

**Bedeutung der Chitinoberfläche im Bereich der  
Windsinneshaare auf dem Kopf der  
Wanderheuschrecke *Locusta migratoria***

---

**ANDREAS LANG**

**Bedeutung der Chitinoberfläche im Bereich der  
Windsinneshaare auf dem Kopf der  
Wanderheuschrecke *Locusta migratoria***

Dissertation zur Erlangung des Grades des

**Doktors der Naturwissenschaften**

der Naturwissenschaftlich-Technischen Fakultät III  
Chemie, Pharmazie, Bio- und Werkstoffwissenschaften  
der Universität des Saarlandes

von

**Dipl. Biol. Lang Andreas**

**Saarbrücken 2011**

**Tag des Kolloquiums: 20.10.2011**

**Dekan: Prof. Dr. W. F. Maier**

**Berichterstatter: Prof. Dr. B. Möhl**

**Prof. Dr. U. Müller**

**Vorsitzender: Prof. Dr. I. Bernhardt**

**Akad. Mitarbeiter: Dr. G.-W. Kohring**

## **Danksagung**

Diese Arbeit wurde am Lehrstuhl für Experimentelle Physik und am Lehrstuhl für Biowissenschaften an der Universität des Saarlandes durchgeführt.

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. B. Möhl für die engagierte Betreuung meiner Arbeit, für seine Ratschläge und für die geduldige Unterstützung. Aus den vielen konstruktiven Diskussionen ergaben sich während der Arbeitsphase wichtige wegweisende Impulse.

Herrn Prof. Dr. U. Müller danke ich für die Bereitschaft der Übernahme des Referats und für die Bereitstellung der Geräte und Räumlichkeiten sowie für die konstruktiven Anregung und die fachkundige Unterstützung.

Mein Dank gilt auch Herrn Dr. A. Wisser und Herrn Prof. Dr. U. Hartmann für die unterstützende Betreuung meiner Arbeit.

Den Mitarbeitern der Naturwissenschaftlich-Technischen Fakultät III, insbesondere Frau Gardezi, gehört ebenfalls mein Dank für die freundliche Aufnahme und die mir entgegengebrachte Hilfsbereitschaft.

Schließlich möchte ich allen, Freundinnen und Freunden, Kolleginnen und Kollegen, die auf unterschiedlichste Art und Weise zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben an dieser Stelle meinen Dank aussprechen.

Besonders danken möchte ich meinen Eltern, meinem Bruder Stefan und meiner Schwägerin Birgit, Erika Heit, Guido und Gernot Heit sowie Hermann und Hedwig Heit für die vielfältige Unterstützung und die Geduld in den vergangenen Jahren.



# Inhaltsverzeichnis

|                                                                                           |                  |               |
|-------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|---------------|
| <b>1 Einleitung</b>                                                                       | <b>Seite</b>     | <b>1</b>      |
| 1.1 Thema der vorliegenden Arbeit                                                         | Seite            | 1             |
| 1.2 Vereinfachte Betrachtung der Strömungsverhältnisse bei fliegenden Tieren              | Seite            | 2             |
| 1.3 Wahrnehmung von Luftströmen bei <i>Locusta migratoria</i>                             | Seite            | 4             |
| 1.4 Funktion der Windhaare für die Flugsteuerung bei <i>Locusta migratoria</i>            | Seite            | 5             |
| 1.5 Fragestellungen                                                                       | Seite            | 10            |
| <br><b>2 Material und Methode</b>                                                         | <br><b>Seite</b> | <br><b>12</b> |
| 2.1 Herkunft der Versuchstiere und ihre Aufbewahrung                                      | Seite            | 12            |
| 2.1.1 Wildfänge und Fundorte                                                              | Seite            | 12            |
| 2.1.2 Futtertiere aus dem Zoofachgeschäft                                                 | Seite            | 15            |
| 2.1.3 Aufbewahren der Versuchstiere                                                       | Seite            | 15            |
| <br>2.2 Rasterelektronenmikroskopische Untersuchung                                       | <br>Seite        | <br>16        |
| 2.2.1 Vorbereitung der Präparate für die Elektronenmikroskopie                            | Seite            | 16            |
| 2.2.1.1 Reinigung des Präparats                                                           | Seite            | 16            |
| 2.2.1.2 Entwässerung des Präparats                                                        | Seite            | 16            |
| 2.2.1.3 Critical-Point-Trocknung des Präparats                                            | Seite            | 17            |
| 2.2.1.4 Entwässerung des Präparats durch Trocknung im Exikkator                           | Seite            | 18            |
| 2.2.1.5 Befestigen des Präparats                                                          | Seite            | 18            |
| 2.2.1.6 Herstellen der Leitfähigkeit des Präparats                                        | Seite            | 18            |
| 2.2.1.7 Aufbewahrung der Präparate                                                        | Seite            | 19            |
| 2.2.2 Elektronenmikroskopische Untersuchung des Präparats                                 | Seite            | 19            |
| 2.2.2.1 Untersuchung der Proben mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM)                   | Seite            | 19            |
| 2.2.2.2 Untersuchung der Proben mit dem Environmental Scanning Electron Microscope (ESEM) | Seite            | 20            |
| <br>2.3 Lichtmikroskopische und transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen      | <br>Seite        | <br>20        |
| 2.3.1 Einbetten der Präparate in Kunstharz                                                | Seite            | 20            |

|           |                                                                    |              |           |
|-----------|--------------------------------------------------------------------|--------------|-----------|
| 2.3.2     | Kontrastieren des Dünnschnittes                                    | Seite        | 21        |
| 2.3.3     | Lichtmikroskopische Untersuchungen                                 | Seite        | 21        |
| 2.3.4     | Transmissionselektronenmikroskopische Untersuchung                 | Seite        | 21        |
| 2.4       | Temperaturmessung unter dem Pronotum von <i>Locusta migratoria</i> | Seite        | 22        |
| 2.4.1     | Beschreibung des Temperaturmessverfahrens                          | Seite        | 22        |
| 2.4.2     | Einflussnahme auf die Oberflächenstruktur                          | Seite        | 24        |
| 2.4.3     | Versuchsaufbau und Versuchsdurchführung                            | Seite        | 27        |
| 2.5       | Elektrophysiologische Untersuchungen                               | Seite        | 28        |
| <b>3</b>  | <b>Oberflächenbeschaffenheit und Ökologie der Arten</b>            | <b>Seite</b> | <b>32</b> |
| 3.1       | Nicht Boden lebende Arten mit guter bis sehr guter Flugfähigkeit   | Seite        | 33        |
| 3.1.1     | Familie: Acrididae                                                 | Seite        | 33        |
| 3.1.1.1   | <i>Locusta migratoria</i>                                          | Seite        | 33        |
| 3.1.1.1.1 | Ökologie                                                           | Seite        | 33        |
| 3.1.1.1.2 | Oberflächenstruktur von <i>Locusta migratoria</i>                  | Seite        | 36        |
| 3.1.1.2   | <i>Chorthippus parallelus</i>                                      | Seite        | 43        |
| 3.1.1.2.1 | Ökologie                                                           | Seite        | 43        |
| 3.1.1.2.2 | Oberflächenstruktur von <i>Chorthippus parallelus</i>              | Seite        | 44        |
| 3.1.1.3   | <i>Chorthippus dorsatus</i>                                        | Seite        | 47        |
| 3.1.1.3.1 | Ökologie                                                           | Seite        | 47        |
| 3.1.1.3.2 | Oberflächenstruktur von <i>Chorthippus dorsatus</i>                | Seite        | 48        |
| 3.1.1.4   | <i>Chorthippus biguttulus</i>                                      | Seite        | 50        |
| 3.1.1.4.1 | Ökologie                                                           | Seite        | 50        |
| 3.1.1.4.2 | Oberflächenstruktur von <i>Chorthippus biguttulus</i>              | Seite        | 51        |
| 3.1.2     | Familie: Tettigoniidae                                             | Seite        | 54        |
| 3.1.2.1   | <i>Tettigonia viridissima</i>                                      | Seite        | 54        |
| 3.1.2.1.1 | Ökologie                                                           | Seite        | 54        |
| 3.1.2.1.2 | Oberflächenstruktur von <i>Tettigonia viridissima</i>              | Seite        | 55        |
| 3.1.2.2   | <i>Platycleis albopunctata</i>                                     | Seite        | 57        |
| 3.1.2.2.1 | Ökologie                                                           | Seite        | 57        |
| 3.1.2.2.2 | Oberflächenstruktur von <i>Platycleis albopunctata</i>             | Seite        | 58        |
| 3.1.3     | Familie: Tetrigidae                                                | Seite        | 60        |

|           |                                                                                     |       |    |
|-----------|-------------------------------------------------------------------------------------|-------|----|
| 3.1.3.1   | Tetrix subulata                                                                     | Seite | 60 |
| 3.1.3.1.1 | Ökologie                                                                            | Seite | 60 |
| 3.1.3.1.2 | Oberflächenstruktur von Tetrix subulata                                             | Seite | 62 |
| 3.1.4     | Zusammenfassung für nicht bodenlebende Arten mit guter bis sehr guter Flugfähigkeit | Seite | 64 |
| 3.2       | Boden lebende Arten                                                                 | Seite | 65 |
| 3.2.1     | Familie: Rhaphidophoridae                                                           | Seite | 66 |
| 3.2.1.1   | Tachycines asynamorus                                                               | Seite | 66 |
| 3.2.1.1.1 | Ökologie                                                                            | Seite | 66 |
| 3.2.1.1.2 | Oberflächenstruktur von Tachicynes asynamorus                                       | Seite | 67 |
| 3.2.2     | Familie: Gryllidae                                                                  | Seite | 71 |
| 3.2.2.1   | Gryllus campestris                                                                  | Seite | 71 |
| 3.2.2.1.1 | Ökologie                                                                            | Seite | 71 |
| 3.2.2.1.2 | Oberflächenstruktur von Gryllus campestris                                          | Seite | 72 |
| 3.2.2.2   | Gryllodes suppicans                                                                 | Seite | 74 |
| 3.2.2.2.1 | Ökologie                                                                            | Seite | 74 |
| 3.2.2.2.2 | Oberflächenstruktur von Gryllodes suppicans                                         | Seite | 75 |
| 3.2.2.3   | Acheta domesticus                                                                   | Seite | 79 |
| 3.2.2.3.1 | Ökologie                                                                            | Seite | 79 |
| 3.2.2.3.2 | Oberflächenstruktur von Acheta domesticus                                           | Seite | 80 |
| 3.2.3     | Zusammenfassung für Boden lebende Arten                                             | Seite | 82 |
| 3.3       | Gesamtbetrachtung                                                                   | Seite | 84 |

#### **4 Einflussnahme der Oberflächenstruktur des Pronotums auf die Luftstömung**

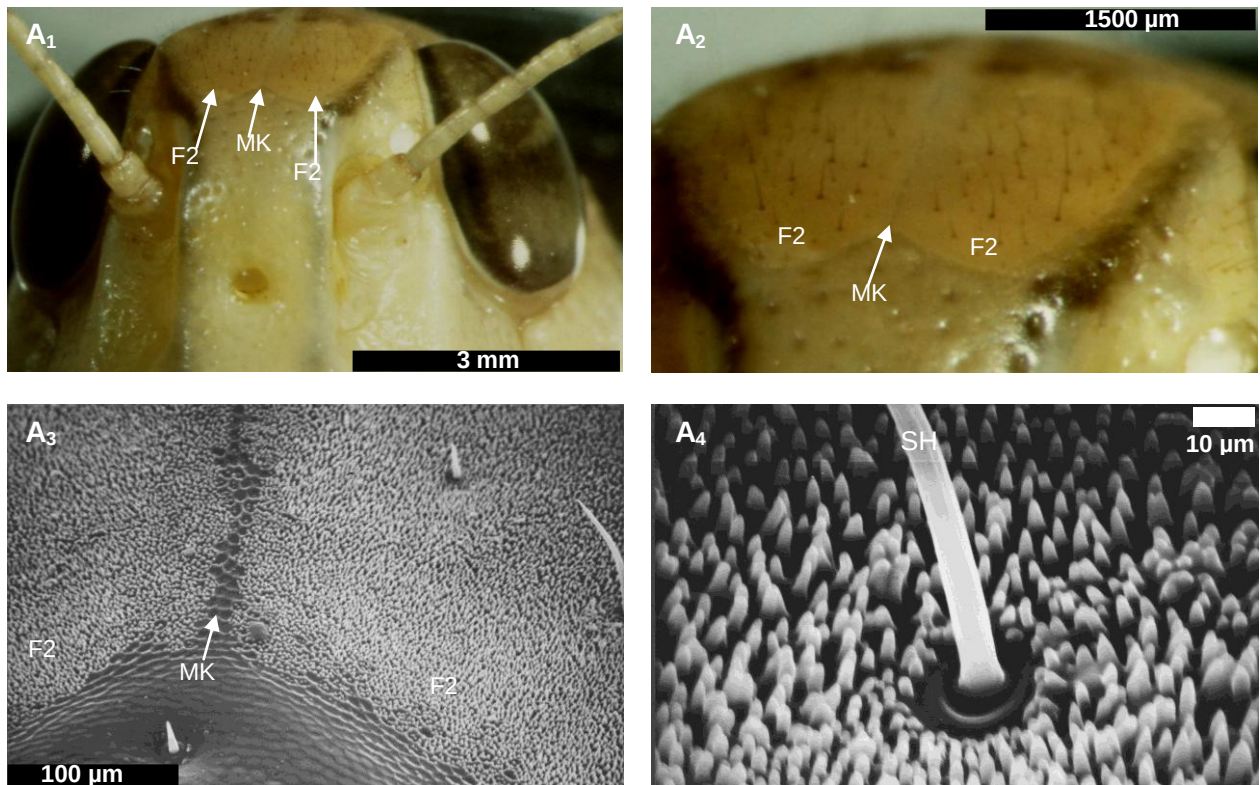
|     |                                                                                                  |              |           |
|-----|--------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|-----------|
|     |                                                                                                  | <b>Seite</b> | <b>88</b> |
| 4.1 | Grundlegende Bedeutung der Turbulenz                                                             | Seite        | 88        |
| 4.2 | Erzeugung der Turbulenz durch Turbulenzfäden                                                     | Seite        | 94        |
| 4.3 | Messung der Temperaturdifferenz aufgrund der Einwirkung von Wärmestrahlung                       | Seite        | 99        |
| 4.4 | Messung der Temperaturdifferenz zwischen den Pronotumhälften beim Anströmen mit zwei Luftströmen | Seite        | 104       |

|          |                                                                                                                                 |                  |
|----------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|
| 4.5      | Temperaturmessung unter dem Pronotum bei gleichzeitiger Modifikation beider Pronotumhälften                                     | Seite 112        |
| <b>5</b> | <b>Einflussnahme der Oberflächenstruktur der Windhaarfelder auf die Luftströmung</b>                                            | <b>Seite 120</b> |
| 5.1      | Registrieren von Aktionspotentialen beim Anströmen mit einem turbulenten Kaltluftstrom                                          | Seite 121        |
| 5.2      | Registrieren der Aktionspotentiale bei unterschiedlicher Oberflächenbeschaffenheit                                              | Seite 125        |
| 5.3      | Registrieren der Aktionspotentiale bei unterschiedlicher Oberflächenbeschaffenheit und einem künstlich erzeugten „Flügelschlag“ | Seite 127        |
| 5.4      | Einfluss der Antennen auf das Entladungsmuster des TCG-Interneurons                                                             | Seite 132        |
| 5.5      | Zusammenfassung                                                                                                                 | Seite 134        |
| <b>6</b> | <b>Diskussion</b>                                                                                                               | <b>Seite 136</b> |
| 6.1      | Ökologisch-systematischer Vergleich                                                                                             | Seite 136        |
| 6.2      | Temperaturmessungen                                                                                                             | Seite 137        |
| 6.3      | Ableitung von Aktionspotentialen am TCG                                                                                         | Seite 139        |
| 6.4      | Ausblick                                                                                                                        | Seite 141        |
| <b>7</b> | <b>Zusammenfassung/Summary</b>                                                                                                  | <b>Seite 145</b> |
| <b>8</b> | <b>Literaturverzeichnis</b>                                                                                                     | <b>Seite 147</b> |

# 1 Einleitung

## 1.1 Thema der vorliegenden Arbeit

Insekten besitzen eine Fülle von Sinnesorganen, die ihnen hoch entwickelte Verhaltensweisen sowohl als Individuen, als auch in Sozialverbänden ermöglichen. Neben optischen und akustischen Sinnen sind auf der Oberfläche des Chitinskeletts Mechanorezeptoren in großer Zahl vorhanden und zwar typischerweise in Form besonderer Sinneshaare. Gut bekannt, auch gerade im Zusammenhang mit ihrer Funktion für das Verhalten, sind die sogenannten Windhaarfelder bei fliegenden Heuschrecken, die vornehmlich bei *Locusta* und *Schistocerca* untersucht wurden. Diese Windhaarfelder sind auf dem Kopf lokalisiert und registrieren den "Fahrtwind", der während des Fluges über den Kopf streift. Bei den zahlreichen Untersuchungen über dieses Sinnessystem und seine Bedeutung für die Flugkoordination wurde bisher ein Aspekt nicht berücksichtigt, nämlich die Tatsache, dass die Kutikula im Bereiche der Windhaarfelder eine charakteristische Oberflächenstruktur besitzt. Sie besteht bei *Locusta migratoria* aus dicht-sitzenden, zahnartigen Erhöhungen und ist exakt auf die Windhaarfelder, die man auf beiden Seiten des Kopfes in fünf verschiedene Felder (F1 – F5) unterteilt, begrenzt (Abb. 1). Von dieser Struktur kann man annehmen, dass sie auf die Umströmungsverhältnisse im Nahfeld der Sinneshaare einwirkt. Die für die Flugsteuerung wichtige Wahrnehmung dieser Strömung über die Windhaare wird möglicherweise durch die erwähnte Oberflächenstruktur in geeigneter Weise beeinflusst. Dieser offenen Frage, ob dies der Fall ist und wenn ja, welche Bedeutung diese Oberflächenstruktur für die sensorische Funktion der Windsinneshaare hat, soll in der vorliegenden Untersuchung nachgegangen werden.



**Abb. 1:** **A<sub>1</sub>:** Fotografie des Kopfes von *Locust migratoria*. Links und rechts des Mittelkiels (MK) befindet sich jeweils das Windhaarfeld F2. [Möhl, B., unveröffentlicht]  
**A<sub>2</sub>:** Detailaufnahme aus dem Bereich des Vertex. Deutlich sichtbar sind die beiden Windhaarfelder, die durch den Mittelkiel (MK) voneinander getrennt sind. In beiden Windhaarfeldern sind auch Sinneshaare zu erkennen. [Möhl, B., unveröffentlicht]  
**A<sub>3</sub>:** Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme aus dem Bereich des Vertex. Das Windhaarfeld F2 ist hier teilweise abgebildet. Die Oberfläche des Windhaarfeldes weist eine Rauigkeit auf. [Möhl, B., unveröffentlicht]  
**A<sub>4</sub>:** Die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von Möhl (unveröffentlicht) zeigt den unteren Teil eines Sinneshaares, das sich im Windhaarfeld befindet. Das Sinneshaar (SH) selbst ist wiederum von einer rauen Oberflächenstruktur umgeben.

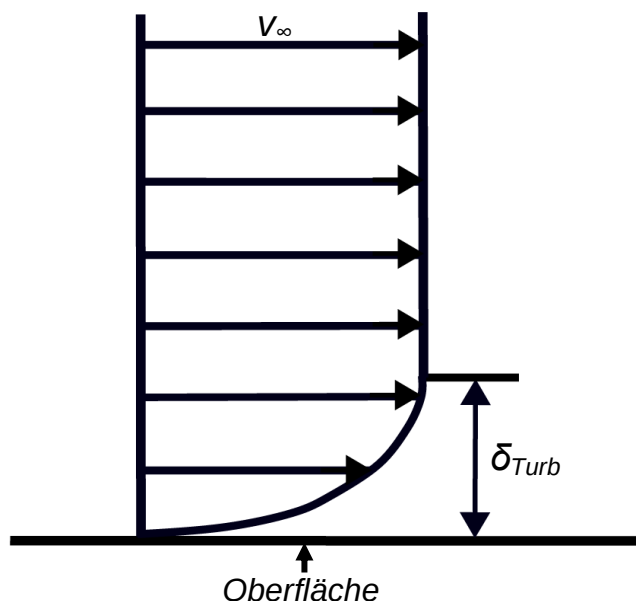
## 1.2 Vereinfachte Betrachtung der Strömungsverhältnisse bei fliegenden Tieren

Befindet sich ein Körper in einem fluiden Medium, so kommt es zu einer Wechselwirkung zwischen dem Medium und dem Körper. Im Flug ist ein Tier einer Luftströmung ausgesetzt, die einer Bewegung von Gasen entspricht. Die strömenden Gasteilchen haben in jedem Augenblick in Betrag und Richtung voneinander unterschiedliche Geschwindigkeiten, so dass sich der fliegende Körper in einem Strömungsfeld befindet. In Abhängigkeit von der Geschwindigkeitsverteilung der Gasteilchen unterscheidet man zwischen einer laminaren und einer turbulenten Luftströmung. Eine Strömung wird dann als laminar bezeichnet, wenn eine innere Reibung aufgrund der Kraftwirkung zwischen den Gasteilchen vorherrscht, aber eine Bildung von Wirbeln ausbleibt. Beim Überschreiten einer kritischen Geschwindigkeit geht eine laminare Strömung in eine turbu-

lente Strömung über. Dabei entstehen Wirbel und damit einhergehend Kräfte, die entgegen der Bewegungsrichtung wirken.

An der Grenzschicht, also der Schicht, die mit der Außenseite des Flugkörpers in direktem Kontakt steht, kommt es durch die Krafteinwirkung der Gasteilchen auf die Oberfläche des Insekts zur äußeren Reibung. In diesem Zusammenhang wird von NACHTIGALL (2001) für *Locusta migratoria* angeführt, dass z.B. die Ausbildung der Oberfläche des Vorderflügels, die im Querschnitt betrachtet eine Z-Profilierung aufweist, einen dynamischen Effekt auf die Ausbildung der Grenzschicht hat.

Die Geschwindigkeit der Teilchen direkt an der Körperwand ist aufgrund der Reibung gleich Null. Mit zunehmendem Abstand zum Körper steigt die Geschwindigkeit der Teilchen an, bis bei einer ungestörten Außenströmung eine maximale Strömungsgeschwindigkeit erreicht wird. Das turbulente Grenzschichtprofil (Abb. 2) ist an der Basis breiter als das laminare Grenzschichtprofil, da im Falle einer Turbulenz oberflächennahe Teilchen durch einen Impulsaustausch mit der Außenströmung eine größere Geschwindigkeit erhalten (PRANDTL, 1957). Wegen der – wie dargelegt - engen Beziehung zwischen Oberflächenbeschaffenheit und Strömungsprofil ist die raue Oberflächenstruktur im Windhaarsystem von *Locusta* und *Schistocerca* besonders interessant.



**Abb. 2:** Schematische Darstellung eines turbulenten Grenzschichtprofils.  
 $v_\infty$ : Geschwindigkeit der Außenströmung,  $\delta_{Turb}$ : Prandtl-Grenzschicht [nach: Nachtigall, W. (2001)]

### 1.3 Wahrnehmung von Luftströmen bei *Locusta migratoria*

Als das einzelne windempfindliche Organ zur Wahrnehmung von Luftströmen führt SMOLA (1970) für die Art *Locusta migratoria* das so genannte Windsinneshaar an. Es weist eine radiäre Symmetrie auf (Abb. 3 A<sub>2</sub>). Der Haarschaft entspringt dem halbkugelförmigen Becher des Sensillums, der sich aus der Kutikula hervor wölbt. Der Haarbecher, dessen Durchmesser zwischen ca. 10 µm bis 20 µm schwanken kann, ist von einem schmalen Spalt umgeben. An der Durchtrittsstelle des Haarschaftes durch den Becher verjüngt sich dieser, so dass der Durchmesser des Haarschaftes an der Durchtrittsstelle ca. 4 µm bis 8 µm beträgt. An der Durchtrittsstelle durch den Haarbecher wird der Haarschaft von einer Einstülpung des Haarbeckers manschettenartig umfasst.

Erfährt der Haarschaft eine geringe Auslenkungen, so gibt die Gelenkmembran, die mit dem distalen Teil des Haarschaftes in Kontakt steht, nach und der Tubularkörper<sup>1</sup> im Außenglied der Sinneszelle wird verformt. Die seitliche Kompression des Tubularkörpers führt zu einem Reizpotential an der ihn umgebenden Rezeptormembran des Dendriten.

In seiner Skizze zur lichtmikroskopischen Betrachtung eines windempfindlichen Sinneshaars (Abb. 3 A<sub>2</sub>) stellt SMOLA bereits 1970 im Umfeld des windempfindlichen Sensillums eine Struktur dar, die von sehr kleinen, dicht stehenden, kegelförmigen Zähnchen mit einer Länge von ca. 10 µm gebildet wird. Sie entspricht der schon in 1.1 erwähnten Oberflächenstruktur (Abb. 1), deren Funktion in der vorliegenden Arbeit untersucht werden soll. Diese Struktur wird von ihm jedoch nicht weiter erläutert und ihre Funktion und Bedeutung auch nicht diskutiert.

Der von SMOLA beschriebene Typus von Sensillen ist bei *Locusta migratoria* in großer Anzahl im Bereich des Caputs zu finden. Nach WEIS-FOGH (1949) werden diese Bereiche in fünf Windhaarfelder eingeteilt und mit F1 bis F5 bezeichnet (Abb. 3 A<sub>1</sub>).

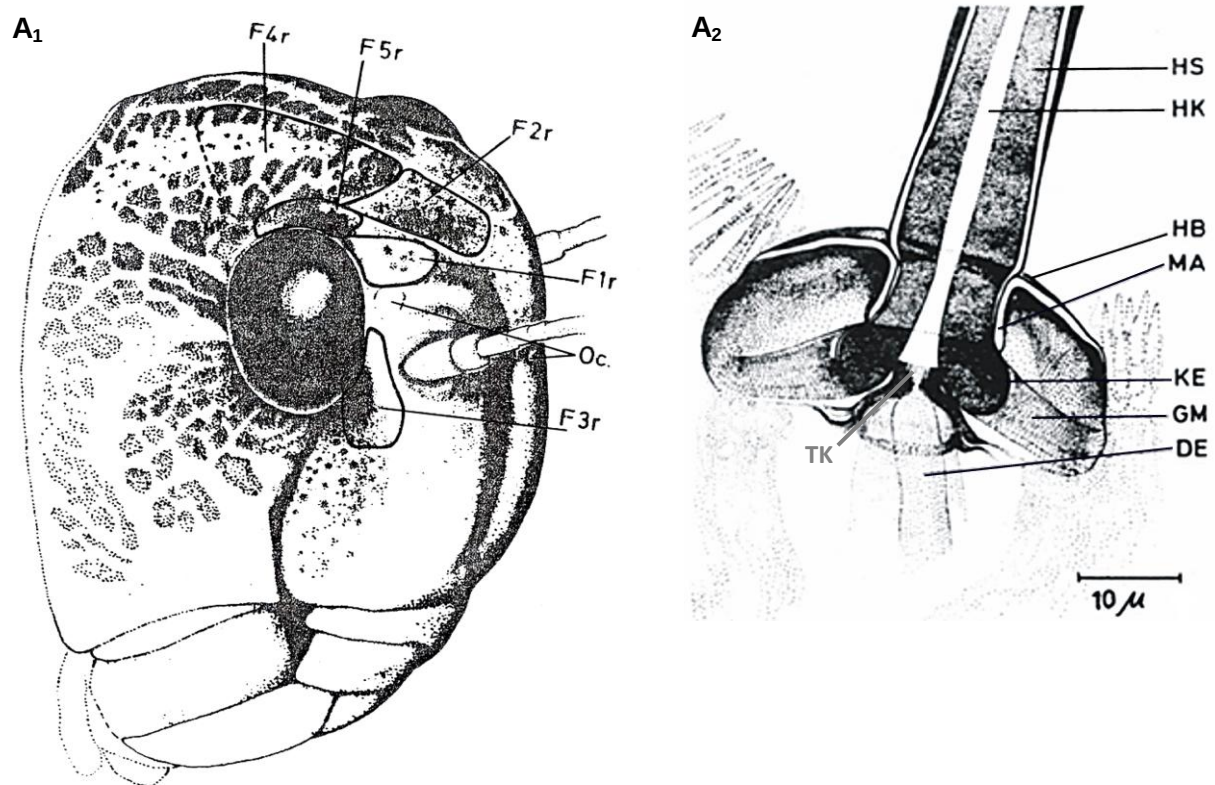
Untersuchungen von SMOLA (1970) ergeben, dass sich im Windhaarfeld F2, welches zu beiden Seiten des Vertex symmetrisch angeordnet ist, durchschnittlich 78 Sinnesborsten mit einer Schaftlänge von 30 µm bis 70 µm und durchschnittlich 132 Sinneshaare mit einem deutlich ausgeprägtem Hauptmaximum bei einer Länge von 70 µm bis 150 µm befinden. Das Windhaarfeld F2 weist somit gegenüber den anderen vier Windhaarfeldern die größte Anzahl von windempfindlichen Sensillen auf. Die Standorte der

---

<sup>1</sup> Tubularkörper sind rezeptorische Einheiten in Sensillen der Insekten.



Sinneshaare sind innerhalb eines Windhaarfeldes nicht nach einem erkennbaren geometrischen Muster verteilt.



**Abb. 3:** A<sub>1</sub>: Zeichnung von SMOLA (1970), die die Lage der Windhaarfelder auf dem Kopf von *Locusta migratoria* wiedergibt. Dargestellt sind die fünf Windhaarfelder (F1r, F2r, F3r, F4r und F5r) der rechten Hälfte des Kopfes, die spiegelbildlich dazu auch in der linken Kopfhälfte auftreten. Die Nomenklatur der Windhaarfelder erfolgt nach Weis-Fogh (1949).

Oc: Ocelle [aus: Smola, U., 1970]

A<sub>2</sub>: Die Zeichnung von Smola zeigt einen leicht schräg angeschnittenen Haarbecher mit Schaft eines Sinneshaares umgeben von winzigen kegelförmigen Zähnnchen. Der Verlauf des Dendriten ist nur angedeutet. HS: Haarschaft, HK: Haarkanal, HB: Haarbecher, MA: Manschette, KE: Haarkeule, GM: Gelenkmembran, DE: Dendrit, TK: Tubularkörper [in der Zeichnung von Smola, U. (1970) ergänzt]

#### 1.4 Funktion der Windhaarfelder für die Flugsteuerung bei *Locusta migratoria*

Mit der Funktion und der Bedeutung der Windsinneshaare, haben sich viele wissenschaftliche Untersuchungen befasst, deren Erkenntnisse als Ausgangsinformation wichtig für die Untersuchung der im Windhaarsystem eingebetteten Oberflächenstruktur ist.

So stellte WEIS-FOGH (1949) als Erster fest, dass die Sensillen in Vertex und Frons von *Locusta migratoria* Luftströmungen wahrnehmen. WEIS-FOGH (1949) positionierte bei seinen Untersuchungen eine an einem Stab fixierte Heuschrecke in einem Windka-

nal und setzte sie einem laminaren Luftstrom aus, der auf den Kopf des Tieres gerichtet war. Unter diesen Bedingungen induzierte der Luftstrom eine kontinuierliche Flugbewegung des Tieres. Voraussetzung hierfür war allerdings, dass kein tarsaler Kontakt mit dem Untergrund bestand. Nach dem Ausschalten des Luftstroms stellte das Tier die Flugbewegung ein. Wurden die windempfindlichen Sinneshaare mit Wachs überzogen, konnte bei den Versuchstieren durch einen Luftstrom keine andauernde Flugbewegung mehr ausgelöst werden. WEIS-FOGH (1949) leitete aus seinem Ergebnis folgende Hypothese ab: „*So the organ seems to function as a stabilizer during flight, regulating the flight in the horizontal plane.*“ Entspricht die Körperachse nicht der Flugrichtung des Tieres, trifft der Luftstrom also seitlich auf den Kopf des Tieres, kommt nach Annahme von WEIS-FOGH (1949) dem Sinnesorgan folgende Bedeutung zu: „*This stimulates the sense organ in such a way that the animal turns until the body axis is again parallel to the direction of flight.*“ So ist schon aus den Untersuchungen von WEIS-FOGH (1949) abzuleiten, dass die Sensillen des Kopfes von *Locusta migratoria* eine wichtige Funktion bei der Flugsteuerung haben.

Die schon erwähnten Untersuchungen von SMOLA (1970) umfassten neben der Topographie und Morphologie auch die Mechanik und Physiologie der windempfindlichen Sinneshaare. Er führte mikromanipulatorische Längenmessungen sowie elektrophysiologische Untersuchungen durch. Seine Untersuchungen ergaben, dass sich in den Windhaarfeldern sowohl kurze als auch lange Sensillen befinden. Den kurzen Borsten schrieb SMOLA aufgrund ihrer geringen Länge und einer damit einhergehenden geringeren Empfindlichkeit gegenüber Luftströmungen keine Bedeutung für die Wahrnehmung von Luftströmungen zu.

Bei der Nachahmung der Anströmverhältnisse, wie sie am Kopf von *Locusta* beim freien Flug in einem turbulenzarmen Luftstrom eines Windkanals herrschen, und der anschließenden Auswertung der Haarauslenkungen, die durch ein Mikroskop fotografiert werden konnten, gelang es SMOLA, eine Abhängigkeit der Auslenkung der windempfindlichen Sinneshaare von der Schaftlänge des jeweiligen Haares und von der Windgeschwindigkeit, sowie der Richtung der Luftströmung abzuleiten. Windsinneshaare mit langem Schaft wurden bei gleicher Windgeschwindigkeit stärker ausgelenkt als solche mit kurzem Schaft. Die Auslenkung eines Windsinneshaares war ebenfalls stärker, wenn die Windgeschwindigkeit zunahm. Eine maximale Auslenkung der Windsinneshaare wurde dann erreicht, wenn die Anregung der Windsinneshaare durch den Luftstrom in Krüm-

mungsrichtung der Windsinneshaare, die in den Windhaarfeldern durchaus unterschiedlich sein kann, erfolgte. Danach erfahren also innerhalb eines Windhaarfeldes nur bestimmte Sinneshaare eine maximale Auslenkung. Ähnliches beobachtete CAMHI (1968) bereits zwei Jahre zuvor bei der Untersuchung der Windsinneshaare bei der *Afrikanischen Wüstenheuschrecke* (*Schistocerca gregaria*). Bei dieser Art, die ebenfalls über ein ausgesprochen gutes Flugvermögen verfügt, stellte CAMHI (1968) fest, dass ein Windsinneshaar nur dann maximal gereizt wurde, wenn dieses Sinneshaar durch einen Luftstrom aus einer ganz bestimmten Richtung angeströmt wurde. Dabei entsprach die optimale Anströmrichtung der Krümmungsrichtung des Windsinneshaares.

Die Untersuchungen von SMOLA (1970) zeigten weiterhin, dass eine Drehung um die senkrechte Körperachse (Gieren) in einem frontal anstehenden, turbulenzarmen Luftstrom des Windkanals eine Veränderung des Auslenkmusters der Windhaarfelder bewirkt. Ähnliches gilt auch für eine Drehung um die horizontale Körperachse des Tieres (Kippwinkel). Das ist ein Hinweis darauf, dass das Tier in der Lage ist, den Körperwinkel in Bezug zu dem Luftstrom zu messen.

Die elektrophysiologischen Untersuchungen von SMOLA ergaben, dass durch das Abbiegen eines Windsinneshaares mithilfe einer Pipettenelektrode eine Sprungantwort der Impulsrate des entsprechenden Sensillum registriert werden kann. Somit ist das Sinneshaar dem phasisch-tonischen Typ zuzuordnen. Weitere Untersuchungen wiesen daraufhin, dass die Impulsrate bei einer Auslenkung des Sinneshaars von der Auslenkungsrichtung abhängig ist.

Aus seinen Untersuchungen leitete SMOLA für die windempfindlichen Sinneshaare folgende Funktionen ab: Die Sinneshaare der Windhaarfelder im Kopfbereich von *Locusta migratoria* haben einen tonischen Einfluss auf den Flugmustergenerator und liefern Informationen, die zur Durchführung von komplizierten Flugmanövern notwendig sind. Die Kopfhaarsensillen sind dabei auch Geschwindigkeitsrezeptoren. Die Auslenkung der Sinneshaare hängt von der Länge der Sinneshaare und der Windgeschwindigkeit ab. Sinneshaare mit einer Länge von 70  $\mu\text{m}$  bis 270  $\mu\text{m}$  werden im Bereich der normalen Fluggeschwindigkeit, die bei *Locusta migratoria* zwischen 3 m/s und 5 m/s liegt, in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit ausgelenkt. Bei Windgeschwindigkeiten über 5 m/s nimmt die Auslenkung der Windsinneshaare wieder ab und nicht, wie zu erwarten wäre, weiter zu. Dies lässt den Rückschluss zu, dass die Windempfindlichkeit der Sensillen für den Bereich der normalen Fluggeschwindigkeit von 3 m/s bis 5 m/s ausgelegt ist.

Nach der Entdeckung des Interneurons<sup>2</sup> Tritocerebral Commissure Giant (TCG) bei *Locusta migratoria* und *Schistocerca gregaria*, welches Informationen von den Sinneshaaren des Caput empfängt (BACON und TYRER, 1978), konnten BACON und MÖHL (1983) durch elektrophysiologische Untersuchungen am TCG zeigen, dass bei einem ruhenden Tier, das in einem Windkanal fixiert einem laminaren Luftstrom ausgesetzt ist, keine Aktivität des TCG auftritt. Die einzelnen Windhaare zeigen zwar unter diesen Bedingungen eine Sprungantwort in der Impulsrate (SMOLA, 1970; BACON und TYRER, 1978), das TCG als nachgeschaltetes Interneuron wird aber unter diesen Bedingungen nicht aktiviert. In einem turbulenten Luftstrom dagegen, der die windempfindlichen Sinneshaare in Vibration versetzt, wird eine heftige Anregung des TCG registriert. Dies steht im Widerspruch zu der Vermutung von SMOLA, dass stark turbulente Luftströme kein Aktionspotential auslösen (BACON und MÖHL, 1983). Extrazelluläre Ableitungen der elektrophysiologischen Signale an einem einzelnen Sinneshaar in Kombination mit intrazellulären Ableitungen am Zellkörper des TCG (BACON und TYRER, 1978) zeigten, dass bei der Bewegung eines Sinneshaares inhibitorische und exzitatorische Effekte am TCG auftreten. Daraus ergibt sich, dass die Sinneshaare das TCG spezifisch durch inhibitorische und exzitatorische Signale stimulieren. Weiterführende Untersuchungen von BACON und MÖHL (1983) ergaben, dass das Windhaarsystem beim Flug die durch die eigene Flügelbewegung erzeugten Turbulenzen registriert und so über das TCG den Flugmotor rhythmisch erregt.

HEINZEL und HORSMANN (1981) gelang es, den Flugoszillator von *Locusta migratoria* über die Kopfhaarsensillen an einen künstlich modulierten Windreiz, der den natürlichen Windreiz mit seinen Flügelturbulenzen simuliert, zu koppeln. Bei diesem Experiment wurden die Sinneshaare eines an Kopf und Pronotum fixierten Versuchstiers in einem speziellen Windkanal mit einem integrierten Lautsprecher einem sinusförmig modulierten Wind mit einer mittleren Anströmgeschwindigkeit von 2,5 m/s ausgesetzt. Die Frequenz, mit der der Windreiz moduliert wurde, war in diesem Experiment auf die Flügelschlagfrequenz des Tieres von ca. 18 Hz abgestimmt. Die Kopplung des Flugoszillators an den modulierten Windreiz demonstriert den phasischen Einfluss des Windhaarsystems auf die Flugkoordination.

Untersuchungen von GEWECKE und PHILIPPEN (1976) ergaben, dass die Sinneshaare nicht nur - wie zuvor beschrieben - die Flügelschlagbewegung, sondern auch die

---

<sup>2</sup> Neuronen, die lokale Verbindungen herstellen.

Windrichtung wahrnehmen können. Bei diesen Untersuchungen wurden weibliche Versuchstiere der Art *Locusta migratoria* (*Phasis gregaria*), denen eine Stunde vor Versuchsbeginn die Antennen entfernt wurden, so an einem Stab fixiert, dass ihnen nur eine Drehung um die senkrechte Körperachse möglich war. Eine Ablenkung des frontal auf das Versuchstier auftreffenden Luftstroms innerhalb der Horizontalebene löste beim Versuchstier ein Drehmoment aus. Die Versuchstiere reagierten somit auf eine Stimulation der windempfindlichen Sinneshaare durch einen relativ zur Ausrichtung des Versuchstiers seitlich auftreffenden Luftstrom mit einer Drehung um die senkrechte Körperachse. Im freien Flug würde dies dem sogenannten Gieren entsprechen. Durch die aktive Drehung bringt sich die Heuschrecke wieder zurück in „eine Linie mit dem Luftstrom“. Der Flug von *Locusta migratoria* kann so gegen äußere Störungen stabilisiert werden.

Durch elektrophysiologische Ableitungen im Windkanal konnten MÖHL und BACON (1983) nachweisen, dass die Aktivität des TCG im Flug den Gierwinkel widerspiegelt. Das TCG ist ein paariges Interneuron, deren Zellsomata sich jeweils im rechten und linken Tritocerebrum befinden. Bei einer Gierdrehung um wenige Winkelgrade nach rechts gegen den Windstrom ist die flügelschlagsynchrone Entladung des rechten TCG im Vergleich zu dem kontralateralen linken Neuron deutlich erhöht. Diese Reaktion geht einher mit Verschiebungen im Zeitmuster der Flugmuskelaktivitäten (MÖHL und ZARNACK, 1977), was als Steuerreaktion zur Wiederherstellung eines Gierwinkels von null Grad interpretiert werden muss. MÖHL (1993) gelang es schließlich, in diesem Regelkreis zur Stabilisierung des Gierwinkels ein Lernphänomen nachzuweisen. Danach können diejenigen Flugmuskeln, die während des Fluges ein kompensatorisches Drehmoment besonders effektiv erzeugen von der Heuschrecke nicht nur erkannt, sondern auch gelernt werden, das heißt, sie werden dann auch bevorzugt eingesetzt.

In Folge wurden zwischen einzelnen Individuen von *Locusta* auch mögliche aerodynamische Interaktionen untersucht, die im Schwarm von Bedeutung sein könnten. Experimente von KUTSCH, CAMHI und SUMBRE (1994) mit einem Paar Wanderheuschrecken, die ortsfest fliegend im Windkanal bei einer Windgeschwindigkeit von 2 m/s in einem Abstand von 12 cm, gemessen vom Kopf des vorderen Tieres bis zum Kopf des hinteren Tieres, hintereinander angeordnet waren, zeigten, dass es in diesem Fall zu einer Kopplung des Flügelschlags des hinteren Tieres an den Flügelschlag des vorausfliegenden Tieres kam. Das hintere Tier war dabei in Bezug zu dem vorderen Tier um

3 cm seitlich und 4 cm nach unten versetzt. Es nahm dabei die rhythmischen Turbulenzen, die aus den Flügelschlägen des voranfliegenden Tieres resultierten mit den windempfindlichen Sinneshaaren auf dem Kopf wahr. Eine Kopplung des Flügelschlags, wie sie bei einem solchen „Tadeflug“ auftritt, wird von CAMHI, SUMBRE und WENDLER (1995) als möglicherweise energetisch vorteilhaft diskutiert.

Diese Ergebnisse zeigen insgesamt die große Bedeutung der Windsinneshaare für das Flugverhalten und lassen vermuten, dass die sehr spezielle Oberflächenstruktur in den Bereichen der windempfindlichen Haare eine wichtige funktionelle Bedeutung für die sensorische Funktion im Steuersystem der Heuschrecke hat.

### 1.5 Fragestellungen

Um der Frage nach einer möglichen Funktion der auffälligen Oberflächenstruktur im Bereich der Windhaare näher zu kommen, sollen die folgenden Einzelfragen untersucht werden:

1. Sind die Oberflächen innerhalb der Art *Locusta migratoria* gleich beschaffen oder liegen geschlechtsspezifische oder andere typische Variationen in der Ausbildung der Oberfläche der Kutikula vor?
2. Tritt bei Vertretern der Kurz- und Langfühlerschrecken eine mit der Oberflächenstruktur der Haarfelder von *Locusta migratoria* vergleichbare Oberfläche auf?
3. Nimmt eine raue Oberflächenstruktur, wie sie bei *Locusta migratoria* auch auf dem Pronotum (Rückenschild) zu finden ist, einen Einfluss auf turbulente Luftströmungen?
4. Beeinflusst die charakteristische Oberflächenstruktur im Bereich der Windaarfelder des Kopfes von *Locusta migratoria* die Wahrnehmung turbulenter Luftströmungen durch die Sinneshaare?

Die nun folgende Arbeit ist so gegliedert, dass zunächst die Beschaffenheit der Oberfläche von mehreren männlichen und weiblichen Heuschrecken der Art *Locusta migratoria* (*Phasis gregaria*) untersucht wird. Um zu prüfen, ob die erwähnte raue Oberflächenstruktur im Bereich der Windhaare von *Locusta* in ähnlicher Ausprägung auch bei anderen Arten auftritt, werden im weiteren Verlauf die Morphologie, die Beschaffenheit der Chitinoberfläche und die Ökologie von flugfähigen und nicht flugfähigen Arten verglei-

chend betrachtet. Hierzu gehören *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus dorsatus*, *Chorthippus biguttulus*, *Platycleis albopunctata*, *Tetrix subulata* und *Tettigonia viridissima* sowie am Boden lebenden Arten wie *Tachycines asynamorus*, *Gryllus campestris*, *Gryllodes supplicans* und *Acheta domesticus*. Gemeinsamkeiten und Unterschiede in der Lebensweise und der Oberflächenbeschaffenheit werden für die o.g. Arten herausgearbeitet, um einen Kontext zu schaffen, in den die Oberflächenstrukturen der genannten Arten einzuordnen sind. Letztendlich dient diese Erhebung dazu, die Einzigartigkeit der Oberflächenstruktur an den Windhaarfeldern von *Locusta* zu belegen.

Des Weiteren wird ein möglicher Einfluss der rauen Oberflächenstruktur auf eine turbulente Luftströmung näher untersucht. Hierzu wird eine Methode entwickelt, die es erlaubt, qualitative Aussagen über Unterschiede der Umströmungsverhältnisse an glatten und rauen Oberflächen zu machen. Sie beruht auf der Messung des Wärmetransportes zwischen strömendem Medium und umströmter Oberfläche. Schließlich werden elektrophysiologische Untersuchungen am TCG durchgeführt, um konkret die Einflussnahme der rauen Oberflächenstruktur der Windhaarfelder auf die Wahrnehmung turbulenter Luftströmungen durch die Windsinneshaare zu untersuchen. Die Ergebnisse der vergleichenden rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung über die Beschaffenheit der Oberfläche der Tiere, die Ergebnisse der Temperaturmessung und die Ergebnisse der elektrophysiologischen Untersuchungen sollen dabei in einen logisch übereinstimmenden Zusammenhang gebracht werden.

## 2 Material und Methode

### 2.1 Herkunft der Versuchstiere und ihre Aufbewahrung

Im Rahmen dieser Arbeit werden flugfähige Arten wie *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus dorsatus*, *Chorthippus biguttulus*, *Platycleis albopunctata*, *Tetrix subulata*, *Tettigonia viridissima* und *Locusta migratoria* sowie die am Boden lebenden Arten wie *Tachycines asynamorus*, *Gryllus campestris*, *Gryllodes supplicans* und *Acheta domesticus* untersucht. Ein Teil der Versuchstiere sind Wildfänge, ein anderer Teil der Tiere stammt aus der kommerziellen Futtertierzucht.

#### 2.1.1 Wildfänge und Fundorte

Männliche und weibliche Tiere der Arten *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus dorsatus* und *Chorthippus biguttulus*, *Gryllus campestris*, *Tetrix subulata*, *Tettigonia viridissima* und *Platycleis albopunctata* werden im „Bliesgau“, der „Parr“ und auf dem Gelände der Universität Saarbrücken gefangen (s. Tab. 1 u. Tab. 2).

Die Versuchstiere werden mit einem Fangnetz oder mit der Hand gefangen und nach Bestimmung der Art und des Geschlechtes (MÜLLER, 1986; TAUSCHER, 1986) in einem Gefäß, das mit dem Artnamen sowie dem Fundort und dem Fangdatum versehen ist, aufbewahrt.

