abb. 9: Detailaufnahmen einzelner Bereiche einer Drüsenzelle. **A.** Apikaler Zellbereich mit Mikrovilli-Saum, Cuticula-Schicht sowie cuticulären Fortsätzen (Länge der horizontalen Bildkante: 30 μm). **B.** Basaler Zellbereich mit Zellkern, lakunärem System und tief eingebuchteter Zellmembran bzw. Basallamina (Horizontale Bildkante = 30 μm). **C.** Detailliertere Darstellung eines apikalen Zellausschnittes mit deutlich erkennbarer Zell-Zell-Grenze und Punktdesmosom. **D.** Vergrößertes Detail des basalen Zellbereiches mit Zellmembranresten in einzelnen Zisternen des lakunären Systems (Horizontale Bildkante in C und D: 15 μm). Die Zeichnung in der Mitte soll wesentliche Details zusammenfassend darstellen.



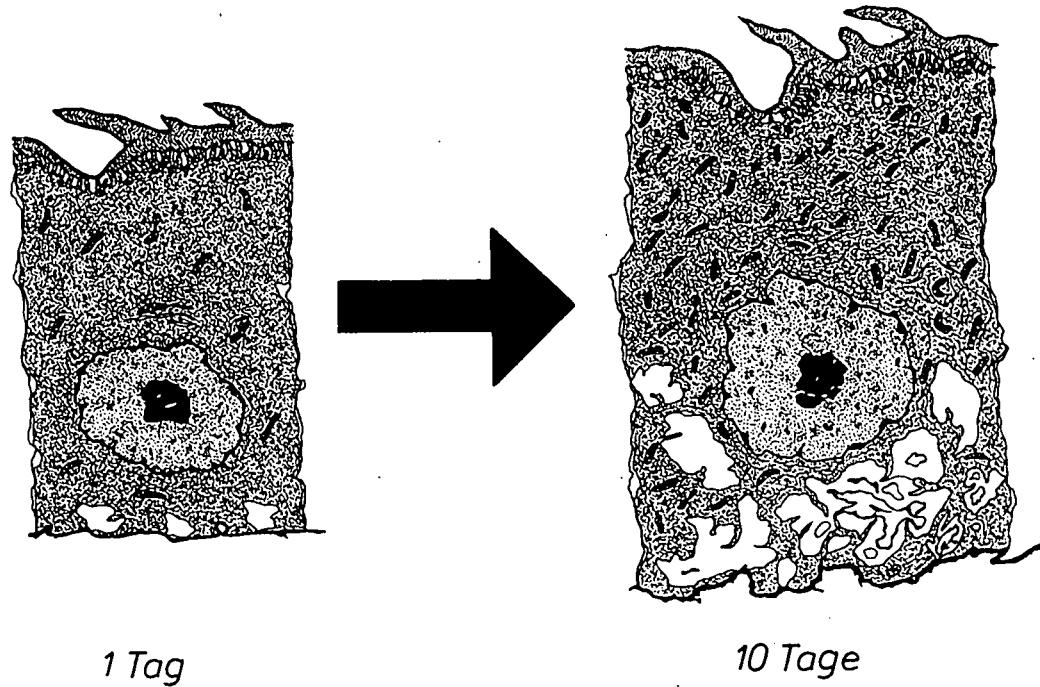


Abb. 10: Schematische Zeichnung zur Veranschaulichung der Ausdifferenzierung einer einzelnen Drüsenzelle. Neben einer signifikanten Größenzunahme können vor allem eine Vermehrung zellulärer Kompartimente (Mitochondrien, glattes und raues ER, Dictyosomen), die Ausbildung eines weitlumigen lakunären Systems sowie die kontinuierliche Auflösung des apikalen Mikrovillisaumes infolge einer vermehrten Sekretausschüttung beobachtet werden.

10-fachen Volumssteigerung einzelner Zellen führen. Über den Sinn der Bildung eines lakunären Systems kann im Rahmen der vorliegenden Untersuchung noch keine eindeutige Aussage getroffen werden. Die zahllosen Einfaltungen bewirken eine drastische Vergrößerung der transluminalen Zelloberfläche. Dies wiederum befähigt die ausdifferenzierte Zelle wahrscheinlich zur vermehrten Aufnahme von Rohstoffen aus der Hemolymph. Wie jedoch diese Stoffe im einzelnen verwertet werden, ist noch völlig unklar. Einfaltungen der basalen Zellmembran treten unter anderem auch bei einzelnen Zellen der Kollateraldrüsen von *Hyalophora cecropia* auf (BERRY 1968). Hier wird deren eigentliche Funktion jedoch nicht näher dargestellt.