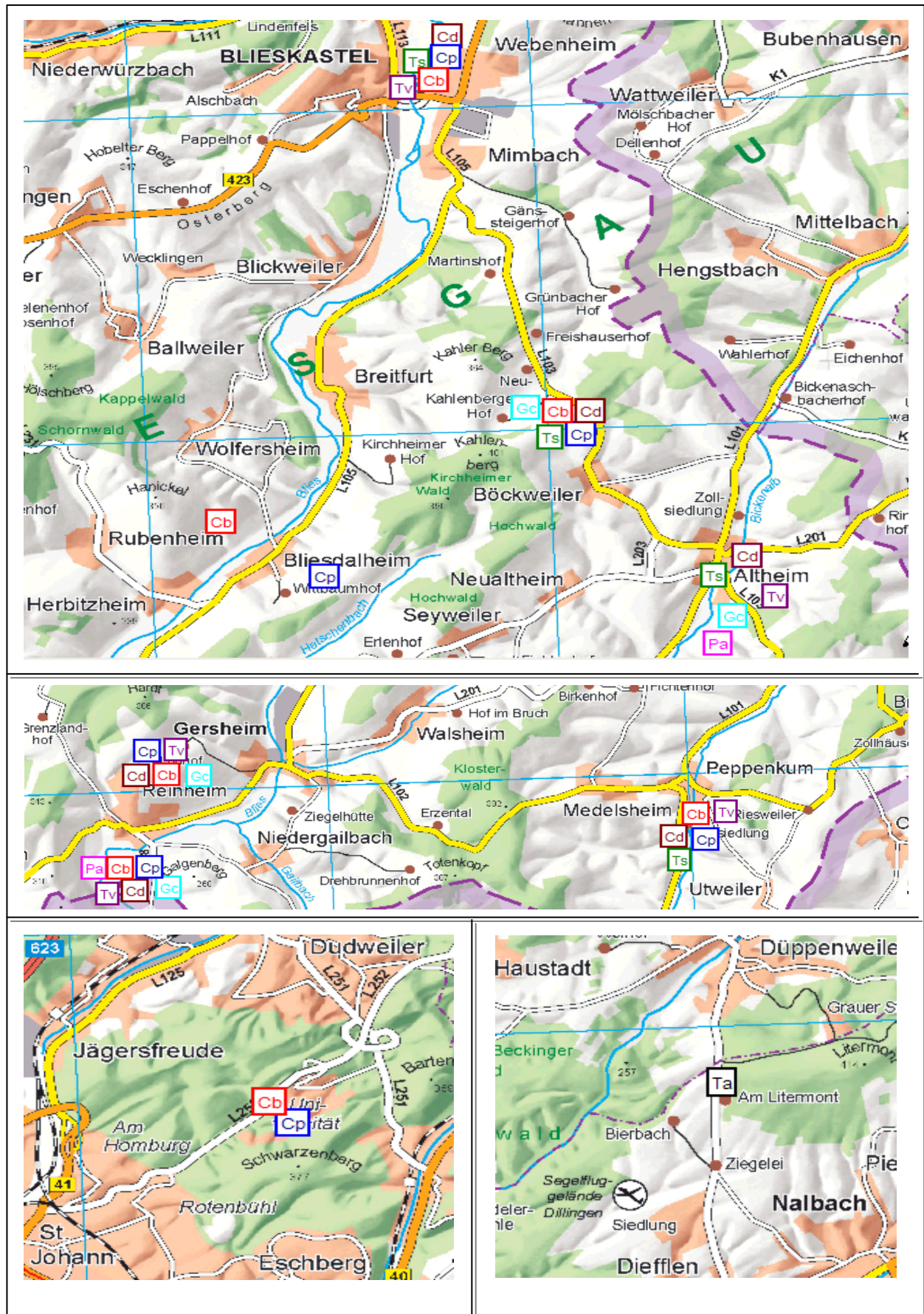
Im Labor erfolgt in Zweifelsfällen mithilfe einer Stereolupe die Überprüfung von Art- und Geschlechtsmerkmale.

Das Fangen von *Tetrix subulata* wird dadurch erleichtert, dass ein weißes Tuch auf den Boden gelegt wird, durch welches diese Art angelockt wird. Die Tiere können außerdem auch auf dem weißen Hintergrund leichter ausgemacht und auch besser gefangen werden.

Aus einem Gewächshaus in der Umgebung von Nalbach stammen die Tiere der Art *Tachycines asynamorus*.



**Tab. 1:** Übersicht über die Fundorte der Versuchstiere, die in den Kartenausschnitte der Übersichtskarte (1:100000) markiert sind. Die Artbezeichnung, für die die Abkürzungen ist in Tab. 2 wiedergegeben. (Herausgeber: Landesamt für Kataster-, Vermessungs- und Kartenwesen, Saarland)



**Tabelle 2:** Beschreibung der Fundorte der Wildfänge

| Abkürzung | Artbezeichnung            | Beschreibung der Fundorte    |                              |
|-----------|---------------------------|------------------------------|------------------------------|
| Cb        | Chorthippus<br>biguttulus | Halbtrockenrasen:            | Feuchtgrünland:              |
|           |                           | 7°13'48,5'' O 49°10'34,5' N  | 7°17'10,2'' O 49°08'21,7'' N |
|           |                           | Höhe: 240 m ü.N.N.           | Höhe: 263 m ü.N.N.           |
|           |                           | Gartenanlage:                | Magerrasen:                  |
|           |                           | 7°02'23,2'' O 49°15'15,6'' N | 7°11'08,1'' O 49°08'53,8'' N |
|           |                           | Höhe: 267 m ü.N.N.           | Höhe: 339 m ü.N.N.           |
|           |                           | Feuchtgrünland:              | Staudenflur:                 |
|           |                           | 7°15'53,1'' O 49°14'26,9'' N | 7°10'39,7'' O 49°07'59,9'' N |
|           |                           | Höhe: 215 m ü.N.N.           | Höhe: 207 m ü.N.N.           |
|           |                           | Fettwiese:                   |                              |
|           |                           | 7°17'25,7'' O 49°11'36,3'' N |                              |
|           |                           | Höhe: 336 m ü.N.N.           |                              |
| Cp        | Chorthippus<br>parallelus | Halbtrockenrasen:            | Feuchtgrünland:              |
|           |                           | 7°14'46,0'' O 49°10'17,2'' N | 7°17'10,2'' O 49°08'21,7'' N |
|           |                           | Höhe: 290 m ü.N.N.           | Höhe: 263 m ü.N.N.           |
|           |                           | Gartenanlage:                | Magerrasen:                  |
|           |                           | 7°02'23,2'' O 49°15'15,6'' N | 7°11'08,1'' O 49°08'53,8'' N |
|           |                           | Höhe: 267 m ü.N.N.           | Höhe: 339 m ü.N.N.           |
|           |                           | Feuchtgrünland:              | Staudenflur:                 |
|           |                           | 7°15'53,1'' O 49°14'26,9'' N | 7°10'39,7'' O 49°07'59,9'' N |
|           |                           | Höhe: 215 m ü.N.N.           | Höhe: 207 m ü.N.N.           |
|           |                           | Fettwiese:                   |                              |
|           |                           | 7°17'25,7'' O 49°11'36,3'' N |                              |
|           |                           | Höhe: 336 m ü.N.N.           |                              |
| Cd        | Chorthippus<br>dorsatus   | Feuchtgrünland:              | Feuchtgrünland:              |
|           |                           | 7°18'53,6'' O 49°10'19,5'' N | 7°17'10,2'' O 49°08'21,7'' N |
|           |                           | Höhe: 253 m ü.N.N.           | Höhe: 263 m ü.N.N.           |
|           |                           | Feuchtgrünland:              | Magerrasen:                  |
|           |                           | 7°15'53,1'' O 49°14'26,9'' N | 7°11'08,1'' O 49°08'53,8'' N |
|           |                           | Höhe: 215 m ü.N.N.           | Höhe: 339 m ü.N.N.           |
|           |                           | Fettwiese:                   | Staudenflur:                 |
|           |                           | 7°17'25,7'' O 49°11'36,3'' N | 7°10'39,7'' O 49°07'59,9'' N |
|           |                           | Höhe: 336 m ü.N.N.           | Höhe: 207 m ü.N.N.           |
|           |                           |                              |                              |
| Ts        | Tetrix<br>subulata        | Feuchtgrünland:              | Fettwiese:                   |
|           |                           | 7°18'47,8'' O 49°10'14,8'' N | 7°17'25,7'' O 49°11'36,3'' N |
|           |                           | Höhe: 248 m ü.N.N.           | Höhe: 336 m ü.N.N.           |
|           |                           | Feuchtgrünland:              | Feuchtgrünland:              |
|           |                           | 7°15'53,1'' O 49°14'26,9'' N | 7°17'10,2'' O 49°08'21,7'' N |
|           |                           | Höhe: 215 m ü.N.N.           | Höhe: 263 m ü.N.N.           |
|           |                           |                              |                              |
|           |                           |                              |                              |
|           |                           |                              |                              |
|           |                           |                              |                              |

|    |                            |                                                                                                                                                                                                                      |                                                                                                                                         |
|----|----------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Tv | Tettigonia<br>veridissima  | Staudenflur:<br>7°19'08,7'' O 49°10'16,5'' N<br>Höhe: 265 m ü.N.N.<br>Feuchtgrünland:<br>7°15'53,1'' O 49°14'26,9'' N<br>Höhe: 215 m ü.N.N.<br>Feuchtgrünland:<br>7°17'10,2'' O 49°08'21,7'' N<br>Höhe: 263 m ü.N.N. | Magerrasen:<br>7°11'08,1'' O 49°08'53,8'' N<br>Höhe: 339 m ü.N.N.<br>Staudenflur:<br>7°10'39,7'' O 49°07'59,9'' N<br>Höhe: 207 m ü.N.N. |
| Gc | Gryllus<br>campestris      | Halbtrockenrasen:<br>7°18'59,1'' O 49°09'50,2'' N<br>Höhe: 300 m ü.N.N.<br>Fettwiese:<br>7°17'25,7'' O 49°11'36,3'' N<br>Höhe: 336 m ü.N.N.                                                                          | Magerrasen:<br>7°11'08,1'' O 49°08'53,8'' N<br>Höhe: 339 m ü.N.N.<br>Staudenflur:<br>7°10'39,7'' O 49°07'59,9'' N<br>Höhe: 207 m ü.N.N. |
| Pa | Platycleis<br>albopunctata | Trockenrasen:<br>7°18'46,9'' O 49°09'30,0'' N<br>Höhe: 278 m ü.N.N.<br>Magerrasen:<br>7°11'08,1'' O 49°08'53,8'' N<br>Höhe: 339 m ü.N.N.                                                                             | Staudenflur:<br>7°10'39,7'' O 49°07'59,9'' N<br>Höhe: 207 m ü.N.N.                                                                      |
| Ta | Tachycines<br>asynamorus   | Parkanlage/Gewächshaus:<br>6°45'53,5'' O 49°23'56,4'' N<br>Höhe: 280 m ü.N.N.                                                                                                                                        |                                                                                                                                         |

### 2.1.2 Futtertiere aus dem Zoofachgeschäft

In Zoofachgeschäften werden die Arten *Gryllodes supplicans*, *Acheta domesticus* und *Locusta migratoria* als adulte Tiere gekauft. Um sicherzustellen, dass es sich bei den gekauften Tieren auch um die entsprechenden Arten handelt, erfolgt eine Überprüfung der spezifischen Art- und Geschlechtsmerkmale.

### 2.1.3 Aufbewahren der Versuchstiere

Ein Teil der gefangenen bzw. gekauften, noch lebenden Tiere wird in Aufbewahrungsgefäßen, die mit dem Namen der Art, dem Kauf- bzw. Fangdatum und ggf. dem Fundort versehen sind in eine Tiefkühltruhe bei einer Temperatur von ca. -20°C eingefroren.

Der andere Teil der Tiere wird in mehreren Boxen mit den Maßen 60 cm x 40 cm x 50 cm, die mit einer Licht- und Wärmequelle versehen sind und deren Boden mit Sand, sowie kleineren Ästen und locker aufgeschütteten größeren Steinen, die als Rückzugsmöglichkeit Spalten bieten, bedeckt ist, aufbewahrt.

Gefüttert werden die Tiere mit befeuchteten Salatblättern, angefeuchteten Fischfutter-Sticks und kleinen Apfelstückchen. Um sicherzustellen, dass die Tiere auch ausreichend mit Wasser versorgt sind, befindet sich in jeder Box ein kleines Schälchen mit Wasser.

Bei der Art *Gryllus campestris* ist, um zu gewährleisten, dass die Artgenossen sich nicht gegenseitig dezimieren, das Aufbewahren eines Einzeltieres in einer kleineren Box mit den Maßen 30 cm x 20 cm x 15 cm angebracht. Gerade die männlichen Tiere der Art *Gryllus campestris* zeigen gegenüber ihren männlichen Artgenossen ein aggressives Verhalten und neigen dazu den Artgenossen zu töten.

Auch die Freifänge der Art *Platycleis albopunctata* werden einzeln in den oben beschriebenen kleineren Boxen aufbewahrt. Neben pflanzlicher Nahrung werden die Tiere auch mit kleinen Fleischstückchen gefüttert.

## **2.2 Rasterelektronenmikroskopische Untersuchung**

### **2.2.1 Vorbereitung der Präparate für die Elektronenmikroskopie**

#### **2.2.1.1 Reinigung des Präparats**

Nach dem Töten des Versuchstiers in einem Gefäß mit Kohlenstoffdioxid wird das Präparat entnommen und zurechtgeschnitten. Zur Reinigung wird das Präparat vorsichtig mit destilliertem Wasser abgespült, um es von Staub und anderen Verunreinigungen zu befreien. Diese Reinigungsmethode ermöglicht eine schonende Reinigung der Oberfläche des.

#### **2.2.1.2 Entwässerung des Präparats**

Da biologische Präparate wasserhaltig sind und Wasser im Hochvakuum der Mikroskopiersäule siedet, was zu einer Zerstörung des Präparats führen würde, muss das Präparat vor einer rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung getrocknet werden. Eine Lufttrocknung führt in den meisten Fällen infolge außerordent-

lich starker Oberflächenspannungen zu einer Schädigung des Präparats, daher muss eine Substitution des Wassers durch Ethanol stattfinden.

Die Alkohol-Entwässerung erfolgt in einer aufsteigenden Ethanol-Reihe. Dazu wird das Präparat so in ein Gefäß eingehängt, dass das Präparat im Aufbewahrungsgefäß eine mittlere Lage einnimmt.

Aus 30%igem Ethanol wird das Präparat nach jeweils 30 Minuten in 40%iges, 50%iges und 60%iges Ethanol überführt. Nach einer Verweilzeit von einer Stunde erfolgt das Übertragen aus 70%igem Ethanol in 80%iges, 90%iges und 96%iges Ethanol. Das 96%ige Ethanol wird zweimal gewechselt. Um eine Critical-Point-Trocknung aus Aceton durchzuführen, wird die Probe direkt in 30 %iges Aceton überführt.

### **2.2.1.3 Critical-Point-Trocknung des Präparats**

Nachdem die Probe nun die aufsteigende Ethanolreihe durchlaufen hat. Kommt das Präparat jeweils 30 Minuten in 30, 50, 70, 90 und zwei Mal in 100%iges reines wasserfreies Aceton. Aus dem 100%igen, reinen und wasserfreien Aceton wird das Präparat sofort in die Probekammer des Critical Point Dryer (CPD 030, BAL-TEC) überführt. Das Druckgas, Kohlenstoffdioxid, wird eingelassen und nach 5 bis 10 Minuten so weit wieder abgelassen, dass die Probe noch von flüssigem Druckgas bedeckt ist. Um eine vollständige Substitution des Acetons zu erreichen wird der Vorgang fünf Mal wiederholt.

Nach dem Aufheizen der Kammer steigt der Druck langsam an. Bei Erreichen des kritischen Punktes, der für Kohlenstoffdioxid bei 31°C und 73800 hPa liegt, verschwindet der Flüssigkeitsspiegel. Nach dem Erreichen einer Temperatur von 42°C und eines Druckes von 92000 hPa wird bis zum Ablassen des Gases ca. 20 Minuten gewartet. Während dieser Wartezeit von zwanzig Minuten bleibt die Kammer beheizt. Da nun keine Oberflächenspannungen mehr wirksam sind, kann man durch eine vorsichtige Verringerung von Druck und Temperatur den Trocknungspunkt ohne eine Schädigung des Präparats erreichen. Das Auslassventil wird nun bei eingeschalteter Heizung leicht geöffnet. Erst nach dem Unterschreiten der 7800 hPa-Marke wird das Ventil stärker geöffnet. Hat der Druck in der Kammer einen Wert von ca. 3500 hPa unterschritten, wird der verbleibende Überdruck schneller ausgeglichen. Die gesamte Auslasszeit beträgt hierbei ungefähr 20 Minuten.

#### **2.2.1.4 Entwässerung des Präparats durch Trocknung im Exikkator**

Ja nach Beschaffenheit der entnommenen Probe kann auch auf eine Entwässerung in der aufsteigenden Ethanolreihe verzichtet werden. Zur Entwässerung wird das getrimmte Präparat einige Tage in einem Exikkator über wasserfreiem Kupfersulfat aufbewahrt. Nach der Entwässerung wird die Probe in 100%iges wasserfreies Aceton überführt und verweilt 30 Minuten in Aceton. Das Aceton wird zweimal gewechselt.

Bei dieser Methode der Entwässerung besteht jedoch die Gefahr der Artefaktbildung. Daher ist eine Trocknung nur möglich, wenn der Wassergehalt der Probe gering ist, wodurch die Gefahr der Artefaktbildung minimiert wird. Manche Proben des Integumentums, die größtenteils aus Chitin bestehen, weisen einen geringen Wasseranteil auf und können durchaus ohne Qualitätsverlust, wie oben beschrieben, getrocknet werden.

#### **2.2.1.5 Befestigen des Präparats**

Das Präparat wird nach der Trocknung mit Hilfe von selbstklebenden, elektrisch leitenden Pads auf einen Präparatträger aus Aluminium befestigt. Es werden Präparatträger aus Aluminium verwendet, damit die Rückstreuung der Elektronen gering ist. Um eine verbesserte leitende Verbindung zwischen dem Pad und der Probe zu erhalten und damit Aufladungserscheinungen, die zu Bildstörungen führen, vermieden werden, wird der Rand der Probe an zwei bis drei Stellen mit Leitsilber, einer flüssigen, kolloidalen Silberlösung, bestrichen.

#### **2.2.1.6 Herstellen der Leitfähigkeit des Präparats**

Die Herstellung der Leitfähigkeit erfolgt im Sputter Coater (SCD 005, BAL-TEC) durch Kathodenzerstäubung. Dadurch wird bei einem Druck um 0,13 hPa in einer Argon-Atmosphäre und einer Spannung von einigen Kilovolt innerhalb von 90 bis 120 Sekunden eine Beschichtung der Proben mit einer sehr dünnen Goldschicht erzielt, so dass keine morphologische Einzelheiten der Oberflächenstruktur verloren gehen, aber dennoch eine gute Sekundärelektronenausbeute erzielt wird.

### **2.2.1.7 Aufbewahrung der Präparate**

Die über eine aufsteigende Alkohol-Reihe entwässerte, durch Critical-Point-Trocknung getrocknete, auf einen beschrifteten Präparatteller fixierte und mit Gold bedampfte Probe wird bis zur erstmaligen Untersuchung, bzw. bis zur abschließenden Untersuchung durch das Verfahren der Rasterelektronenmikroskopie, im Exikkatoren unter Vakuum über wasserfreiem Kupfersulfat ( $\text{CuSO}_4$ ) aufbewahrt.

Nach der abschließenden Untersuchung der Probe wird diese in einer verschließbaren Box, die als Trocknungsmittel ein Schälchen mit Silikagel enthält, staubfrei aufbewahrt. Das Silikagel wird ausgetauscht, sobald durch Feuchtigkeitsaufnahme ein Farbumschlag erfolgt. In einer solchen Box befinden sich mehrere Präparate. Um ein rasches Auffinden der Probe für eine eventuell notwendige weitere elektronenmikroskopische Untersuchungen zu gewährleisten, sind die Steckplätze der Probeteller sowie die Probeteller selbst beschriftet.

## **2.2.2 Elektronenmikroskopische Untersuchung des Präparats**

### **2.2.2.1 Untersuchung der Proben mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM)**

Die so vorbereiten Präparate werden auf den Objektträger des Rasterelektronenmikroskops DSM 940 A der Firma Zeiss fixiert. Die Objektkammer, die im geöffneten Zustand mit gasförmigen Stickstoff durchspült wird, und das Schleusenventil werden geschlossen. Dann wird durch eine mehrstufige Vakuumpumpe ein Hochvakuum in der elektronenoptischen Säule des Rasterelektronenmikroskop erzeugt.

Um die thermische Belastung des organischen Probematerials bei der rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung gering zu halten, wird mit einer Strahlspannung von ca. 5 kV bis 30 kV und Strahlströmen von ca.  $10^{-11}$  A bis  $10^{-7}$  A gearbeitet. Die Bilderfassung erfolgt digital.

Die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden am Lehrstuhl für Biowissenschaften, Fachbereich 8.3, in der Arbeitsgruppe von Herrn Prof. Dr. U. Müller durchgeführt.

### **2.2.2.2 Untersuchung der Proben mit dem Environmental Scanning Electron Microscope (ESEM)**

Mit dem Environmental Scanning Electron Microscope ist es möglich ausgasende Proben bei erhöhtem Restgasdruck in der Probenkammer zu untersuchen. Diese Möglichkeit macht man sich bei der Untersuchung von Proben, die mit Silikonöl beschichtet sind, zu nutze. Vor dem Auftragen von Silikonöl werden die Proben, wie in 2.2.1.1 bis 2.2.1.6 beschrieben, aufbereitet. Die Untersuchung mithilfe des Environmental Scanning Electron Microscope Quanta 400 der Firma FEI, das im Rahmen einer Ausstellung an der Universität des Saarlandes aufgestellt worden war, erfolgt bei einem Kammerdruck von 2,7 hPa bis 4 hPa und einer Strahlspannung von ca. 10 kV.

## **2.3 Lichtmikroskopische und transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen**

### **2.3.1 Einbetten der Präparate in Kunstharz**

Nach der Entnahme des Präparats erfolgt zunächst die Reinigung des Präparates (Kap. 2.2.1.1). An die Reinigung schließt sich eine dreistündige Fixierung bei Raumtemperatur in 5%iger, Phosphat gepufferter (pH 7,4), Glutardialdehyd-Lösung an. Ein Liter Aqua reist der 0,5 M Phosphatpuffer-Stammlösung enthält 2,72 g Kaliumdihydrogenphosphat ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ) und 14,24 g Dinatriumhydrogenphosphat ( $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ ). Durch das Verdünnen der Stammlösung mit Aqua reist im Verhältnis 1:4 erhält man die 0,1 M Gebrauchslösung des Phosphatpuffers.

Das Primärfixierungsmittel wird anschließend drei Mal mit Waschpuffer, der aus 100 ml 0,1 M Phosphatpuffer besteht, in dem 9 g Saccharose gelöst sind, ausgewaschen. Nach dem letzten Waschschrift wird das Präparat nun für die Dauer von 3 Stunden in eine 1%ige Osmium-Tetroxid-Lösung in 0,1 M Phosphatpuffer (pH 7,4) fixiert. Daran schließt sich das dreimalige Auswaschen des Sekundärfixierungsmittel mit Waschpuffer an. Die Dehydratisierung erfolgt zweimal bei Raumtemperatur in der aufsteigenden Acetonreihe (30%, 50%, 70%, 90% und 100% Aceton). Nach der Trocknung wird die Probe jeweils 30 Minuten in den Mischungen Aceton und Araldit, dem Einbettungsmittel, im Verhältnis 2:1 und 1:2, sowie über Nacht in reinem Araldit inkubiert. Das Präparat wird in eine Einbettungsform überführt und mit dem Einbettungsmittel, Araldit, das aus 50 ml Araldit M, 50 ml Araldit-Härter und 2 g



Aralditbeschleuniger 964 besteht, überdeckt. Die Endpolymerisation ist nach zwei Tagen abgeschlossen.

Mit dem Mikrotom (Utracut, Reichert-Jung) werden nach der Einbettung in Kunstharz Dünnschnitte angefertigt.

### **2.3.2 Kontrastieren des Dünnschnittes**

Die Schnitte werden für 5 bis 7 Minuten mit einer gesättigten Lösung von Uranylacetat in 50%igem Ethanol in einem ersten Schritt kontrastiert. Das Kontrastierungsmittel wird mit ca. 15 ml Aqua reinst ausgewaschen. Nach der Trocknung an der Luft werden die Dünnschnitte für zwei Minuten mit Bleicitrat (0,04 g Bleicitrat mit 10 ml Aqua reinst und 0,1 ml 10 N NaOH) kontrastiert. Das Sekundärkontrastierungsmittel wird - wie oben beschrieben - mit Aqua ausgewaschen. Die Doppelkontrastierung wird mit Hilfe des „Hiroaka staining kit“ durchgeführt.

### **2.3.3 Lichtmikroskopische Untersuchungen**

Die angefärbten Dünnschnitte werden mit dem Lichtmikroskop Jena JenaVal der Firma Zeiss am Lehrstuhl von Herrn Prof. Dr. U. Müller untersucht. Die Bilder werden mithilfe einer auf dem Okular befestigten Digitalkamera erfasst.

### **2.3.4 Transmissionselektronenmikroskopische Untersuchung**

Vor der Untersuchung eines Dünnschnittes mit dem Transmissionselektronenmikroskop, die ebenfalls Lehrstuhl für Biowissenschaften, Fachrichtung 8.3 durchgeführt wurden, wird die Probe zuerst durch das Verfahren der Critical-Point-Trocknung getrocknet (2.2.1.3) und danach mit Gold bedampft (2.2.1.6). Anschließend erfolgt die Untersuchung der Probe im Transmissionselektronenmikroskop der Firma Philips, Typ EM 201. Das Bildmaterial wird ebenfalls digital erfasst.

## **2.4 Temperaturmessung unter dem Pronotum von *Locusta migratoria***

### **2.4.1 Beschreibung des Temperaturmessverfahrens**

Um das Grenzschichtprofil einer Luftströmung (Abb. 2) an einer rauen Oberfläche mit dem Grenzschichtprofil an einer glatten Oberfläche qualitativ miteinander vergleichen zu können, wurde eine Methode entwickelt, die auf dem Prinzip der Wärmeleitung zwischen strömendem Medium und umströmter Oberfläche beruht. Hierzu wird z.B. erwärmte Luft aus einem konventionellen Föhn über eine kalte Oberfläche geleitet und deren Erwärmung über die Zeit gemessen. Eine andere Methode besteht darin, die Oberfläche mit einer Wärmelampe zu erwärmen und mit einem kalten Luftstrom abzukühlen. Die jeweilige Anordnung ist bei den Ergebnissen beschrieben. Diese Methode eignet sich allerdings nicht für den Strömungsvergleich an der Oberfläche der Kopfwindhaare, da hier die räumlichen Verhältnisse zu klein sind. Glücklicherweise zeigte sich aber, dass auf dem Pronotum bei *Locusta* eine ganz ähnliche Rauigkeit auftritt, die äußerlich nicht von derjenigen im Bereich der Kopfhaare zu unterscheiden ist. Dieser Sachverhalt ist in Kapitel 3.1.1.1.2, Abb. 17 dargestellt. Das Pronotum bietet im Gegensatz zum Kopf genügend Raum zur Platzierung von Temperaturmessfühlern. Deshalb werden die Temperaturmessungen am Pronotum mit seiner rauen Oberfläche als Modell für die entsprechende Oberfläche auf dem Kopf durchgeführt.

Das Strömungsprofil an der Grenzfläche von strömender Luft kann über einen Wärmetransport charakterisiert werden, weil sich unmittelbar an der umströmten Oberfläche ein laminar fließender Film, die so genannte Prandtl-Grenzschicht, ausbildet (s. Abb. 2). In dieser Grenzschicht erfolgt der Wärmetransport fast ausschließlich nur durch Wärmeleitung.

Ändert sich die Dicke der Prandtl-Grenzschicht, so wird folglich auch der Wärmetransport zwischen der Pronotumsoberfläche und der vorbeiströmenden Luft beeinflusst. Eine dünne Prandtl-Grenzschicht über der Oberfläche des Pronotums begünstigt gegenüber einer dickeren Prandtl-Grenzschicht den Wärmeaustausch, da der turbulente Anteil des Luftstroms näher an die Oberfläche heranreicht und somit durch Konvektion ein rascherer Wärmeaustausch erfolgen kann.

Für die Messung der Temperatur unter der rauen, bzw. geglätteten Oberfläche (s.u.) wird je eine oder teilweise auch zwei Sonden unter die rechte und die linke

Pronotumshälfte geschoben (Abb. 4), was einen Vergleich der Temperatur zwischen beiden Hälften und gegebenenfalls auch innerhalb einer Hälfte erlaubt.



**Abb. 4:** Versuchstier mit unter das Pronotum eingeschobenen Thermoelementen.

Die Wärmestromdichte (GRÖBER, 1988, GIECK, 1989) ist nach dem Fourierschen-Gesetz abhängig von der betrachteten Fläche, die in diesem Fall der Kontaktfläche des Thermoelementes mit der Unterseite des Pronotums entspricht, der Dicke des Pronotums sowie der Temperaturdifferenz zwischen der wärmeren und kälteren Wandoberfläche des Pronotums.

**Fouriersches Gesetz:**

$$\dot{Q} = \frac{\lambda}{\delta} A (T_{W1} - T_{W2})$$

$\lambda$ : Wärmeleitkoeffizient     $T_{W1}$ : Temperatur wärmere Wandoberfläche     $A$ : Fläche  
 $\delta$ : Dicke der Wand     $T_{W2}$ : Temperatur kältere Wandoberfläche

Damit die Wärmestromdichte sich nicht ändert, müssen die Parameter Wärmeleitkoeffizient ( $\lambda$ ), Wanddicke ( $\delta$ ), und Fläche ( $A$ ) konstant gehalten werden. Dies ist der Fall, da die Kontaktfläche des Temperaturfühlers mit der Unterseite des Pronotums, über die ein Wärmeaustausch stattfinden kann, unverändert bleibt. Ebenfalls werden die gleichen Thermoelemente verwendet und auch innerhalb einer Messreihe wird die Lage der Temperaturfühler unter dem Pronotum nicht verändert. Weiterhin wird in einer Messreihe das gleiche Versuchstier verwendet, damit ist der Wärmeleitkoeffizient, der Material spezifisch ist, und die Wandstärke des Pronotums konstant. Der Temperaturgradient zwischen der wärmeren Wandoberfläche  $T_{w1}$  und der kälteren Wandoberfläche  $T_{w2}$  erreicht während der Messung schließlich einen Gleichgewichtszustand, damit ist im Gleichgewichtszustand die Wärmestromdichte konstant. Die Wärmestromdichte hängt in diesem Fall nur noch von der Dicke der Grenzschicht ab. Zur Untersuchung dieses Phänomens werden an mehreren Versuchstieren Referenzmessungen zwischen den beiden Pronotumshälften bei zunächst gleicher und später unterschiedlicher Beschaffenheit der linken und der rechten Hälfte der Oberfläche durchgeführt.

#### **2.4.2 Einflussnahme auf die Oberflächenstruktur**

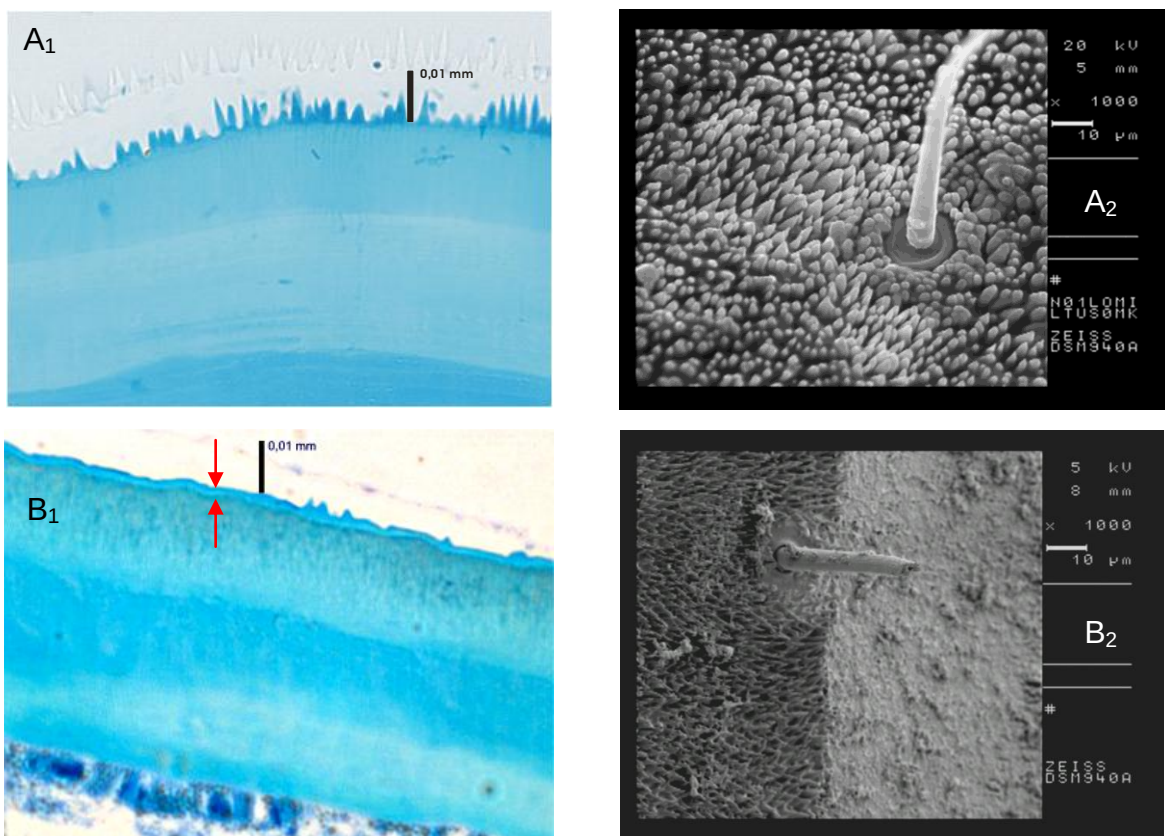
Um den Einfluss der rauen Oberflächenstruktur über den Wärmeaustausch zu prüfen, ist es notwendig, die Zahnstruktur zu entfernen.

Kurz bevor die Zahnstruktur des Pronotums entfernt wird, wird das Tier in einem Gefäß, das mit Kohlenstoffdioxid gefüllt ist, erstickt. Diese Art der Tötung gewährleistet, dass die Oberflächenbeschaffenheit des Versuchstieres nicht verändert wird, was bei der Verwendung von Chloroform nicht auszuschließen gewesen wäre. Die Tötung unmittelbar vor der Durchführung des Versuches stellt sicher, dass die Oberfläche des Tieres nicht „gealtert“ ist und in ihrer Beschaffenheit sowie hinsichtlich des Feuchtigkeitsgehalts des Gewebes dem Zustand entspricht, wie er bei einem lebenden Tier vorzufinden wäre. Die Verwendung eines lebenden Tieres zur Durchführung der Messreihen birgt das Risiko, dass durch das Einsetzen des Flügelschlag in einer turbulenten Luftströmung sich die Lage der Thermoelemente unter dem Pronotum verändert und somit die Messungen keine reproduzierbare Ergebnisse liefert.

Durch drei unterschiedliche Verfahren ist es möglich die raue Pronotumoberfläche zu glätten. So kann das Entfernen der Zahnstruktur mechanisch durch einen Gravierstift

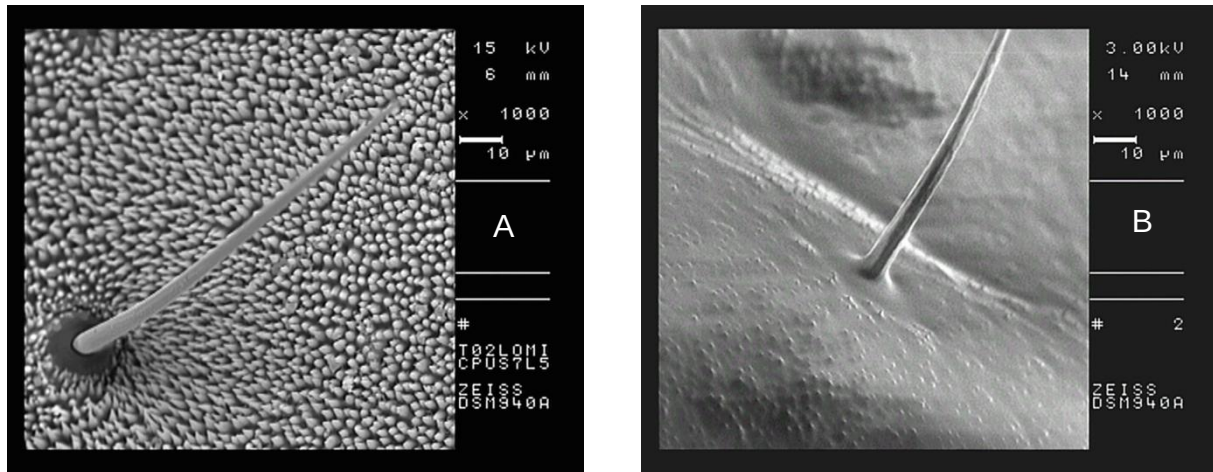
erfolgen. Zu diesem Zweck wird der Gravierstift unter einer Stereolupe vorsichtig an das Pronotum des Versuchstieres, das bereits an einem Staab fixiert ist, herangeführt und die Oberfläche glatt geschliffen (Abb 5).

Durch das Entfernen der Zahnstruktur wird die Schichtdicke nicht wesentlich verändert. Es wird lediglich die äußerste Schicht der Kutikula teilweise entfernt. Trotzdem wäre es möglich, dass ein Unterschied in der Wärmeleitfähigkeit zwischen rauer und glatt gefräster Oberfläche auf der Verringerung der Schichtdicke beruht. Es sei hier schon vorweg genommen (Kap.4.1), dass gerade bei der glatt gefrästen Oberfläche der Wärmeaustausch gegenüber der rauen Oberfläche verlangsamt ist. Dies kann nicht auf die Verringerung der Schichtdicke zurückgeführt werden, da eine Verringerung der Schichtdicke allenfalls einen beschleunigten Wärmeaustausch hervorrufen muss. Da das Gegenteil aber der Fall ist, kann der beobachtete Effekt nicht auf die Verringerung der Schichtdicke zurückgeführt werden.



**Abb. 5:** **A<sub>1</sub>:** Dünnschnitt der intakten Zahnstruktur im Bereich des Pronotums  
**A<sub>2</sub>:** REM-Aufnahme der intakten Zahnstruktur des Pronotums. In der Mitte des Bildes ist ein Windsinneshaar zu erkennen.  
**B<sub>1</sub>:** Dünnschnitt des glatt gefrästen Pronotums. Die Oberschicht der Zahnstruktur ist entfernt (rote Pfeile), wobei die Schichtdicke des Pronotums nicht wesentlich verändert wurde.  
**B<sub>2</sub>:** REM-Aufnahme des teilweise glatt gefrästen Pronotums. In der linken Hälfte des Bildes ist die Zahnstruktur noch erhalten. Rechts hingegen wurde die Zahnstruktur durch das Fräsen entfernt. Die obere Hälfte des Windsinneshaares ist abgebrochen.

Eine weitere Möglichkeit, die Rauigkeit zu verringern, besteht darin, mit Hilfe eines Pinsels oder aus einer Sprühdose Silikonöl auf die Oberfläche des Pronotums aufzutragen. Das Silikonöl benetzt aufgrund seiner hydrophoben Eigenschaft die raue Oberfläche und bewirkt so ein Glätten (Abb. 6).



**Abb. 6:** REM-Aufnahme A) einer unbehandelten und B) einer mit Silikonöl behandelte Pronotumoberfläche bei gleicher Vergrößerung.

Diese Art der Glättung wurde nur zu einem kleinen Teil bei den Temperaturversuchen eingesetzt, da die Benetzung mit dem Öl die Schichtdicke vergrößert, welches wieder die Wärmeleitung beeinflusst. Da in diesem Fall aber die Glättung die Schichtdicke erhöht, und nicht, wie bei der Fräsung, erniedrigt (s.o.), ist dieser Einfluss für die Interpretation der Ergebnisse problematisch. Für die elektrophysiologischen Messungen dagegen (Kap. 2.5) war dies die einzige Glättungsmöglichkeit, da das Fräsen der Oberfläche die Sinneshaare zerstört hätte. Hinzu kommt aber auch der günstige Umstand, dass die Vergrößerung der Schichtdicke für die elektrophysiologischen Versuche unproblematisch ist.

Eine dritte Möglichkeit der Glättung stellt das Auftragen von Klarlack auf das Pronotum dar. Durch diese Methode wird die Oberfläche zwar geglättet, aber auch die Schichtdicke vergrößert und auch die Sinneshaare „verklebt“. Daher war eine Glättung der rauen Oberfläche durch Klarlack eher die Ausnahme.

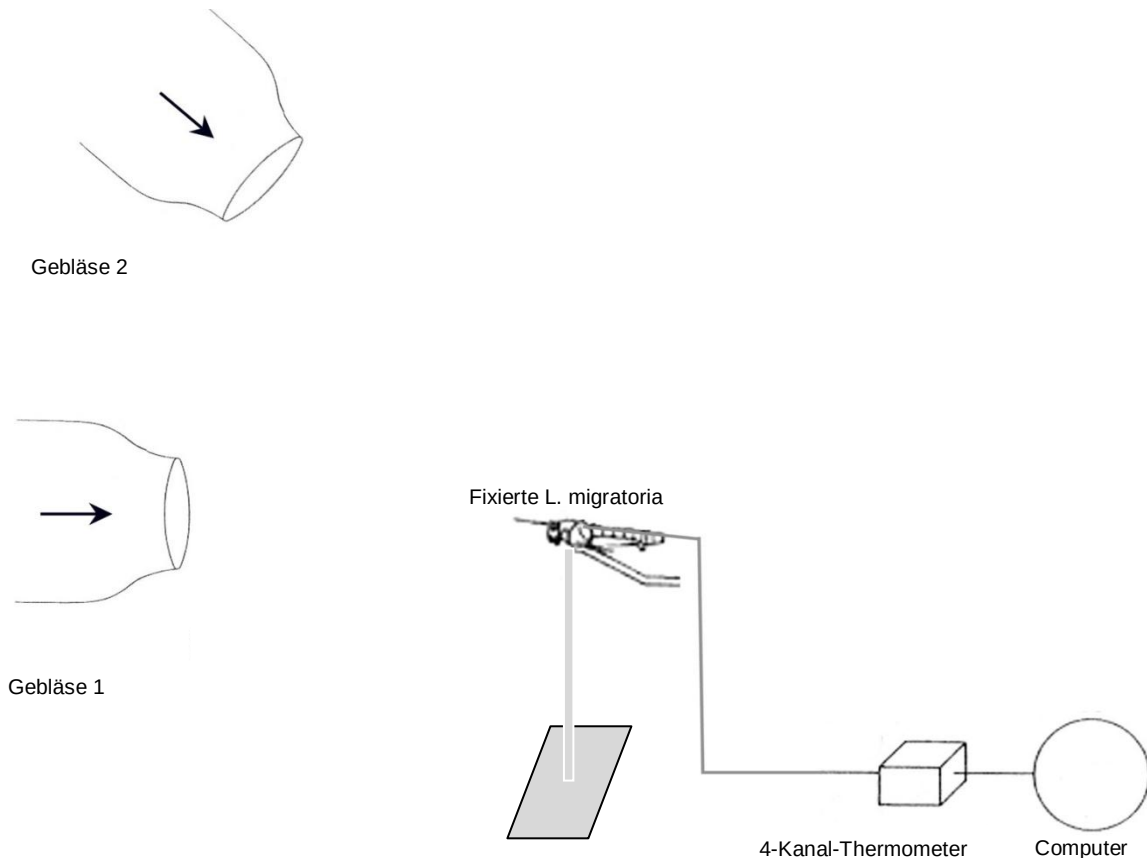
### **2.4.3 Versuchsaufbau und Versuchsdurchführung**

Als Temperatursonde wird ein NiCrNi-Thermoelement (B+B Thermotechnik) mit einem Durchmesser von ca. 1 mm, einer Ansprechzeit von 0,3 Sekunden und einem Messbereich von  $-50^{\circ}\text{C}$  bis  $200^{\circ}\text{C}$  verwendet. Die Messwerterfassung erfolgt durch ein digitales 4-Kanal-Thermometer 304/K204 (Votcraft), das eine Messgenauigkeit von  $\pm 0,04^{\circ}\text{C}$  im Messbereich von  $20^{\circ}\text{C}$  bis  $50^{\circ}\text{C}$  hat. In einem Zeitintervall von einer Sekunde kann kontinuierlich pro Kanal ein Messwerte durch das Thermometer erfasst werden. Die Software erlaubt es, die Temperaturkurve in Echtzeit mit Hilfe des Computers darzustellen.

Das tote Versuchstier, das an einem Stab befestigt ist, wird bei den Versuchen zur Temperaturmessung entsprechend der Versuchsanordnung (Abb. 7) durch einen Luftstrom bzw. durch zwei Luftströme, die gleich oder unterschiedlich temperiert sind, angeströmt, so dass aufgrund des Temperaturgradienten zwischen dem Versuchstier und der das Tier umströmenden Luft ein Wärmeaustausch stattfindet. In einigen Versuchen wird das Versuchstier über eine Wärmelampe aufgeheizt und dann durch die Luftströme abgekühlt. Die Windgeschwindigkeit wird entsprechend der beim Heuschreckenflug zu erwartenden Windgeschwindigkeiten gewählt und beträgt  $\sim 2,5 \text{ m/s}$  (HEINZEL und HORSMANN, 1981).

Die Temperaturmessungen, sowie die nun folgenden elektrophysiologischen Untersuchungen wurden im Institut für Experimentelle Physik am Lehrstuhl von Herrn Prof. Dr. U. Hartmann, durchgeführt.





**Abb. 7:** Das tote Tier wird je nach Versuchsdurchführung von einem bzw. zwei Gebläsen angeblasen, während die Temperatur unterhalb des Pronotums mit Hilfe des 4-Kanal-Thermometers kontinuierlich registriert wird. Die Temperaturkurve selbst wird am Bildschirm des Computers dargestellt.

## 2.5 Elektrophysiologische Untersuchungen

Zur Untersuchung der rauen Oberflächenstruktur im Bereich der Windhaare des Kopfes eignen sich elektrophysiologische Messungen an dem in Kapitel 1.4 schon erwähnten TCG (BACON & MÖHL, 1983). Dieses Interneuron empfängt sensorische Signale von den windempfindlichen Sinneshaaren des Kopfes. Die Aktionspotentiale des TCG sind somit Ausdruck der Strömungsreize, welche die Windhaare erreichen.

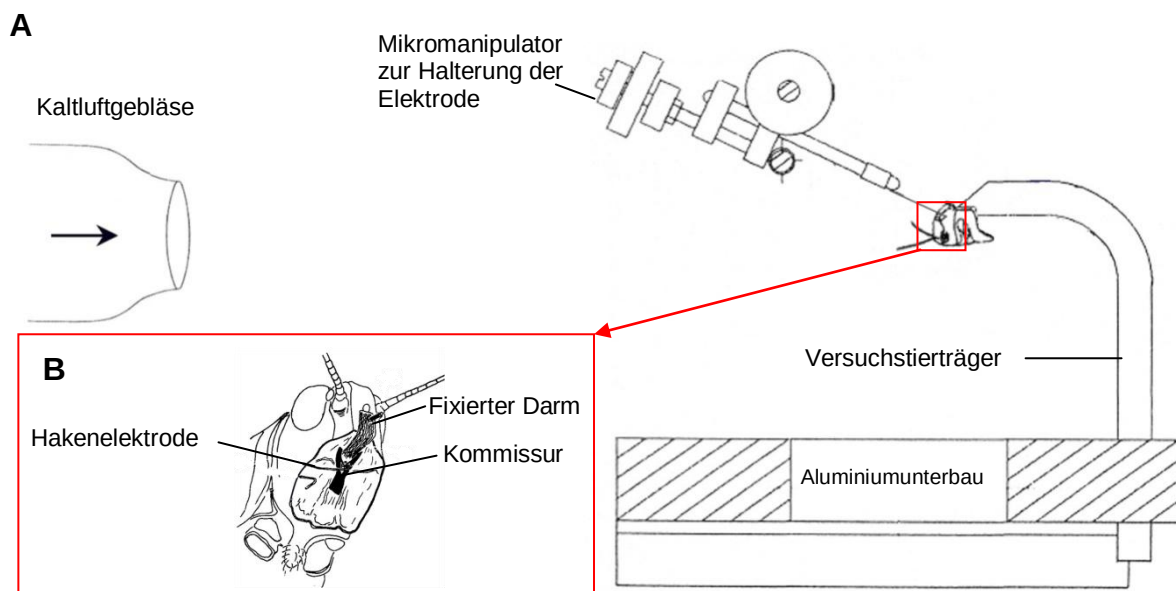
Um diese Aktionspotentiale erfassen zu können, wird im lebenden Zustand bei *Locusta migratoria* durch einen rasch durchgeführten Schnitt der Kopf des Tieres vom übrigen Körper abgetrennt und an einem geeigneten Halter mit Wachs befestigt (Abb. 8). Dann werden die Mundwerkzeuge entfernt und die Tritocerebralkommissur vorsichtig freipräpariert. Durch diese Kommissur verläuft das Axon des TCG. Die Erregungsableitung erfolgt an der Tritocerebralkommissur, mit Hilfe einer Haken-elektrode. Die Referenzelektrode ist im umgebenden Gewebe platziert. Um die Haken-elektrode an die Kommissur zu bringen ist es notwendig, den im Kopf befindlichen



Teil des Darms mit einer feinen Präpariernadel anzuheben. Das Fettgewebe um die Kommissur wird sorgfältig entfernt und dann die Kommissur mit Hilfe des Elektrodenhakens aus der umgebenden Hämolymphe gehoben. Um dem Austrocknen des Präparates entgegenzuwirken, wird die Schnittstelle mit Vaseline verschlossen.

Die Aktionspotentiale des TCG werden über einen A/D-Wandler (Power Lab, ADInstruments) dem Computer zugeleitet und dort ausgewertet. Hierzu dient die Software Teaching Suite Chart5 (ADInstruments).

Zur Anregung der Windhaare wird mit Hilfe eines konventionellen Haartrockners ein kalter Windstrom erzeugt, der auf den Kopf gerichtet ist. Die Windgeschwindigkeit des turbulenten Kaltluftstroms beträgt zwischen 2,6 m/s bis zu 3,1 m/s.



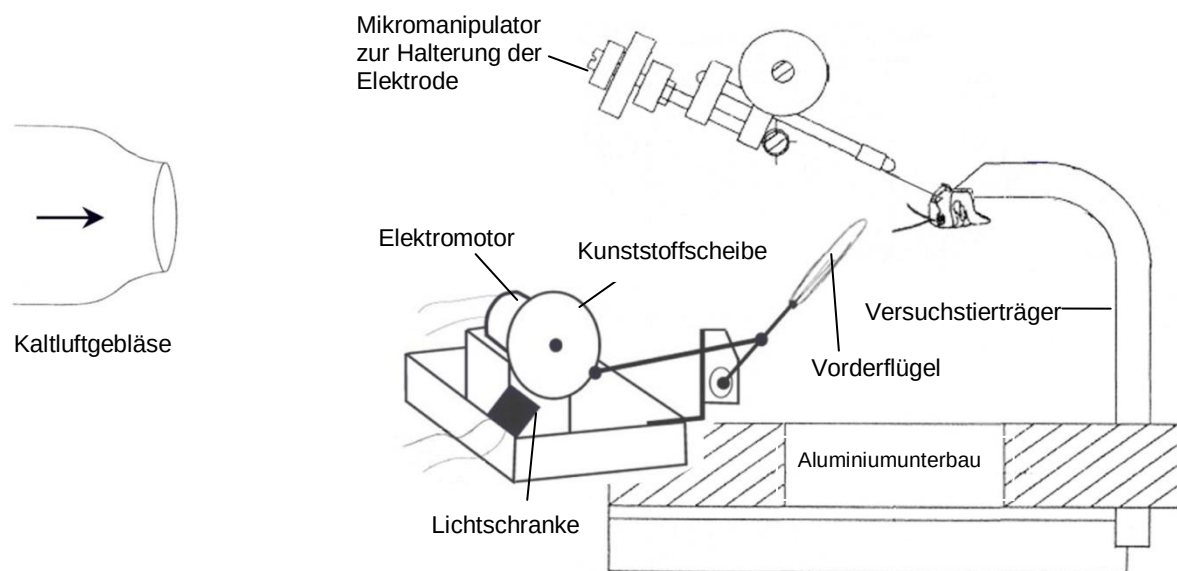
**Abb. 8:** A: Versuchsanordnung zur Ableitung von Aktionspotentialen des TCG

B: (Einschaltbild):

Die Abbildung zeigt das durch eine dicke Linie umrandete Präparationsfenster und die unter dem Darm befindliche freigelegte Kommissur, unter die die Elektrode zur Ableitung der Aktionspotentiale eingehakt ist. (nach: BACON, J. & MÖHL, B. (1983))

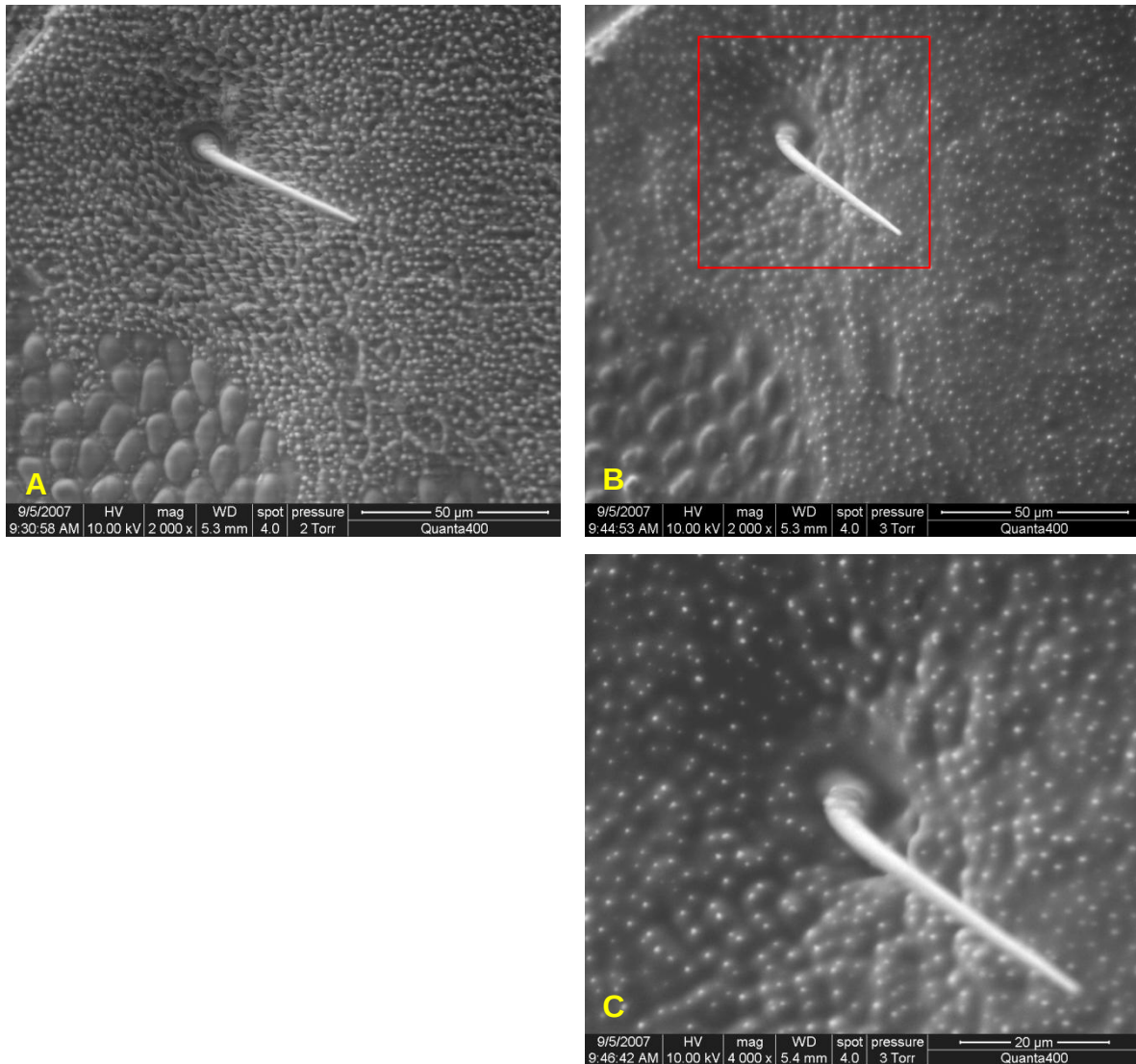
Weil bekannt ist, dass im freien Flug die Turbulenzen des eigenen Flügelschlages von den Sinneshaaren registriert werden, wird in einigen Versuchen der Luftstrom des Föhns ebenfalls durch geeignete Apparatur in ähnlicher Weise moduliert (Abb. 9). In dem Luftstrom wird in einem Abstand von ca. 2 cm zum Kopf des Tieres der isolierte Vorderflügel eines anderen Tieres durch einen Elektromotor über eine geeignete Exzentrerscheibe auf und ab bewegt. Die Frequenz entspricht in etwa der natür-

lichen Flügelschlagfrequenz von 18 Hz bis 20 Hz. Auf einem zweiten Kanal wird zusätzlich zu den Aktionspotentialen ein Referenzsignal für die künstliche Bewegung des Flügels registriert. Dieses Signal wird durch eine Marke an der Exzentrerscheibe beim Durchlaufen einer Lichtschranke erzeugt, so dass bei jeder Umdrehung der Scheibe ein periodensynchrones Signal entsteht.



**Abb. 9:** Versuchsanordnung zur Erfassung der TCG-Aktivität in Korrelation mit einem unmittelbar vor dem Kopf des Versuchstieres künstlich erzeugten Flügelschlag, mit einer Flügelschlagfrequenz von ca. 20 Hz. Die Drehzahl der Kunststoffscheibe und damit die Flügelschlagfrequenz wird durch die Lichtschranke erfasst. Die Aktionspotentiale werden mit Hilfe der am Mikromanipulator befestigten Hakenelektrode erfasst.

Die Glättung der rauen Oberfläche an den Kopfharen erfolgt hier ausschließlich durch Silikonöl. Die Wirkung dieses Öls wurde schon für das Pronotum beschrieben. Seine Wirkung auf die Rauigkeit der Kopfoberfläche zeigt die Abb. 10, wobei zu beachten ist, dass das Silikonöl in die Haarbecher der Windsinneshaare eindringt und damit möglicherweise die mechanischen Eigenschaften modifiziert. Dieser Umstand wird in den Ergebnissen und in der Diskussion berücksichtigt.



**Abb. 10:** **A:** ESEM-Aufnahme einer intakten gezahnten Oberfläche des Haarfeldes  $F_2$  mit Windsinneshaar.  
**B:** ESEM-Aufnahme der gleichen Stelle nach dem Auftragen von Silikonöl  
**C:** Detailaufnahme von Windsinneshaar und „geglätteter“ Oberflächenstruktur. Silikonöl befindet sich auch im Haarbecher des Windsinneshaares (s. Diskussion).

### 3 Oberflächenbeschaffenheit und Ökologie der Arten

In dem vorangegangenen Kapitel 1 wurde bereits beschrieben, dass *Locusta migratoria* eine Sensorik zur Flugsteuerung besitzt. Die windempfindlichen Sensillen, die als Exterorezeptoren die Luftströmung wahrnehmen, befinden sich im Bereich des Caputs ausschließlich in den Windhaarfeldern, die eine raue Oberflächenstruktur aufweisen. Die Flugstabilisierung und Flugsteuerung ist wohl auch für die ausgesprochen hohe Flugleistung von *Locusta migratoria* von Bedeutung. Zu welchen Flugleistungen *Locusta migratoria* befähigt ist, zeigt ein Bericht von einem Heuschreckenbefall aus dem Jahr 1693 „*Von der unteren Donau zogen Schwärme in zwei oder drei Kolonnen über Budapest nach Wien, wo ein Teil die Stadt überflog und südlich an der Donau entlang weiterzog, während der andere Teil die Donau überquerte und am 16. August in Böhmen einfiel.*“ (WEIDNER, 1953)

Im Folgenden soll nun überprüft werden, ob die raue Oberflächenstruktur, die im Verdacht steht die Wahrnehmung von Luftströmungen zu beeinflussen, bei *Locusta migratoria* einer Varianz unterliegt und ob bei weiteren Vertretern der Lang- und Kurzfühlerschrecken in den Bereichen mit Sensorik ebenfalls eine raue Oberflächenstruktur auftritt. Zu diesem Zweck wird die Oberflächenbeschaffenheit verschiedener nicht bodenlebender Arten mit guter bis sehr guter Flugfähigkeit und bodenlebenden Arten mit und ohne Flugvermögen mit Hilfe der Rasterelektronenmikroskopie, Tunnelelektronenmikroskopie und Lichtmikroskopie in den Bereichen untersucht, in denen Strukturen mit vermeintlicher Sensorik vorkommen. Die jeweils untersuchten Bereiche sind in der Darstellung eines schematisierten Insekts als rote Fläche gekennzeichnet.

Die Informationen zur Morphologie und Ökologie der Arten, die einen Kontext bietet, in dem die Oberflächenstruktur u.U. zu betrachten ist, stammen u.a. aus Literaturangaben der Autoren: DORDA (1995), DORDA (1996), DETZEL (1998), INGRISCH (1998), INGRISCH und KÖHLER (1998) und WEIDNER (1953).

### **3.1 Nicht Boden lebende Arten mit guter bis sehr guter Flugfähigkeit**

Es werden nicht Boden lebende, flugfähige Arten der Ordnung Ensifera und Caelifera betrachtet. *Tettigonia viridissima* und *Platycleis albopunctata*, zwei heimische Arten aus der Familie *Tettigoniidae*, gehören zu den Langfühlerschrecken. Aus der Gruppe der Kurzfühlerschrecken werden die folgenden Arten untersucht: *Tetrix subulata*, ein Vertreter der Familie *Tetrigidae*, *Chorthippus dorsatus*, *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus biguttulus* und *Locusta migratoria*. Die „enge“ verwandtschaftliche Beziehung von *Chorthippus dorsatus*, *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus biguttulus* und *Locusta migratoria* erlaubt eine vergleichende Betrachtung der Arten innerhalb der gleichen Familie.

Eine Analyse der Oberflächen der flugfähigen Arten über die Familiengrenzen hinaus ermöglicht eine stichprobenartige Überprüfung des Auftretens einer rauen Oberflächenstruktur im Kombination mit Sensillen bei Vertretern der Lang- und Kurzfühlerschrecken.

#### **3.1.1 Familie: Acrididae**

*Locusta migratoria* (Europäische Wanderheuschrecke, Abb.11), gehört wie *Chorthippus biguttulus*, *Chorthippus dorsatus* und *Chorthippus parallelus* zu der Familie der *Acrididae*. Im weiteren Verlauf werden innerhalb dieser Familie *Locusta migratoria* als ein Vertreter der Unterfamilie *Oedipodinae* und *Chorthippus biguttulus*, *Chorthippus dorsatus* und *Chorthippus parallelus*, die zu der Unterfamilie *Gomphacerinae* gehören, betrachtet.

##### **3.1.1.1 Locusta migratoria**

###### **3.1.1.1.1 Ökologie**

Die Wanderheuschrecke ist in Nordafrika, Asien, in Südeuropa sowie auf den atlantischen Inselgruppen verbreitet.

Populationen in Mitteleuropa lassen sich auf Wanderzüge der Tiere zurückführen, die sich anschließend an besonders günstigen Standorten etabliert haben. Unterschieden wird innerhalb der Art zwischen der Phasis-Solitaria (Einzelphase) und der Phasis-Gregaria (Schwarmphase). Beide Formen unterscheiden sich sowohl

morphometrisch, pigmentär, physiologisch als auch ethologisch voneinander. Die Phasis-Solitaria besiedelt bei günstigen Bedingungen Landstriche über Jahre hinweg. Die Tiere dieser Phase legen als Larve weite Strecken hüpfend zurück. In der Phasis-Gregaria können die Tiere Wanderzüge von bis zu 2000 km in einer Flughöhe von bis zu 1000 m durchführen. In Mitteleuropa sind jedoch mittlerweile nahezu alle Vorkommen vernichtet.

*Locusta migratoria* ist eine Wärme liebende und leicht hygrophile Art. Potentielle Habitate dieser Art liegen in großen Flusstälern im äußersten Südosten Europas und in Zentralasien. *Locusta migratoria* ist Schwarm bildend. Ein Schwarm besteht nicht selten aus mehreren Millionen Tiere und kann auf seiner Wanderung furchtbare Verwüstungen anrichten. Schwarmbildungsplätze waren vor der Regulierung die Unterläufe der Donau und die Mündungsgebiete ihrer Nebenflüsse. Aufgrund der Feuchteansprüche während der Embryonalentwicklung kann *Locusta migratoria* als eine Wärme liebende und leicht hygrophile Art eingestuft werden.





**Abb. 11: A: *Locusta migratoria* (Phasis-Gregaria)**

In der Phasis-Gregaria ist *Locusta migratoria* hellbraun bis braun gefärbt. Die Hinterschienen sind meist blassgelb. Kopf und Vorderbrust der Männchen werden im Alter gelb. Der Halsschild weist einen überhöhten Mittelkiel mit einem schwarzen Längsstreifen auf. Zu beiden Seiten des Mittelkiels befinden sich zwischen Mittel- und Seitenkiel schwarze Flecken. Schwarze Flecke sind auch am Scheitel zu finden. Die Flügel, deren Flügelspannweite etwa 12 cm beträgt, sind hellgrau marmoriert (DETZEL, 1998; WEIDNER, 1953).

**B: *Locusta migratoria* (Phasis-Solitaria)**

In der Phasis-Solitaria besitzen die Tiere eine grüne Grundfärbung, die Hinterbeine sind rot. Der Halsschild weist einen hohen Mittelkiel mit einem ebenfalls schwarzen Längsstreifen auf. Die Flügel sind ebenfalls hellgrau marmoriert (DETZEL, 1998; WEIDNER, 1953).

[Quelle: A: [www.biotextbild.ch/mediac/400\\_0/media/DIR\\_5901/WanderheuschreckeWeb.jpg](http://www.biotextbild.ch/mediac/400_0/media/DIR_5901/WanderheuschreckeWeb.jpg) und B: Tiermotive.de Willfried Berns]

#### 3.1.1.1.2 Oberflächenstruktur von *Locusta migratoria*

Ein Vertreter aus der Ordnung der Kurzfühlerschrecken ist *Locusta migratoria*. *Locusta migratoria* (Phasis-Gregaria) zeichnet sich gegenüber den anderen noch zu betrachtenden Arten durch eine bemerkenswerte Flugfähigkeit aus.

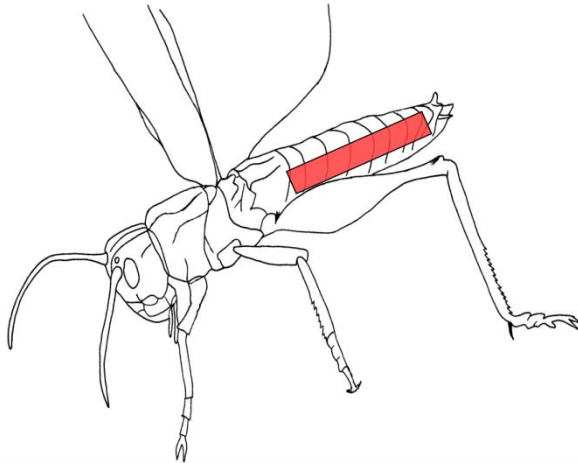
Zur Überprüfung geschlechtsspezifischer Variationen der Oberflächenstruktur von Vertex und Pronotum werden bei jeweils zehn männlichen und zehn weiblichen Versuchstieren die Oberflächenbeschaffenheit in dem Bereich von Vertex und Pronotum untersucht.

Das Abdomen weist, wie die Abb. 12 zeigt, im Gegensatz zum Vertex und Pronotum eine glatte Oberfläche auf. Dorsal tritt in der linken und rechten Hälfte des Pronotums eine raue Oberflächenstruktur, die im Randbereich in eine glatte schuppige Struktur übergeht, auf (Abb. 13). In diesem Bereich des Pronotums sind gehäuft längere und kürze „Haare“ vorhanden, die aufgrund ihrer Morphologie die Funktion von Mechanorezeptoren haben könnten.

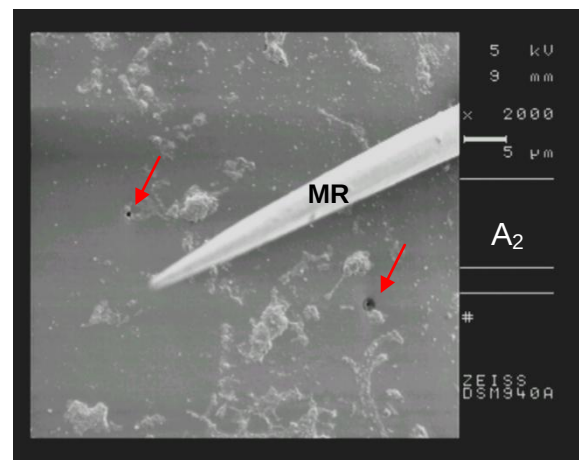
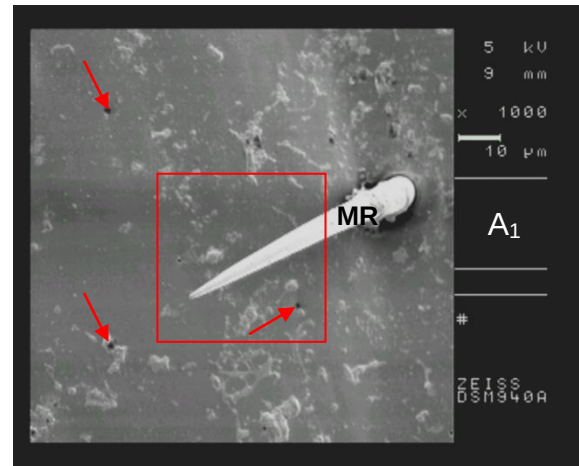
Die Oberfläche der Windhaarfelder von *Locusta migratoria* ist rau (Abb. 14). Diese raue Oberfläche ist exakt auf den Bereich der Windsinneshaare begrenzt. Im Randbereich geht die raue Oberflächenstruktur unmittelbar in eine glatte, schuppenartige Struktur über (Abb. 14 & Abb. 15). Die Rauigkeit der Oberfläche wird, wie der Dünnschnitt (Abb. 16) aus dem Bereich der Windhaarfelder zeigt, durch dicht stehenden kegelförmigen Zähnchen, die eine Länge zwischen 2  $\mu\text{m}$  und 8  $\mu\text{m}$  und an der Basis einen Durchmesser zwischen 1  $\mu\text{m}$  und 3  $\mu\text{m}$  haben, hervorgerufen. Im Bereich des Kopfes ist bei *Locusta migratoria* die raue Oberfläche auf die Windhaarfelder begrenzt.

Die Oberflächen der Windhaarfelder von männlichen und weiblichen Tieren der Art *Locusta migratoria* sind, wie die Abb. 13, 14, 15 und 16, sowie die noch folgende Abb. 17 zeigen, die exemplarisch für die Oberflächenanalyse von zehn männlichen und zehn weiblichen Tieren stehen, gleich beschaffen. Es liegen somit keine geschlechtsspezifische oder andere typische Variationen in der Ausbildung der Oberfläche der Kutikula vor.

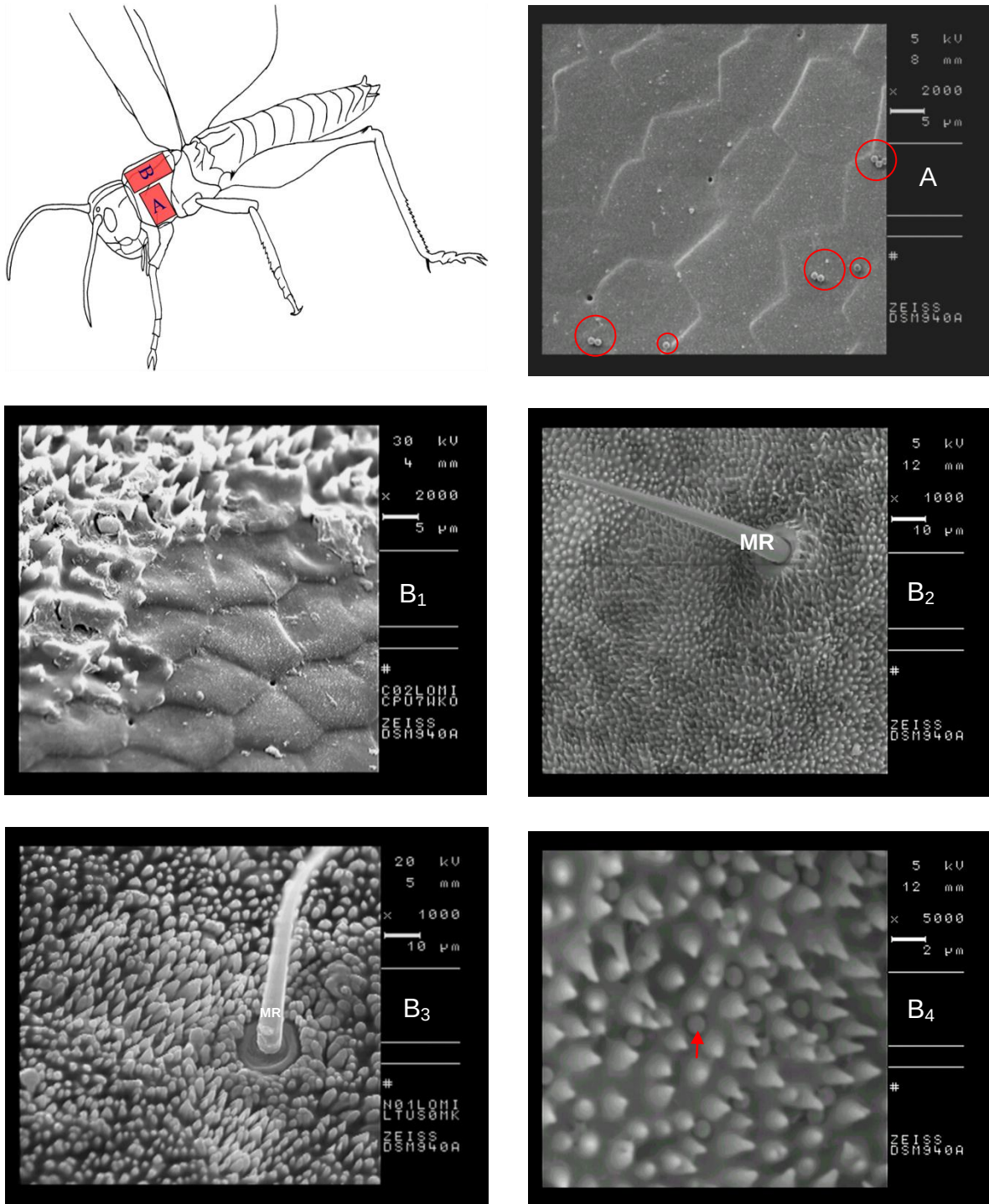




Standardisierte Abbildung, die für alle Vertreter der Familie *Acrididae* verwendet wird. Die rote Fläche markiert den untersuchten Bereich.

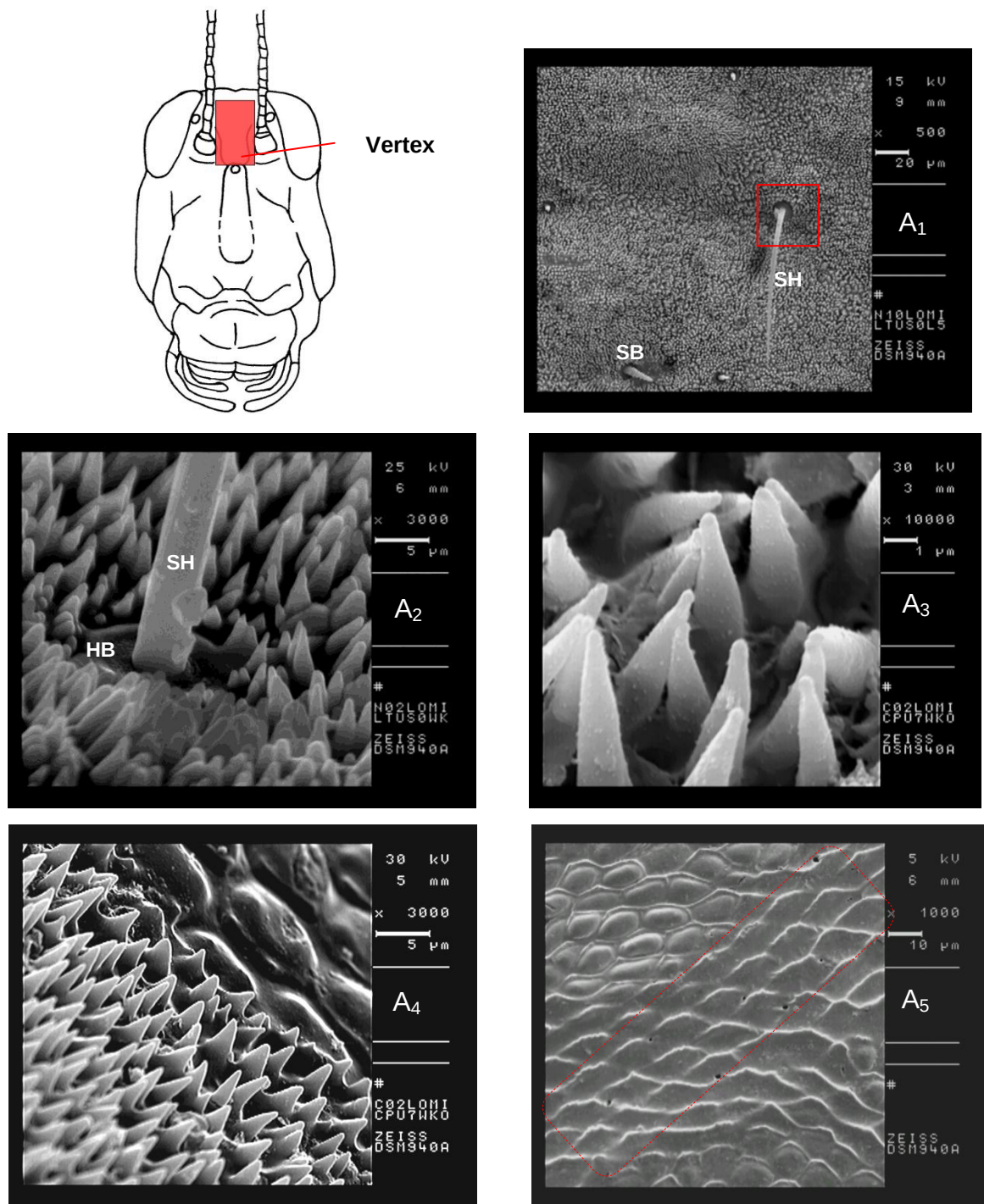


**Abb. 12:** REM-Aufnahmen von einer ausgewählten Oberfläche des Abdomens von *Locusta migratoria*. (männlich)  
 A<sub>1</sub> und A<sub>2</sub> (Detailaufnahme):  
 Die Oberfläche der Flanke des Abdomens ist glatt. Zuerkennen sind Porenöffnungen (rote Pfeile), sowie ein Haar, das ein Mechanorezeptor (MR) sein könnte.



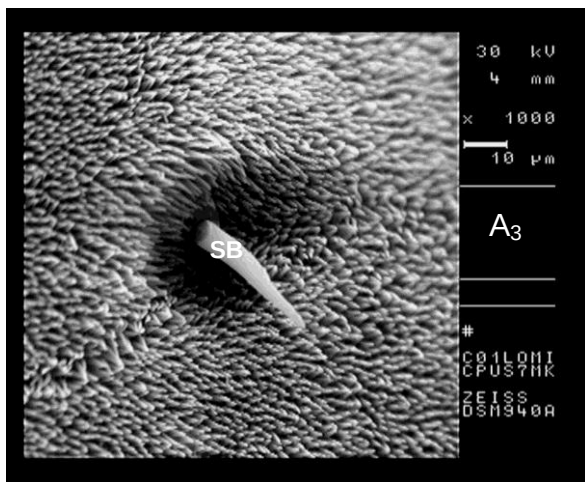
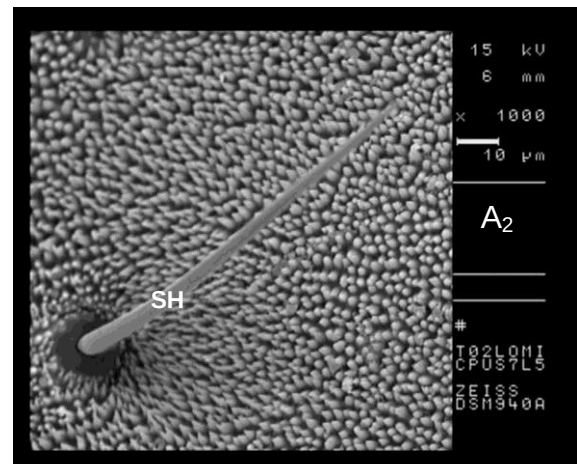
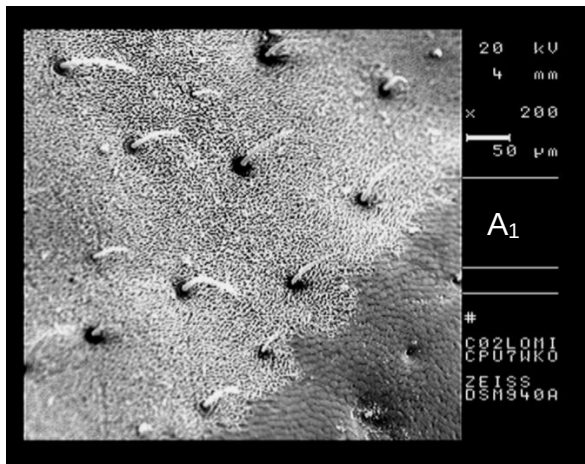
**Abb. 13:** REM-Aufnahme des Pronotums von *Locusta migratoria* (männliches Tier):

- A: Die Flanken des Pronotums weisen eine glatte, schuppige Struktur auf. Markiert sind Kalibrierungskügelchen mit einem Durchmesser von  $1\ \mu\text{m}$ . Die Kalibrierungskügelchen dienen als Bezugsgröße.
- B<sub>1</sub>: Die Abbildung zeigt den Randbereich des Haarfeldes, das sich im distalen Bereich des Pronotums befindet. Hier ist der Übergang von rauer Oberflächenstruktur in eine glatte Oberflächenstruktur zu sehen.
- B<sub>2</sub>: Mechanorezeptor (MR) im distalen Bereich des Pronotums ist eingebettet in eine raue Oberflächenstruktur.
- B<sub>3</sub>: Dicht stehende kegelförmige Zähnnchen bilden die raue Oberflächenstruktur, in der sich die Mechanorezeptor (MR) befindet.
- B<sub>4</sub>: Detailaufnahme der Zahnstruktur. In den Zwischenräumen befinden sich Kalibrierungskügelchen (s. roter Pfeil) mit einem Durchmesser von  $1\ \mu\text{m}$ .



**Abb. 14:** REM-Aufnahmen aus dem Vertex eines männlichen Tieres von *Locusta migratoria*

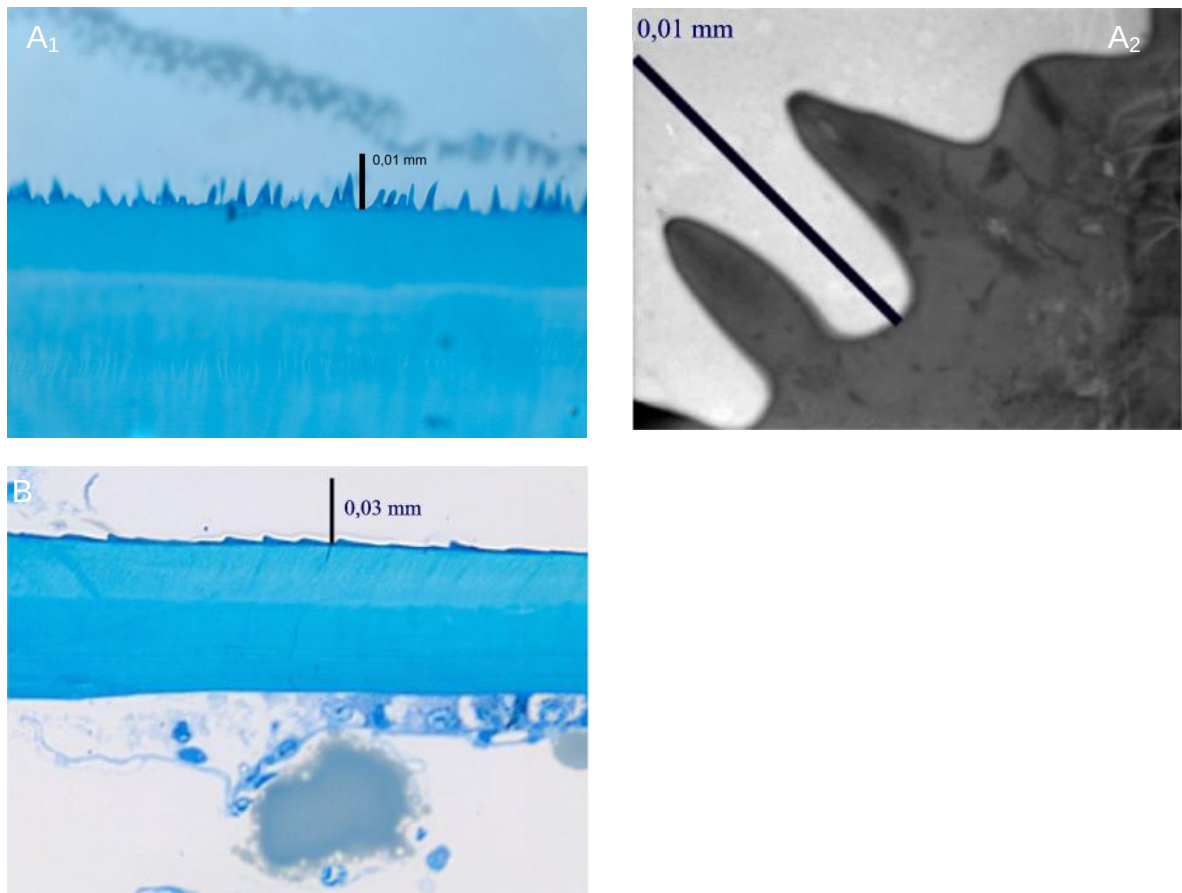
- A<sub>1</sub>: Sinneshaar (SH) und Sinnesborste (SB) des Windhaarfeldes F2, das sich im Bereich des Vertex befindet.
- A<sub>2</sub>: In der Bildmitte ist der Haarbecher und Teil des Haarschaftes (HS) eines Sinneshaares (SH) zu erkennen. Das Windsinneshaar ist umgeben von dicht stehenden kegelförmigen Zähnnchen.
- A<sub>3</sub>: Detailaufnahme der Zahnstruktur des Haarfeldes F2. Deutlich zu erkennen sind die kegelförmigen Zähnnchen, die in den Windhaarfelder die Rauigkeit der Oberfläche hervorrufen.
- A<sub>4</sub>: Randbereich des Haarfeldes F2. Die Zahnstruktur geht im Randbereich abrupt in eine glatte, schuppenartige Oberfläche über.
- A<sub>5</sub>: Der Bereich des Vertex außerhalb des Windhaarfeldes weist eine glatte Oberfläche auf. In der rot umrandeten Bilddiagonale sind Öffnungen von Porenkanälen zu erkennen.



**Abb. 15:** REM-Aufnahmen aus dem Vertex eines weiblichen Tieres von *Locusta migratoria*

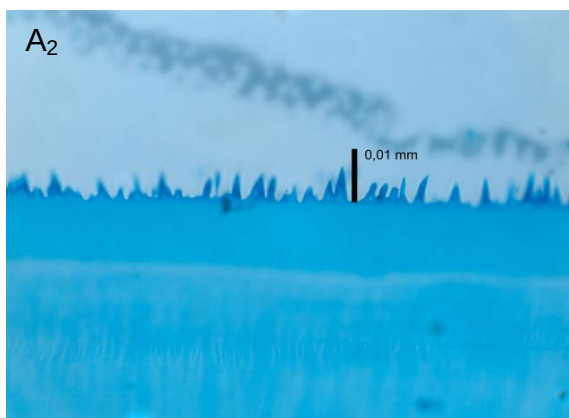
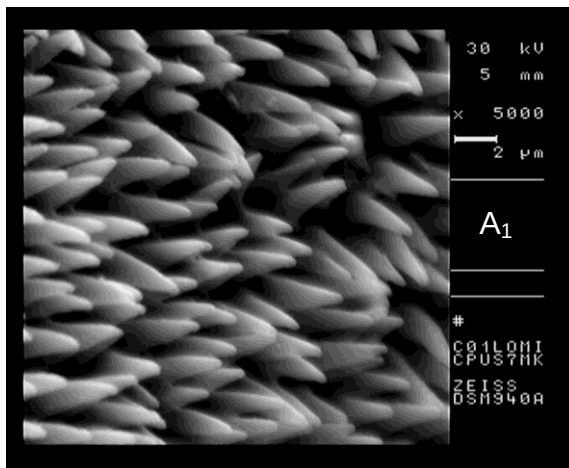
- A<sub>1</sub>: Die REM-Aufnahme zeigt den Randbereich des Windhaarfeldes F2. Das Haarfeld ist deutlich abgegrenzt. Die Sinneshaare und Sinnesborsten sind auf das Windhaarfeld begrenzt. Die raue Oberflächenstruktur des Windhaarfeldes geht auch hier im Randbereich abrupt in eine glatte Oberflächenstruktur über.
- A<sub>2</sub>: Ein Sinneshaar (SH) aus F2, das sich in seiner Schaftlänge deutlich von der Sinnesborste unterscheidet (Abb. A<sub>3</sub>), ist auch bei den weiblichen Tieren von dicht stehenden, kegelförmigen Zähnen umgeben.
- A<sub>3</sub>: Die REM-Aufnahme im Bereich des Windhaarfeldes F2 stellt eine Sinnesborste (SB) dar, die in die raue Oberfläche des Windhaarfeldes eingebettet ist.



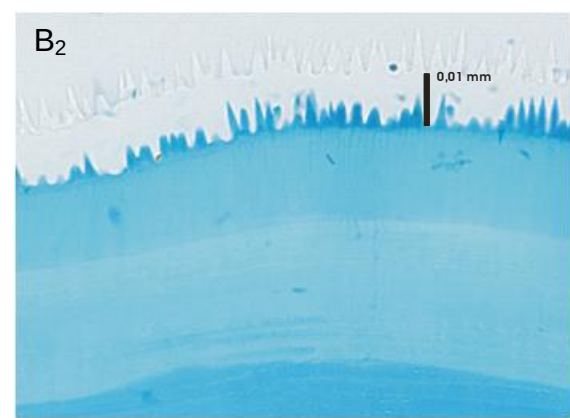
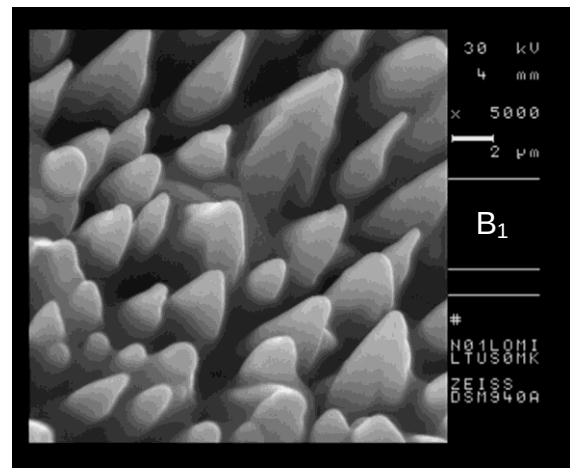


**Abb. 16:** A<sub>1</sub>: Transversaler Dünnschnitt (Lichtmikroskop) im Bereich des Haarfeldes F2, von *Locusta migratoria* (weiblich) zu erkennen sind die längs geschnittenen Zähnchen.  
 A<sub>2</sub>: TEM-Aufnahme eines transversalen Dünnschnittes aus der Region F2 durch die kegelförmigen Zähnchen eines männlichen Tieres der Art *Locusta migratoria*.  
 B: Der transversale Dünnschnitt im Bereich des Vertex von *Locusta migratoria* (weibliches Tier) zeigt die schuppige nahezu glatte Oberfläche der Kutikula außerhalb der Haarfelder.

#### Oberflächenstruktur der Windhaarfelder



#### Oberflächenstruktur des Pronotums



**Abb. 17:** A<sub>1</sub>: REM-Aufnahme aus dem Bereich des Haarfeldes F2 von *Locusta migratoria* (weiblich) zeigt die dicht stehenden, schmalen und spitz zulaufenden „Zähnchen“.  
 B<sub>1</sub>: REM-Aufnahmen aus dem Bereich des Pronotums von *Locusta migratoria* (weiblich) stellt die weniger dicht stehenden, breitere und stumpf zulaufenden Zähnchen des Pronotums.  
 A<sub>2</sub>: Der Dünnschnitt aus dem Bereich des Windhaarfeldes F2 eines weiblichen Tieres stellt die Zahnstruktur dar.  
 B<sub>2</sub>: Dünnschnitt des Pronotum eines weiblichen Tieres. Zu erkennen ist ebenfalls eine Zahnstruktur.

Vergleicht man die Oberflächenstruktur der Windhaarfelder mit der rauen Oberflächenstruktur des Pronotums anhand von Dünnschnitten und rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen (Abb. 17), so stellt man fest, dass die raue Oberflächenstruktur in diesen Bereichen sich sehr ähneln. Die raue Oberflächenstruktur wird in beiden Fällen durch eine Vielzahl spitz zu laufender Zähnchen mit vergleichbarer Länge hervorgerufen.

### 3.1.1.2 Chorthippus parallelus

#### 3.1.1.2.1 Ökologie

*Chorthippus parallelus* (Abb. 18), eine xerophile Art, ist in der Lage, die verschiedensten Lebensräume zu besiedeln. Diese Art weist ein weites ökologisches Spektrum auf und zeigt zumindest in Mitteleuropa kaum ausgeprägte Lebensansprüche. Nur in sehr trockenen und sehr nassen Habitaten ist die Art nicht anzutreffen. In allen anderen Habitaten mit einer nahezu geschlossenen Vegetationsdecke ist der Gemeine Grashüpfer zu finden. Die kurzflügeligen Tiere sind flugunfähig. Der makropteren Form beider Geschlechter wird eine Flugfähigkeit zugesprochen, wobei „die Flugbereitschaft durch Umwelteinflüsse induziert wird“ (DETZEL, 1998).



**Abb. 18:** *Chorthippus parallelus* (männliches Tier)

Der Gemeine Grashüpfer ist einheitlich grün gefärbt. Daneben gibt es Variationen von graubraun bis gelbgrünlich. Auch bräunliche bis rötlich-gelbe Tiere können vorkommen. Innerhalb. Die weiblichen Tiere erreichen eine Größe von 18 mm bis 22 mm, wohingegen die männlichen Tiere eine Körperlänge von 13 mm bis 15 mm erreichen. Das Weibchen des Gemeinen Grashüpfers besitzt nur kurze, nach hinten zugespitzte Flügel, die die Hinterleibsmittle nicht erreichen. Beim Männchen reichen die Elytren bis zur Abdomenspitze (DETZEL, 1998).

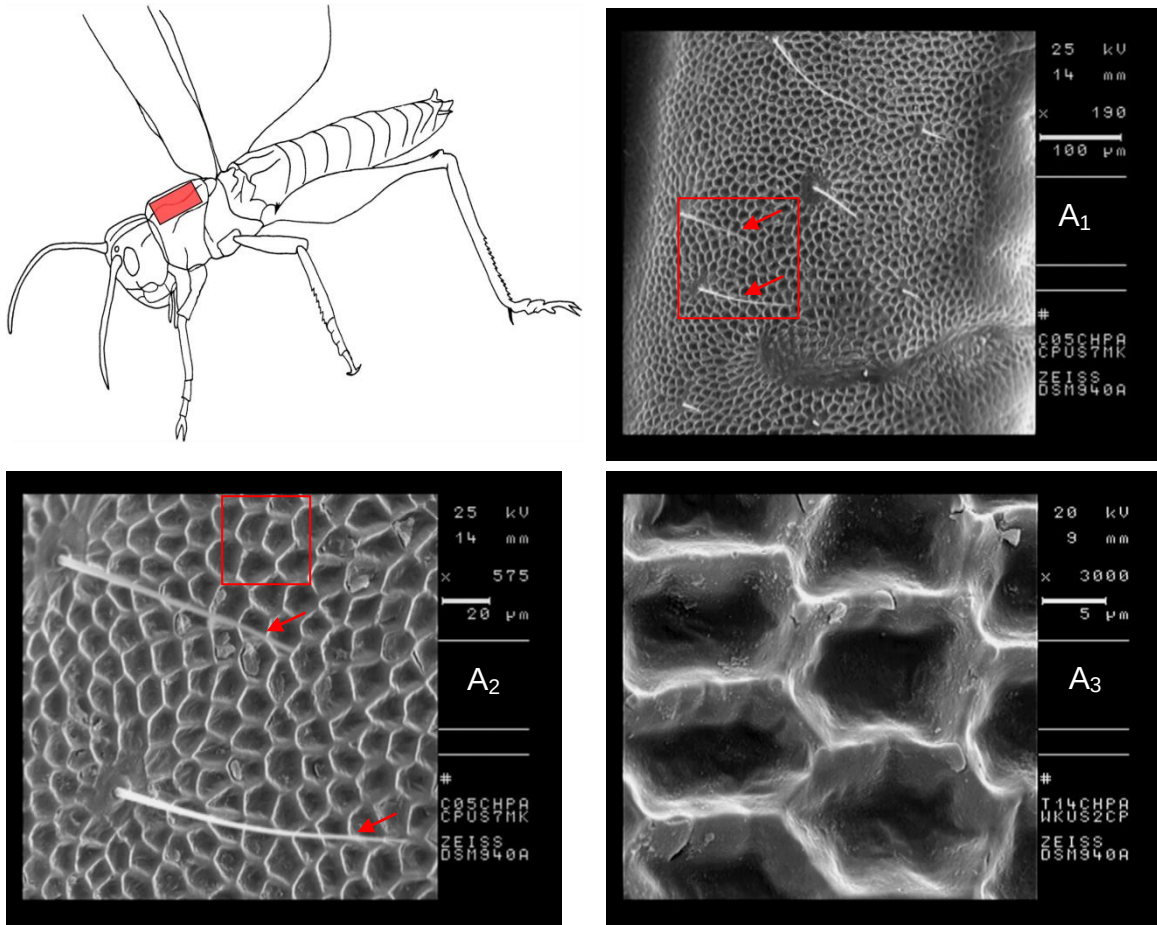
### 3.1.1.2.2 Oberflächenstruktur von *Chorthippus parallelus*

Wie *Locusta migratoria* gehören auch *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus dorsatus* und *Chorthippus biguttulus* der Familie *Acrididae* an. Innerhalb der Gattung *Chorthippus* nimmt das Flugvermögen ausgehend von *Chorthippus parallelus*, über *Chorthippus dorsatus*, bis hin zu *Chorthippus biguttulus* zu (INGRISCH & KÖHLER, 1998; DETZEL, 1998).

Bei einer engen verwandtschaftlichen Beziehung, wie sie hier gegeben ist, soll untersucht werden, ob zwischen dem Flugvermögen der einzelnen Tiere und der Beschaffenheit der Oberfläche in der Umgebung der Sensillen eine Korrelation besteht.