Wie zahlreiche Versuche zeigten, beginnt die Aktivität der akzessorischen Drüsen von *Teleogryllus commodus* fünf bis sechs Tage nach der Adulthäutung. Damit erfolgt die Sekretbildung unmittelbar bevor die ersten Eier in den Ovarien herangereift sind. Das Sekret wird bis zur Befruchtung der Eier gesammelt, um schließlich in ausreichender Menge als Gleitmittel für den Eitransport durch den Ovipositor zur Verfügung zu stehen. Der Start der sekretorischen Aktivität kann im Vergleich mit anderen Insektenarten als sehr rasch bezeichnet werden, treten doch zum Beispiel bei *Hyalophora cecropia* erste Sekretausschüttungen am 13. Tag der 21 Tage dauernden Adultentwicklung auf (BERRY 1968). Die männlichen akzessorischen Drüsen der Grillen (z. B. *Acheta domestica*; KAULENAS et al. 1979) entwickeln sich ähnlich schnell wie die weiblichen. Das Sekret wird hier im Schnitt 8 Tage nach der Adulthäutung abgegeben.

Dank

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Kurt Pohlhammer, der mir freundlicherweise das Thema der vorliegenden Arbeit zur Erforschung überließ und mir stets hilfsbereit zur Seite stand. Bei der Präparation der akzessorischen Drüsen für die Elektronenmikroskopie waren mir dankenswerterweise Herr Dr. Wolf-Dietrich Krautgartner, Frau Adda Mänhardt und Frau Synöve Tholo behilflich. Zuletzt möchte ich noch Herrn Mag. Wolfgang Möseneder dafür danken, daß er zahlreiches Bildmaterial für Vergleichszwecke zur Verfügung stellte.

Zusammenfassung

Die akzessorischen Drüsen der weiblichen australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* WALKER treten als paarige Organe im Ventralbereich des siebten und achten Abdominalsegmentes auf und münden seitlich neben der Endpapille des Ductus receptaculi in die Genitalkammer. Die Drüsen erreichen eine Größe von bis zu 12 mm und lassen sich in eine apikale Region (Endstücke), einen mittleren Bereich sowie einen basalen Abschnitt (Mündungsbereich) untergliedern. Die Morphologie ist durch ein einschichtiges Drüsenepithel gekennzeichnet, welches nach außen hin durch eine Basallamina und gegen das weiträumige Lumen durch eine cuticuläre Intima abgegrenzt wird. Die Cuticula-Schicht bildet zahlreiche haarförmige, in Richtung des Sekretabflusses orientierte Fortsätze aus. Als weitere Besonderheit kann das Fehlen jeglicher Kanälchen oder Bruchstellen angesehen werden, sodaß das von den Drüsenzellen produzierte lipophile Sekret die Intima lediglich durch Diffusion überwinden kann. Im Laufe der Adultentwicklung des Grillenweibchens kommt es sowohl zu einer signifikanten Vergrößerung der akzessorischen Drüsen infolge des Wachstums der Zellen als auch zu einer Vermehrung einzelner Zellkompartimente und zur Ausbildung eines großräumigen

lakunären Systems. Die Sekretbildung erfolgt erstmals fünf bis sechs Tage nach der Adulthäutung. Die Drüsensubstanz fungiert hauptsächlich als Gleitmittel für einen erleichterten Transport von befruchteten Eiern durch den Ovipositor, könnte jedoch auch eine Art Schutzfunktion besitzen.