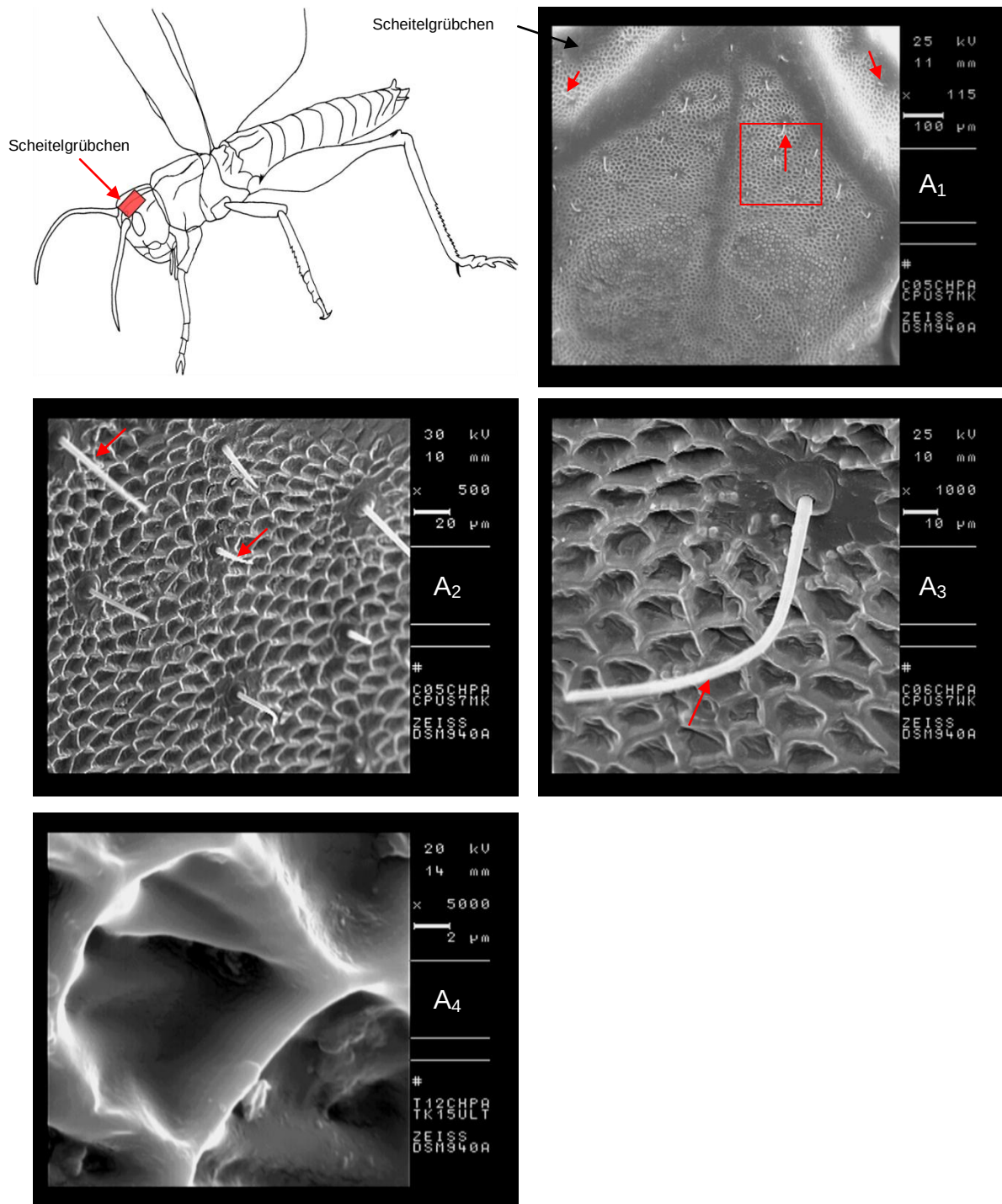
*Chorthippus parallelus*, eine Art, die über ein weniger gutes Flugvermögen wie die noch folgenden Arten verfügt (DETZEL, 1998), weist im Bereich von Pronotum (Abb. 19) und Vertex (Abb. 20) eine Wabenstruktur auf. Die Ränder der Waben selbst sind glatt. In der Wabenstruktur befinden sich, so lassen es die Abb. 19 und Abb. 20 vermuten, Mechanorezeptoren. Jedoch handelt es sich in diesem Fall um eine Vermutung, da diese Vermutung nicht durch Untersuchungen belegt ist, sondern lediglich auf einem Vergleich von Form und Gestalt der Mechanorezeptoren mit den Sinneshaaren der Windhaarfeldern (Kap. 1.3) beruht. Dieser Sachverhalt trifft auch für die Arten zu, die im weiteren Verlauf noch untersucht werden.





**Abb. 19:** REM-Aufnahmen des Pronotums von *Chorthippus parallelus*

- A<sub>1</sub>: Die Mechanorezeptoren im Bereich des Rückenschildes (s. rote Pfeile) ähneln in ihrer Form und Gestalt (s. auch Abb. A<sub>2</sub>) den Windsinneshaaren der Windhaarfelder von *Locusta migratoria* (vgl. Abb. 3).
- A<sub>2</sub>: Am linken Bildrand sind zwei Mechanorezeptoren (s. rote Pfeile), die von einer Wabenstruktur umgeben sind, abgebildet.
- A<sub>3</sub>: Die Waben selbst weisen einen glatten Rand auf.



**Abb. 20:** REM-Aufnahmen aus dem Bereich des Vertex von *Chorthippus parallelus*

- A<sub>1</sub>: Im Vertex und den Scheitelgrübchen befinden sich ebenfalls Mechanorezeptoren (s. rote Pfeile) mit einer ähnlichen Gestalt wie die Sinneshaare im Bereich des Vertex von *Locusta migratoria* (vgl. A<sub>2</sub>).
- A<sub>2</sub>: Die Aufnahme zeigt aus dem Bereich des Vertex Mechanorezeptoren unterschiedlicher Länge (s. rote Pfeile).
- A<sub>3</sub>: Mechanoreceptor (s. roter Pfeil) im Vertex umgeben von einer Wabenstruktur.
- A<sub>4</sub>: Die Detailaufnahme zeigt, dass auch hier die Wabenränder glatt sind.

### 3.1.1.3 Chorthippus dorsatus

#### 3.1.1.3.1 Ökologie

*Chorthippus dorsatus* (Abb. 21) ist ein typischer Wiesenbewohner, der auch sehr feuchte oder extrem trockene Vegetationsbereiche nicht meidet. Der Siedlungsschwerpunkt dieser hygrophilen Art sind feuchte und kühle Bereiche. In Mitteleuropa hat diese Art zahlreiche Vorkommen. Voraussetzung für das Vorkommen der Art ist eine nur geringe oder mäßige Grünlanddüngung. Intensiv genutztes oder gedüngtes Grünland stellt keinen geeigneten Lebensraum für den Wiesengrashüpfer dar.

Der flugfähige Wiesengrashüpfer wird als ortsvage charakterisiert. Die hohe Ausbreitungstendenz dieser Art geht einher mit dem guten Flugvermögen der Tiere (DETZEL, 1998). Diese Art zeigt eine im Rahmen von Untersuchungen festgestellte maximale Wanderungstrecke bei Weibchen von ca. 90 m und bei Männchen von ca. 105 m.



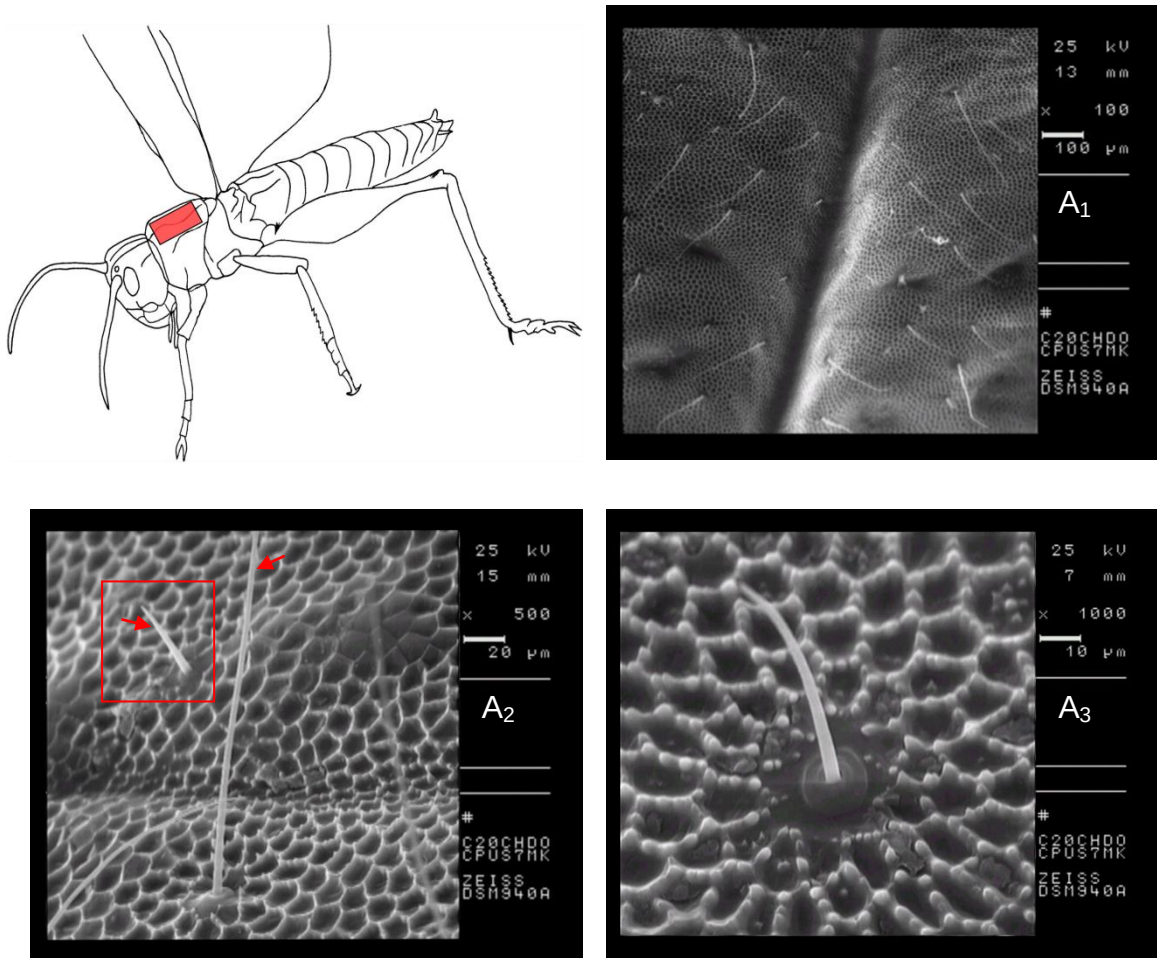
**Abb. 21:** *Chorthippus dorsatus* [aus: Detzel, 1998]

Die Grundfärbung des Wiesengrashüpfers kann sehr stark variieren. Sie kann von schwarzbraun bis gelblichgrün reichen. Die Brust ist deutlich behaart und die Halsschildseitenkiele verlaufen im vorderen, kopfnahen Drittel parallel. Im hinteren Abschnitt sind sie dagegen deutlich nach außen gebogen. Sowohl die Weibchen, die eine Körperlänge von 19 mm - 25 mm erreichen können, als auch die Männchen, die eine Größe von 14 mm - 18 mm aufweisen, besitzen etwa hinterleibslange Flügel (DETZEL, 1998).



### 3.1.1.3.2 Oberflächenstruktur von *Chorthippus dorsatus*

Der Wiesengrashüpfer, eine mesohygrophile und gemäßigt thermophile Art, ist ein Ubiquist mit einer graminikolen Lebensweise. *Chorthippus dorsatus* ist ein ortsvager flugfähiger „Grashüpfer“, der der wie *Chorthippus parallelus* der Gattung *Chorthippus* angehört.

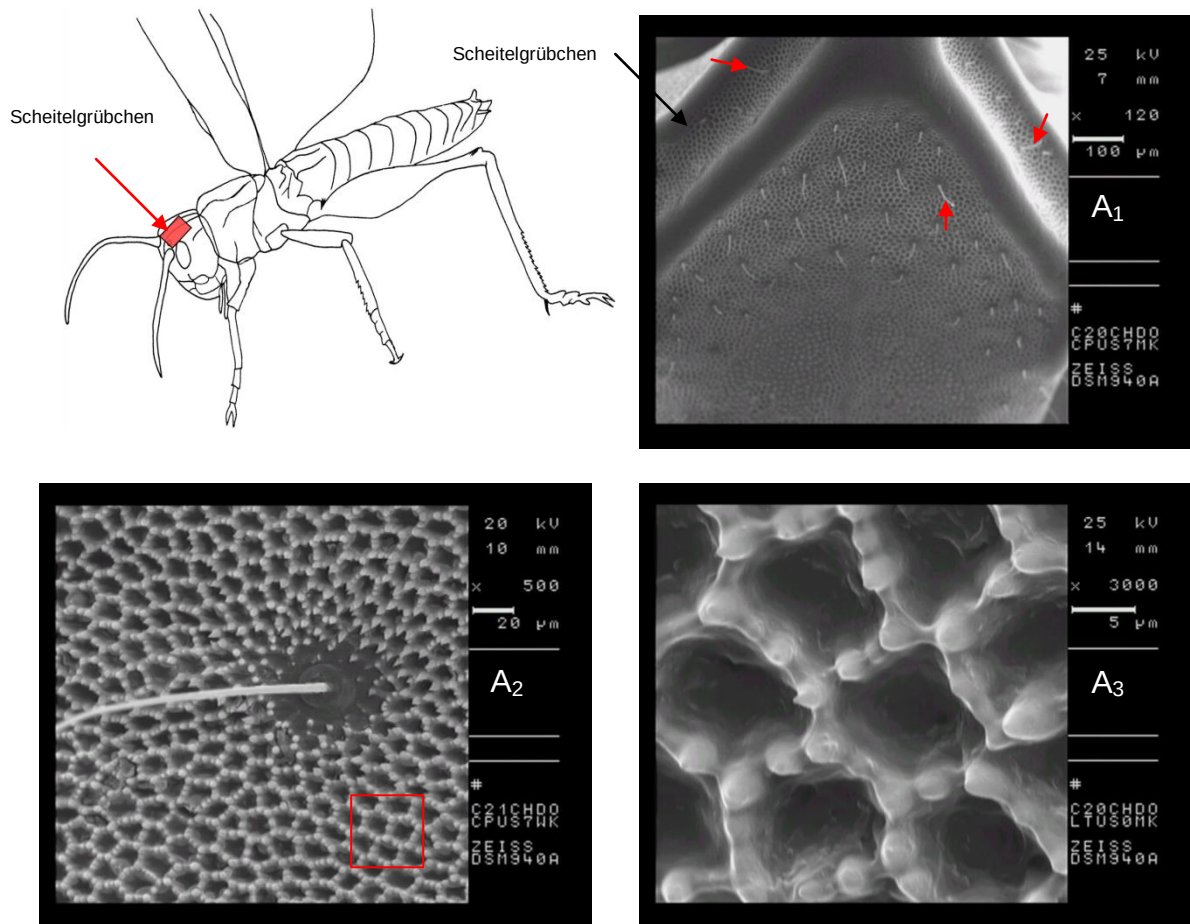


**Abb. 22:** REM-Aufnahme aus dem Bereich des Pronotums von *Chorthippus dorsatus*

A<sub>1</sub>: Links und rechts des durch die Bildmitte laufenden Mittelkiels des Pronotums befinden sich vermutlich Mechanorezeptoren.

A<sub>2</sub>: Die Mechanorezeptoren (s. rote Pfeile) befinden sich auch hier in einer Waben ähnlichen Struktur.

A<sub>3</sub>: Der Mechanorezeptor in der Mitte des Bildes ist umgeben von Waben mit einem Rand, der eine geringe Rauigkeit aufweist.



**Abb. 23:** REM-Aufnahmen des Vertex von *Chorthippus dorsatus*

- A<sub>1</sub>: Der vordere Bereich des Vertex und auch die Scheitelgrübchen weisen eine Vielzahl von Mechanorezeptoren auf (s. rote Pfeile).  
A<sub>2</sub>: Ähnlich wie im Pronotum ist auch hier der Mechanorezeptor (Bildmitte) in eine Wabenstruktur eingebettet.  
A<sub>3</sub>: Wie die Ausschnittsvergrößerung zeigt, sind bei dieser Art die Wabenränder rau.

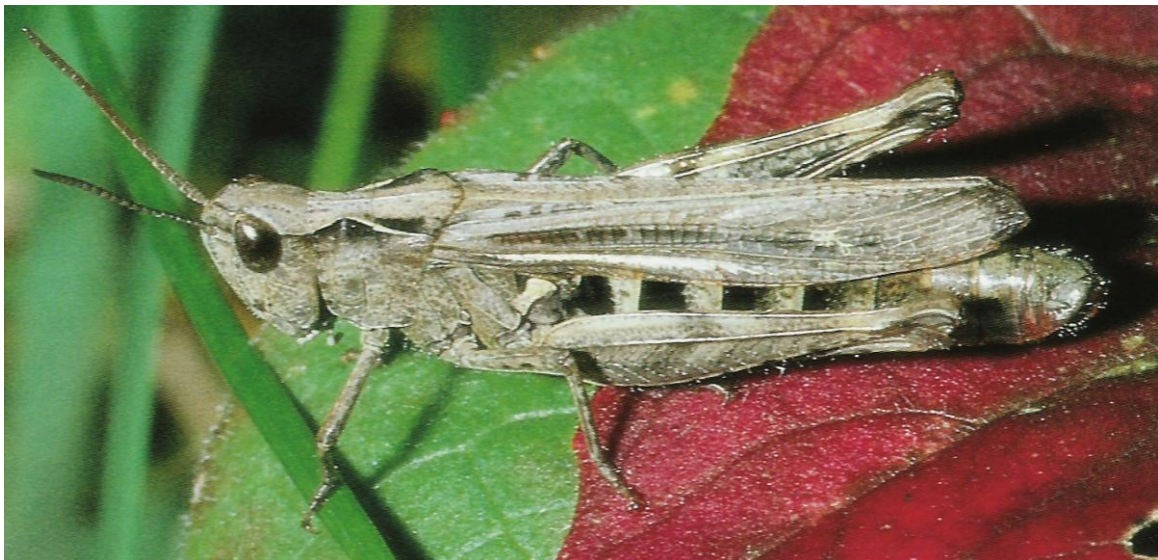
*Chorthippus dorsatus* zeichnet sich gegenüber *Chorthippus parallelus* durch eine rauere Oberflächenstruktur innerhalb von Vertex und Pronotum (Abb. 22 & Abb. 23) aus, in der sich Sensillen befinden. Die Sensillen sind auch hier von einer Wabenstruktur umgeben. Jedoch sitzen auf den Rändern der Waben kleine, kegelförmige Zähnchen ( $< 3 \mu\text{m}$ ), die die Oberflächenrauigkeit erzeugen. Die Vermutung liegt nahe, dass mit dem im Vergleich zu *Chorthippus parallelus* verbesserten Flugvermögen (DETZEL, 1998) auch die Rauigkeit der Oberfläche korreliert.

#### 3.1.1.4 Chorthippus biguttulus

##### 3.1.1.4.1 Ökologie

Der Nachtigallen-Grashüpfer (Abb. 24) ist euroasiatisch verbreitet. Optimalhabitate dieser thermo- und xerophilen Art sind Halbtrockenrasen, trockene Düngewiesen und extensive Weiden, die offene Bodenstellen zur Eiablage bieten.

Diese Art weist eine hohe Flugfähigkeit und Flugbereitschaft auf. „So flogen einzelne Tiere im Windkanal länger als eine Stunde ohne Unterbrechung [...]“. Möglicherweise wird die Flugbereitschaft durch Umwelteinflüsse induziert (DETZEL, 1998).



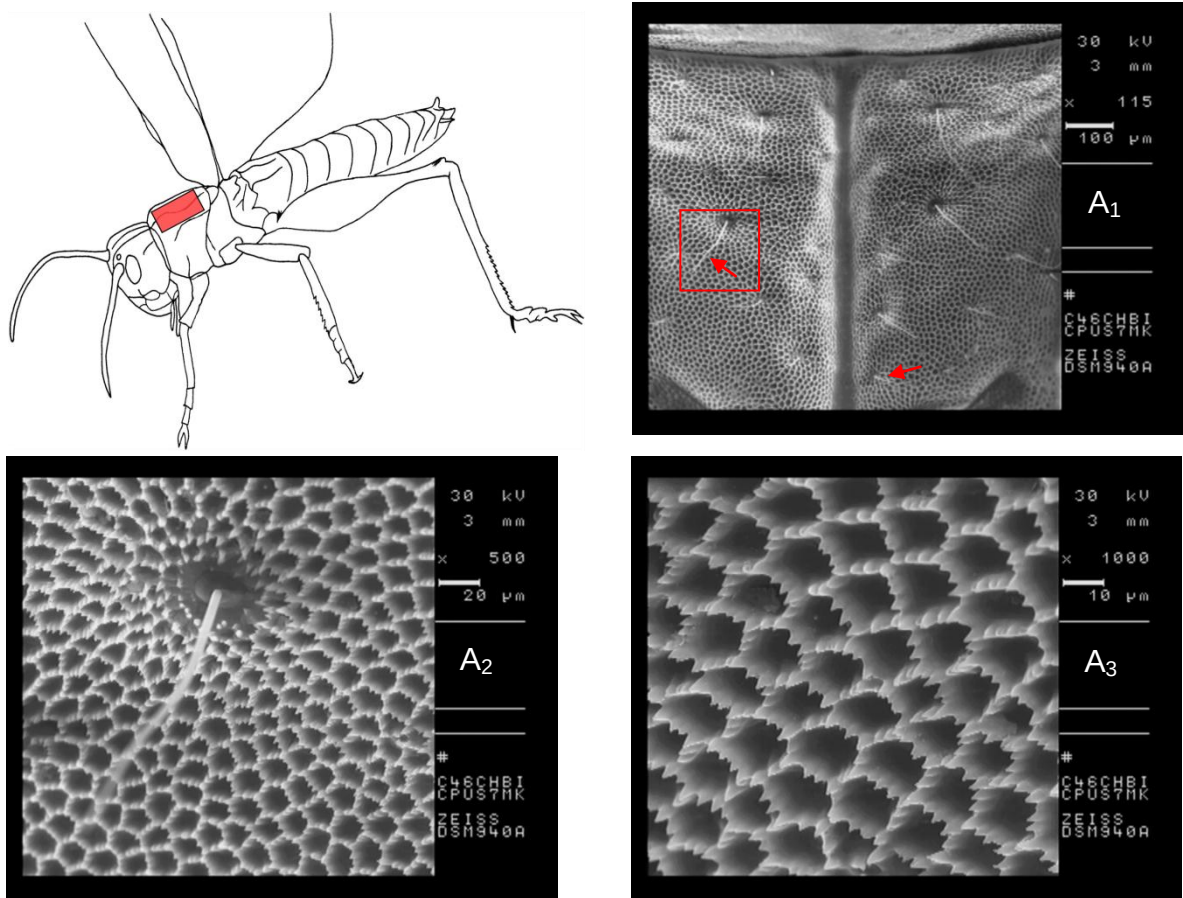
**Abb. 24:** *Chorthippus biguttulus* (weibliches Tier) [aus: Detzel, 1998]

Die Farbe ist meist braun oder grau, wobei verschiedene Farbvariationen möglich sind. Der Bauch ist gelblich und die Hinterleibsspitze der Männchen ist auf der Oberseite rötlich gefärbt. *Chorthippus biguttulus* besitzt einen winkligen Halsschildkiel. Die adulte Form der Männchen sind 13 mm bis 16 mm und die der Weibchen sind 16 mm bis 23 mm lang (DETZEL, 1998).



### 3.1.1.4.2 Oberflächenstruktur von *Chorthippus biguttulus*

*Chorthippus biguttulus* (Nachtigallen-Grashüpfer) ist unter den drei betrachteten Arten der Gattung *Chorthippus* diejenige Art, welche über das beste Flugvermögen verfügt. Durch die Betrachtung der Oberflächenstruktur im Bereich von Vertex und Pronotum, soll im Folgenden überprüft werden, ob sich die Tendenz fortsetzt, dass mit verbessertem Flugvermögen auch die Rauigkeit der Wabenränder im Bereich von Vertex und Pronotum zunimmt.

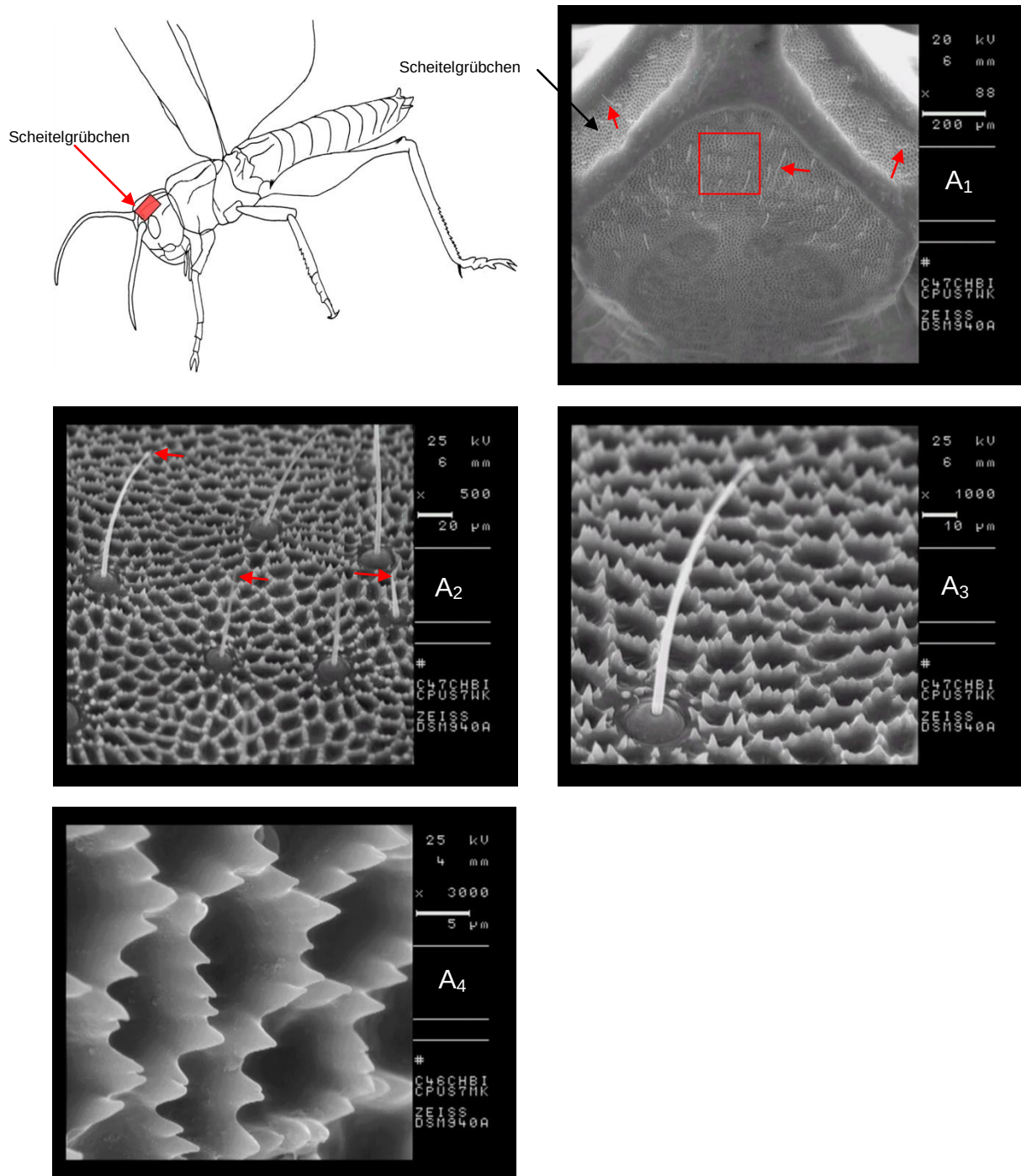


**Abb. 25:** REM-Aufnahme des Pronotums von *Chorthippus biguttulus*

A<sub>1</sub>: Zu beiden Seiten des Kiels sind deutlich Mechanorezeptoren unterschiedlicher Länge zu erkennen (s. rote Pfeile).

A<sub>2</sub>: Der Mechanorezeptor in der oberen Hälfte des Bildes befindet sich in einer Struktur aus Waben.

A<sub>3</sub>: Deutlich zu erkennen ist, dass die Ränder der Waben stark gezahnt sind.



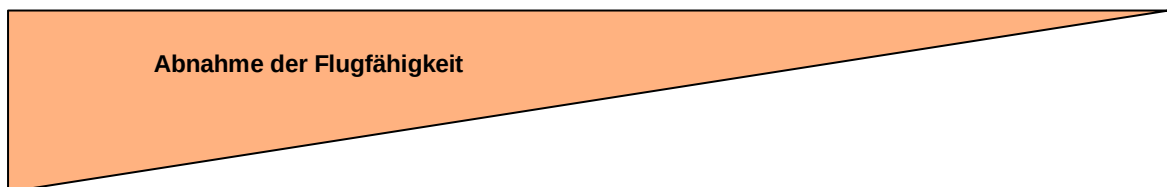
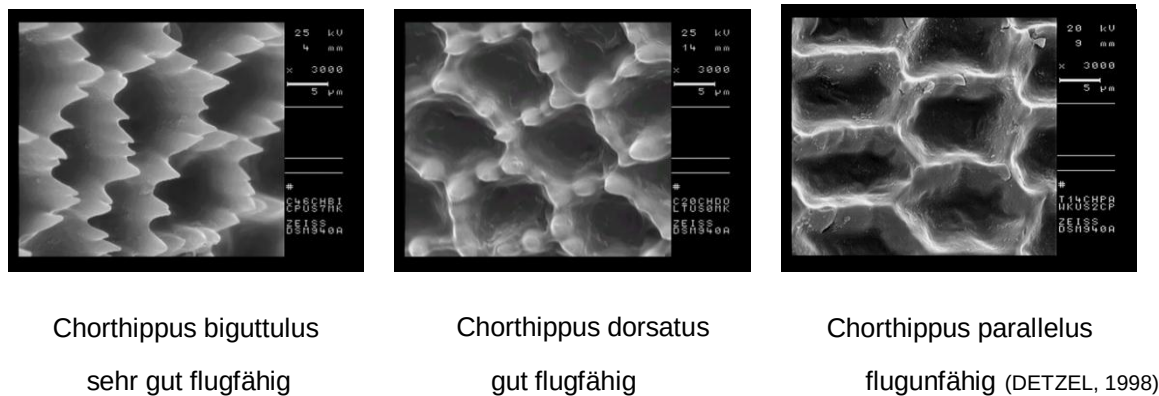
**Abb. 26:** REM-Aufnahme des Vertex von *Chorthippus biguttulus*

- A<sub>1</sub>: Im Vertex und dem Scheitelgrübchen befinden sich zahlreiche Mechanorezeptoren (s. rote Pfeile).
- A<sub>2</sub>: Innerhalb der rauen Oberflächenstruktur befinden sich Mechanorezeptoren verschiedener Länge (s. rote Pfeile).
- A<sub>3</sub>: Der Mechanorezeptor im linken unteren Bildrand ist umgeben von einer Wabenstruktur mit stark gezahntem Rand.
- A<sub>4</sub>: Die Detailaufnahme zeigt, dass der Wabenrand sehr stark gezahnt ist.



Auch hier befinden sich auf dem Pronotum (Abb. 25) und dem Vertex (Abb. 26) in einer wabenförmigen Grundstruktur vermutlich Mechamorezeptoren. Die Detailaufnahmen von Pronotum und Vertex zeigen deutlich, dass die Wabenränder sehr stark gezahnt sind. Die Zähnchen selbst haben eine Länge von  $\leq 3 \mu\text{m}$ .

Ausgehend von *Chorthippus parallelus*, dessen Flugmuskulatur sehr schwach ausgebildet ist, über *Chorthippus dorsatus* bis hin zu *Chorthippus biguttulus*, mit einer kräftig ausgebildeten Flugmuskulatur (INGRISCH & KÖHLER, 1998), nimmt auch die Flugfähigkeit (DETZEL, 1998) und die Rauigkeit der Wabenränder zu (Abb. 27).



**Abb. 27:** Zusammenhang von Oberflächenrauigkeit und Flugfähigkeit

Innerhalb der Gattung *Chorthippus* ist eine Abwandlung der Oberflächenbeschaffenheit im Zusammenhang mit einer verbesserten Flugfähigkeit zu erkennen. Aufgrund dieser Beobachtung ist anzunehmen, dass eine Korrelation zwischen der Flugfähigkeit und der Rauigkeit der Oberfläche im Bereich von Vertex und Pronotum besteht.

### 3.1.2 Familie: Tettigoniidae

#### 3.1.2.1 Tettigonia viridissima

Die Familie der *Tettigoniidae* umfasst fünf Unterfamilien, von diesen fünf Unterfamilien wurden die Familien *Tettigoniinae* und *Dectinae* näher untersucht.

##### 3.1.2.1.1 Ökologie

Ein Vertreter der Familie *Tettigoniidae* ist das Grüne Heupferd (Abb. 28). *Tettigonia viridissima* ist eine gemäßigt thermophile Art und weist eine holopaläarktische Verbreitung aus. Diese Art besiedelt meist warme Lagen unterhalb von 500 m. Flächen mit kühlem Kleinklima werden gemieden, besonnte, windstille und warme Stellen hingegen gezielt aufgesucht. Das Optimalhabitat sind leicht verbuschte Flächen mit gut ausgebildeter Krautschicht. Anzutreffen ist das Grüne Heupferd an warmen Waldsäumen, Hecken, Ruderalflächen und Brachen. Höherwüchsige Vegetation werden von den Männchen als Singwarte genutzt. Das Grüne Heupferd klettert gut und geschickt, sein Sprung- und Flugvermögen ist gut.



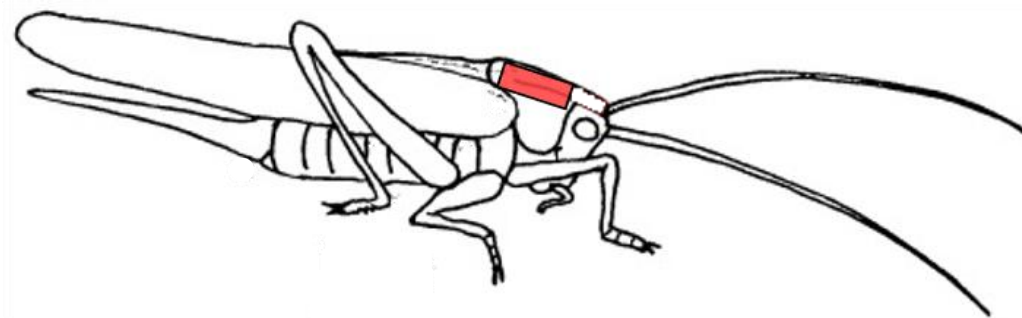
**Abb. 28:** *Tettigonia viridissima*, weibliches Tier [aus: Detzel, 1998]

Das Grüne Heupferd kann eine Größe von 28 mm bis 40 mm erreichen. Lediglich der Bauch ist gelblich und der Scheitel sowie das Mittelstück des Halsschildes ist braun gefärbt. Oft ist bei den männlichen Tieren das Stridulationsorgan bräunlich eingefärbt. Die Flügel sind lang und überragen bei den Weibchen etwas den Ovipositor, der eine Länge von 23 mm bis 32 mm hat (DETZEL, 1998).

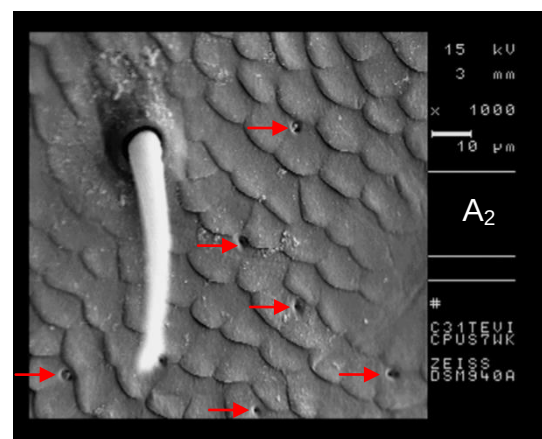
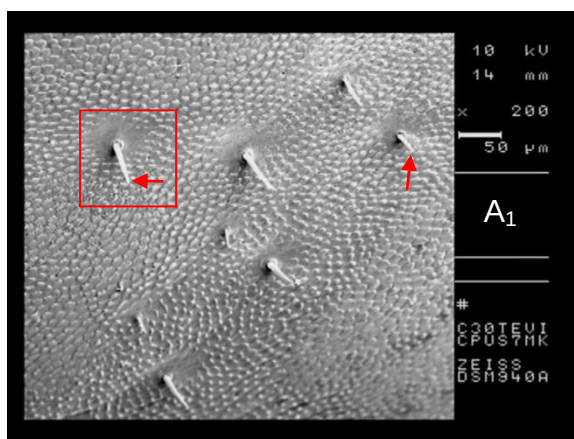
### 3.1.2.1.2 Oberflächenstruktur von *Tettigonia viridissima*

*Tettigonia viridissima* gehört zu der Ordnung der Langfühlerschrecken. Diese Art zeichnet sich durch ein gutes Flugvermögen aus. Damit ein Vergleich mit der Oberflächenstruktur anderer bodenlebenden Arten möglich ist, wird auch hier im Bereich von Vertex und Pronotum mit Hilfe der Rastelektronenmikroskopie die Oberflächenbeschaffenheit untersucht.

Auf dem Pronotum treten in einer rauen, dachziegelartigen Struktur Sensillen auf, die Mechanorezeptoren ähnlich sehen (Abb. 29). In der Detailaufnahme lassen sich Poren erkennen. Eine raue, schuppenziegelartige Oberflächenstruktur tritt auch auf dem Pronotum von *Tettigonia viridissima* auf. Durch diese raue Struktur zieht sich ein Band von Mechanorezeptoren (Abb. 30), wie die Aufnahme vermuten lässt.



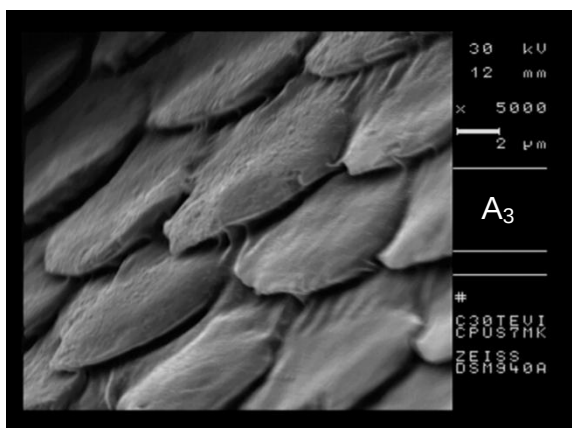
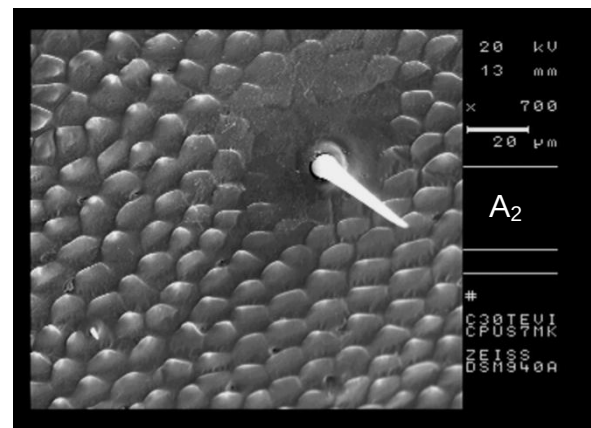
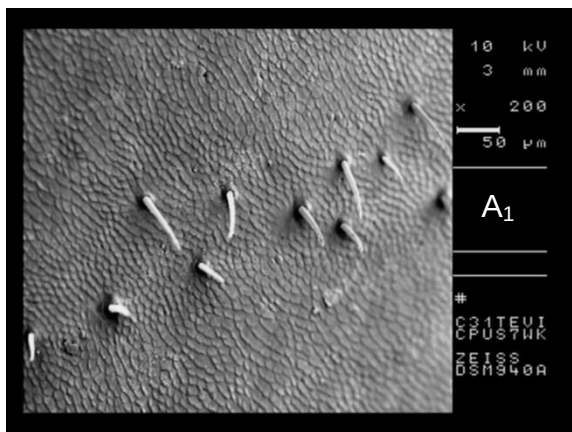
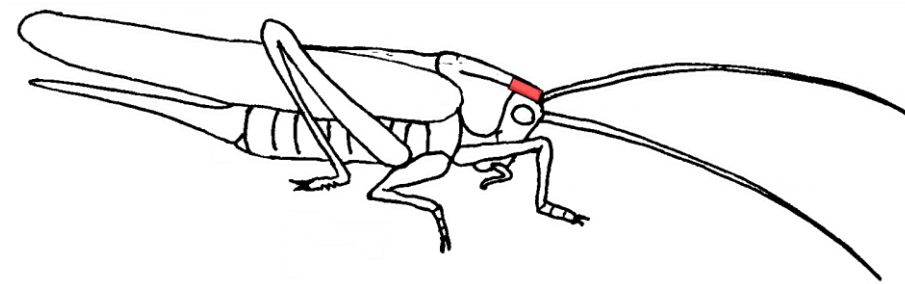
Standardisierte Abbildung, die für alle Vertreter der Familie Tettigoniidae verwendet wird. Die rote Fläche markiert den untersuchten Bereich.



**Abb. 29:** REM-Aufnahmen des Pronotums von *Tettigonia viridissima*

A<sub>1</sub>: Mechanorezeptoren unterschiedlicher Länge (s. rote Pfeile) befinden sich in einer leicht rauen Oberfläche.

A<sub>2</sub>: Die Detailaufnahme zeigt eine dachziegelartige, raue Oberfläche mit einer Vielzahl von Poren (s. rote Pfeile) und einem Mechanorezeptor am linken, oberen Bildrand.



**Abb. 30:** REM-Aufnahme des Vertex von *Tettigonia viridissima*

- A<sub>1</sub>: In der Bilddiagonalen ist ein Band von Mechanorezeptoren zu sehen, die sich in einer rauen Oberfläche befinden.
- A<sub>2</sub>: Der Mechanorezeptor, der sich im rechten oberen Bildrand befindet, ist von einer rauen, schuppenartigen Oberfläche umgeben.
- A<sub>3</sub>: Detailaufnahme der schuppigen Oberfläche im Bereich des Vertex.



### 3.1.2.2 *Platycleis albopunctata*

#### 3.1.2.2.1 Ökologie

*Platycleis albopunctata* (Westliche Beißschrecke, Abb. 31), die in Mittel- und Westeuropa, sowie in Nordafrika verbreitet ist, bevorzugt ein Biotop, in dem nur wenig bewachsene Bereiche mit schütterer Vegetation, in die sowohl nackte Bodenstellen als auch einzelne höhere Vegetationsstrukturen wie niedriges Gesträuch oder höhere Grashorste eingestreut sind. Selten sucht die Westliche Beißschrecke dichtere Vegetation auf. Die thermo- und xerophile Art ist an trockene Standorte, wie z. B. Weidefeldern, Sandfluren, Weinbergfluren und Schutthalden, gebunden.

Die Mobilität und Ausbreitungsfähigkeit von *Platycleis albopunctata* wird als gut bezeichnet „Im Rahmen von Fang-Wiederaufnahme-Untersuchungen wurde der weitest- aus größte Teil markierter Tiere im Umkreis von 50 m wiedergefangen. [...] Im Windkanal flogen einige Individuen von *Platycleis albopunctata* ca. 15 min am Stück. In dieser Zeit könnten sie ca. 2 km – 3 km zurücklegen (DETZEL, 1998).“

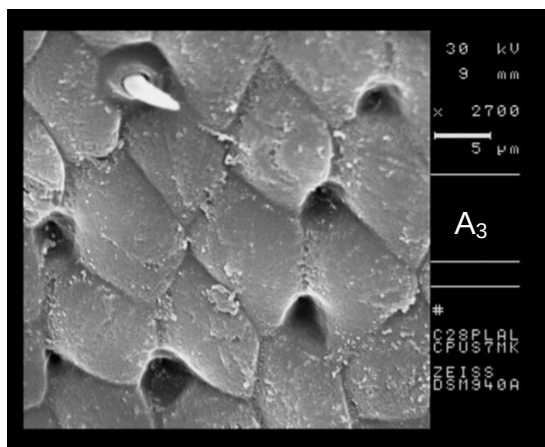
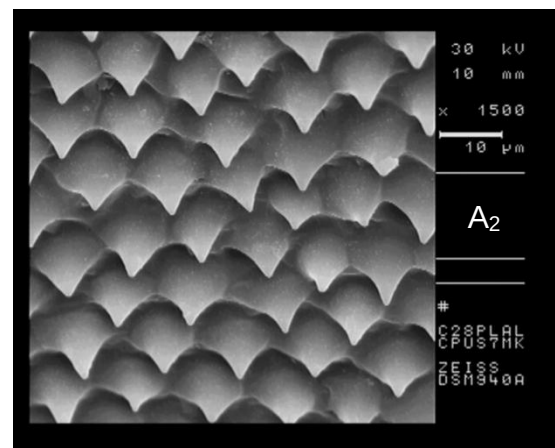
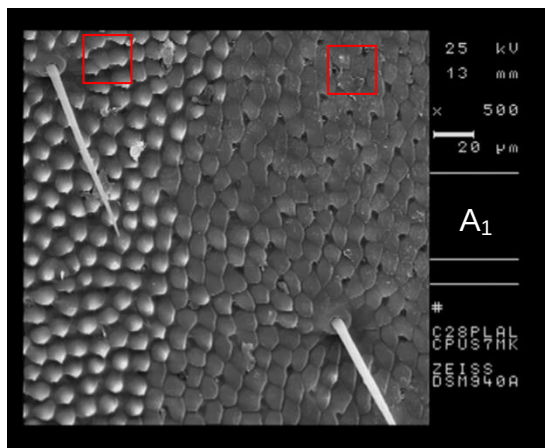
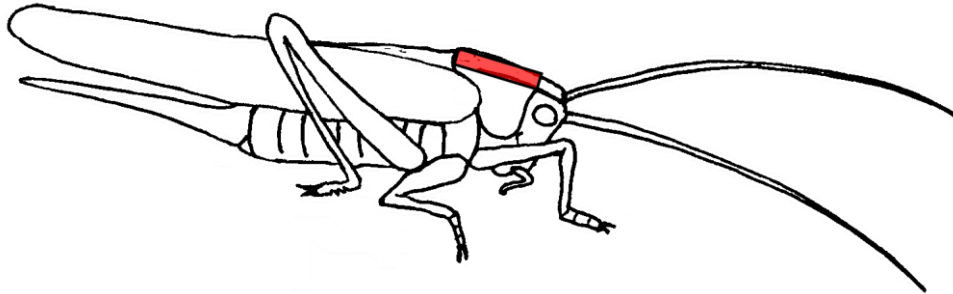


**Abb. 31:** *Platycleis albopunctata* [Quelle: <http://aramel.free.fr/Platycleis-albopunctata-f-1.jpg>]

Adulte Tiere haben eine Körperlänge von ca. 16 mm bis 24 mm auf. Ihre Grundfarbe ist braun bis grau. Die Körperoberfläche ist fein marmoriert und der Bauch ist hellgelb bis grünlich. Der Pronotumrücken weist im hinteren Teil einen Rückenkiel auf. Die Kopfoberseite, sowie der Pronotumrücken sind rotbraun bis beige und meist heller gefärbt als der restliche Körper. Die Flügel überragen das Abdomen (DETZEL, 1998).

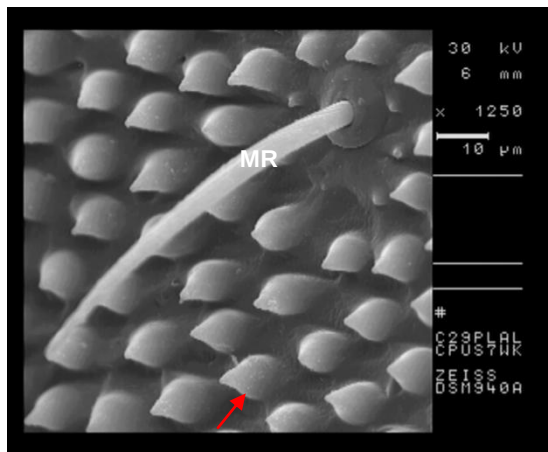
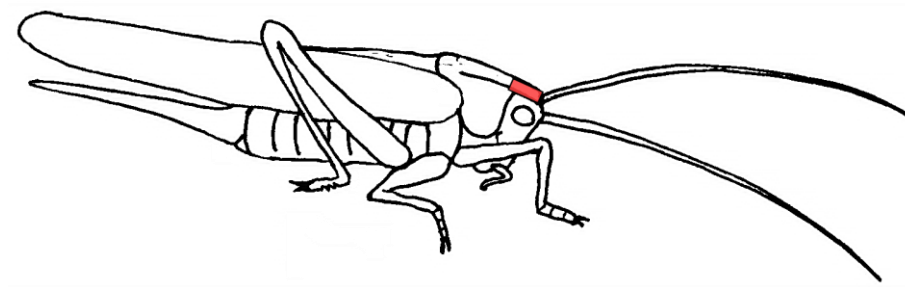
### 3.1.2.2.2 Oberflächenstruktur von *Platycleis albopunctata*

Wie *Tettigonia viridissima* gehört auch *Platycleis albopunctata* zu der Familie Tettigoniidae. Betrachtet werden wieder Bereiche des Vertex und Pronotums.



**Abb. 32:** REM-Aufnahmen des Pronotums von *Platycleis albopunctata*

- A<sub>1</sub>: Auf dem Pronotum befinden sich Mechanorezeptoren in der linken oberen und rechten unteren Bildecke in einer rauen (linke Bildhälfte) und einer weniger rauen (rechte Bildhälfte) Oberfläche.
- A<sub>2</sub>: Die Detailaufnahme aus dem Bereich der rauen Oberfläche zeigt eine Vielzahl von fünfeckigen Plättchen, die aufrecht stehen und somit eine Rauigkeit hervorrufen.
- A<sub>3</sub>: Zu erkennen sind wieder die fünfeckigen Plättchen, die nun in einem Verbund liegend eine weniger raue Oberfläche erzeugen.



**Abb. 33:** REM-Aufnahme des Vertex von *Platycleis albopunctata* zeigt einen Mechanorezeptor (MR) in einer rauen Oberfläche. Die Rauigkeit wird durch aufrechtstehende lanzettförmige Schuppen hervorgerufen (s. roter Pfeil).

Die REM-Aufnahmen des Pronotums (Abb. 32) zeigen, dass in den genannten Bereichen eine raue Oberfläche vorhanden ist. Im Bereich des Pronotums wird die raue Struktur durch eine Vielzahl von aufrecht stehenden spitz zulaufenden Plättchen erzeugt (Abb. 32 A<sub>2</sub>). Eine raue Struktur ist auch im Vertex zu finden (Abb. 33). Hier treten lanzettförmige Schuppen auf, die sich nicht nur in ihrer Form von den Plättchen des Pronotums unterscheiden, sondern auch nicht so dicht stehen. In den beschriebenen Strukturen befinden sich auch Sensillen.



### **3.1.3 Familie: Tetrigidae**

Die Familie der *Tetrigidae* umfasst sechs Arten. Als ein Vertreter dieser Familie wurde *Tetrix subulata* ausgewählt. Denn diese Art ist auch, was unter den betrachteten Arten ein Alleinstellungsmerkmal ist, in der Lage gerichtet zu schwimmen (DETZEL, 1998).

#### **3.1.3.1 Tetrix subulata**

##### **3.1.3.1.1 Ökologie**

Zu der Familie *Tetrigidae* gehört die *Tetrix subulata* (Säbeldornschrecke, Abb. 34). *Tetrix subulata* ist eine hygrotherme Art, die holartisch verbreitet ist. Sie besiedelt bevorzugt feuchte und nasse Lebensräume, kann aber auch in mäßig trockenen oder auch trockenen Gebieten angetroffen werden. Häufig kommen die Tiere in schütter bewachsenen wechselfeuchten Lebensräume, wie Feuchtwiesen, lehmige Flachufeln von Stillgewässern oder frischen Überschwemmungssedimenten in Flussauen vor. Seltener trifft man diese Art in lichten Wäldern an. Bei Temperaturen über 20°C werden nur feuchte Habitate besiedelt.

*Tetrix subulata* ist in der makropronotalen Form flugfähig. Darüber hinaus kann die Säbeldornschrecke gut und gerichtet schwimmen. Zu diesem Zweck wird unter dem Pronotumfortsatz eine Luftblase eingelagert, welche das Tier beim Schwimmen stabilisiert.



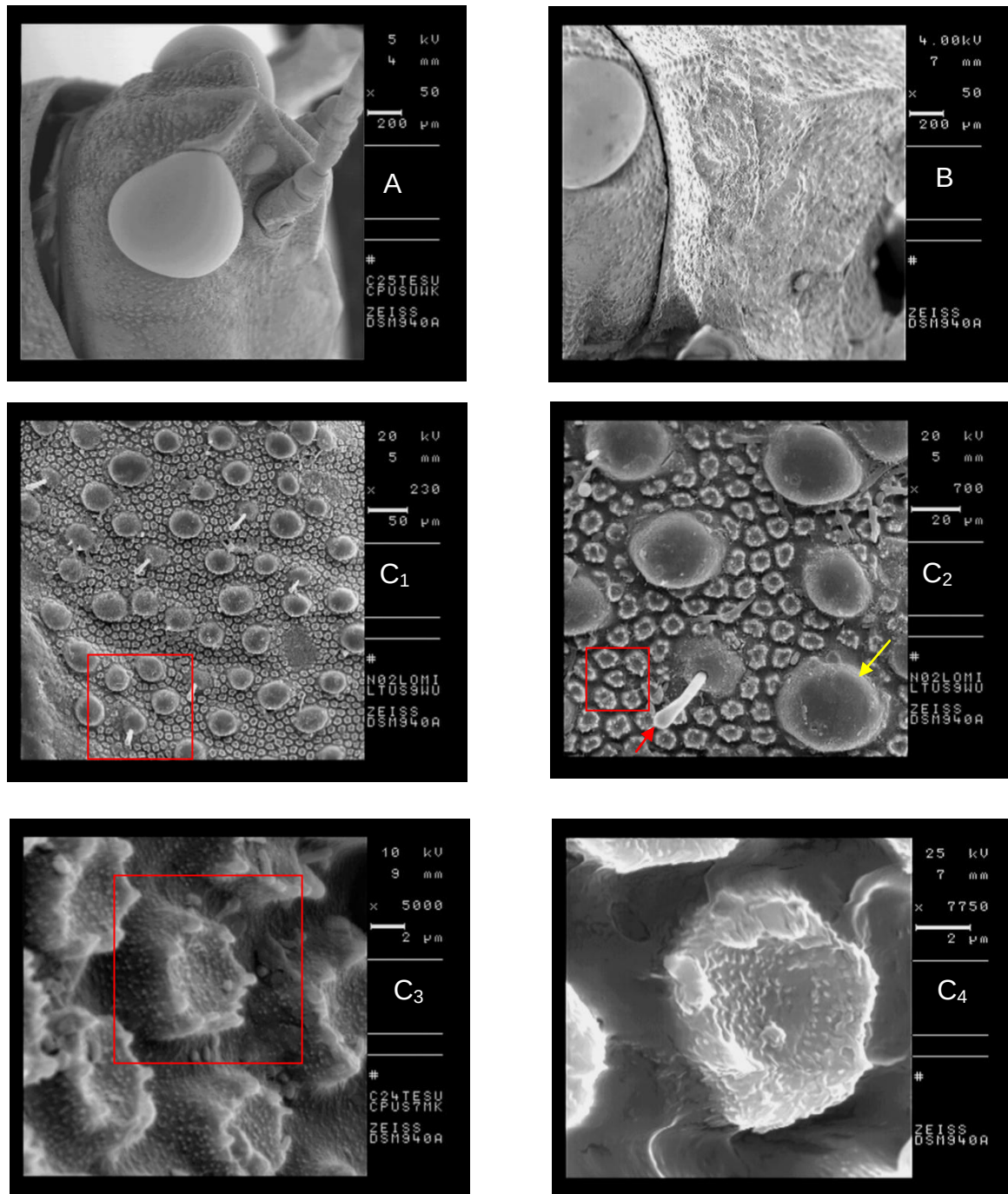
**Abb. 34:** *Tetrax subulata* forma *attenuata*

Die Färbung von *Tetrax subulata* ist sehr variabel. Die Farbskala reicht von gelblichen, orangenen, rötlichen, grauen und schwarzbraunen bis hin zu grünlichen Farbtönen. Der Mittelkeil ist in der Seitenansicht fast gerade und wenig erhöht. Der Dorn des Pronotums überragt das Abdomen. Aufgrund der Pronotum- und Flügellänge lassen sich zwei Formen von *Tetrax subulata* unterscheiden. Bei der kurzdornigen Form, *Tetrax subulata* forma *attenuata*, überragt im Gegensatz zu der langdornigen Form die Pronotumspitze das hintere Knie nur ein wenig (DETZEL, 1998).

### 3.1.3.1.2 Oberflächenstruktur von *Tetrix subulata*

*Tetrix subulata*, ein Vertreter aus der Familie *Tetrigidae*, gehört ebenfalls der Ordnung der Kurzfühlerschrecken an. Die makroptale Form von *Tetrix subulata* ist durchaus flugfähig.

Die Oberflächenstruktur von *Tetrix subulata* (Abb. 35) unterscheidet sich grundlegend von der Oberflächenstruktur der anderen betrachteten Arten und ist offenbar wohl auch dafür verantwortlich, dass *Tetrix subulata* die Oberflächenspannung des Wassers überwinden kann und in der Lage ist gerichtet im Wasser zu schwimmen. Die Oberflächenspannung des Wassers hindert die Säbeldornschrecke auch nicht daran, das Wasser wieder zu verlassen. *Tetrix subulata* kann nicht nur gut schwimmen, sie ist auch flugfähig. Eine Oberflächenstruktur aus kleinen Zähnchen, wie die z.B. bei *Locusta migratoria*, *Platycleis albopunctata* und *Chorthippus dorsatus* auftrat, besitzt *Tetrix subulata* (Abb. 35) jedoch nicht. Auf der Chitinoberfläche befinden sich ebenfalls – wie die Abb. 35 C<sub>2</sub> (s. roter Pfeil) vermuten lässt – Mechanorezeptoren. Die Oberfläche kann durchaus als rau bezeichnet werden und ist von halbkugelförmigen Gebilden (s. gelber Pfeil in Abb. 35 C<sub>2</sub>) und von kleinen, sechseckigen Säulchen (Abb. 35 C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub>) geprägt ist. Nimmt man an, dass die Beschaffenheit der Oberfläche an die Lebensweise des Insekts angepasst ist, so entstand die bei *Tetrix subulata* beschriebene Struktur wohl in Anpassung an das Schwimmen und Fliegen.



**Abb. 35:** REM-Aufnahmen der Oberflächen des Integumentums von *Tetrax subulata*  
 A: Seitliche Ansicht des Caputs von *Tetrax subulata*  
 B: REM-Aufnahme des Rückenschildes von *Tetrax subulata*  
 C<sub>1</sub> bis C<sub>2</sub>: Aufnahme der Oberflächenstruktur des Rückenschildes von *Tetrax subulata*. Diese Oberflächenstruktur ist nicht nur auf dem Rückenschild, sondern auf der kompletten Oberfläche des Tieres zu finden.  
 C<sub>3</sub> bis C<sub>4</sub>: Detailaufnahmen der Feinstruktur des rot markierten Ausschnittes.

### 3.1.4 Zusammenfassung für nicht bodenlebende Arten mit guter bis sehr guter Flugfähigkeit

Eine Vergleich von Morphologie, Ökologie und Lebensweise unter Berücksichtigung der Strukturen auf der Oberfläche des Chitinpanzers einiger ausgewählter Tiere soll einen Kontext schaffen, in den die Oberflächenbeschaffenheit von *Locusta migratoria* einzuordnen ist.

Die Oberflächenflächenbeschaffenheit zeigt bei den betrachteten Arten eine große Variabilität. So ist die Oberfläche von *Tetrix subulata* auffällig anders gestaltet, aber dennoch ist diese Art flugfähig und, was bemerkenswert ist, auch in der Lage gerichtet zu schwimmen.

*Chorthippus biguttulus*, *Chorthippus dorsatus* und *Chorthippus parallelus* gehören der Unterfamilie *Gomphocerinae* an. Das Grundmuster der Chitinoberfläche von Pronotum, Vertex und den Scheitelgrübchen entspricht innerhalb dieser Unterfamilie einem Wabenmuster. Die Ränder der Waben sind bei *Chorthippus parallelus* glatt (Abb. 19 & Abb. 20). Bei *Chorthippus dorsatus* (Abb. 22 & Abb. 23) tragen die Wabenränder winzige, stumpfe Kegel. Die Wabenränder bei *Chorthippus biguttulus* (Abb. 25 & Abb. 26) sind hingegen stark gesägt. Die Zunahme der Rauigkeit der Oberfläche scheint in einem Zusammenhang mit dem verbesserten Flugvermögen zu stehen.

Auch bei anderen flugfähigen Heuschreckenarten wie z. B. *Tettigonia viridissima* (Abb. 29 & Abb. 30) und *Platycleis albopunctata* (Abb. 32 & Abb. 33) tritt im Vertex und dem Pronotum im Umfeld von vermeintlichen Sensillen eine mehr oder weniger stark ausgeprägte raue Oberflächenstruktur auf.

In den Windhaarfeldern des Kopfes und, sowie auf dem Pronotum von *Locusta migratoria* ist eine raue Oberflächenstruktur besonders deutlich ausgeprägt (vgl. Kap. 3.1.1.1.2).

### 3.2 Boden lebende Arten

Die Untersuchung der Oberflächenbeschaffenheit bodenlebender Arten, die flugunfähig sind bzw. nur unter bestimmten Umweltbedingungen zum Flug neigen, im Zusammenhang mit ihrer Lebensweise soll die Frage beantworten, ob bei Boden lebenden Arten ähnliche Oberflächenstrukturen wie bei *Locusta migratoria* zu finden sind und ob der Oberflächenstruktur von *Locusta migratoria* innerhalb der Gruppe der Springschrecken eine Bedeutung beizumessen ist. In der Ordnung Ensifera (Langfühlerschrecken) werden bodenlebende Arten aus den Familien *Rhaphidophoridae* und *Gryllinae* betrachtet.

*Tachycines asynamorus* (Gewächshausschrecke) aus der Familie *Rhaphidophoridae* ist ein Neozoon, das auch im Saarland heimisch geworden ist. Diese Art ist im Gegensatz zu den Arten *Gryllodes sigillatus*, *Gryllus campestris* und *Acheta domesticus*, die der Familie *Gryllidae* angehören, flügellos.

Die männlichen Tiere von *Gryllodes supplicans* (Südliche Hausgrille) besitzen im Gegensatz zu den weiblichen Tieren, die flügellos sind, kurze Flügel, sind aber nicht flugfähig. Eine Art, bei der die Flügel gut ausgebildet sind, die aber nicht fliegt, ist *Gryllus campestris*, Feldgrille (DETZEL, 1998). Hingegen ist *Acheta domesticus*, Hausgrille, eine bodenlebende Art, die sich durch ein bemerkenswertes Flugvermögen auszeichnet (DETZEL, 1998).<sup>3</sup>

Die Auswahl dieser vier Arten aus der Ordnung Ensifera soll dazu dienen, innerhalb der Gruppe der bodenlebenden Tiere eine mögliche Korrelation von Flugvermögen und Oberflächenbeschaffenheit aufzudecken.

---

<sup>3</sup> „Da die Mobilität von Einzeltieren vergleichsweise hoch ist, sie sind gute Flieger und können bis zu 3,2 km/Nacht fliegen, scheint ein fehlender direkter Habitatverbund wenig problematisch zu sein.“



### **3.2.1 Familie: Rhaphidophoridae**

#### **3.2.1.1 Tachycines asynamorus**

##### **3.2.1.1.1 Ökologie**

*Tachycines asynamorus* (Gewächshausgrille, Abb. 36) gehört zu der Familie *Rhaphidophoridae*. Sie ist eine Wärme und Feuchtigkeit liebende tropische Art, die in Mitteleuropa nur in einer künstlichen Umgebung – wie z.B. in Gewächshäusern - existieren kann. Eine gleichmäßig hohe Temperatur und eine hohe Luftfeuchtigkeit sind für die Lebensumwelt charakteristische Faktoren. Die nacht-aktiven Tiere halten sich tagsüber versteckt. Außerhalb von Gewächshäusern ist diese Art nur in besonders warmen Sommern beobachtet worden.

Dieses ungeflügelte Tier zeichnet sich durch ein sehr beachtenswertes Sprungvermögen aus. Muss das Tier sich in Sicherheit bringen, so wird durch diese Art eine Sprunghöhe von 0,50 m und eine Sprungweite von 1,50 m erreicht. Die Gewächshausschrecke vermag auch, an steilen, selbst überhängenden Wänden entlang zu klettern.

Gegenüber einer Berührung ihrer Fühler, Taster oder Beine ist sie sehr empfindlich und reagiert mit Flucht.



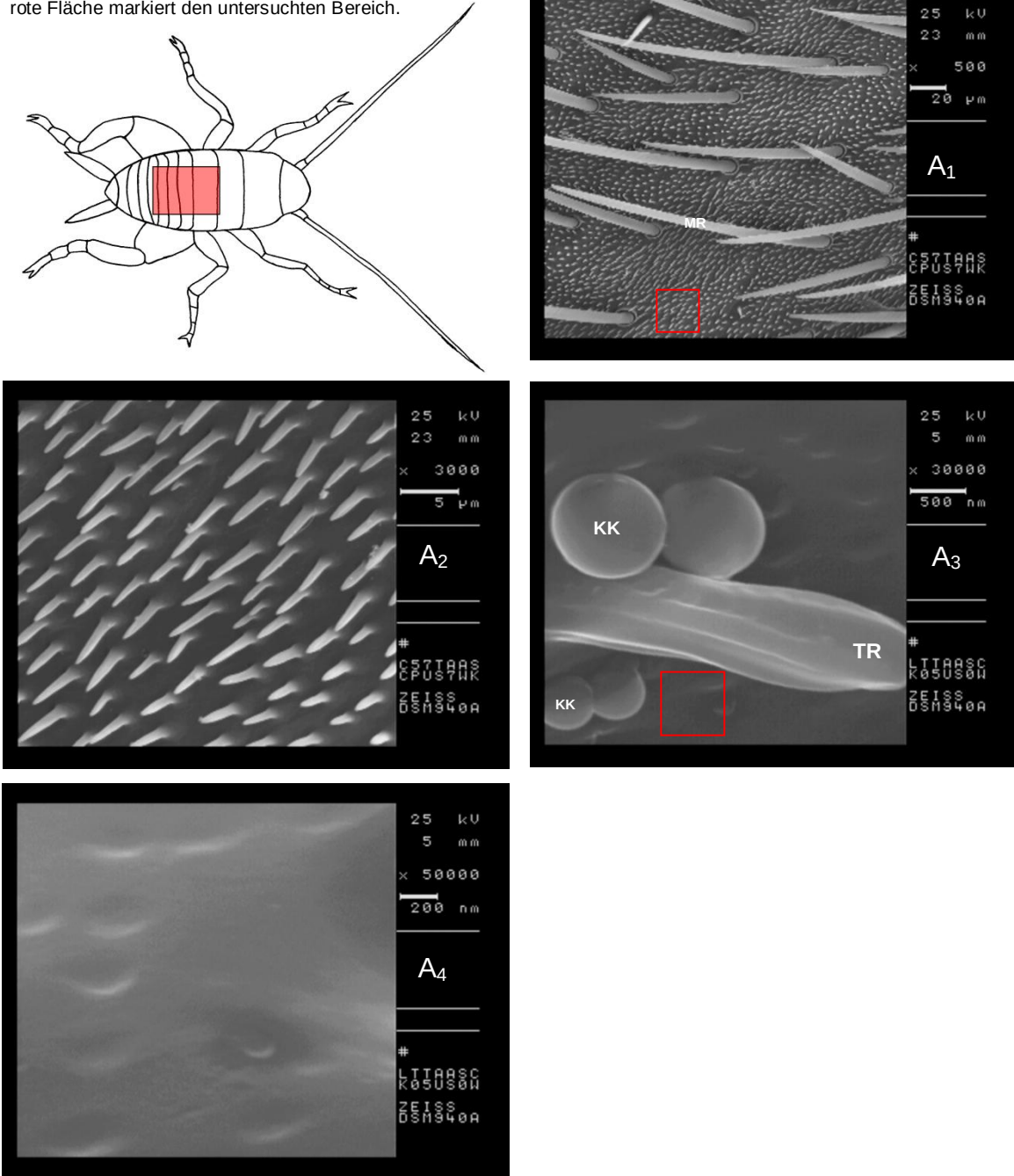
**Abb. 36:** *Tachycines asynamorus*, männliches Tier

Der Körper, der in der Grundfärbung graubraun bis gelbbraun ist und dunkelbraune Flecken und Streifen trägt, weist in der Seitenansicht eine Wölbung auf. Die Fühler sind sehr lang, sie erreichen eine Länge bis zum Vierfachen der Körperlänge. Am Apex des mittleren und des hinteren Beinpaars befinden sich zwei bewegliche Dorne, am Vorderschenkel ist ein entsprechender nach außen zeigender Dorn zu erkennen. *Tachycines asynamorus* besitzt keine Flügel, jedoch ist ihr Sprungvermögen gut ausgeprägt, was sich an den kräftigen und langen Hinterbeinen deutlich erkennen lässt (DETZEL, 1998).

#### **3.2.1.1.2 Oberflächenstruktur von *Tachycines asynamorus***

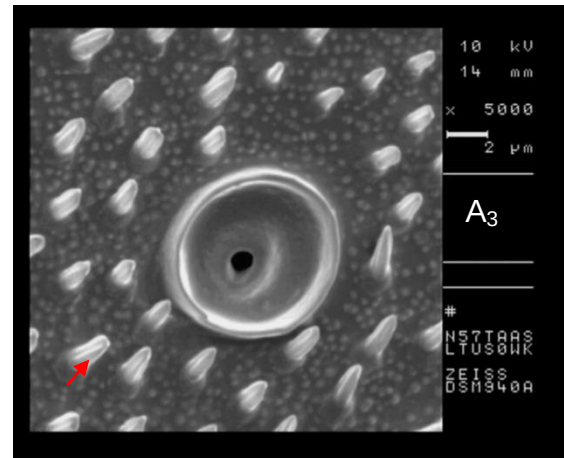
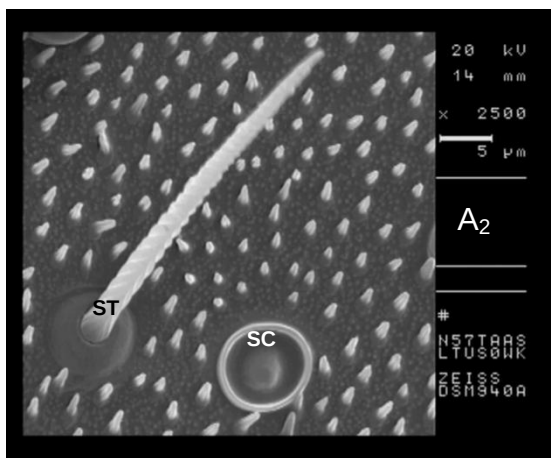
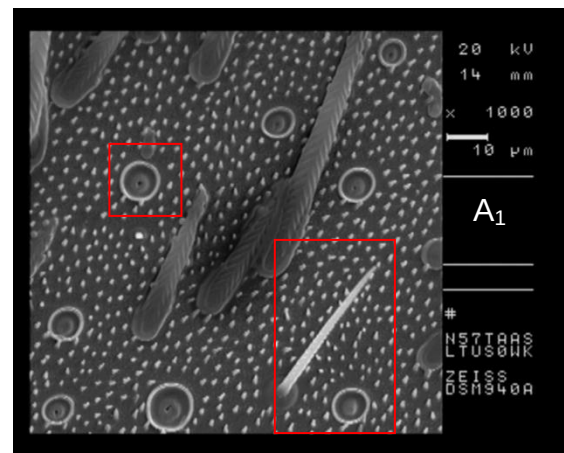
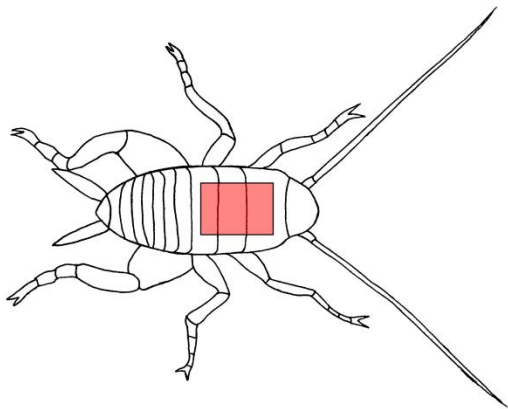
Mechanorezeptoren mit einer Länge von ca. 120 µm (Abb. 37 A<sub>1</sub>) überdecken im Bereich des Abdomen eine Unterstruktur aus kleinen spitzen, nicht sehr dicht stehenden Trichoiden mit einer Länge von ca. 4 µm (Abb. 37 A<sub>2</sub>/A<sub>3</sub>). In den Freiräumen zwischen den Trichoiden ist die Oberfläche nahezu glatt (Abb. 37 A<sub>4</sub>). Die Abb. 38 zeigt die Oberflächenstruktur von *Tachycines asynamorus* im Bereich des Pronotums, Mesonotums und Metanotum. Die Abb. 39 stellt die Oberflächenstruktur des Caputs dar. Die Oberflächenstruktur ist in diesen genannten Bereichen weitestgehend ähnlich gestaltet.

Standardisierte Abbildung der Familie *Rhaphidophoridae*, die rote Fläche markiert den untersuchten Bereich.



**Abb. 37:** REM-Aufnahmen des Abdomens von *Tachycines asynamorus*

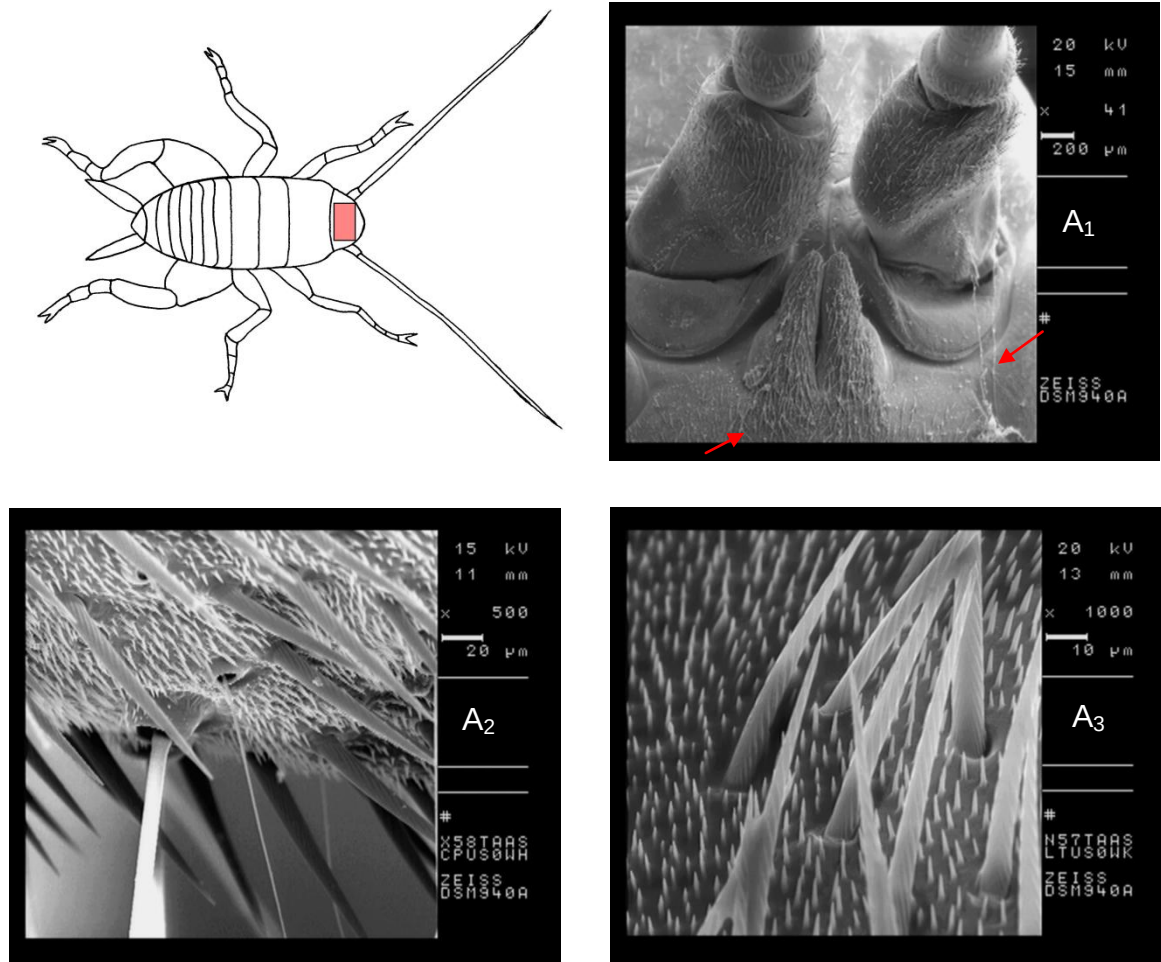
- A<sub>1</sub>: Die Übersicht zeigt ca. 120 µm lange Mechanorezeptoren (MR) umgeben von einer Vielzahl von Trichoide, die in A<sub>2</sub> bei stärker Vergrößerung dargestellt sind.
- A<sub>2</sub>: Die Detailaufnahme zeigt die nicht sehr dicht stehenden Trichoide.
- A<sub>3</sub>: Einzelnes Trichoid (TR) mit Kalibrierungskügelchen (KK). Die beiden Kalibrierungskügelchen in der oberen Hälfte des Bildes haben einen Durchmesser von 1,0 µm und die beiden Kalibrierungskügelchen in der unteren Bildhälfte besitzen einen Durchmesser 0,5 µm. Somit ergibt sich eine Länge von ca. 2 µm für das Trichoid.
- A<sub>4</sub>: Die Unterstruktur zeigt kleine Überhöhungen.



**Abb. 38:** REM-Aufnahmen des Pronotums, Mesonotums und Metanotums von *Tachycines asynamorus*

- A<sub>1</sub>: Auch hier ist eine ähnliche Oberflächenstruktur wie oben beschrieben zu erkennen.
- A<sub>2</sub>: Zu sehen sind zwei Typen von Mechanorezeptoren, die den Typen Sensillum trichodeum (ST) und Sensillum campaniformium (SC) (vgl. SEIFERT, 1995) ähneln.
- A<sub>3</sub>: Zu erkennen sind wieder dicht stehende Trichoide (s. Pfeil). Bei dem Gebilde in der Bildmitte handelt es sich wahrscheinlich um einen Haarbecher eines Mechanoreceptors. Der Haarschaft ist jedoch abgebrochen.





**Abb. 39:** REM-Aufnahmen aus dem Bereich des Vertex von *Tachycines asynamorus*

- A<sub>1</sub>: Die Abbildung zeigt die beiden Antennenansätze in der Bildmitte mit dem Vertex. Es treten Teilbereiche auf, die weitestgehend eine glatte Oberflächenstruktur besitzen (s. rote Pfeile).
- A<sub>2</sub>/A<sub>3</sub>: Die Detailaufnahme zeigt, dass Mechanorezeptoren eine Unterstruktur aus kleinen spitzen, nicht sehr dicht stehenden Trichoiden überdecken. Die gleiche Oberflächenstruktur ist auch im Abdomen und im Bereich von Pronotum, Mesonotum und Metanotum zu finden ist.

### 3.2.2 Familie: Gryllidae

Alle im weiteren Verlauf dieses Kapitels betrachteten Arten der Familie *Gryllidae* tragen zwar Flügel, sind aber Boden lebend und sind nicht flugfähig. Die Flügel sind bei manchen Arten auch Stridulationsorgane.

#### 3.2.2.1 *Gryllus campestris*

##### 3.2.2.1.1 Ökologie

*Gryllus campestris* (Feldgrille, Abb. 40) gehört zu der Familie *Gryllidae*. Die Feldgrille ist ein ausgesprochenes Wärme und Trockenheit liebendes Bodentier. Sie ist auf trockenen Wiesen, Trockenrasen, an trockenen Waldrändern und auf verschiedenen Ruderalstandorten anzutreffen. Von ihr bevorzugt wird eine niedere, schütterere Vegetation. Diese am Boden lebende Art ist vornehmlich in unmittelbarer Nähe der selbst gegrabenen Wohnröhre anzutreffen. Diese bietet im Hoch- und Spätsommer Schutz vor Austrocknung.



**Abb. 40:** *Gryllus campestris*, weibliches Tier

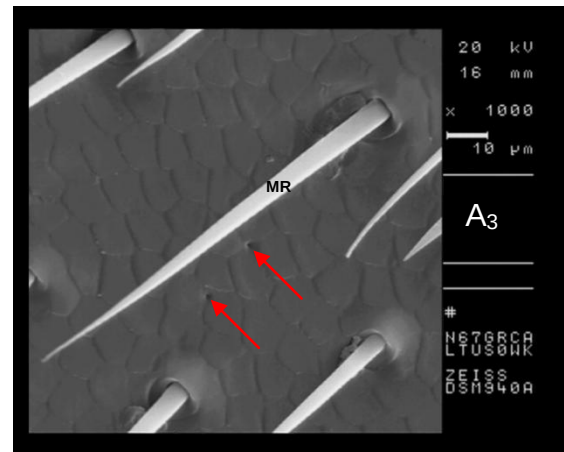
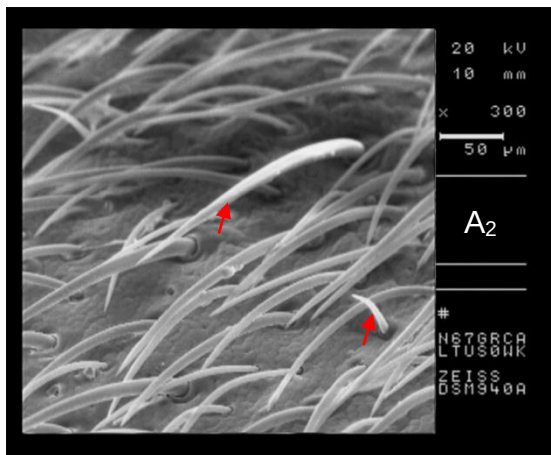
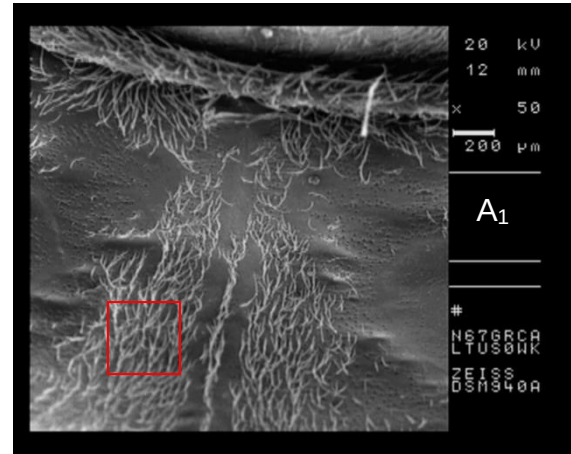
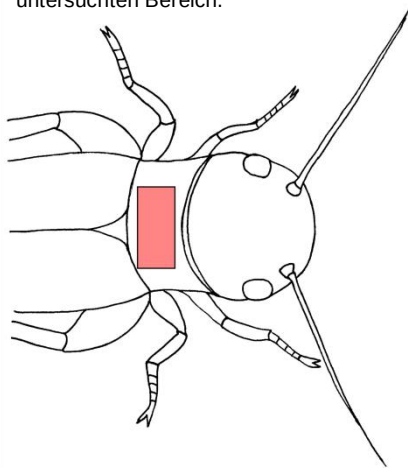
Die Grundfarbe von *Gryllus campestris* ist ein sattes Schwarz. Der vordere Teil der Elytren weist eine ockerfarbene oder bräunliche Binde auf. In der Regel überragen diese nicht den Hinterleib.  $\frac{2}{3}$  der Abdomenlänge nehmen die hinteren, leicht verkrümmten Flügel ein. Die Unter- und Innenseite der Hinterschenkel sind ventral rötlich bis braun gefärbt. Beim Weibchen sind auch die Hintertibien rötlich verfärbt. Der gedrungene, walzenförmige Körper besitzt relativ kurze Beine. Besonders auffällig ist, dass der Kopf breiter ist als das sich anschließende Pronotum (DETZEL, 1998).



### 3.2.2.1.2 Oberflächenstruktur von *Gryllus campestris*

Von *Gryllus campestris*, einem Vertreter der Familie *Gryllinae* wird ebenfalls die Beschaffenheit der Oberfläche von Pronotum und Vertex betrachtet.

Standardisierte Abbildung, die für alle Vertreter der Familie *Gryllidae* verwendet wird. Die rote Fläche markiert den untersuchten Bereich.

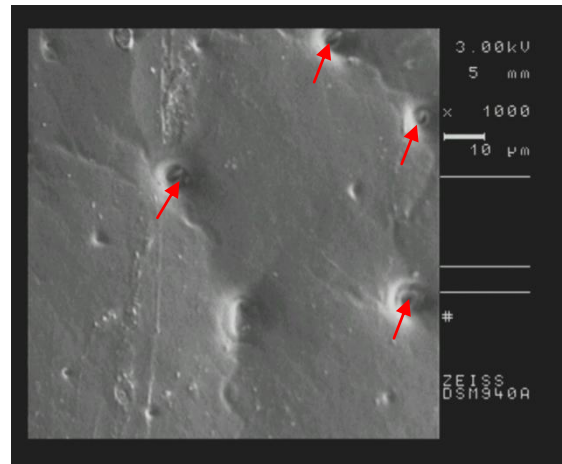
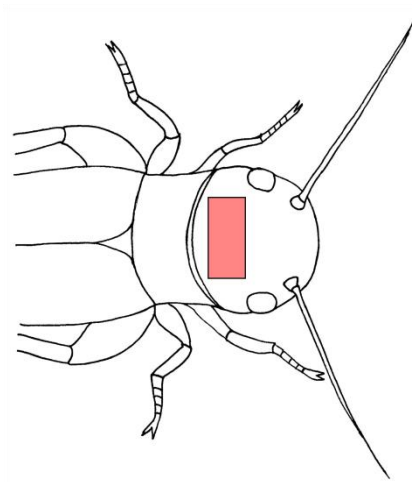


**Abb. 41:** REM-Aufnahmen des Pronotums von *Gryllus campestris*

A<sub>1</sub>: Das Pronotum weist einen sich zum Abdomen hin verbreiternden V-förmigen Bereich auf, in dem Mechanorezeptoren lokalisiert sind. Der Randbereich des Pronotums ist ebenfalls mit Mechanorezeptoren besetzt.

A<sub>2</sub>: In diesen Bereichen kommen längere (bis zu 200 µm) und kürzere Mechanorezeptoren (ca. 50 µm) vor (s. rote Pfeile). Die längeren Mechanorezeptoren sind in die gleiche Richtung gekrümmt.

A<sub>3</sub>: Die Oberfläche selbst weist eine schuppenartige Struktur auf. In der Bildmitte sind Poren (s. rote Pfeile) und ein Mechanorezeptor (MR) zu erkennen



**Abb. 42:** REM-Aufnahmen aus dem Bereich des Vertex von *Gryllus campestris*  
Im Bereich des Vertex ist die Oberfläche glatt, es treten auch Mechanorezeptoren auf (Pfeile), deren Schaft jedoch abgebrochen ist.

Bei *Gryllus campestris* treten leicht gekrümmte Haare mit einer Länge von ca. 200  $\mu\text{m}$ , die in ihrer Gestalt Mechanorezeptoren ähneln, V-förmig über das Pronotum verteilt und im Randbereich des Pronotums in einer hohen Dichte auf (Abb. 41 A<sub>1</sub>). Die Pronotumoberfläche selbst weist eine glatte, schuppenartige Struktur auf, in der Poren zu erkennen sind (Abb. 41 A<sub>3</sub>). Die Oberfläche des Vertex ist ebenfalls glatt und zeigt ähnlich wie das Pronotum eine geringere Dichte von Mechanorezeptoren (Abb. 42).

### 3.2.2.2 *Gryllodes suppicans*

#### 3.2.2.2.1 Ökologie

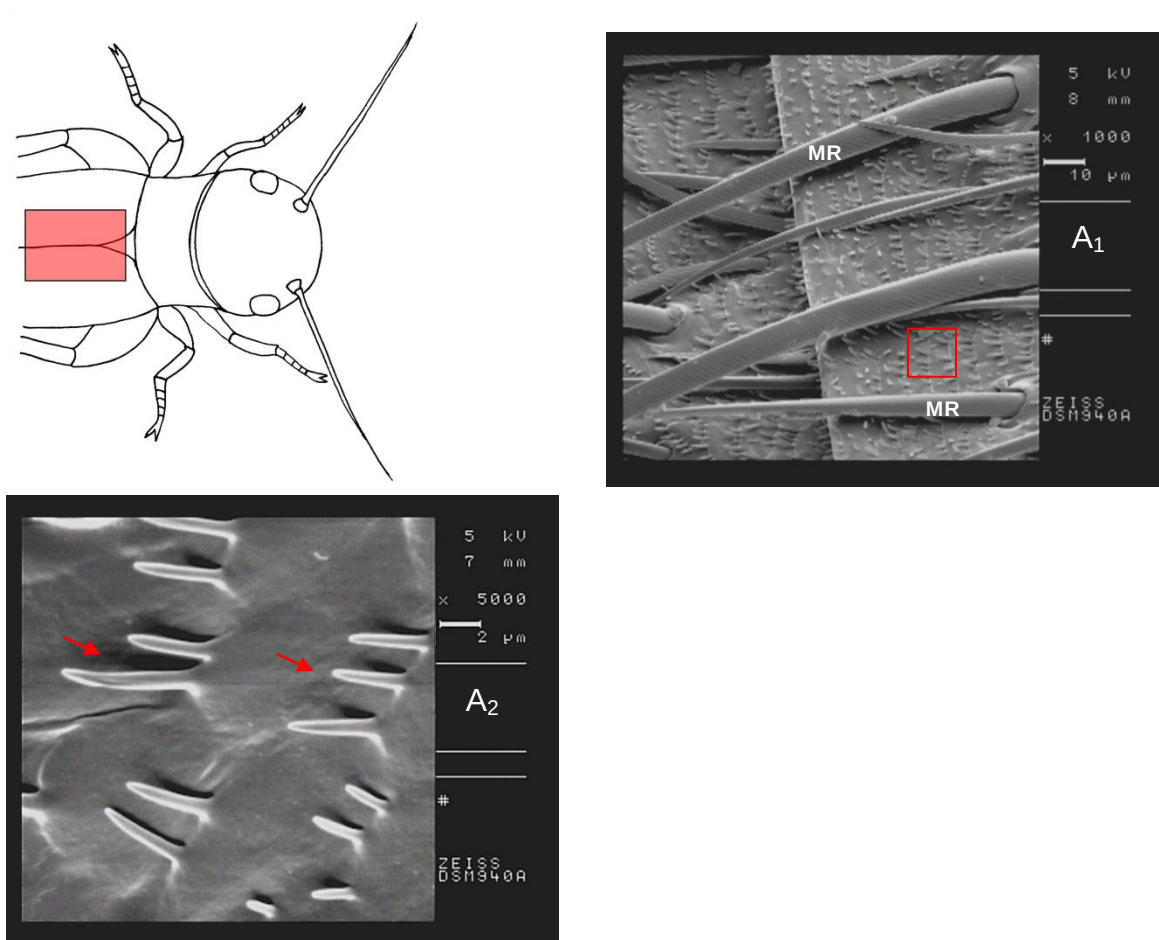
Ebenfalls der Familie *Gryllidae* zugehörig ist *Gryllodes suppicans* (Südliche Hausgrille, Abb.43). Diese Grillenart ist anthropophil, daher ist sie vor allem in menschlichen Siedlungen zu finden. Die Tiere halten sich in Spalten von Pflastersteinen und Mauerritzen auf. Nach der Dämmerung kommen sie hervor und begeben sich auf die Futtersuche. Verbreitet ist die Art im Mittelmeerraum, in Afrika, in den westlichen und östlichen Regionen Australiens und an der Südküste von Nordamerika.



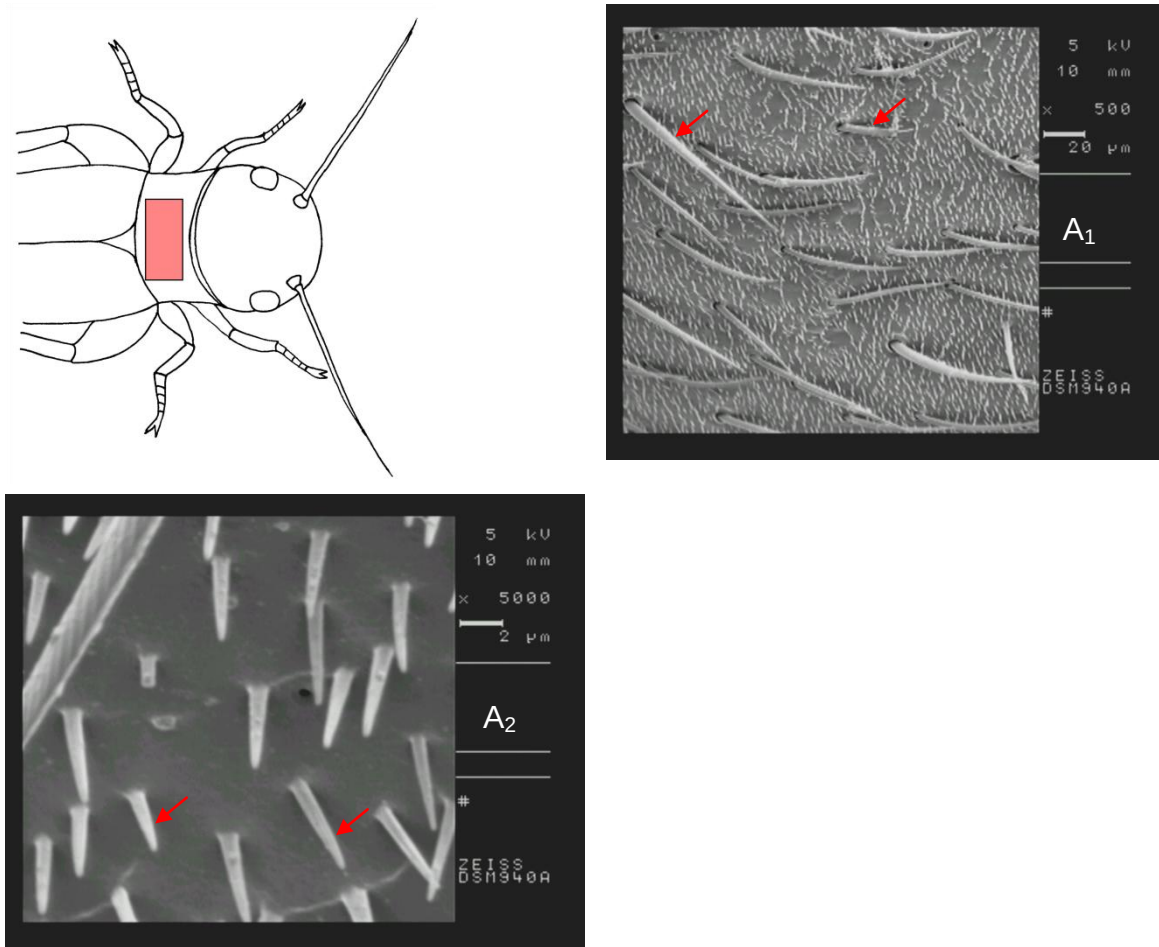
**Abb. 43:** *Gryllodes suppicans* (männliches Tier)  
Die Grundfarbe ist gelbbraun. Das Halsschild sowie der Kopf sind dunkel pigmentiert. Zwischen den Augen befindet sich ein schwarzes Band. Nur die männlichen Tiere besitzen Flügel, die bis zur Hälfte das Abdomen bedecken. Die Weibchen sind flügellos.

### 3.2.2.2.2 Oberflächenstruktur von *Gryllodes supplicans*

*Gryllodes supplicans* gehört wie *Gryllus campestris* der gleichen Familie an, grenzt sich aber durch ihr Verbreitungsgebiet und ihre Lebensweise von *Gryllus campestris* ab. Ein Vergleich der Oberflächenbeschaffenheit beider Arten scheint aufgrund ihrer verwandtschaftlichen Beziehung, aber einer unterschiedlichen Ökologie interessant.



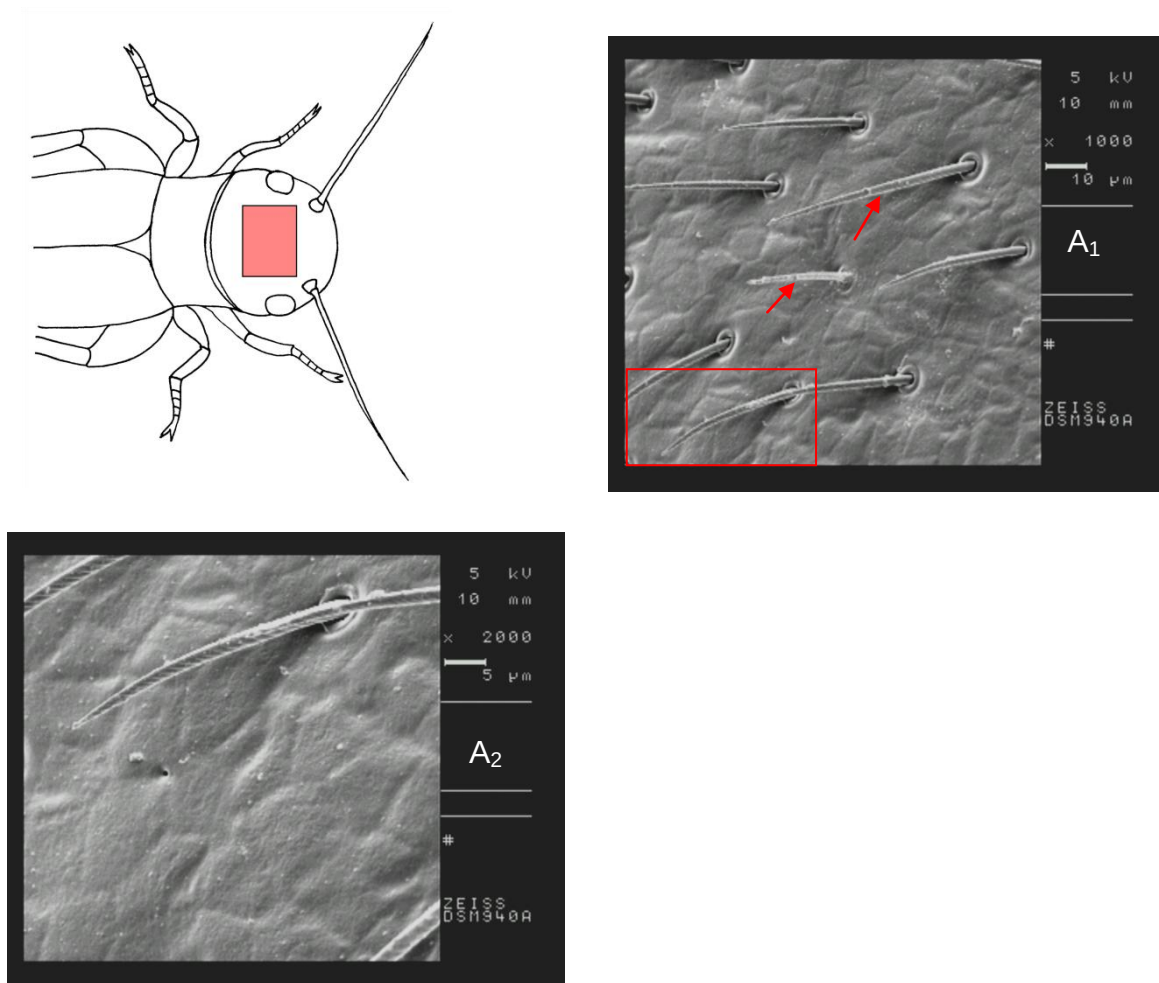
**Abb. 44:** REM-Aufnahmen des von den Alae nicht bedeckten Bereichs des Abdomens von *Gryllodes supplicans*  
A<sub>1</sub>: Deutlich hervor treten relativ lange Mechanorezeptoren (MR) mit einer Länge von ca. 120 μm - 240 μm.  
A<sub>2</sub>: Bei stärkerer Vergrößerung sind Schuppen mit zwei bis drei bis zu 4 μm langen Fortsätzen zu erkennen (s. rote Pfeile).