Literatur

- ADAM H. & G. CZIHAK (1964): Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. — Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 412 pp.
- BERRY S.J. (1968): The Fine Structure of the Colleterial Glands of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera). — J. Morphol. **125**: 259-280.
- BONNANFANT-JAIS M.I. (1974): Morphologie de la glande lactee d'une Glossine, *Glossina austeni* NEWST. au cours du cycle de gestation. I. Aspects ultrastructuraux en periode de gestation. — J. Microsc. **19**: 265-284.
- BRUNET P.C.J. (1952): The formation of the ootheca by *Periplaneta americana*. The structure and function of the left colleterial gland. — Quart. J. Microsc. Sci. **93**: 47-69.
- CALAHAN P.S. & T. CASCIO (1963): Histology of the reproductive tract and transmission of sperm in the corn earworm, *Heliothis zea*. — Ann. Ent. Soc. Amer. **56**: 535-556.
- ESSLER H., HERZOG E.M., MUSIOL I.M. & K. POHLHAMMER (1992): Morphology of the Receptacular Complex in the Cricket *Teleogryllus commodus* (Saltatoria: Ensifera: Gryllidae). — Entomol. Gener. **17**: 219-232.
- FUSEINI B.A. & R. KUMAR (1972): The accessory glands of some female mantids. — Entomologist's Mon. Mag. **108**: 98-101.
- GILLOTT C. (1988): Accessory Sex Glands in Arthropoda - Insecta. — In: ADIYODI K.G. & R.G. ADIYODI, Reproductive Biology of Invertebrates III. Accessory Sex Glands, John Wiley & Sons, New York, pp. 319-473.
- GILLOTT C. (1996): Male Insect Accessory Glands - Functions and Control of Secretory Activity. — Invert. Reprod. Develop. **30**: 199-205.
- HAPP G.M. (1984): Structure and Development of Male Accessory Glands in Insects. — In: KING R.C. & H. AKAI, Insect Ultrastructure, Volume II, Plenum Press, New York, pp.?
- KARNOVSKY M.J. (1965): A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. — J. Cell Biol. **27**: 137A-138A.
- KAULENAS M.S. (1992): Insect accessory reproductive structures. Function, structure, and development. — Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo, 226 pp.
- KAULENAS M.S., POTSWALD H.E., BURNS A.L. & R.L. YENOFKY (1979): Development of structural and functional specializations for export protein synthesis by the accessory gland of the male cricket *Acheta domesticus* L. (Orthoptera Gryllidae). — Int. J. Insect Morphol. Embryol. **8**: 33-49.
- KOENIGER G., HAENEL H., WISSEL M. & W. HERTH (1996): Cornual gland of the honeybee drone (*Apis mellifera* L.): Structure and secretion. — Apidologie **27**: 145-156.
- LOCOCO D. & E. HUEBNER (1980): The ultrastructure of the female accessory gland, the cement gland, in the insect *Rhodnius prolixus*. — Tissue and Cell **12**: 557-580.
- MÖSENER W. (1997): Morphologie der sekretorisch aktiven akzessorischen Drüsen des weiblichen Genitaltraktes von *Teleogryllus commodus* WALKER (1869) (Insecta: Orthoptera). — Unveröff. Dipl.-Arb., Univ. Salzburg, 76 pp.
- MUSIOL I.M., JIRKOWSKI G.F. & K. POHLHAMMER (1990): Immunohistochemical characterization of a widely spread Arg8-vasopressin-like neuroendocrine system in the cricket *Teleogryllus commodus* WALKER (Orthoptera, Insecta). — Acta histochemica, Suppl. **40**: 137-142.

- POHLHAMMER K., DÖRNBERGER H., EDSON K., TREIBLMAYR K. & G. WEINBÖRMAYER (1975): Die Stimulierung der Eiablage durch die Paarung bei der Grille *Teleogryllus commodus* WALKER. — Zool. Jb. Physiol. 79: 9-25.
- POHLHAMMER K. (1978): Die Besamung der Eier bei der australischen Grille *Teleogryllus commodus* WALKER (Insecta, Orthoptera). — Zool. Jb. Anat. 99: 157-173.
- PRILLHOFER J. (1995): Die motorische Aktivität des Ductus receptaculi und des Receptaculum seminis unter verschiedenen physiologischen Bedingungen der Weibchen von *Teleogryllus commodus* WALKER (1869). — Unveröff. Dipl.-Arb., Univ. Salzburg, 58 pp.
- SCHNEIDER D. (1994): Hundert Jahre Pheromonforschung. — Naturwissenschaftliche Rundschau 47: 337-349.
- STURM R. (1998): Die Entwicklung der akzessorischen Drüsen im weiblichen Genitaltrakt von *Teleogryllus commodus* WALKER (1869) (Insecta: Orthoptera). — Unveröff. Dipl.-Arb., Univ. Salzburg, 60 pp.
- STURM R. (1999): Einfluß der Temperatur auf die Eibildung und Entwicklung von *Acheta domesticus* (L.) (Insecta: Orthoptera: Gryllidae). — Linzer biol. Beitr. 31: 731-737.
- TIRONE G. & R.M.P. AVANCINI (1997): Development of female accessory glands of *Chrysomya putoria* (WIEDEMANN) (Diptera: Calliphoridae) during oogenesis. — Int. J. Insect Morphol. Embryol. 26: 1-7.
- TOBE S.S., DAVEY K.G. & E. HUEBNER (1973): Nutrient transfer during the reproductive cycle in *Glossina austeni* NEWST: histology and histochemistry of the milk gland, fat body, and oenocytes. — Tissue and Cell 5: 633-650.
- TREHERNE J.E. (1957): The diffusion of non-electrolytes through the isolated cuticle of *Schistocerca gregaria*. — J. Insect Physiol. 1: 178-186.
- WENSLER R.J.D. & J.G. REMPEL (1962): The morphology of the male and female reproductive of the midge, *Chironomus plumosus* L. — Can. J. Zool. 40: 199-229.

Anschrift des Verfassers: Mag. mult. Robert STURM
Brunnleitenweg 41
5061 Elsbethen, Österreich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Linzer biologische Beiträge](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [0032_1](#)

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

Artikel/Article: [Die weiblichen akzessorischen Drüsen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* WALKER \(Orthoptera, Gryllidae\): Morphologie, Funktion und Entwicklung. 213-233](#)