**Abb. 45:** REM-Aufnahmen des Pronotums von *Gryllobes supplicans*

- A<sub>1</sub>: Ca. 40  $\mu\text{m}$  bis 100  $\mu\text{m}$  lange vermeintliche Mechanorezeptoren (s. rote Pfeile), deren Basis jedoch nicht deutlich zu erkennen ist, so dass keine eindeutige Aussage über die Funktionalität gemacht werden kann, sind in eine raue Oberfläche eingebettet.
- A<sub>2</sub>: Die schuppenartige Struktur verliert ihre Deutlichkeit. Jedoch sind die ca. 2  $\mu\text{m}$  bis 4  $\mu\text{m}$  lange Trichoide (s. rote Pfeile) deutlich zu erkennen.





**Abb. 46:** REM-Aufnahmen aus dem Bereich des Vertex von *Gryllodes supplicans*  
 A<sub>1</sub>: Auf einer glatten Oberfläche befinden sich Mechanorezeptoren (s. rote Pfeile) in eine Länge von ca. 30 μm bis 60 μm.  
 A<sub>2</sub>: Detailaufnahme des in A<sub>1</sub> rot umgrenzten Bereichs. Im rechte oberen Bildrand ist ebenfalls ein Mechanorezeptor abgebildet.

Die Oberflächenbeschaffenheit von Abdomen (Abb. 44) und Pronotum (Abb. 45) hat Ähnlichkeit mit der Beschaffenheit der Oberfläche von *Tachycines asynamorus* (Kap. 3.2.1.1.2). Die Unterstruktur, die aus nicht sehr dicht stehenden bis zu ca. 4 μm langen Trichoiden besteht, wird überlagert von leicht gekrümmten Haaren mit einer Länge von ca. 120 μm bis 240 μm, die aufgrund ihrer Morphologie (vgl. Abb. 3) Mechanorezeptoren sein könnten. Die Oberflächenstruktur des Vertex (Abb. 46) von *Gryllodes supplicans* unterscheidet sich deutlich von der Oberflächenstruktur von *Tachycines asynamorus*. Im Gegensatz zu *Tachycines asynamorus* befinden sich hier auf einer glatten Oberfläche Mechanorezeptoren.



Die Beschaffenheit der Oberfläche von *Gryllodes supplicans* im Bereich des Vertex entspricht der Oberflächenstruktur wie sie auch bei *Gryllus campestris*, einer verwandten Art, im Bereich des Vertex auftritt (Kap. 3.2.2.1.2). Die Struktur des Pronotums ist jedoch bei beiden Arten verschieden. So ist bei *Gryllus campestris* die Unterstruktur glatt. Bei *Gryllodes supplicans* hingegen treten als Unterstruktur Trichoide auf. Die Unterschiede in der Oberflächenbeschaffenheit, dieser beiden Arten einer Familie sind wohl auf das unterschiedliche Verbreitungsgebiet und ihre unterschiedliche Lebensweise zurückzuführen.

### 3.2.2.3 *Acheta domesticus*

#### 3.2.2.3.1 Ökologie

Ein weiterer Vertreter der Familie der *Gryllidae* ist *Acheata domesticus* (Abb. 47). Das Herkunftsland von *Acheta domesticus* (Heimchen) liegt vermutlich in ariden und semiariden Gebieten Afrikas. Mittlerweile ist diese Art weltweit verbreitet. In gemäßigten Breiten mit ausgeprägten Wintern ist ein Überleben nur in der Umgebung des Menschen möglich. In südlicheren Breiten, wie dem Mittelmeerraum, lebt diese Art jedoch im Freien. Orte mit hoher Luftfeuchtigkeit und hoher Temperatur werden bevorzugt besiedelt. Ihren Wasserhaushalt decken die Tiere über die Nahrung. Heimchen sind nachtaktiv, tagsüber verstecken sie sich oder sind nur an schattigen Plätzen aktiv.

In unseren Breiten sind außerhalb des häuslichen Umfeldes Hausmülldeponien während der Sommermonate Ausbreitungszentren der Heimchen. Aufgrund der hohen Gärtemperaturen ist es den Tieren möglich den Winter in Müllhaufen zu verbringen.

Auch *Acheta domesticus* ist ein am Boden lebendes Tier, das zwar flugfähig ist, aber nur bei hohen Temperaturen zum Fliegen neigt.

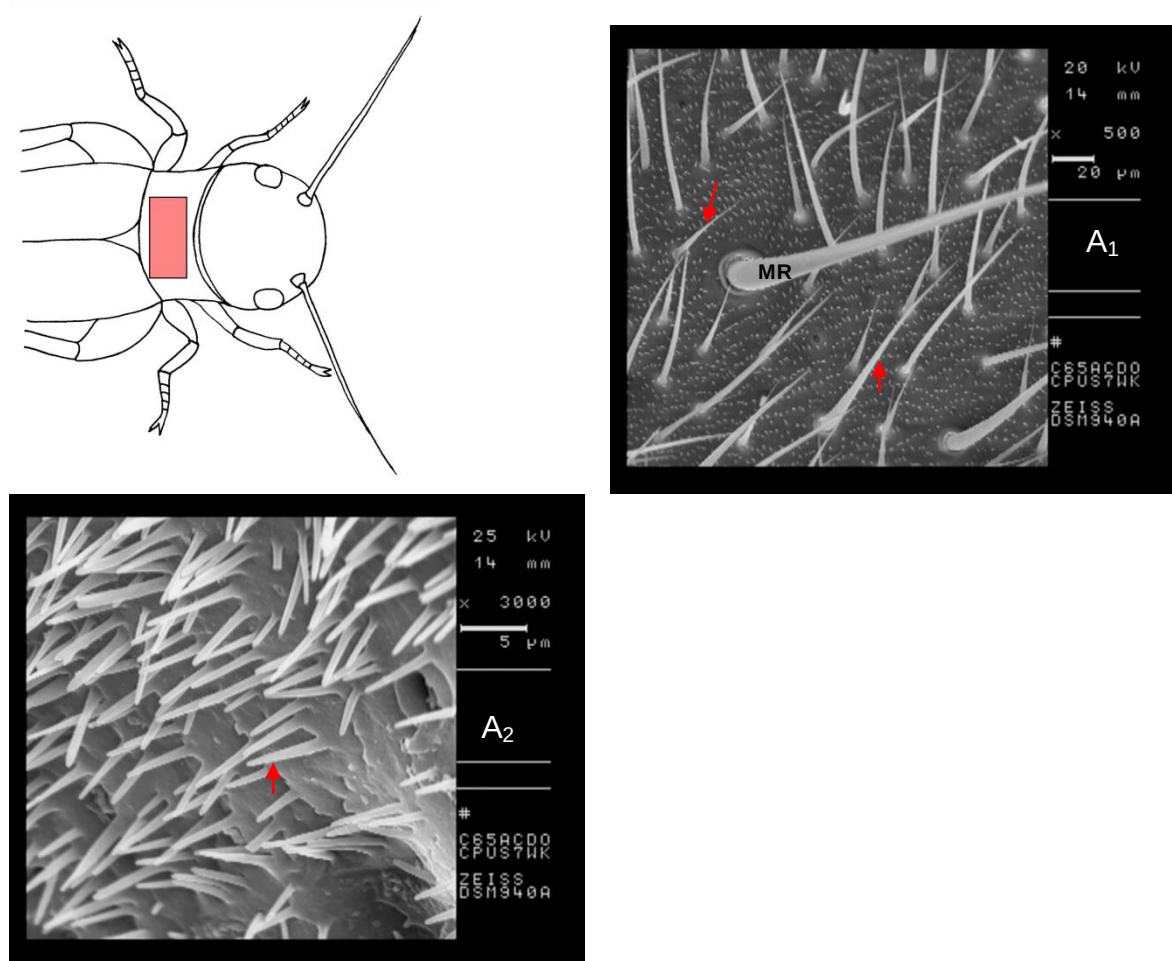


**Abb. 47:** *Acheta domesticus* (weibliches Tier) [aus: Detzel, 1998]

Die Grundfarbe des Heimchens ist strohgelb bis gelbbraun. Halsschild und Kopf sind mit einer dunklen Zeichnung versehen. Die Vorderflügel sind im Gegensatz zu den Hinterflügel leicht verhärtet und nicht ganz körperlang. Etwas länger als der Hinterleib sind die Alae (DETZEL, 1998).

### 3.2.2.3.2 Oberflächenstruktur von *Acheta domesticus*

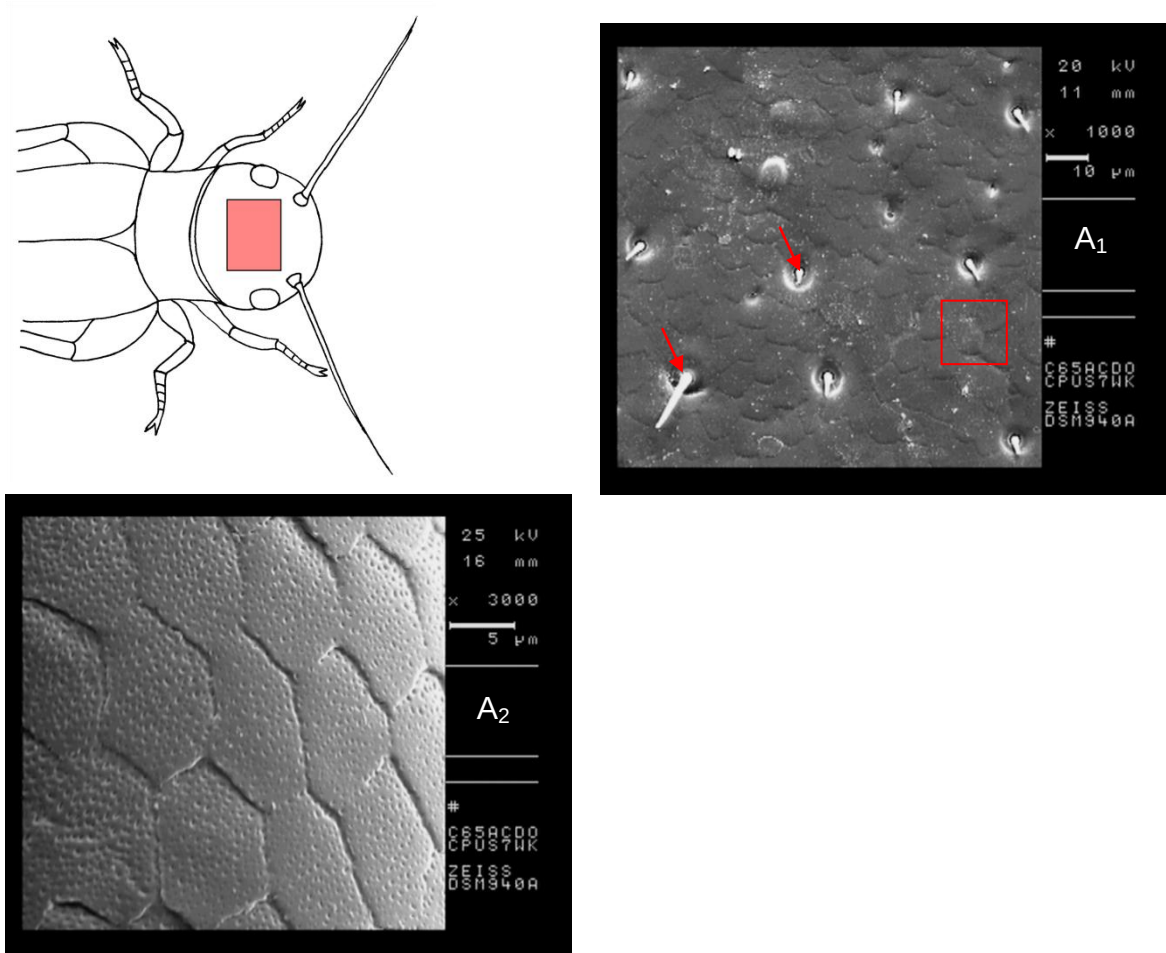
Bei *Acheta domesticus*, einer flugfähigen Art, wurden die Bereiche von Pronotum und Vertex mittels der Rasterelektronenmikroskopie untersucht. Das Abdomen, das von den Alae bedeckt ist, wurde in Analogie zu *Gryllus campestris* nicht untersucht.



**Abb. 48:** REM-Aufnahmen des Pronotums von *Acheta domesticus*

A<sub>1</sub>: Mechanorezeptor (MR) umgeben von kleineren Haaren aus Chitin mit einer Länge von ca. 60 µm bis 100 µm (s. rote Pfeile).

A<sub>2</sub>: Die Unterstruktur wird gebildet durch Trichoide mit einer Länge von bis zu 6 µm (s. roter Pfeil).



**Abb. 49:** REM-Aufnahme aus dem Bereich des Vertex von *Acheata domestica*  
 A<sub>1</sub>: In der glatten Oberfläche des Vertex befinden sich wohl ebenfalls Mechanorezeptoren (Pfeil).  
 A<sub>2</sub>: Die Detailaufnahme zeigt die schuppenartige Unterstruktur.

Die Rauigkeit der Oberfläche des Pronotums wird u.a. durch nadelförmige Trichoide mit einer Länge von ca. 6 µm hervorgerufen (Abb. 48). In dieser rauen Oberflächenstruktur befinden sich 60 µm bis 200 µm lange Haare (Abb. 48), die aufgrund ihrer Form und Gestalt wohl auch die Funktion von Mechanorezeptoren haben könnten. Die Oberfläche des Pronotums von *Acheata domestica* (Abb. 48) ist rauer als die Oberfläche des Vertex (Abb. 49). In dem glatten, schuppigen Arealen des Vertex befinden sich wohl auch Mechanorezeptoren (Abb. 49).

### 3.2.3 Zusammenfassung für Boden lebende Arten

Die Chitinoberfläche ist die Kontaktstelle zwischen dem Insekt und seiner Umwelt und zeigt bei bodenlebenden Vertretern der Springschrecken die unterschiedlichsten Ausprägungen. So tritt bei *Gryllus campestris* in Pronotum und Vertex eine glatte Oberflächenstruktur auf. Der Vertex von *Gryllodes supplicans* und *Acheta domestica* besitzt ebenfalls eine glatte Struktur. Wohingegen das Pronotum mit winzigen Trichoiden überzogen ist. Bei *Tachycines asynamorus* sind Trichoide ähnlicher Gestalt auch im Bereich des Vertex zu finden. Eine Oberflächenstruktur des Vertex, wie sie bei *Locusta migratoria* (Kap. 3.1.1.1.2) ausgebildet ist, trat bei den untersuchten bodenlebenden Arten jedoch nicht auf.

Die Oberflächenbeschaffenheit muss wohl auch im Zusammenhang mit der Lebensweise betrachtet werden. So stehen *Gryllus campestris*, *Acheata domestica*, *Gryllus supplicans* und *Tachycines asynamorus* exemplarisch für Boden lebende Arten unterschiedlicher Habitate und Lebensweisen.

*Gryllus campestris* ist eine Boden lebende und Trockenheit liebende Art der Unterfamilie *Gryllinae*. Die Verbreitung von *Gryllus campestris* ist paläarktisch. Sie entstammt mediterranen oder tropischen Gebieten. Die Oberflächenstruktur von *Gryllus campestris* (Kap. 3.2.2.1.2) ist bedingt durch eine andere Lebensweise und die Besiedlung eines anderen Lebensraums im Vergleich zu *Tachycines asynamorus* (Kap. 3.2.1.1.2), *Gryllodes supplicans* (Kap. 3.2.2.2.2) abgewandelt.

Das Herkunftsland von *Tachycines asynamorus* ist Ostasien. Die Art ist ebenso wie *Acheata domestica* kosmopolitisch und synanthroph verbreitet. *Tachycines asynamorus* ist in Gewächshäusern und *Acheata domestica* in Häusern und Mülldeponien anzutreffen. *Acheata domestica* entstammt mediterranen oder tropischen Gebieten. Beide Arten sind Wärme und Feuchtigkeit liebend. Sie verhalten sich negativ phototaktisch sind geophil.

Die Chitinoberfläche dieser beiden Arten ähnelt sich ebenso wie ihre Lebensweise. Die Anpassung an ähnliche Umweltbedingungen innerhalb unterschiedlicher Unterfamilien ruft wohl auch die Ausbildung der rauen, trichoidalen Oberflächenstruktur hervor.

Betrachtet man *Acheata domesticus* und *Gryllodes supplicans*, beide Arten gehören unterschiedlichen Familien an, stellt man fest, dass auch hier bei einer ähnlichen Lebensweise der beiden Arten eine raue, trichoidale Oberflächenstruktur ausgebildet ist.

Die Oberfläche der betrachteten bodenlebenden Arten ist variabel gestaltet. Ein deutlicher Zusammenhang zwischen dem Flugvermögen der betrachteten Arten und ihrer Oberflächenbeschaffenheit ist nicht festzustellen. Auch treten bei den untersuchten Tieren keine Haarfelder auf.



### 3.3 Gesamtbetrachtung

Die Oberfläche der untersuchten Tiere ist, wenn man einen Vergleich über die Familiengrenzen hinaus macht, facettenreich gestaltet, auch gibt es innerhalb einer Familie unterschiedlichste Ausprägungen der (Tab. 3).

Im Bereich des Vertex, des Pronotums sowie des Abdomen befinden sich Strukturen mit einer möglichen sensorischen Funktion, die oft von einer rauen Oberflächenstruktur umgeben sind. Jedoch gibt es andererseits auch Arten mit einer glatten Oberfläche, auf der Strukturen mit einer vermuteten sensorischen Funktion vorkommen (Tab. 4).

Vergleicht man die Verteilung von Bereichen mit möglicher Sensorik und rauer Oberflächenstruktur auf dem Vertex, dem Pronotum und dem Abdomen bei flugfähigen und flugunfähigen Arten, so stellt man fest, dass es keine charakteristische Unterschiede gibt (Tab. 5). Sowohl bei flugunfähigen Arten, als auch bei flugfähigen Arten, die ein unterschiedliches Flugvermögen aufweisen, findet man auf dem Vertex, dem Pronotums oder dem Abdomens Bereiche, die möglicherweise eine sensorische Funktion haben, in Kombination mit einer rauen oder glatten Oberfläche. So ist also keine klare Tendenz zu erkennen, dass ein enger Zusammenhang zwischen der Ausprägung von Oberflächenbeschaffenheit und dem Vorkommen von sensorischen Strukturen besteht. Auch ist das Auftreten von Strukturen mit möglicherweise sensorischer Funktion unabhängig vom Flugvermögen der Tiere (Tab. 5).

Es fällt bei den Untersuchungen auf, dass bei *Locusta migratoria*, die über ein bekanntermaßen außerordentlich gutes Flugvermögen verfügt, die Haarsensillen im Bereich von Vertex und Pronotum von einer sehr speziellen rauen Oberflächenstruktur umgeben sind. Auf dem Vertex sind die windempfindlichen Sinneshaare, die nachweislich der Flugsteuerung dienen, auf Bereiche mit dieser rauen Oberflächenstruktur, die sogenannten Haarfelder, beschränkt. Ein solch klarer räumlicher Bezug zwischen sensorischen Einheiten und Oberflächenrauigkeit ist bei anderen Arten, die untersucht wurden, nicht aufgetreten (Tab. 5).

Innerhalb der Familie *Acrididae*, zu der auch *Locusta migratoria* gehört, weist die Gattung *Chorthippus* Abstufungen im Flugvermögen auf. So verfügt *Chorthippus biguttulus* über ein recht gutes, *Chorthippus dorsatus* über ein mäßiges Flugvermögen und *Chorthippus parallelus* ist flugunfähig. Interessanterweise nimmt mit

dem Flugvermögen der genannten Tiere auch schrittweise die Rauigkeit der Oberfläche des Vertex, in dem sich - so die Vermutung - windempfindliche Sensillen befinden, die möglicherweise der Flugsteuerung dienen, ab.

Bei *Chorthippus biguttulus* sind die vermeintlichen Sensillen von Vertex und Pronotums (Kap. 3.1.1.4.2) - ähnlich wie bei *Locusta migratoria* (Kap. 3.1.1.1.2) - in eine raue Oberfläche eingebettet, die sich aber in ihrer Struktur deutlich von der Oberflächenstruktur von *Locusta migratoria* unterscheidet. So wird bei *Chorthippus biguttulus* durch die gezahnten Ränder der Waben, die als Grundstruktur in Vertex und Pronotum auftreten, eine raue Oberfläche und bei *Locusta migratoria* durch 2 µm bis 8 µm lange, sehr gedrängt stehende, kegelförmige Zähnchen im Bereich von Vertex und Pronotum eine raue Oberflächenstruktur erzeugt.

Eine solche Oberflächenstruktur, wie sie bei *Locusta migratoria* beschrieben wurde, ist auch bei den anderen betrachteten Arten nicht zu finden.

Dies lässt vermuten, dass die Oberflächenstruktur im Bereich des Vertex von *Locusta migratoria* eine besondere Bedeutung, und zwar möglicherweise für die Wahrnehmung von Luftströmungen in Verbindung mit der Flugsteuerung, hat. Denn *Locusta migratoria* verfügt - wie bereits - erwähnt über ein außerordentlich gutes Flugvermögen, das das Flugvermögen aller anderen betrachteten Arten bei weitem übertrifft und wohl auf einer sehr leistungsfähigen und sensiblen Flugsteuerung basiert. Die Bedeutung der rauen Oberflächenstruktur für die Wahrnehmung von Luftströmungen muss allerdings im Folgenden noch überprüft werden.

**Tabelle 3:** Übersicht über Verbreitung, Lebensansprüche, Flugvermögen und Oberflächenbeschaffenheit der untersuchten Arten

| Heuschrecken            |                  |                                         |                                                                                           |              |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |
|-------------------------|------------------|-----------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Art                     | Familie          | Verbreitung                             | Lebensansprüche                                                                           | Flugvermögen | Oberflächenbeschaffenheit in Bereichen mit Strukturen, die Sensillen entsprechen könnten                                                                                                                                                                                                                       |
| Locusta migratoria      | Acrididae        | paläotropisch & mediterran              | thermophil, pratinicol, phytophil, leicht hygrophil                                       | sehr gut     | dichtstehende kegelförmige Zähnnchen im Bereich der Haarfelder und des Pronotums<br>Abdomen weist glatte Oberfläche auf                                                                                                                                                                                        |
| Chorthippus parallelus  | Acrididae        | paläarktisch                            | pratinicol, graminicol, mesophil                                                          | flugunfähig  | Wabenstruktur mit glattem Rand im Bereich von Vertex und Pronotum                                                                                                                                                                                                                                              |
| Chorthippus dorsatus    | Acrididae        | eurosibirisch                           | pratinicol, mesohygrophil, gemäßigt thermophil                                            | weniger gut  | Wabenstruktur mit „leicht“ gezahntem Rand im Bereich von Vertex und Pronotum                                                                                                                                                                                                                                   |
| Chorthippus biguttulus  | Acrididae        | eurosibirisch                           | pratinicol, auch silvicol, terricol bis graminicol, thermophil, xerophil                  | gut          | Wabenstruktur mit stark gezahntem, rauem Rand im Bereich von Vertex und Pronotum                                                                                                                                                                                                                               |
| Tettigonia viridissima  | Tettigoniidae    | paläarktisch                            | pratinicol bis silvicol, arbusticol bis arboricol, gemäßigt thermophil, gemäßigt xerophil | gut          | Pronotum mit dachziegelartiger rauer Oberfläche<br>Vertex besitzt eine schuppige raue Oberfläche                                                                                                                                                                                                               |
| Platycleis albopunctata | Tettigoniidae    | nord-/westeuropäisch                    | pratinicol, graminicol bis arbusticol, thermophil, xerophil                               | gut          | Auf dem Pronotum wechseln sich Bereiche mit rauer und weniger rauer Oberfläche ab. Die raue Oberfläche wird durch eine Vielzahl von fünfeckigen aufrechtstehender „Plättchen“ erzeugt.<br>Vertex mit rauer Oberflächenstruktur, die durch lanzettförmige Schuppen erzeugt werden, die nicht sehr dicht stehen. |
| Tetrix subulata         | Tetrigidae       | holarktisch                             | pratinicol, terricol, hygrophil, hygrotherm                                               | flugfähig    | Eine raue Oberfläche mit halbkugelförmigen Gebilden und sechseckigen Säulen überzieht das Integumentum                                                                                                                                                                                                         |
| Tachycines asynatorus   | Rhaphidophoridae | kosmopolitisch                          | thermophil, hygrophil, synanthrop                                                         | flugunfähig  | dicht stehende Trichoide überziehen das gesamte Integumentum                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Gryllus campestris      | Gryllidae        | paläarktisch                            | pratinicol, terricol bis geobiont, thermophil, xerophil                                   | flugunfähig  | Das Pronotum weist eine glatte, schuppenartige Oberfläche auf.<br>Die Oberfläche des Vertex ist glatt und hier fehlt die schuppenartige Struktur.                                                                                                                                                              |
| Gryllobates suppicans   | Gryllidae        | kosmopolitisch (hauptsächlich tropisch) | terricol, thermophil, hygrophil, synanthrop                                               | flugunfähig  | Abdomen weist eine schuppige Struktur auf. Die Ränder der „Schuppen“ besitzen zwei bis drei ca. 4 µm lange Fortsätze.<br>Die Pronotums oberfläche ist gekennzeichnet durch weit auseinanderstehende ca. 4 µm lange Trichoide.<br>Die Vertexoberfläche ist glatt.                                               |
| Acheata domesticus      | Gryllidae        | kosmopolitisch                          | hygrophil, thermophil, synanthrop                                                         | flugfähig    | Dicht angeordnete Trichoide mit einer Länge von 6 µm im Pronotum. Der Vertex weist eine glatte, schuppige Struktur auf.                                                                                                                                                                                        |

**Tabelle 4:** Vergleich der Areale und ihrer Oberflächenbeschaffenheit (Arten einer Familie sind in gleicher Farbe unterlegt.)

| Rasterelektronenmikroskopisch untersuchter Bereich | Arten mit geringem bzw. keinem Flugvermögen                                                                                                             |                                                                                      | Arten mit gutem bis sehr gutem Flugvermögen                                                                                                                 |                   |
|----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|
| Pronotum                                           | raue Oberfläche                                                                                                                                         | glatte Oberfläche                                                                    | raue Oberfläche                                                                                                                                             | glatte Oberfläche |
|                                                    | <i>Tachycines asynamorus</i><br><i>Grylodes supplicans</i><br><i>Acheata domesticus</i><br><i>Chorthippus parallelus</i><br><i>Chorthippus dorsatus</i> | <i>Gryllus campestris</i>                                                            | <i>Tettigonia viridissima</i><br><i>Platycleis albopunctata</i><br><br><i>Locusta migratoria</i><br><i>Chorthippus biguttulus</i><br><i>Tetrix subulata</i> |                   |
| Vertex                                             | raue Oberfläche                                                                                                                                         | glatte Oberfläche                                                                    | raue Oberfläche                                                                                                                                             | glatte Oberfläche |
|                                                    | <i>Tachycines asynamorus</i><br><i>Chorthippus parallelus</i><br><i>Chorthippus dorsatus</i>                                                            | <i>Gryllus campestris</i><br><i>Grylodes supplicans</i><br><i>Acheata domesticus</i> | <i>Tettigonia viridissima</i><br><i>Platycleis albopunctata</i><br><br><i>Locusta migratoria</i><br><i>Chorthippus biguttulus</i><br><i>Tetrix subulata</i> |                   |

**Tabelle 5:** Bereiche mit möglicher sensorischen Funktion und rauer Oberflächenstruktur nach Arten. (Arten einer Familie sind in gleicher Farbe unterlegt.)  
(X: raue Oberfläche und Sensoren, s: nur Sensillen)

| Rasterelektronenmikroskopisch untersuchter Bereich | Vertex | Pronotum | Klarer räumlicher Bezug zwischen Oberflächenrauigkeit und sensorischen Einheiten im Vertex |
|----------------------------------------------------|--------|----------|--------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Flugfähige Arten</b>                            |        |          |                                                                                            |
| <i>Locusta migratoria</i>                          | X      | X        | ja                                                                                         |
| <i>Chorthippus dorsatus</i>                        | X      | X        | nein                                                                                       |
| <i>Chorthippus biguttulus</i>                      | X      | X        | nein                                                                                       |
| <i>Tettigonia viridissima</i>                      | X      | X        | nein                                                                                       |
| <i>Platycleis albopunctata</i>                     | X      | X        | nein                                                                                       |
| <i>Tetrix subulata</i>                             | X      | X        | nein                                                                                       |
| <i>Acheata domesticus</i>                          | s      | X        | nein                                                                                       |
| <b>Flugunfähige Arten</b>                          |        |          |                                                                                            |
| <i>Chorthippus parallelus</i>                      | s      | s        | nein                                                                                       |
| <i>Tachycines asynamorus</i>                       | X      | X        | nein                                                                                       |
| <i>Gryllus campestris</i>                          | s      | s        | nein                                                                                       |
| <i>Grylodes supplicans</i>                         | s      | X        | nein                                                                                       |

## **4 Einflussnahme der Oberflächenstruktur des Pronotums auf die Luftströmung**

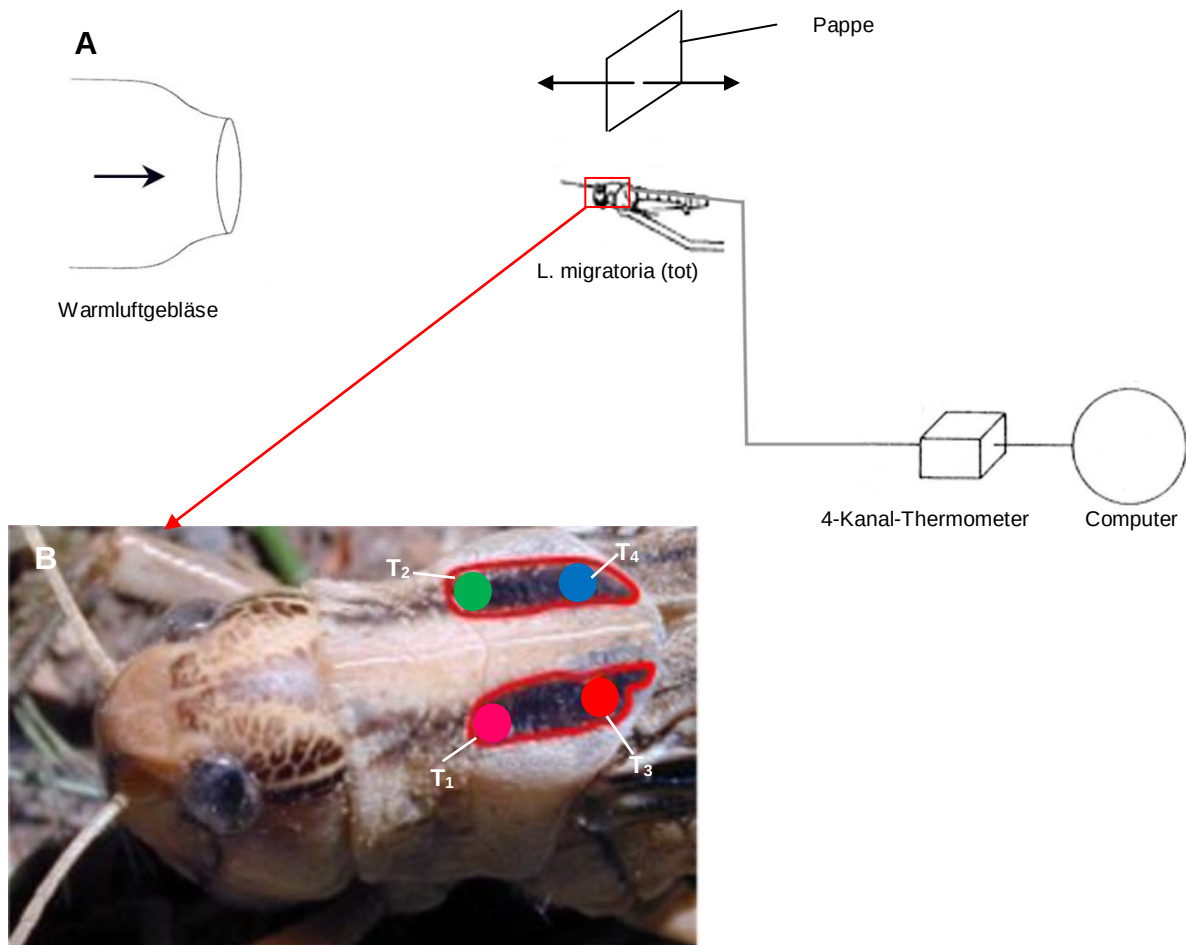
Im Folgenden soll nun untersucht werden, ob eine raue Oberflächenstruktur die aerodynamische Umströmung beeinflusst. Dieses erfolgt hier – wie in Kapitel 2.4 beschrieben - durch die Messung des Wärmeaustausches zwischen der strömenden Luft und der Oberfläche des Pronotums. Das Pronotum dient hier als Modeloberfläche für die gleichartig ausgebildete Chitinoberfläche an den Windsinneshaaren des Kopfes, da am Kopf aus Platzgründen die Temperaturmessungen nicht möglich waren.

### **4.1 Grundlegende Bedeutung der Turbulenz**

Die Versuchssituation ist in Abb. 50 dargestellt. Unter dem Pronotum befinden sich die vier NiCrNi-Thermoelemente. Während die linke Pronotumhälfte unverändert bleibt, ist auf der rechten Hälfte die Oberfläche glatt gefräst. Die Temperaturkurven zeigen den Temperaturverlauf nach Einschalten und anschließendem Ausschalten des Warmluftstroms dar (Abb. 51).

Es ist allerdings weder während der Aufwärmphase noch nach dem Erreichen des Temperaturmaximums eine hinreichend deutliche Temperaturdifferenz zwischen der rauhen und der glatt gefrästen Oberfläche festzustellen. Insgesamt wurde dieser Versuch bei drei Tieren durchgeführt, ohne dass ein klarer Unterschied zwischen rauer und geglätteter Oberfläche zu erkennen war. Der Wärmeaustausch scheint unter diesen Bedingungen somit unabhängig von der Oberflächenbeschaffenheit der beiden Pronotumhälften zu sein.

In einem weiteren Versuch zeigte sich allerdings, dass eine zusätzliche kalte Luftströmung einen klaren und reproduzierbaren Unterschied hervorrief. Diese Zusatzströmung wurde so hervorgerufen, dass ein Pappstreifen mit einer Breite von ~ 7 cm und einer Länge von ~ 20 cm in einem Abstand von ~ 2 cm über dem Pronotum wie ein Fächer hin und her bewegt wurde (Abb. 50). Durch dieses Fächeln wurde die warme Strömung des Haartrockners durch eine kalte Querströmung unterbrochen.



**Abb. 50: A:** Anströmen des Tiers mit einem Warmluftstrom unter zeitweisigem „Fächeln“:  
Das tote Tier wird von einem Warmluftgebläse angeströmt, während die Temperatur unterhalb des Pronotums an vier Punkten kontinuierlich registriert wird. Die Oberfläche des Pronotums ist auf der rechten Hälfte glatt gefräst. Links ist die natürliche Rauigkeit vorhanden. Zeitweisig wird durch das Hin- und Herbewegen (s. schwarze Pfeile) eines schmalen Pappstreifens („Fächeln“) die Turbulenz des Warmluftstromes durch das Vermischen mit der kalten Umgebungsluft verstärkt. Das Fächeln lässt Unterschiede in der Wärmeleitung zwischen behandelter und nicht behandelter Oberfläche erkennen (s. Text).

**B** (Einschaltbild):

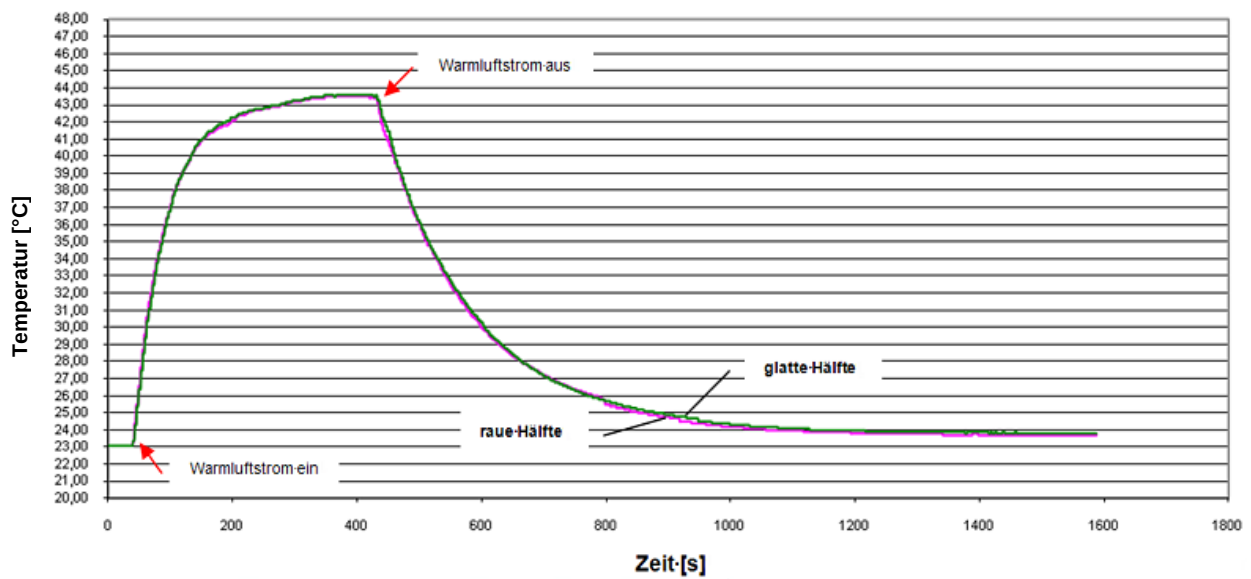
Lage der Thermoelemente im Bereich der Punkte in den beiden rot umrandeten Flächen unter dem Pronotum von *Locusta migratoria*. Dies ist der Bereich, in dem das (unbehandelte) Pronotum eine ausgeprägte Rauigkeit besitzt. Die farbige Markierungen wurden nachträglich auf das Foto aufgebracht.

( $T_1$ : raue Pronotumhälfte links,  $T_2$ : glatte Pronotumhälfte rechts)

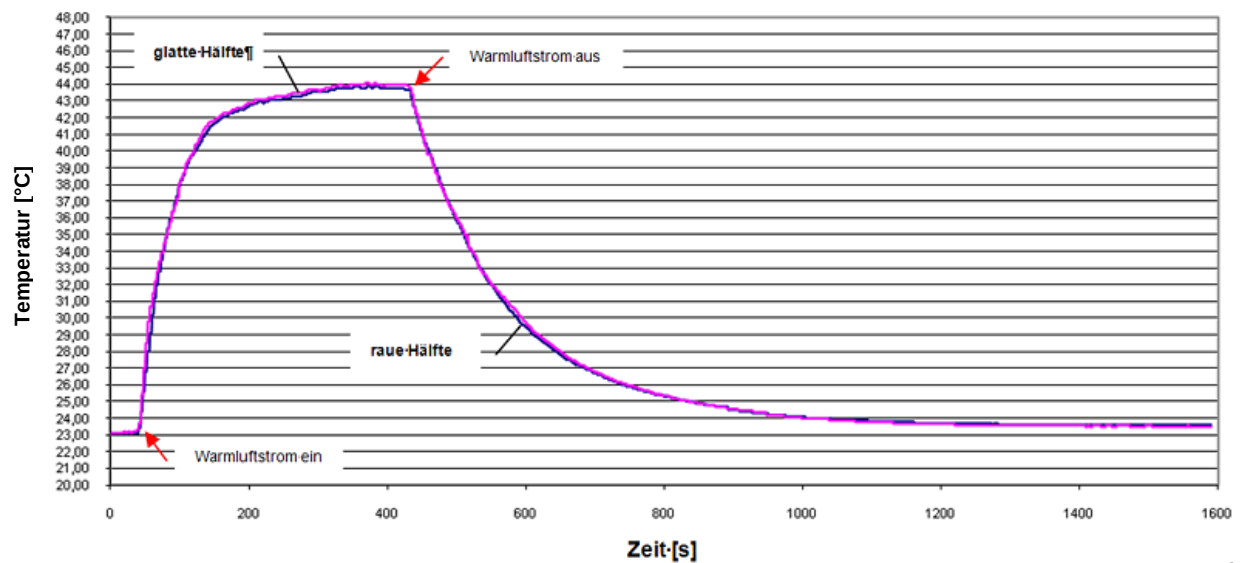
( $T_3$ : raue Pronotumhälfte links,  $T_4$ : glatte Pronotumhälfte rechts)



**A**



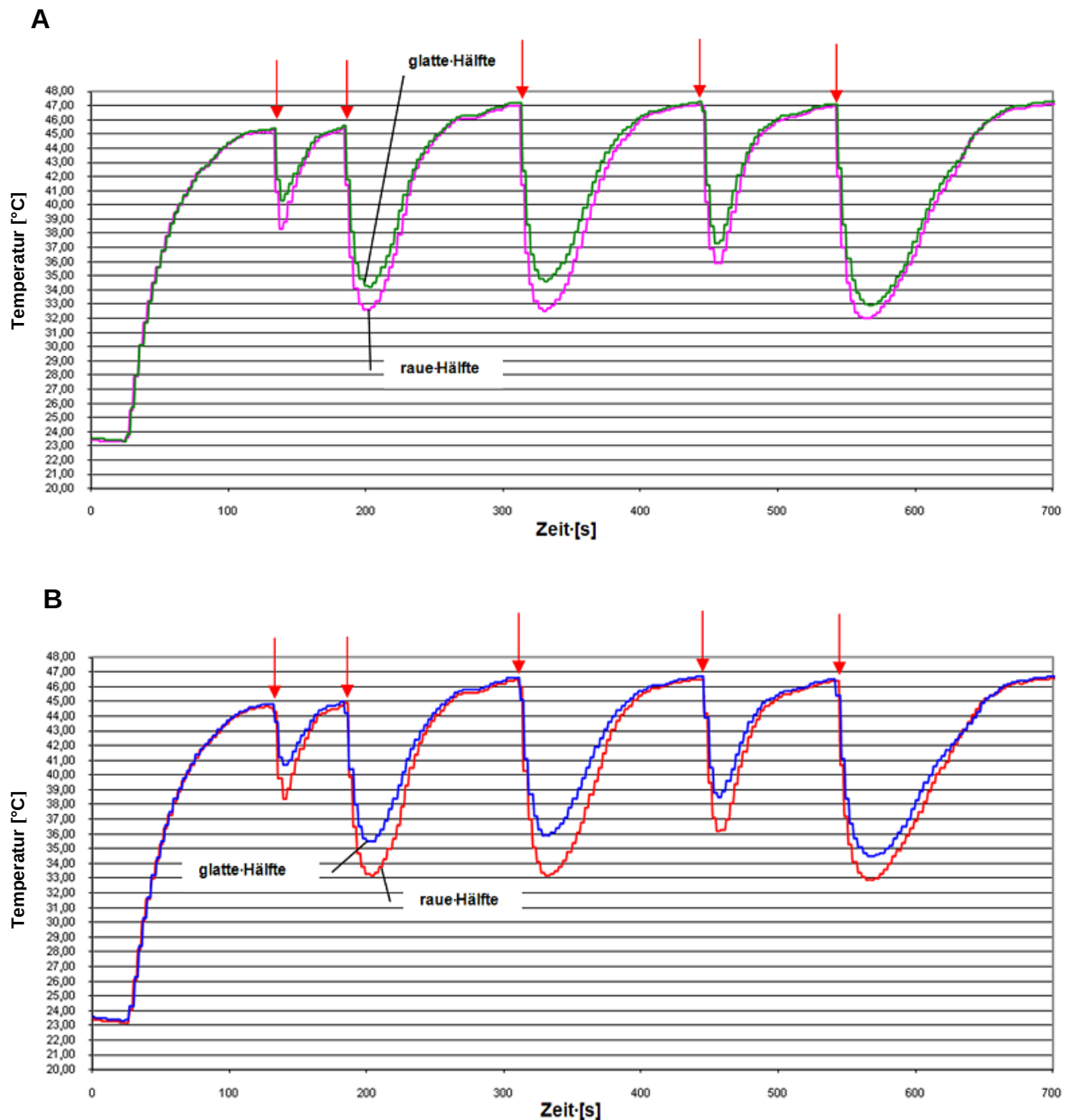
**B**



**Abb. 51:** Temperaturverlauf bei Anströmen des Pronotums mit erwärmter Luft **ohne** „Fächeln“: Bei diesem Experiment wurde noch keine „Fächerbewegung“ (s. Abb. 50) eingesetzt. Die Warmluft wurde zu Beginn eingeschaltet und nach ca. 400 s wieder ausgeschaltet. Die Kurve für die raue Oberfläche und die für die glatte sind farbig unterschieden und übereinandergelegt. Sie lassen keinen hinreichenden Unterschied erkennen.

**A:** Temperaturverlauf (lila: raue Oberfläche, grün: glatte Oberfläche) im vorderen Bereich des Pronotums.

**B:** Temperaturverlauf (blau: raue Oberfläche, lila: glatte Oberfläche) gemessen am gleichen Tier im hinteren Bereich des Pronotums.



**Abb. 52:** Temperaturverlauf bei Anströmen des Pronotums mit erwärmter Luft **mit** „Fächeln“:

**A:** Temperaturverlauf gemessen an einem Versuchstier im vorderen Bereich ( $T_1$ ,  $T_2$ , vgl. Abb. 50) des Pronotums unter ständig wieder einsetzendem „Fächeln“ (rote Pfeile, vgl. Text) während das Tier einem horizontalen Warmluftstrom ausgesetzt ist.

**B:** Temperaturverlauf, der bei diesem Versuch im hinteren Bereich des Pronotums ( $T_3$ ,  $T_4$ , vgl. Abb. 50) gemessen wird.

(Rauhe Pronotumhälfte: rosa und rote Linie)

(Glatte Pronotumhälfte: blau und grüne Linie)

Wie in Abb. 52 zu erkennen ist, erzeugt das Fächeln eine momentane Abkühlung innerhalb der Aufwärmung durch den Warmluftstrom. Hier ist nun eine deutlich stärkere Abkühlung auf der rauhen Seite des Pronotums zu erkennen. Das bedeutet aber auch, dass der Unterschied in der Abkühlungsgeschwindigkeit nicht auf der Verminderung der Schichtdicke durch das Glattfräsen beruhen kann, denn dann müsste die glatte

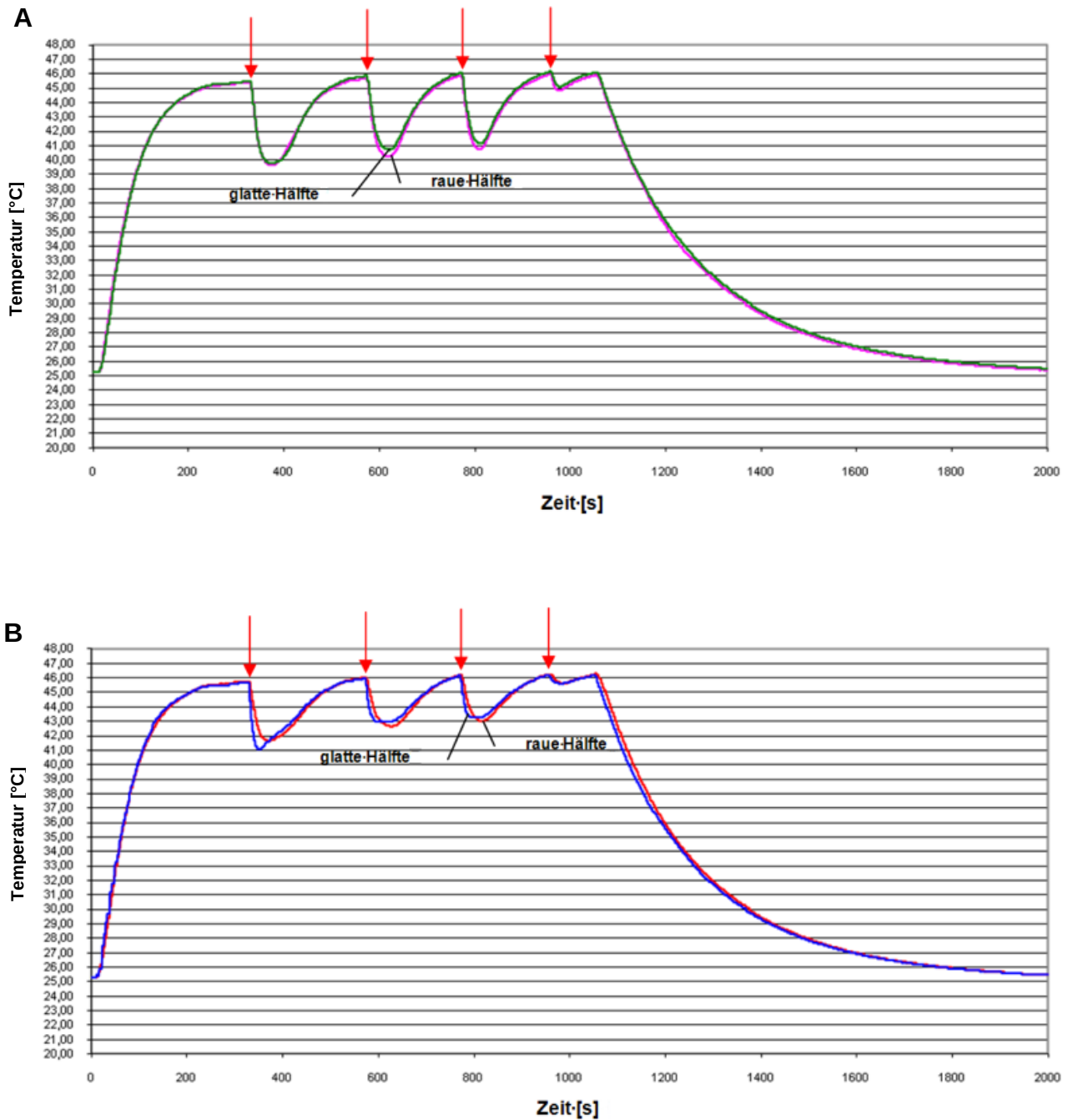
Oberfläche schneller abkühlen, als sie raue Oberfläche. Damit muss der Unterschied in der Struktur der Oberfläche begründet sein. Dieser Einfluss macht sich allerdings erst bei der sehr großen Turbulenz bemerkbar, die durch das Fächeln erzeugt wird.

Um eine weitere Kontrolle durchzuführen, wird nach der oben beschriebenen Temperaturmessung das Pronotum der Versuchstiere auf beiden Hälften mit Klarlack besprüht, wobei dessen eine Pronotumhälfte weiterhin noch rau und die andere Hälfte glatt ist. Die übrige experimentelle Anordnung bleibt dabei unverändert. Nach einer kurzen Trocknungsphase wird der Versuch unter dem Einfluss des Fächelns wiederholt (Abb. 53).

Der Temperaturunterschied zwischen der rauen und glatten Seite des Pronotums ist nach dem Lackieren bei allen drei untersuchten Tieren nicht mehr so stark ausgeprägt, da nun beide Hälften weitgehend einheitlich glatt lackiert sind. Man muss jedoch auch berücksichtigen, dass durch das Auftragen von Klarlack die Schichtdicke des Pronotums vergrößert wird. Dadurch wird ebenfalls der Wärmeaustausch verringert. Beim Einsetzen des Fächelns kühlt sich daher das Pronotum auch insgesamt weniger stark ab.

Die Befunde deuten daraufhin, dass eine raue Oberfläche vermutlich die Grenzschicht der Luft verringert und somit einen Wärmeaustausch begünstigt. Wird die raue Oberflächenstruktur des Pronotums durch ein Besprühen mit Klarlack in eine glatte Oberfläche umgewandelt, so geht dieser Effekt wieder verloren.

Dieser Effekt zeigt sich allerdings erst, wenn die Luftströmung über die Fächelbewegung sehr turbulent gemacht wird.

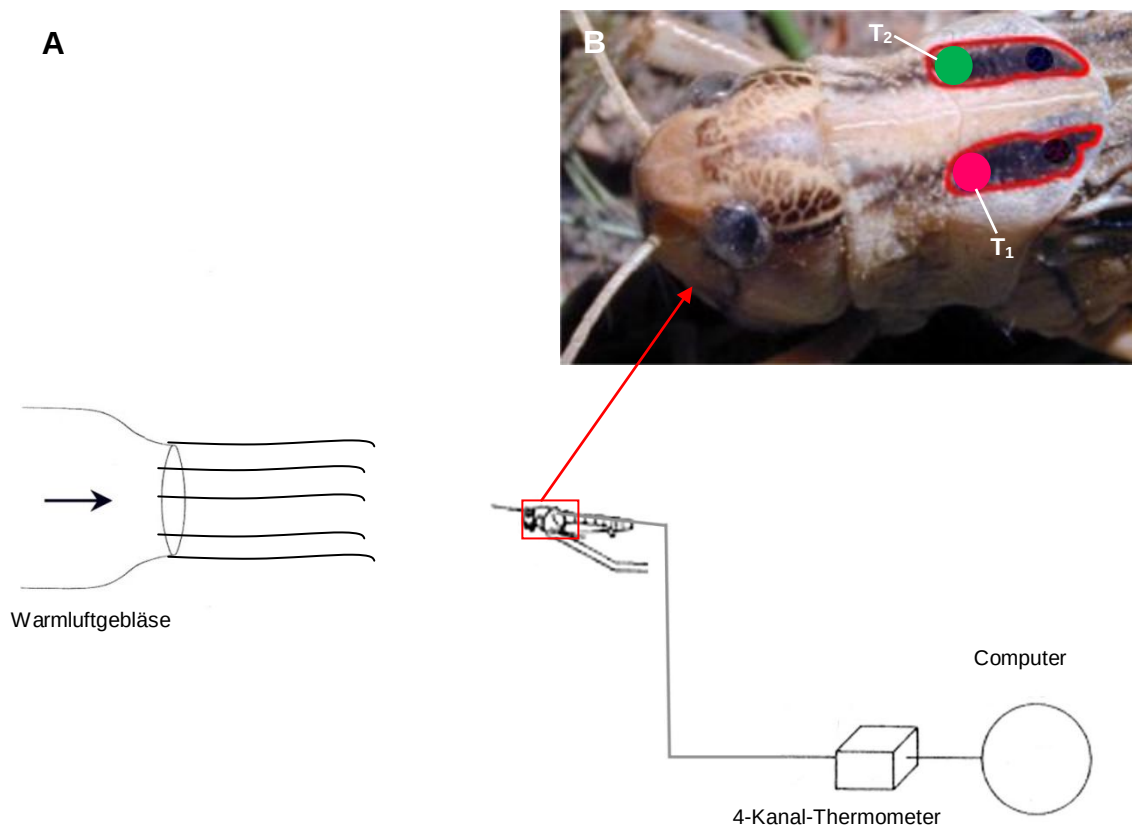


**Abb. 53:** Temperaturverlauf bei Anströmen des Pronotums mit erwärmter Luft mit „Fächeln“ nach dem Auftragen von Klarlack:  
 Das Pronotum des Tieres wurde mit Klarlack besprüht. Nach einer Trocknungsphase wurde das Tier einem horizontalen Warmluftstrom ausgesetzt.  
**A:** Temperaturverlauf gemessen an einem Tier im vorderen Bereich des Pronotums ( $T_1$ ,  $T_3$ , vgl. Abb. 50) bei ständig wieder einsetzendem Fächeln (rote Pfeile).  
**B:** Temperaturverlauf gemessen an dem gleichen Tier im hinteren ( $T_2$ ,  $T_4$ , vgl. Abb. 50) Teil des Pronotums bei ständig wieder einsetzendem Fächeln (rote Pfeile).  
 (Raue Pronotumhälfte: rosa und rote Linie)  
 (Glatte Pronotumhälfte: blau und grüne Linie)

## 4.2 Erzeugung der Turbulenz durch Turbulenzfäden

Es stellt sich die Frage, ob auch andere Turbulenzerzeuger als der bisher benutzte Pappstreifen den Oberflächeneffekt sichtbar machen können. Zu diesem Zweck werden an der Düse des Warmluftgebläses zwanzig Fäden mit einem Durchmesser von  $\sim 0,5$  mm und einer Länge von  $\sim 10$  cm befestigt, die sich im Luftstrom bewegen und so dessen Turbulenz verstärken (Abb. 54).

Die Windgeschwindigkeit des Warmluftstrom beträgt wieder 2,3 m/s bis 3,0 m/s. Jetzt befinden sich aber nur zwei Thermoelemente unter dem Pronotum, wie in Abb. 54 B dargestellt.



**Abb. 54:** A: Skizze der Versuchsanordnung zum Anströmen des Versuchstiers mit einem Warmluftstrom bei Verstärkung der Turbulenz des Luftstroms durch Turbulenzfäden.

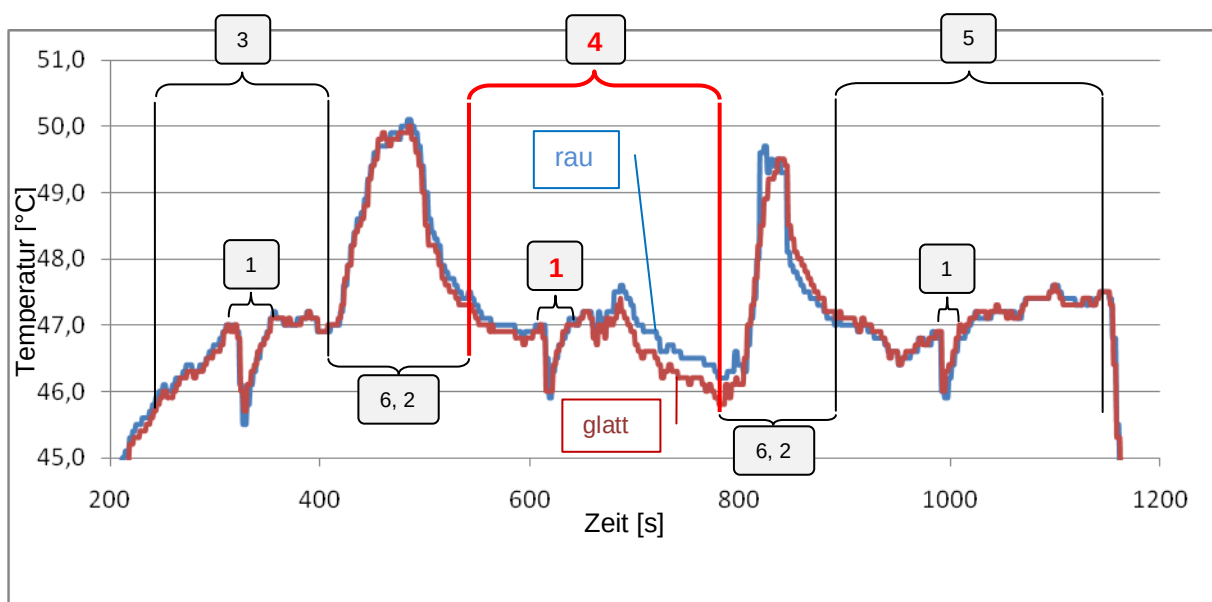
**B (Einschaltbild):**

Lage der beiden Thermoelemente im Bereich der Punkte, in den beiden rot umrandeten Flächen unter dem Pronotum von *Locusta migratoria*. Diese Flächen entsprechen dem Bereich der ausgeprägten Rauigkeit. Die farbigen Markierungen auf dem Foto wurden nachträglich aufgebracht. Die Temperatursonden befinden sich unter dem Pronotum im vorderen Bereich (s. farbliche Markierungen: grüner Messpunkt unter glatter Pronotumhälfte, rosa Messpunkt unter rauer Pronotumhälfte).

Der typische Temperaturverlauf in einem von insgesamt drei Versuchen ist in Abb. 55 dargestellt. Hierbei zeigen sich charakteristische Schwankungen, die zunächst auf die experimentellen Eingriffe bei laufendem Gebläse zurückzuführen sind. Werden die

Fäden an das Gebläse angebracht bzw. entfernt, wird der Warmluftstrom durch die Hand des Experimentators unterbrochen, was eine momentane Abkühlung erzeugt. Das Fräsen der Pronotumoberfläche mit einem Gravierstift erzeugt Reibungswärme, welche die Temperatur am Pronotum vorübergehend erhöht. Diese Effekte betreffen gleichermaßen beide Temperaturkurven.

Ein deutlicher Unterschied zwischen beiden Kurven zeigt sich darüber hinaus innerhalb der Phase 4, in welcher nach Anbringen der Fäden ein besonders stark turbulenter Luftstrom vorherrscht. In der zweiten Hälfte dieser Phase 4 unterscheidet sich das Pronotum rechts und links in seiner Rauigkeit und unter diesen Bedingungen manifestiert sich der Unterschied zwischen beiden Oberflächen. Es zeigt sich also, dass der Einfluss der Rauigkeit auf die Temperaturentwicklung auch dann zum Tragen kommt, wenn die Strömung durch die zusätzlichen Fäden, statt über die Fächelbewegung, turbulent gemacht wird. Durch die Fächelbewegung wird jedoch durch das Hin- und Herbewegen der Pappe ein noch stärker turbulenter Kaltluftstrom mit wechselnder und zeitweise auch entgegengesetzter Richtung zum Warmluftstrom erzeugt.

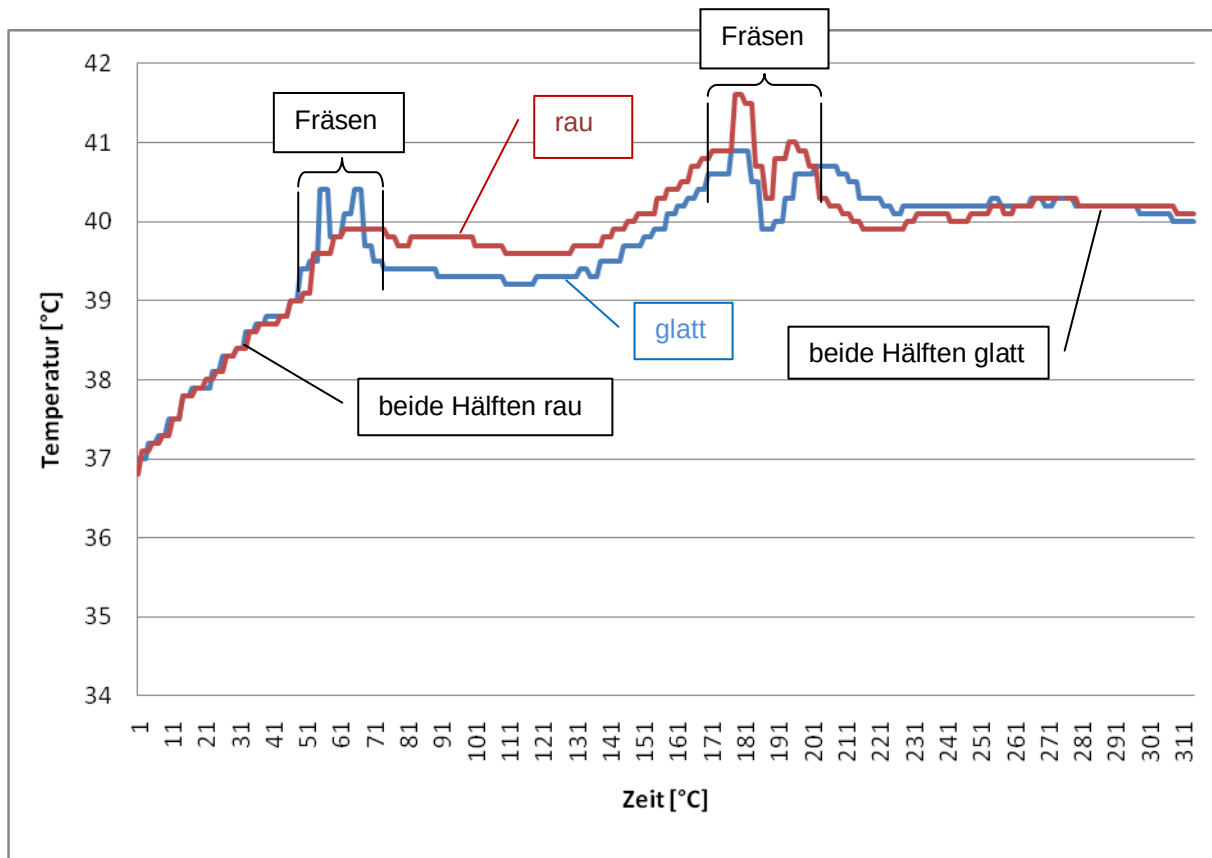


**Abb. 55:** Temperaturverlauf gemessen an einem Versuchstier währenddessen Fäden zur Erhöhung der Turbulenz angebracht (bzw. entfernt) wurden und schrittweise beide Hälften des Pronotums glatt gefräst wurden.  
Ablauf der experimentellen Eingriffe bzw. Zustände:  
1: Fäden an das Gebläse anbringen  
2: Fäden vom Gebläse entfernen  
3: Beide Pronotumhälften rau  
4: Eine Pronotumhälfte rau, andere Pronotumhälfte glatt  
5: Beide Pronotumhälften glatt  
6: Fräsen der Pronotumhälfte



Diese Faktoren sind die Ursache dafür, dass beim „Fächeln“ der Effekt eines rascheren Wärmeaustauschs an der rauen Pronotumhälfte deutlicher ausgeprägt ist (Abb. 52). Da beim „Fächeln“ im Gegensatz zu dem hier beschriebenen Versuch ein Kaltluftstrom auf das Pronotum trifft, führt dies aufgrund eines rascheren Wärmeaustauschs an der rauen Pronotumhälfte folglich auch zu einer rascheren Abkühlung. Im Gegensatz zu dem hier durchgeführten Versuch, bei dem aufgrund eines turbulenten Warmluftstroms die raue Pronotumhälfte rascher aufgewärmt wurde. Dennoch wird durch beide Versuche belegt, dass die Rauigkeit einen Einfluss auf die Geschwindigkeit des Wärmeaustauschs nimmt und eine raue Oberfläche den Wärmeaustausch begünstigt.

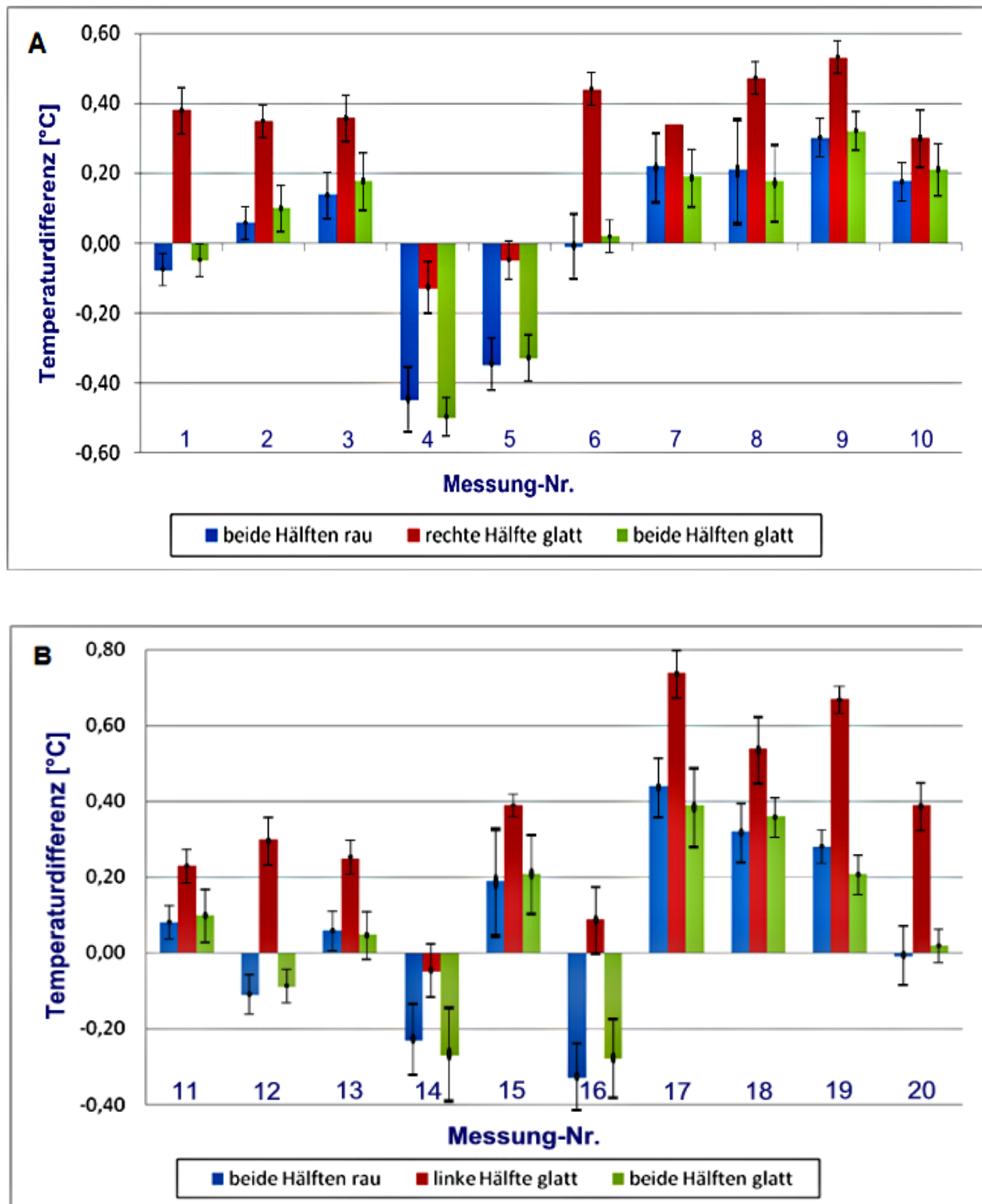
Da sich auch die Wichtigkeit der Turbulenz weiter bestätigt hat, wird in der folgenden Versuchsreihe nun die Turbulenz über die Fäden konstant beibehalten und nur noch die Oberflächenbeschaffenheit experimentell geändert. Diese Daten sollen den vorliegenden Befund noch einmal, statistisch als Säulendiagramm dargestellt, erhärten. Der Ablauf eines Versuchs ist in Abb. 56 exemplarisch dargestellt. Bei laufendem Gebläse wird nach der ersten Messung am intakten Pronotum die rechte Seite des Pronotums glatt gefräst. Nach einer Messwerterfassung über ca. 30 Sekunden wird anschließend ebenfalls die bisher noch intakte linke Seite des Pronotums mit Hilfe des Gravierstiftes geglättet. Bei zehn von zwanzig Tieren wird nach einer Temperaturmessung unter dem intakten Pronotum zuerst die rechte und dann die linke Seite glatt gefräst. Bei den anderen zehn Versuchstieren wird in umgekehrter Reihenfolge verfahren.



**Abb. 56:** Exemplarischer Temperaturverlauf gemessen an einem Versuchstier bei unterschiedlicher Oberflächenbeschaffenheit des Pronotums. Das Versuchstier wird von einem Warmluftstrom, dessen Turbulenz – wie im Text beschrieben – durch Fäden an der Düse verstärkt wurde, horizontal angeströmt.

Zur Darstellung im Säulendiagramm werden vor und nach dem jeweiligen Glattfräsen jeweils fünf Temperaturdifferenzen gemittelt (Abb. 57). Temperaturdifferenzen, die anfänglich bei gleicher Oberflächenbeschaffenheit vorhanden sind, beruhen auf einer nicht exakt symmetrischen Anströmung des Kopfes des Versuchstiers. Tendenziell tritt bei allen zwanzig Messungen eine relative (vorzeichenbehaftete) Zunahme der Temperaturdifferenz auf, wenn die Pronotumoberfläche auf beiden Hälften unterschiedlich beschaffen ist. Ins Auge fallen dabei die negativen Differenzen, die ebenfalls auf einer veränderten Symmetrie der Anströmung beruhen. Auch hier sind die Änderung unter Berücksichtigung des Vorzeichens gleichsinnig.

Diese Versuchsreihe zeigt noch einmal deutlich die Reproduzierbarkeit des aerodynamischen Effekts der rauen Oberfläche auf die Umströmungsbedingungen.



**Abb. 57:** Darstellung der Temperaturdifferenzen der Temperaturmessungen an zwanzig Versuchstieren in Form eines Säulendiagramms. Jedes „Paket“ aus drei Säulen (blau, rot, grün) stellt den Mittelwert von fünf Einzelmessungen am gleichen Versuchstier dar. Unter jedem Paket sind die Standardabweichungen angegeben. Die Farben stehen für die unterschiedliche Beschaffenheit der Oberfläche der Pronotumshälften. Die Temperaturdifferenzen entsprechen den Differenz aus den Temperaturwerten, die unter der rauhen und glatten Pronotumshälfte erfasst wurden ( $\Delta T = T_{\text{rau}} - T_{\text{glatt}}$ ).

**A:** Messreihe, die zehn Tiere umfasst, bei denen zuerst die rechte Pronotumshälfte glatt gefräst wurde.

**B:** Messreihe mit ebenfalls zehn Tieren, bei denen die linke Pronotumshälfte zuerst glatt gefräst wurde.

### **4.3 Messung der Temperaturdifferenz aufgrund der Einwirkung von Wärmestrahlung**

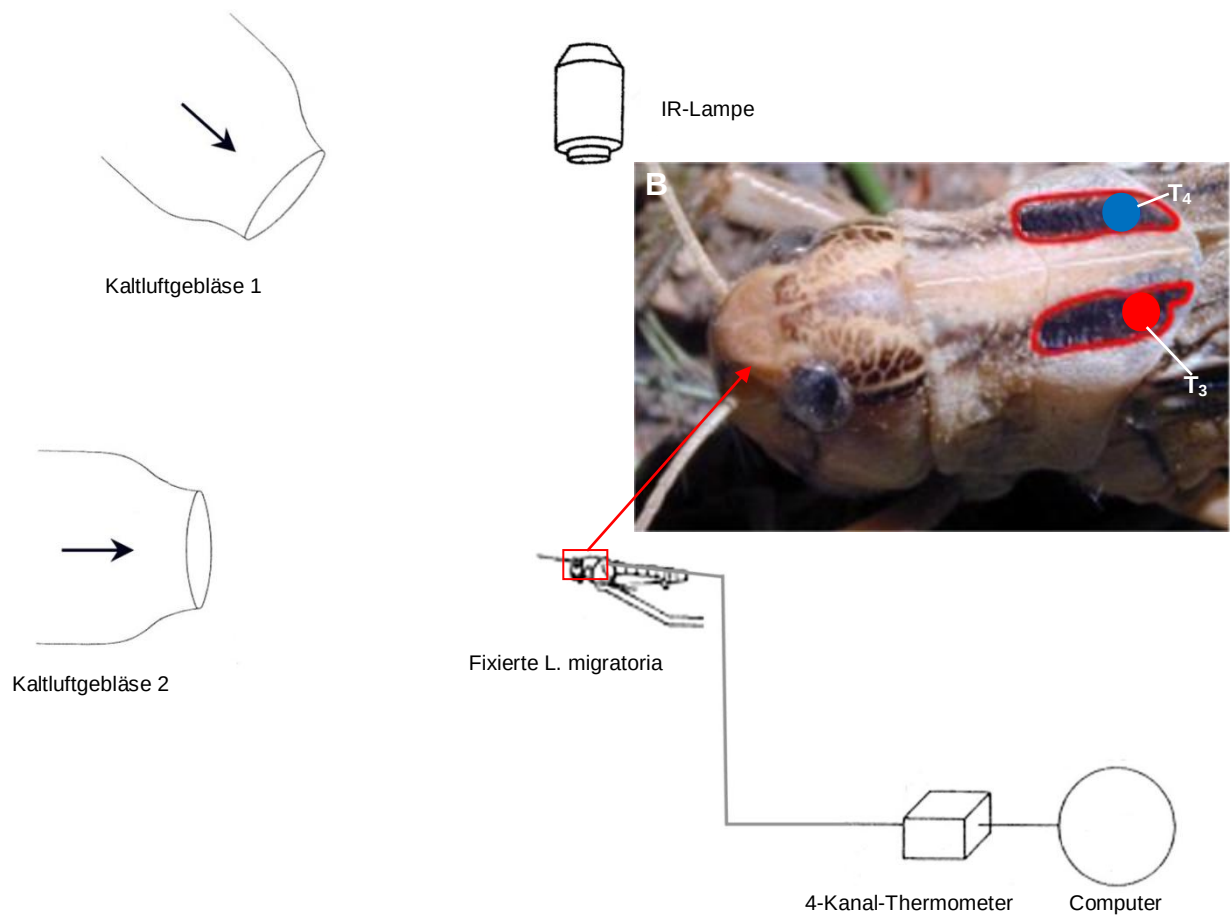
In den folgenden Versuchen wird das Pronotum mit Hilfe einer Wärmelampe aufgewärmt und die Kühlung durch einen kalten Luftstrom gemessen. Bei dieser Anordnung kann man die Stärke der Turbulenz dadurch bequem variieren, dass man zwei in einem spitzen Winkel zueinander angeordnete kalte Gebläse anwendet und entweder alle beide oder nur ein Gebläse einschaltet.

Als Wärmequelle dient eine Infrarotlampe von 150 Watt in einem Abstand von 90 cm zu dem Versuchstier. Der horizontale und der schräg von oben kommenden Kaltluftstrom besitzen eine Windgeschwindigkeit von 2,4 – 3,1 m/s (Abb. 58).

Die Temperaturkurven (Abb. 59) stellen das stetige Aufwärmen des Pronotums durch die Infrarotlampe bei ständiger Kühlung durch die beiden Kaltluftströme dar. Untersucht werden bei jeder Messung jeweils zwei Versuchstiere. Dargestellt ist exemplarisch die Temperaturkurve, die bei einem Versuchstier registriert wurde. In einer ersten Messung wird zunächst das Aufwärmen des vollständig intakten Pronotums gemessen (Abb. 59 A<sub>1</sub>). Danach wird an dem gleichen Versuchstier der Turbulenzgrad durch Ausschalten von Gebläse 1 verringert (Abb. 59 B<sub>1</sub>).

Danach wird bei dem Versuchstier, ohne seine Position im Luftstrom zu ändern und ohne die Thermoelemente zu entfernen, die rechte Pronotumhälfte glatt gefräst. Die Temperaturmessung wird zunächst wieder unter dem Einsatz von zwei Kaltluftgebläsen (Abb. 59 A<sub>2</sub>) und anschließend unter der Verwendung von nur einem Kaltluftgebläse (Abb. 59 B<sub>2</sub>) durchgeführt.

**A**



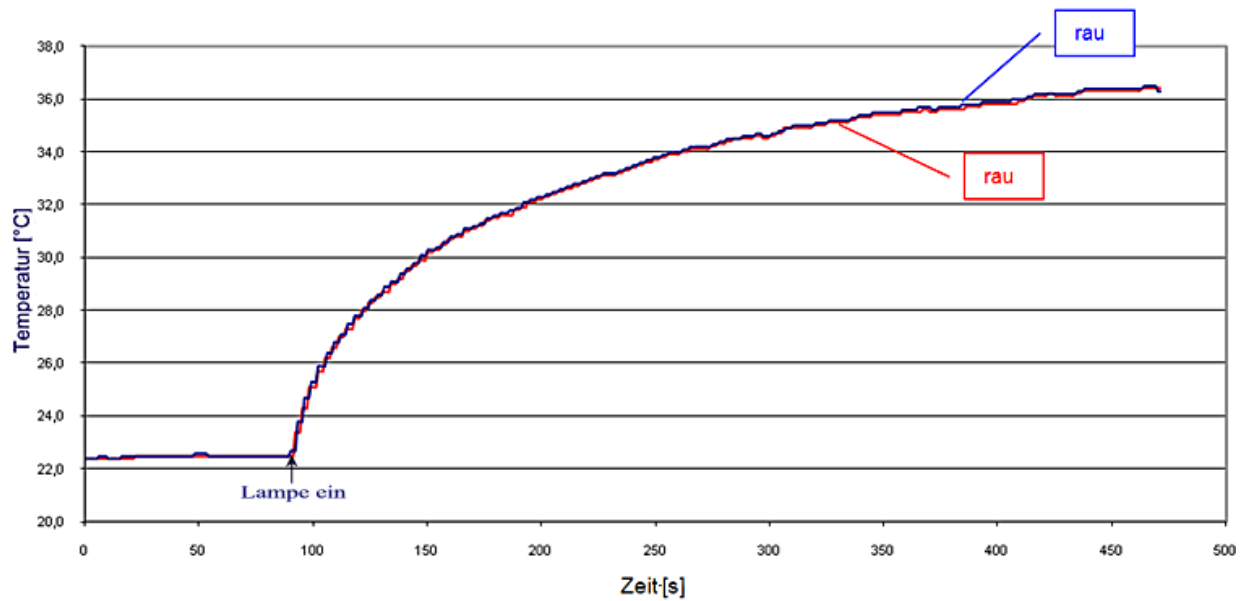
**Abb. 58:** **A:** Skizze der Versuchsanordnung zur Messung der Temperaturdifferenz aufgrund der Einwirkung von Wärmestrahlung und dem Einwirken von einem Kaltluftstrom bzw. im weiteren Verlauf von zwei unterschiedlich gerichteten Kaltluftströmen.

**B** (Einschaltbild):

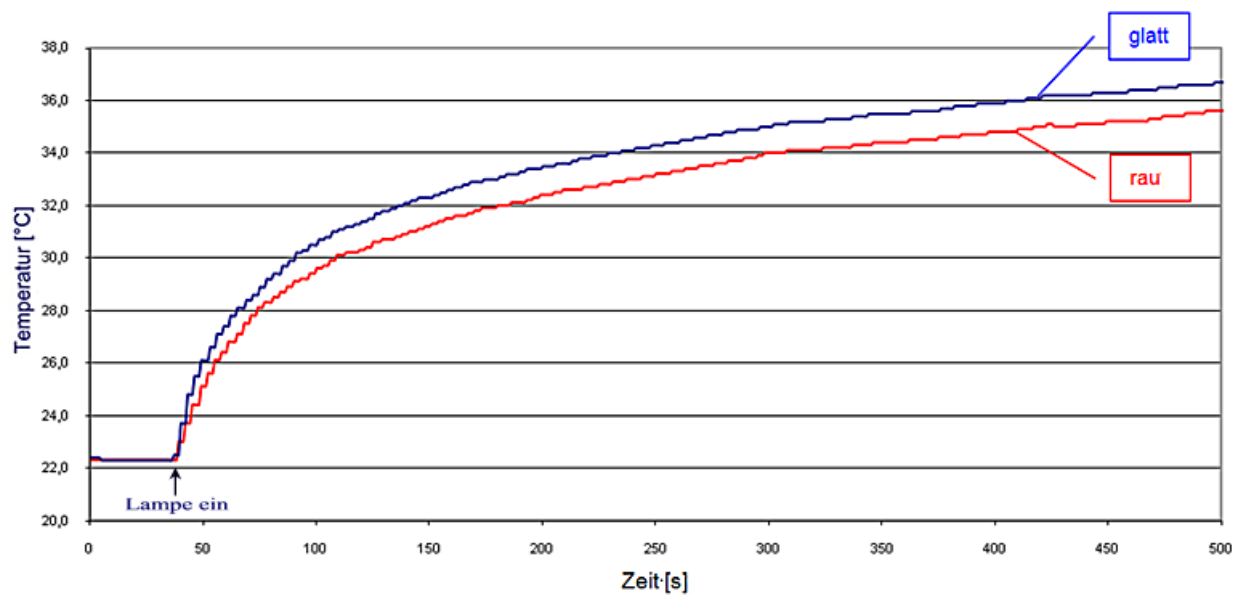
Lage der beiden Thermoelemente im Bereich der Punkte (blau: rechte Pronotumhälfte, rot: linke Pronotumhälfte), in den beiden rot umrandeten Flächen unter dem Pronotum von *Locusta migratoria*. Diese Flächen entsprechen dem Bereich der ausgeprägten Rauigkeit. Die farbige Markierungen auf dem Foto wurden nachträglich aufgebracht.

**A:** Aufwärmen des Pronotums bei zwei laufenden Kaltluftgebläsen

**A<sub>1</sub>** Pronotumhälften sind beide intakt



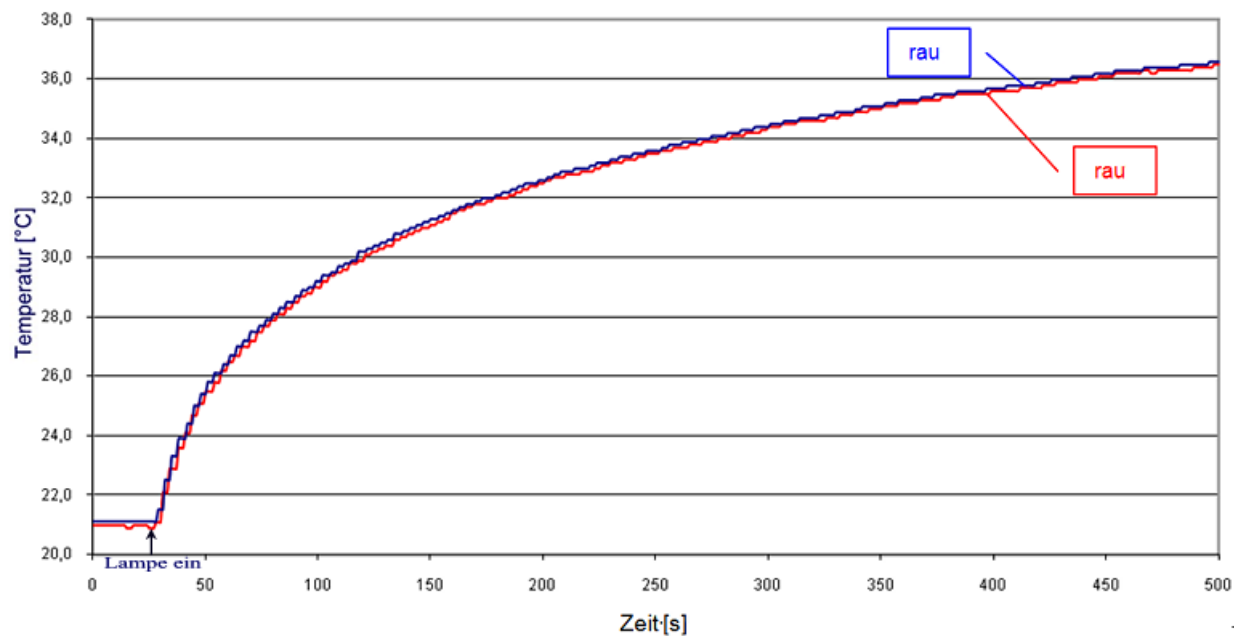
**A<sub>2</sub>** Pronotumhälften sind unterschiedlich



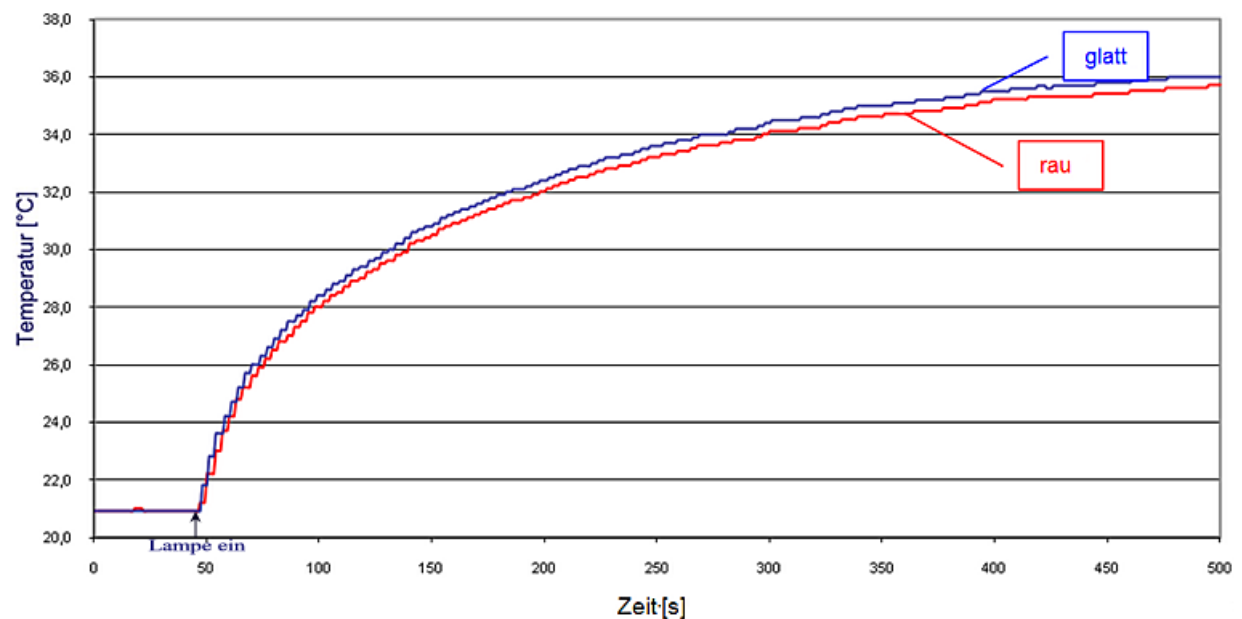


**B:** Aufwärmen des Pronotums bei einem laufenden Kaltluftgebläse

**B<sub>1</sub>:** Pronotumhälften sind beide intakt



**B<sub>2</sub>:** Pronotumhälften sind unterschiedlich beschaffen



**Abb. 59: A:** Zwei laufende Kaltgebläse:  
Temperaturkurve bei Aufwärmen mit Wärmelampe unter gleichzeitiger Abkühlung durch beide Gebläse.

**A<sub>1</sub>:** Beidseitig intaktes Pronotum (blau: raue Pronotumhälfte, rot: raue Pronotumhälfte)

**A<sub>2</sub>:** Beidseitig unterschiedlich beschaffene Pronotumhälften (blau: glatte Pronotumhälfte, rot: raue Pronotumhälfte)

**B:** Nur ein laufendes Gebläse :

Temperaturkurve bei Aufwärmen mit Wärmelampe und Kühlung durch nur ein Gebläse.

**B<sub>1</sub>:** Beidseitig intaktes Pronotum (blau: raue Pronotumhälfte, rot: raue Pronotumhälfte)

**B<sub>2</sub>:** Beidseitig unterschiedlich beschaffene Pronotumhälften (blau: glatte Pronotumhälfte, rot: raue Pronotumhälfte)

Die Wärmestrahlung der Lichtquelle, die sich senkrecht über dem Pronotum des Tieres befindet, ist gerichtet. Die Übertragung von Wärme durch Wärmestrahlung ist abhängig von der Strahlungsdichte. Die Strahlungsdichte der gezahnten Oberfläche ist im Vergleich zur glatten Oberfläche geringer. Jedoch wird die Oberfläche, die der Wärmestrahlung ausgesetzt ist, durch die Ausbildung der Zähnchen vergrößert. Es ist anzunehmen, dass die beiden einander gegenläufigen Effekte sich aufheben, so dass die Erwärmung der rauen und glatten Hälfte des Pronotums durch Wärmestrahlung als gleich anzusehen ist.

Die emittierte Strahlungsleistung eines nicht-schwarzen Körpers, der richtungsunabhängig strahlt, ist abhängig von der Fläche (GIECK, 1989).

$$P = \varepsilon(T) \cdot \sigma \cdot A \cdot T^4$$

$\varepsilon(T)$ : gewichteter gemittelter Emissionsgrad

$\sigma$ : Stefan-Boltzmann-Konstanten

A: Fläche

T: absolute Temperatur

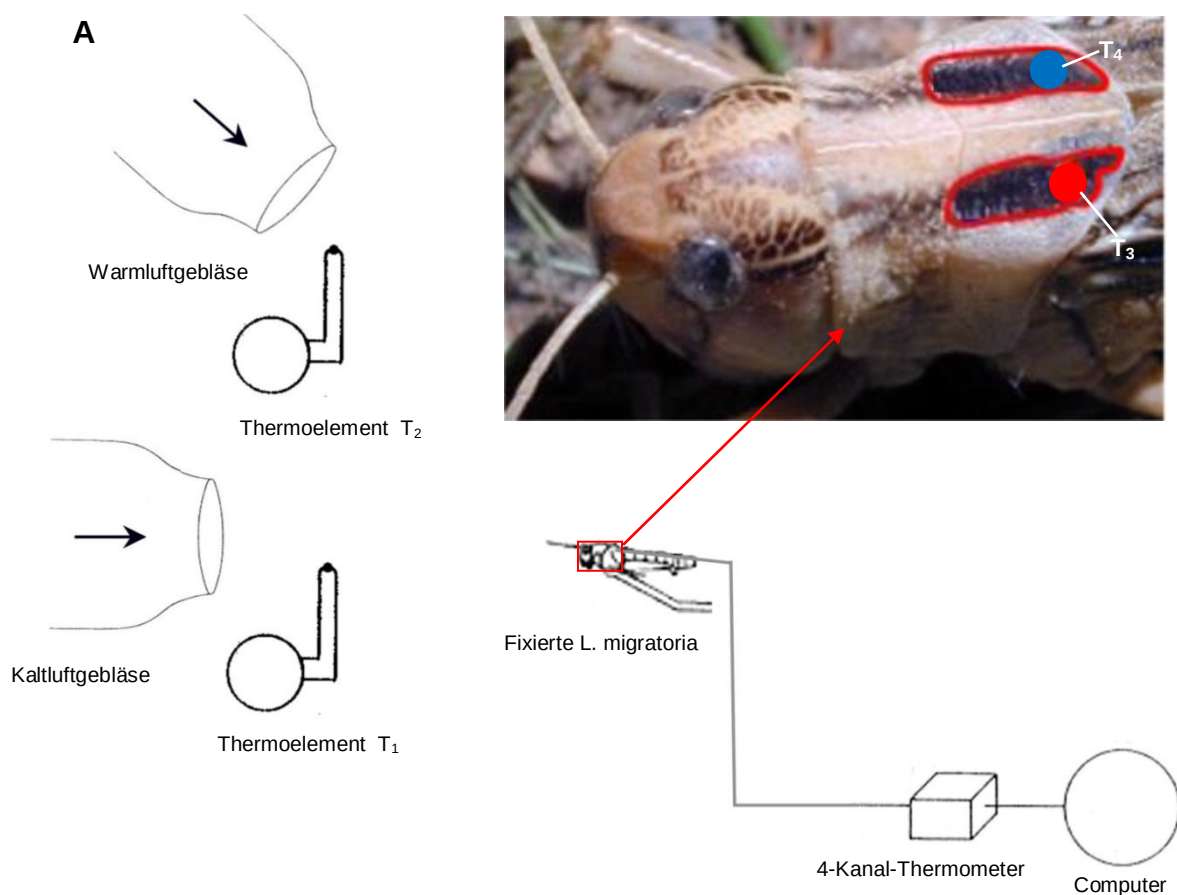
Bei steigenden Temperaturen kommt dieser Effekt stärker zum Tragen. Möchte man den Einfluss der Oberflächenstruktur auf eine turbulente Luftströmung anhand der Temperaturmessung untersuchen, so kann dies nur zu Beginn, in den ersten 30 Sekunden nach dem Einschalten der Wärmelampe, einer jeden Messung getan werden. Denn dann ist der Anteil der emittierten Strahlungsleistung noch gering.

Aus Abb. 59 ergibt sich bei intakten Hälften des Pronotums ein Temperaturanstieg auf beiden Hälften mit nahezu gleichem Verlauf. Ist auf der rechten Seite die Zahnstruktur entfernt und die linke Seite des Pronotums intakt, so steigt auf der glatten Seite die Temperatur aufgrund der geringeren Wärmeabgabe durch Konvektion stärker an.

Ist nur ein Kaltluftgebläse eingeschaltet und der Luftstrom weniger turbulent, so ist die Temperaturdifferenz zwischen der rauen und glatten Pronotumhälfte geringer als bei zwei eingeschalteten Kaltluftgebläsen. Stärker turbulente Luftströmungen begünstigen den Wärmeaustausch an der rauen Pronotumoberfläche und verstärken somit die Ausbildung einer Temperaturdifferenz zwischen glatter und rauer Pronotumoberfläche. Dieser Befund bestätigt noch einmal, wie wichtig eine hohe Turbulenz ist, um den Effekt der rauen Oberfläche hervorzurufen.

#### 4.4 Messung der Temperaturdifferenz zwischen den Pronotumhälften beim Anströmen mit zwei unterschiedlich temperierten Luftströmen

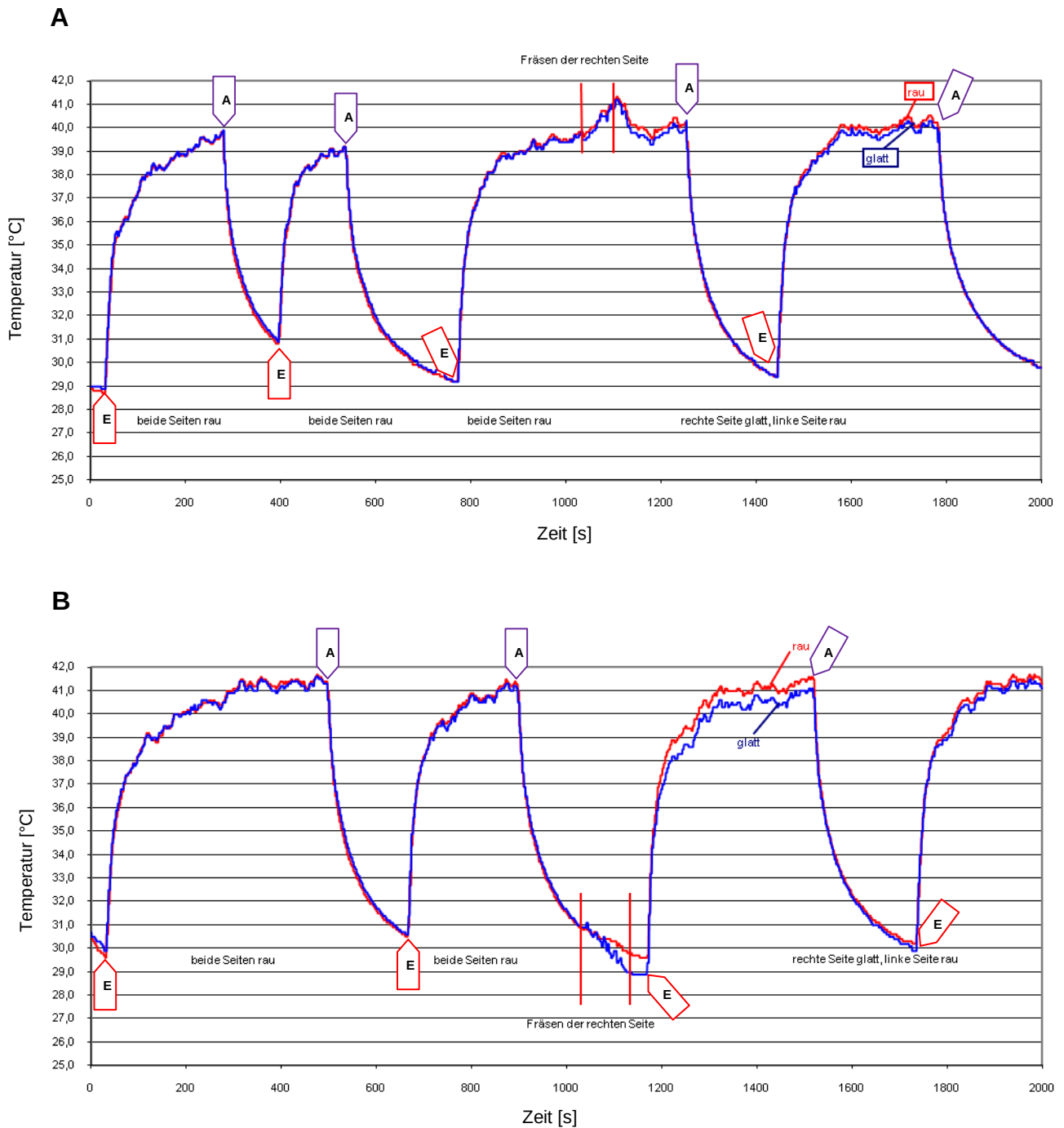
Die Benutzung von zwei Luftströmungen aus verschiedenen Richtungen ermöglicht eine Klärung der Frage, welche der beiden Ströme durch die raue Oberfläche begünstigt wird. Wird beispielsweise zu einer kalten Längsströmung eine quer verlaufende Warmströmung eingeschaltet, ist es nicht von vornherein klar, ob - relativ zu einer glatten Oberfläche - eine raue Oberfläche die kalte Längsströmung oder die warme Querströmung näher an die Oberfläche gelangen lässt.



**Abb. 60:** **A:** Skizze der Versuchsanordnung zur Anströmung des Pronotums mit zwei unterschiedlich temperierten und unterschiedlich gerichteten Luftströmen. Mit Hilfe der Thermoelemente  $T_1$  und  $T_2$  wurde zur Kontrolle der Temperaturverlauf des Kalt- und Warmluftstromes und mit den Thermoelementen  $T_3$  und  $T_4$  wurde die Temperatur unter dem Pronotum erfasst.

**B (Einschaltbild):**

Lage beider Thermoelemente im Bereich der Punkte (roter Messpunkt: linke Pronotumhälfte, blauer Messpunkt: rechte Pronotumhälfte), in den beiden rot umrandeten Flächen unter dem Pronotum von *Locusta migratoria*. Diese Flächen entsprechen dem Bereich der ausgeprägten Rauigkeit. Die farbigen Markierungen auf dem Foto wurden nachträglich aufgebracht.



**Abb. 61: A und B:** Exemplarischer Temperaturverlauf aufgenommen an zwei Versuchstieren A und B. Während das jeweilige Tier einem ständigen Kalt- und einem wechselnden Warmluftstrom ausgesetzt ist, wird die Zahnstruktur der rechten Pronotumhälfte entfernt. Der Warmluftstrom wird jeweils der ständig strömenden Kaltluft zugeschaltet (s. Pfeile).

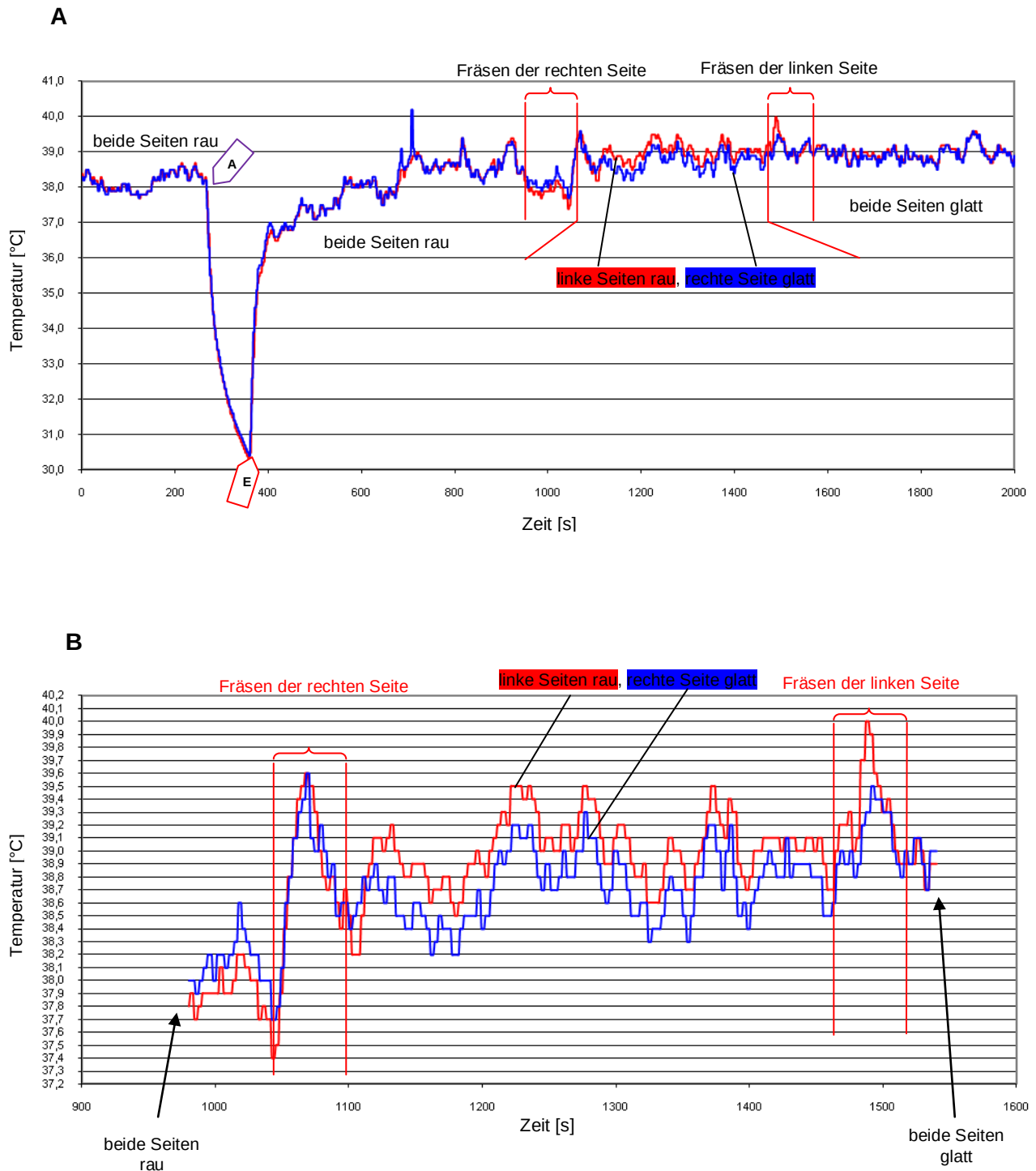
**E** : Warmluftstrom von oben ist eingeschaltet

**A** : Warmluftstrom von oben ist ausgeschaltet

Zu Klärung dieser Frage wird wieder wie in Kap. 4.3 durch einen zweiten Föhn, der schräg zur Blasrichtung des horizontalen Föhns ausgerichtet ist, eine Querströmung erzeugt. Allerdings haben in diesem Fall beide Gebläse unterschiedliche Temperaturen (Abb. 60). Der horizontale Kaltluftstrom und der schräg von oben kommende Warmluftstrom sind so ausgerichtet, dass eine Vermischung beider Luftströme ungefähr über dem Pronotum stattfindet. Die Registrierung der Temperatur erfolgt in diesem Fall nur über zwei Thermoelemente,  $T_3$  und  $T_4$ , die sich im hinteren Teil des Pronotums unter der linken und rechten Hälfte befinden. Die beiden anderen Thermoelemente dienen der Kontrolle der Temperatur des Warm- und Kaltluftstromes (Abb. 60). Die Temperaturkurve der beiden Luftströme ist der besseren Übersichtlichkeit wegen in diesem Diagramm nicht dargestellt.

Treffen gleichzeitig der horizontale Kaltluftstrom und der schräg von oben kommende Warmluftstrom über der rauen Pronotumoberfläche aufeinander, so erwärmen sich die beiden rauen Pronotumhälften gleich stark (Abb. 61). Auch während der Abkühlungsphase, in der nur das Kaltluftgebläse eingeschaltet ist, ist zwischen linker und rechter Seite des Pronotums kein Temperaturunterschied zu beobachten. Ist aber während der laufenden Messung die rechte Seite des Pronotums geglättet, so erwärmt sich, wie man in der Abb. 61 und der Abb. 62 erkennen kann, die linke noch raue Seite des Pronotums stärker, als die glatte rechte Seite. Schaltet man den schräg von oben kommenden Warmluftstrom ab und trifft nun nur noch ein Kaltluftstrom frontal auf das Versuchstier, so kühlt sich bei dieser nun weniger starken turbulenten Luftströmung die raue Seite und die glatte Seite des Pronotums gleich schnell ab.

Zur weiteren Sicherung, dass sich der von oben kommende Warmluftstrom in Konkurrenz mit dem kalten Längsstrom dann besser durchsetzt, wenn die Oberfläche rau ist, werden unter den oben beschriebenen Bedingungen weitere Temperaturmessungen an zwanzig Wanderheuschrecken durchgeführt. Zunächst wird mittels zweier Temperatursonden, die sich unter der intakten rechten und linken Hälfte des hinteren Teils des Pronotums befinden, die Temperaturkurve aufgenommen. Während der laufenden Temperaturmessung fräst man zunächst die rechte Seite des Pronotums glatt. Danach wird die bisher noch intakte linke Seite des Pronotums ebenfalls glatt gefräst. Mit weiteren zehn Versuchstieren wird ebenso verfahren. Jedoch wird nun zuerst die linke und danach die rechte Pronotumhälfte glatt gefräst.



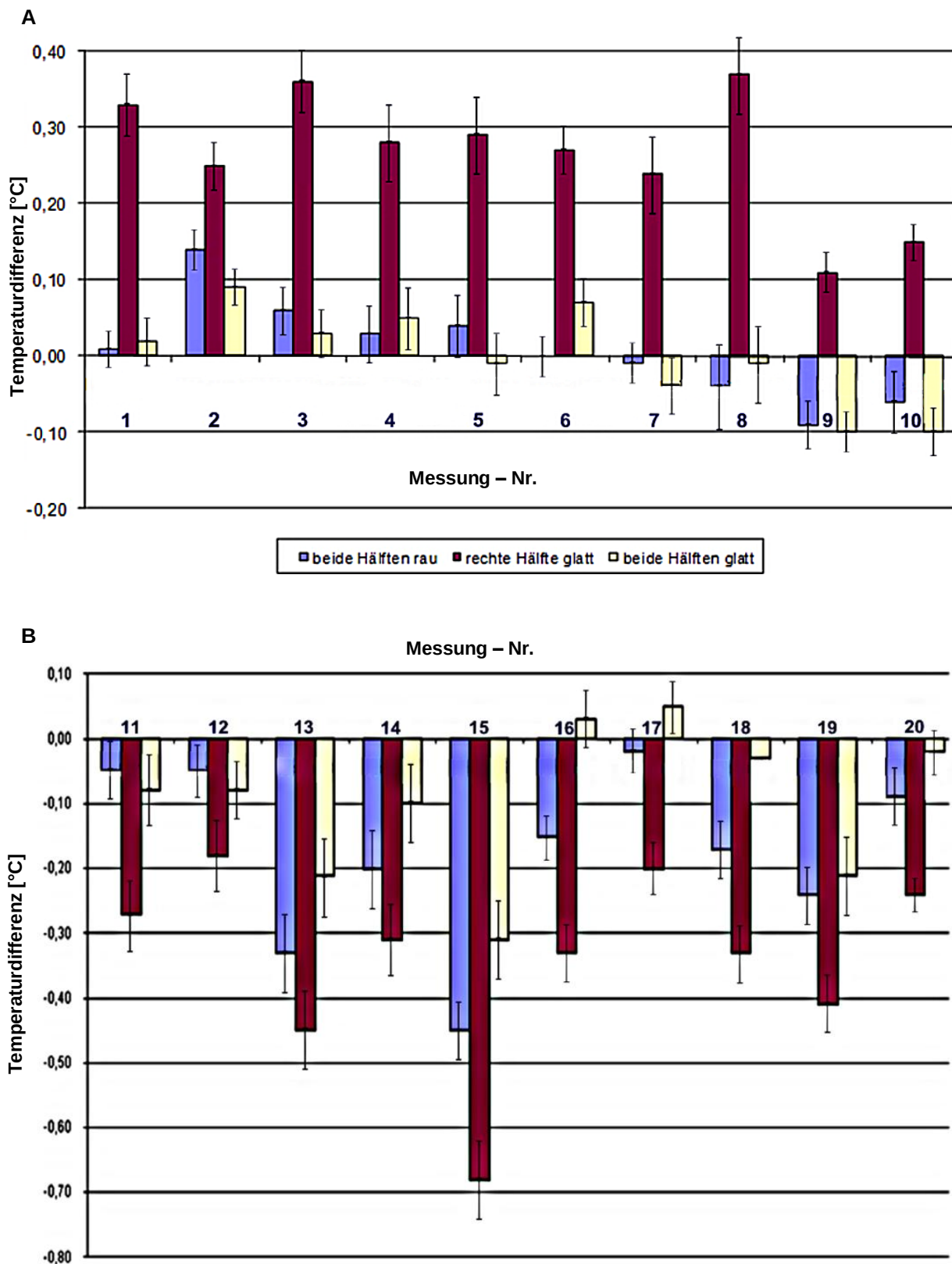
**Abb. 62: A:** Temperaturverlauf, der durch jeweils ein Thermoelement unter der linken und rechten Pronotumhälfte registriert wurde, wobei während der Messung zunächst die rechte und dann die linke Pronotumhälfte glatt gefräst wurde. Der Warmluftstrom wurde kurz ausgeschaltet, während der Kaltluftstrom das Versuchstier ununterbrochen anströmte (s. Pfeile).

**E** : Warmluftstrom ist eingeschaltet

**A** : Warmluftstrom ist ausgeschaltet

**B:** Vergrößerter Ausschnitt aus Abb. A, der die Temperaturunterschiede zwischen glatter und rauer Pronotumhälfte darstellt. Die beiden roten Linien begrenzen den Bereich, in dem die beiden Pronotumsflächen unterschiedlich beschaffen sind.





**Abb. 63:** Darstellung der Temperaturdifferenzen ( $\Delta T = T_{ii} - T_{re}$ ) aus den Temperaturmessungen am Pronotum bei insgesamt zwanzig Versuchstieren in Form eines Säulendiagramme. Jedes Paket aus drei Säulen (blau, rot, gelb) zeigt den Mittelwert aus fünf Einzelmessungen über einen Zeitraum von ca. 400 Sekunden. Bei jeder Säule ist die Standardabweichung angegeben. Die unterschiedlichen Farben repräsentieren unterschiedliche Oberflächenbeschaffenheiten.

**A:** Rechte Pronotumhälfte wurde zuerst glatt gefräst

**B:** Linke Pronotumhälfte wurde zuerst glatt gefräst

Die Temperaturdifferenz wird bei jeder der zwanzig Messungen zwischen dem Temperaturwert unter der linken Pronotumhälfte und dem Temperaturwert der unter rechten Pronotumhälfte gebildet. Dies hat zur Folge, dass, wie in Abb. 63 zu erkennen ist, auch Differenzen mit negativem Vorzeichen ermittelt werden. Die Abb. 63 bestätigt jedoch die gleiche Tendenz, die sich bereits in Kapitel 4.2 abzeichnete, dass nämlich bei unterschiedlicher Beschaffenheit der Pronotumhälfte im Gegensatz zu einer homogen beschaffenen Oberfläche eine größere Temperaturdifferenz auftritt, da sich die intakte, raue Oberfläche schneller aufwärmt. In allen Fällen ergibt sich unter den beschriebenen Versuchsbedingungen ein Betrag für die Temperaturdifferenz zwischen der rauhen und der glatten Pronotumoberfläche von ca. 0,1 °C bis ca. 0,4°C. Sind beide Hälften der Oberfläche jedoch gleich beschaffen, so fällt die Temperaturdifferenz wesentlich geringer aus.

Eine scheinbar größere Temperaturdifferenz tritt bei dem in Kap. 4.3 beschriebenem Versuch auf. Jedoch ist hier zu beachten, dass – wie bereits in Kap. 4.3 erwähnt - die emittierte Strahlungsleistung mit steigender Temperatur und damit fortschreitender Versuchsdauer zunimmt und die Temperaturdifferenz zwischen rauher und glatter Pronotumoberfläche auch durch die emittierende Fläche, die bei der rauhen Pronotumoberfläche größer ist als bei der glatten Pronotumoberfläche, beeinflusst wird. Betrachtet man aus den o.g. Gründen die Temperaturdifferenz in Abb. 59 in den ersten 30 Sekunden ab dem Zeitpunkt des Einschaltens der Wärmelampe, so fällt die Temperaturdifferenz zwischen den Pronotumhälften mit unterschiedlicher Oberflächenbeschaffenheit deutlich geringer aus als zu einem späteren Zeitpunkt der Messung und bewegt sich in einer Größenordnung wie sie für die Temperaturdifferenz in Kap. 4.2 und Kap. 4.4 ermittelt wurden. Bei dem in Kap. 4.3 durchgeführten Versuch handelt es sich bei der Querturbulenz im Gegensatz zu dem hier durchgeführten Versuch um einen Kaltluftstrom, der durch einen kalten Längsstrom eine zusätzliche Turbulenz erfährt, so dass sich folglich aufgrund der Rauigkeit die intakte Pronotumhälfte rascher abkühlt als die glatte Pronotumhälfte.

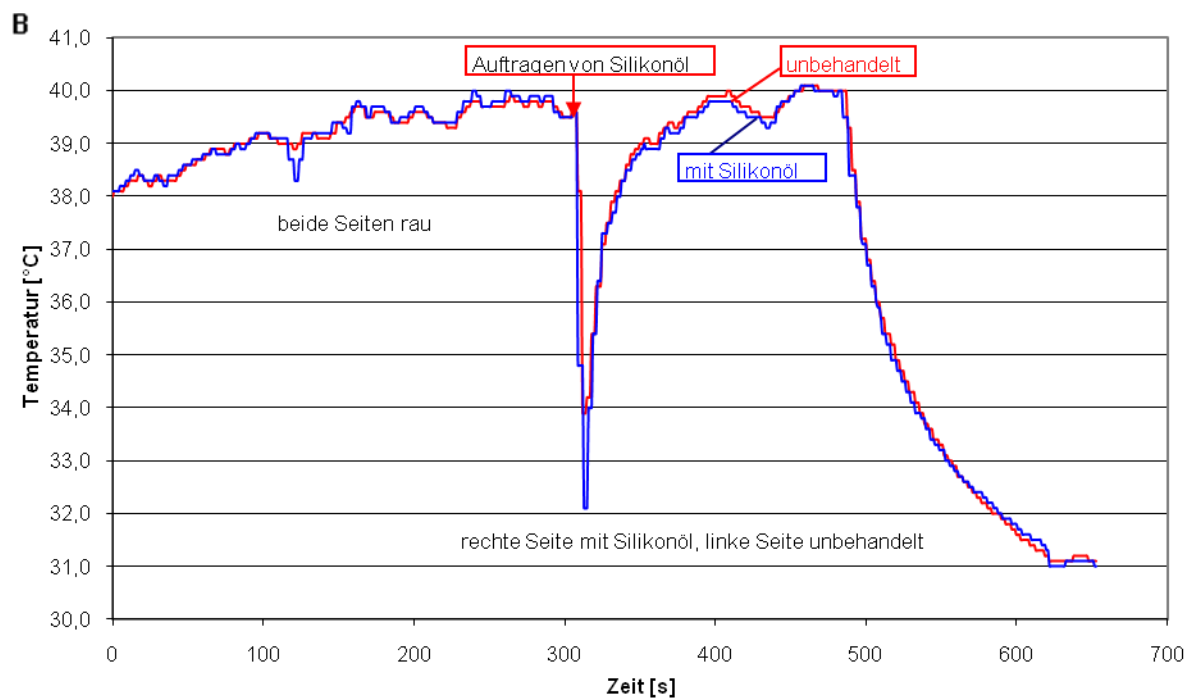
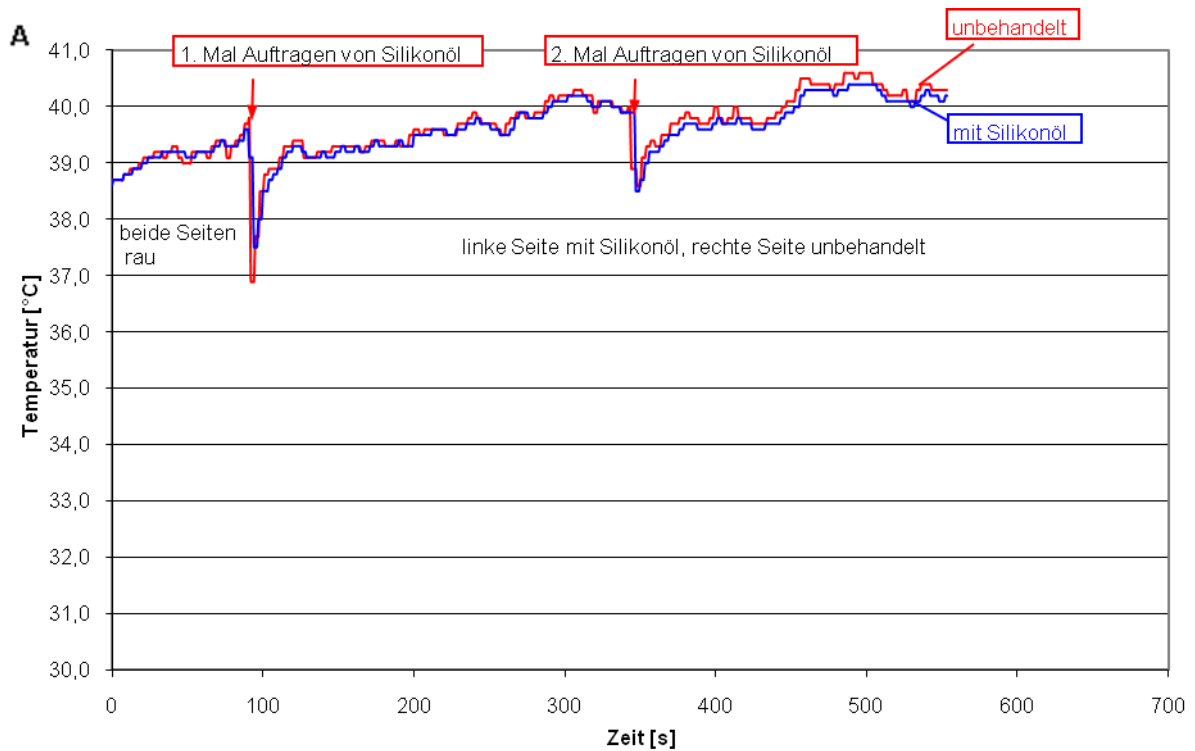
In Erweiterung der bisherigen Ergebnisse zeigen diese Versuche, dass die Rauigkeit insbesondere Querturbulenzen bevorzugt an die Oberfläche gelangen lässt.

Übereinstimmende Ergebnisse erhält man auch, wenn zur Glättung einer Hälfte des Pronotums auf diese mit einem feinen Pinsel Silikonöl aufgetragen wird (Abb. 64). Das Silikonöl hat die Eigenschaft, die hydrophobe Oberfläche im Bereich der Zahnstruktur

zu benetzen (Abb. 6, Kap. 2.4.2). Somit geht ohne eine massive Manipulation der Pronotumoberfläche, wie dies beim Glattfräsen der Fall ist, ihre Rauigkeit verloren. Jedoch nimmt in einem gewissen Maß die Schichtdicke des Pronotums zu.

Die Temperaturmessung am Pronotum (Abb. 64) zeigt ebenfalls, dass die Wärmeaufnahme an der unbehandelten, rauen Oberfläche des Pronotums gegenüber der mit Silikonöl behandelten Oberfläche begünstigt wird. Jedoch fallen die Temperaturdifferenzen, die  $0,1^{\circ}\text{C}$  betragen, geringer aus als die Temperaturdifferenzen, die zwischen der rauen und glatten Pronotumhälfte ermittelt wurden.

In diesem Fall der Glättung der Pronotumoberfläche durch das Auftragen von Silikonöl muss eingeräumt werden, dass neben der Glättung auch eine Dickenzunahme hervorgerufen wird. Die etwas verlangsamte Wärmeaufnahme der mit Silikonöl versehenen Pronotumoberfläche kann nicht zwingend auf die Veränderung der Oberflächengeometrie zurückgeführt werden. In seiner Tendenz entspricht das Ergebnis aber dem Ergebnis der vorangegangenen Untersuchung (vgl. Abb. 62).

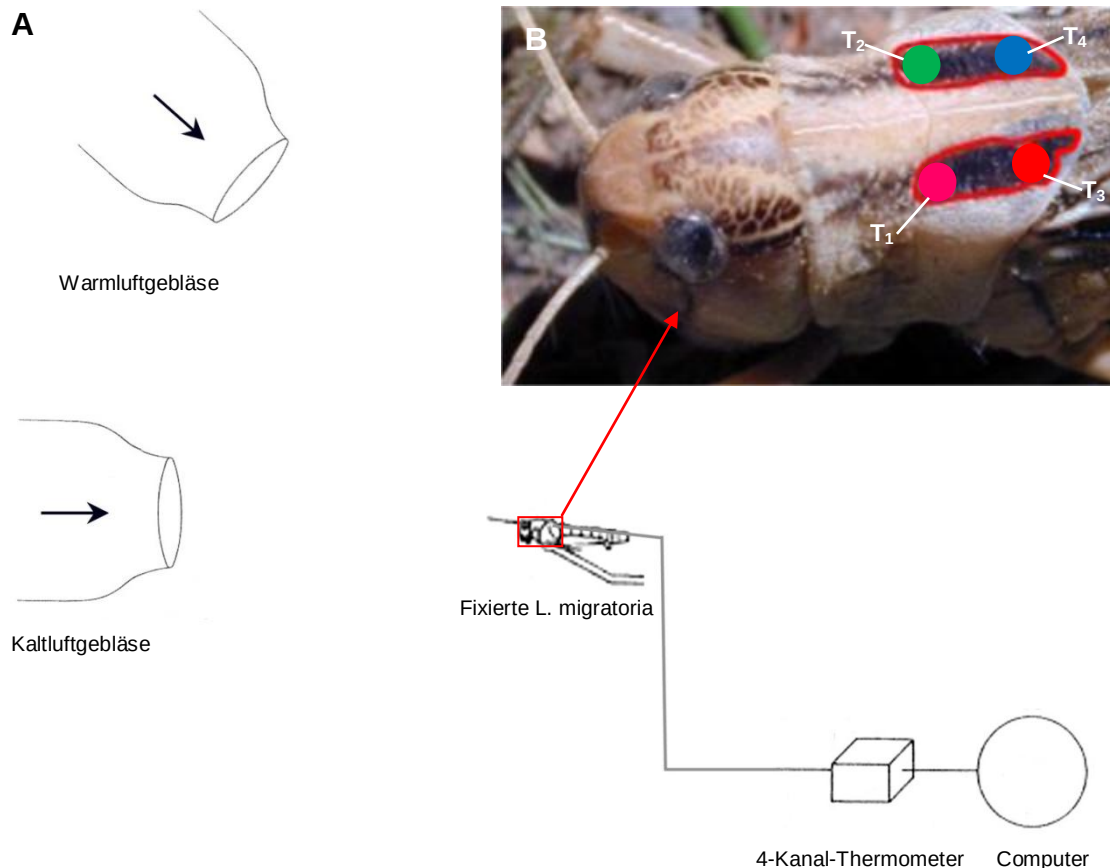


**Abb. 64:** Temperaturverlaufskurven (A und B), die jeweils an einem anderen Versuchstier erfasst werden. Die beiden Versuchstiere haben durch das selektive Auftragen von Silikonöl auf eine Pronotumhälfte eine unterschiedliche Oberflächenbeschaffenheit. Vom Zeitpunkt Null bis ca. 500 Sekunden wurde das Versuchstier von einem Warm- und Kaltluftstrom angeströmt. Danach wurde nur der Warmluftstrom ausgeschaltet.

#### **4.5 Temperaturmessung unter dem Pronotum bei gleichzeitiger Modifikation beider Pronotumhälften**

Zur weiteren Absicherung der bisherigen Ergebnisse wird nun eine Temperaturmessung unter dem Pronotum durchgeführt, wobei beide Pronotumhälften stets gleich beschaffen sind. Die Beschaffenheit beider Pronotumhälften wird im Laufe der Versuchsreihe gleichartig modifiziert.

So wird bei ein und demselben Tier die Temperatur unter folgenden Bedingungen erfasst: Beide Pronotumhälften sind intakt, beide Pronotumhälften sind mit Silikonöl versehen, beide Pronotumhälften sind glatt gefräst. Dieser Umstand, dass beide Pronotumhälften gleich beschaffen sind, stellt eine Abwandlung der Versuchsdurchführung zu Kapitel 4.4 mit zwei unterschiedlich temperierten Gebläsen dar und soll dazu dienen, noch deutlicher die Temperaturdifferenzen bei unterschiedlicher Oberflächenstruktur herauszustellen. Denn es ist zu erwarten, dass ein Temperaturgradient, der sich zwangsläufig bei unterschiedlicher Oberflächenbeschaffenheit zwischen den beiden Pronotumhälften einstellt und einen unerwünschten Wärmeaustausch zwischen den beiden Pronotumhälften zur Folge hat, bei gleicher Oberflächenbeschaffenheit nicht so stark ausgeprägt ist. Somit sollte verstärkt ein Wärmetransport über die Oberfläche der Pronotumhälften erfolgen. Dies hätte zur Folge, dass bei unterschiedlicher Beschaffenheit des Pronotums größere Temperaturdifferenzen ermittelt werden könnten. Bei diesem Versuch sind jeweils zwei Thermoelemente unter der linken und jeweils zwei Thermoelemente unter der rechten Hälfte des Pronotums positioniert. Mit Hilfe der Thermoelemente  $T_1$  und  $T_2$  wird die Temperatur im vorderen Bereich des Pronotums und mit den Thermoelementen  $T_3$  und  $T_4$  werden die Temperatur im hinteren Bereich des Pronotums erfasst (Abb. 65).



**Abb. 65:** A: Skizze der Versuchsanordnung zur Temperaturmessung unter dem Pronotum bei gleichzeitiger Veränderung beider Pronotumhälften.

B (Einschaltbild):

Lage der beiden Thermoelemente im Bereich der Punkte, in den beiden rot umrandeten Flächen unter dem Pronotum von *Locusta migratoria*. Diese Flächen entsprechen dem Bereich der ausgeprägten Rauigkeit. Die farbigen Markierungen auf dem Foto wurden nachträglich aufgebracht.

Das Versuchstier wird von einem horizontalen Kaltluftstrom ( $v_w$ : 2,3 m/s – 3,0 m/s) und einem Warmluftstrom ( $v_k$ : 2,5 m/s – 3,1 m/s) unter einem Winkel von 60° angeblasen.

Das Diagramm stellt den Temperaturverlauf für das Aufwärmen des Pronotums unter dem Einwirken eines horizontalen, frontal auf das Versuchstier auftreffenden Kaltluftstroms und eines schräg von oben auftreffenden Warmluftstroms, sowie für die Abkühlphase unter dem Einwirken des horizontalen Kaltluftstroms dar. Vergleichend gegenübergestellt werden bei diesen drei Messungen, die an fünf Tieren unter den oben genannten Bedingungen durchgeführt werden, die Mittelwerte der Temperaturwerte nach dem Erreichen eines Gleichgewichtszustandes. Die Temperaturkurve (Abb. 66) stellt beispielhaft den Temperaturverlauf einer Messreihe dar. Registriert werden die Temperaturwerte durch die im vorderen Bereich des Pronotums positionierten Temperatursonden bei gleicher Beschaffenheit beider Pronotumhälften. Es ist zu erkennen,

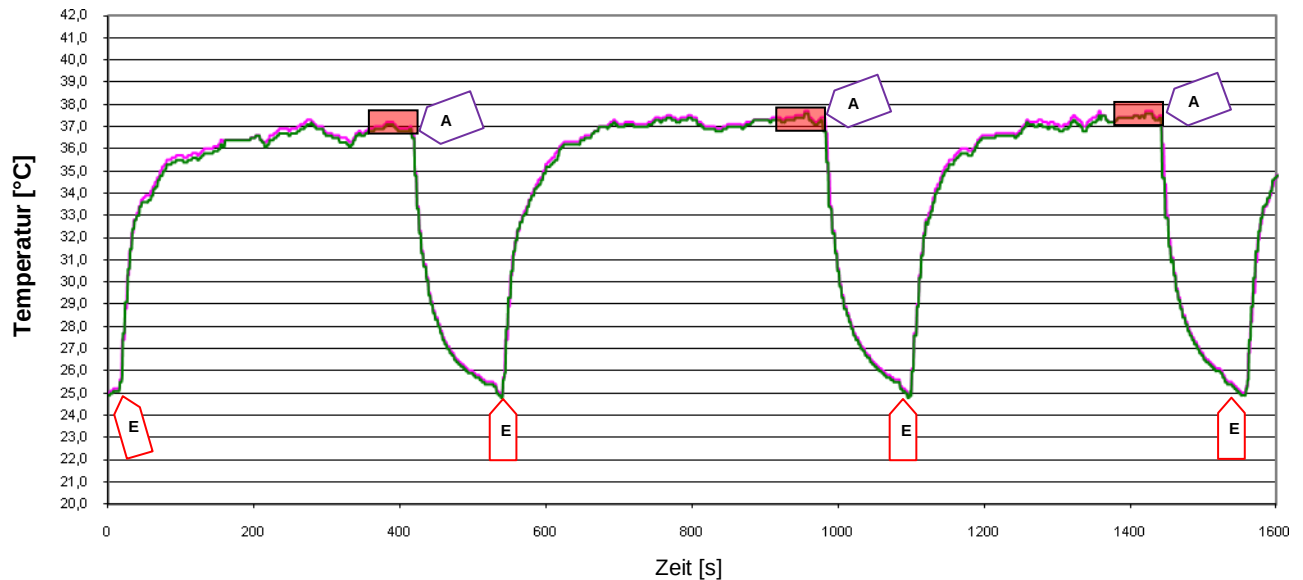


dass nach dem Einschalten des Warm- und Kaltluftstroms sich allmählich nach 200 s bis 300 s ein Gleichgewichtszustand einstellt (Abb. 66). Nach dem Erreichen des Gleichgewichtszustand schaltet man den Warmluftstrom nach ungefähr 300 s aus. Durch den kalten Luftstrom wird das Pronotum wieder abgekühlt. Der Zeitpunkt des Abschaltens des Warmluftgebläse ist deutlich an dem raschen Abfall der Temperaturkurve in der Abb. 66 zu erkennen. Von dieser Marke „zurückgerechnet“, werden fünfzig Messwerte, die jeweils durch die vier Thermoelemente getrennt registriert wurden, zu Durchschnittswerten gemittelt.

**E** : Warmluftstrom ist eingeschaltet

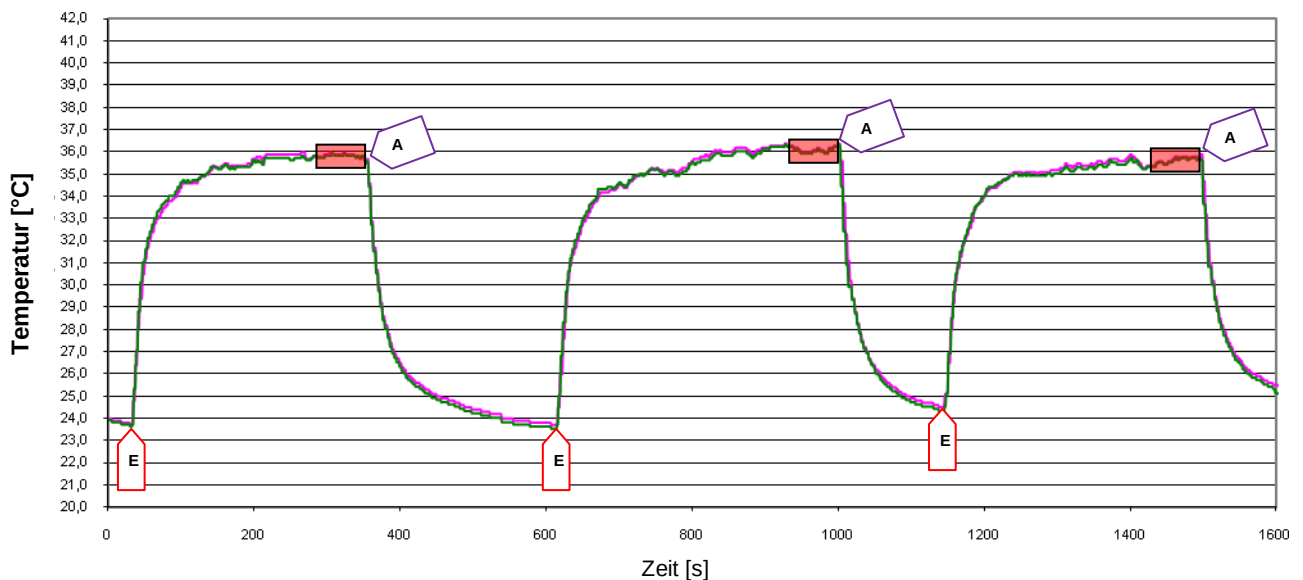
**A** : Warmluftstrom ist ausgeschaltet

**A:** Temperaturkurve aufgenommen unter den intakten Pronotumhälften



Temperaturverlauf: linke, vordere Pronotumshälfte, rechte, vordere Pronotumshälfte

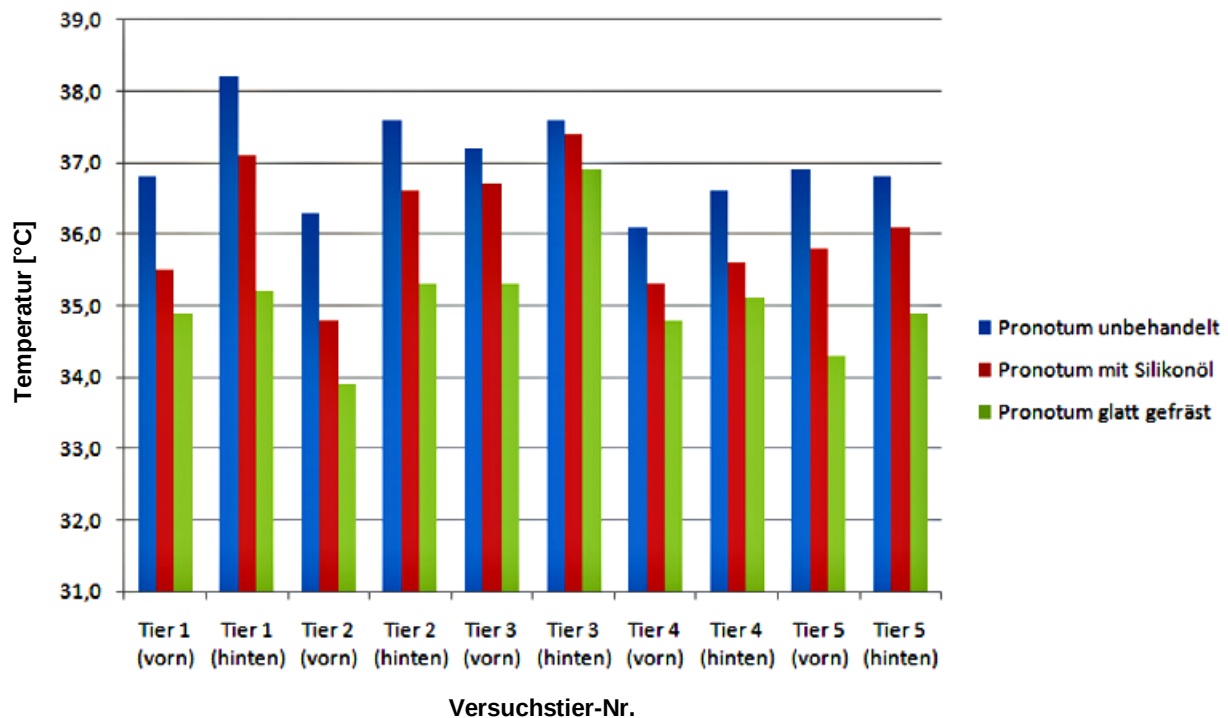
**B:** Temperaturkurve aufgenommen unter den glatt gefrästen Pronotumhälften



Temperaturverlauf: linke, vordere Pronotumshälfte, rechte, vordere Pronotumshälfte

**Abb. 66:** Temperaturkurven aufgenommen durch die unter dem vorderen Teil des Pronotum positionierten Sensoren. Der Warmluftstrom wurde kurz ausgeschaltet, während der Kaltluftstrom das Versuchstier ununterbrochen anströmte (s. Pfeile). Die rot unterlegte Fläche in dem Temperaturverlauf der jeweiligen Kurve kennzeichnet einen Bereich von 50 Sekunden, aus dem jeweils die fünfzig Messwerte, zu einem Durchschnittswert verrechnet wurden. Beim Vergleich der Temperaturkurven A und B ist deutlich zu erkennen, dass die Wärmeaufnahme am glatt gefrästen Pronotum im Vergleich zum intakten Pronotum des gleichen Tiers geringer ausfällt.

Ein Vergleich der Mittelwerte, der Temperaturwerte aus Abb. 67 und Tab. 6, zeigt, dass beim Vorhandensein einer intakten Zahnstruktur höhere Endtemperaturen aufgrund eines besseren Wärmeaustauschs erreicht werden. Dieses Ergebnis geht einher mit den in Abschnitt 4.4 gemachten Beobachtungen. So trat eine Temperaturdifferenz zwischen unterschiedlich beschaffenen Pronotumhälften auf, wobei an der intakten Pronotumhälfte ein rascherer Wärmeaustausch erfolgt.



**Abb. 67:** In dem Säulendiagramm sind von fünf Versuchstieren die Durchschnittstemperaturen, die bei unterschiedlicher Beschaffenheit der Pronotumoberfläche ermittelt wurden anschaulich dargestellt. Die Versuchstiere wurden **frontal von einem Kaltluftgebläse** und **schräg von oben von einem Warmluftgebläse** angeströmt.

**Tabelle 6:** Die Tabelle beinhaltet ebenfalls die in Abb. 67 dargestellten Durchschnittswerte der Temperatur unter den beschriebenen Bedingungen, sowie die entsprechenden Standardabweichungen, die in dem obigen Säulendiagramm aufgrund der Skalierung der Hochachse nicht aussagekräftig dargestellt werden konnten. (P.: Pronotum).

|                       | P. unbehandelt | Standardabweichung | P. mit Silikonöl | Standardabweichung | P. glatt gefräst | Standardabweichung |
|-----------------------|----------------|--------------------|------------------|--------------------|------------------|--------------------|
| Tier 1 (Temp. vorn)   | 36,80 °C       | s = 0,09           | 35,60 °C         | s = 0,06           | 34,90 °C         | s = 0,11           |
| Tier 1 (Temp. hinten) | 38,20 °C       | s = 0,07           | 37,10 °C         | s = 0,08           | 35,30 °C         | s = 0,09           |
| Tier 2 (Temp. vorn)   | 36,30 °C       | s = 0,05           | 34,80 °C         | s = 0,10           | 33,90 °C         | s = 0,08           |
| Tier 2 (Temp. hinten) | 37,60 °C       | s = 0,12           | 36,60 °C         | s = 0,06           | 35,30 °C         | s = 0,14           |
| Tier 3 (Temp. vorn)   | 37,20 °C       | s = 0,10           | 36,90 °C         | s = 0,23           | 35,30 °C         | s = 0,07           |
| Tier 3 (Temp. hinten) | 37,60 °C       | s = 0,14           | 37,40 °C         | s = 0,05           | 36,90 °C         | s = 0,06           |
| Tier 4 (Temp. vorn)   | 36,10 °C       | s = 0,11           | 35,30 °C         | s = 0,12           | 34,60 °C         | s = 0,04           |
| Tier 4 (Temp. hinten) | 36,60 °C       | s = 0,08           | 35,60 °C         | s = 0,06           | 35,10 °C         | s = 0,11           |
| Tier 5 (Temp. vorn)   | 36,90 °C       | s = 0,11           | 35,80 °C         | s = 0,13           | 34,30 °C         | s = 0,09           |
| Tier 5 (Temp. hinten) | 36,80 °C       | s = 0,06           | 36,10 °C         | s = 0,07           | 34,90 °C         | s = 0,14           |

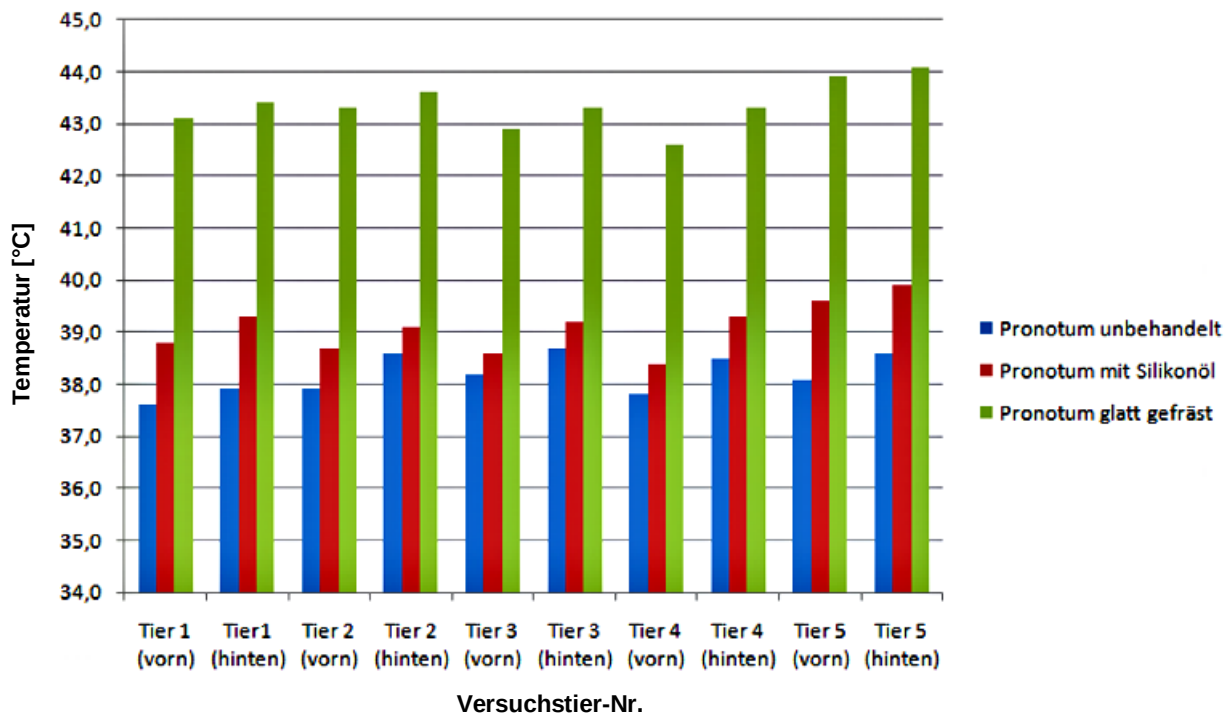
In weiteren Untersuchungen soll nun überprüft werden, ob die Konfiguration von Warm- und Kaltluftstrom einen Einfluss auf die Ausbildung der Grenzschicht eines turbulenten Luftstromes im Bereich der rauen Oberfläche des Pronotums hat.

Dazu wird nun die Versuchsanordnung (Abb. 65) leicht abgewandelt. Warm- und Kaltluftgebläse tauschen ihre Position. Es trifft nun ein horizontaler Warmluftstrom mit einem Kaltluftstrom in einem Winkel von 60° über dem Pronotum zusammen. Die Windgeschwindigkeit des Warmluftstroms beträgt 2,3 m/s – 3,0 m/s und die des Kaltluftstroms auf 2,5 m/s– 3,1 m/s.

Bei fünf Versuchstieren wird zuerst die Temperaturkurve unter der unbehandelten Pronotumoberfläche registriert. Nach dieser Messung wird an dem gleichen Tier auf beiden Seiten des Pronotums Silikonöl aufgetragen und wieder gemessen. Nach dieser Messung wird die Zahnstruktur auf beiden Seiten des Pronotums weggefräst und die Temperaturkurve erneut erfasst. Die Ergebnisse sind in Abb. 68 und Tab. 7 zusammengefasst.

Bei dieser veränderten Konfiguration der Gebläse wärmt sich die intakte Oberfläche des Pronotums weniger stark auf als die glatte Pronotumoberfläche, da es von dem nun kalten Luftstrom von oben effektiver gekühlt wird als eine glatte Oberfläche. Es zeigt sich wieder, dass der schräg von oben kommende Luftstrom sich mit seiner Temperatur an der rauen Zahnstruktur besser durchsetzt, als an der glatten. So bewirkt die Zahnstruktur ein besseres Vermischen der beiden aufeinandertreffenden

Luftströme, wobei die Querströmung dominiert. Die raue Oberflächenstruktur des Pronotums begünstigt somit das Durchdringen der turbulenten Querströmung an die Oberfläche des Pronotums.



**Abb. 68:** In dem Säulendiagramm sind von fünf Versuchstieren die Durchschnittstemperaturen, die bei unterschiedlicher Beschaffenheit der Pronotumoberfläche ermittelt wurden anschaulich dargestellt. Die Versuchstiere wurden **frontal von einem Warmluftgebläse** und **schräg von oben von einem Kaltluftgebläse** angeströmt.

**Tabelle 7:** Die Tabelle beinhaltet ebenfalls die in Abb. 68 dargestellten Durchschnittswerte der Temperatur unter den beschriebenen Bedingungen, sowie die entsprechenden Standardabweichungen, die in dem obigen Säulendiagramm aufgrund der Skalierung der Hochachse nicht aussagekräftig dargestellt werden konnten. (P.: Pronotum).

|                       | P. unbehandelt | Standardabweichung | P. mit Silikonöl | Standardabweichung | P. glatt gefräst | Standardabweichung |
|-----------------------|----------------|--------------------|------------------|--------------------|------------------|--------------------|
| Tier 1 (Temp. vorn)   | 37,60 °C       | s = 0,11           | 38,80 °C         | s = 0,09           | 43,10 °C         | s = 0,05           |
| Tier1 (Temp. hinten)  | 37,90 °C       | s = 0,09           | 39,30 °C         | s = 0,07           | 43,40 °C         | s = 0,08           |
| Tier 2 (Temp. vorn)   | 37,90 °C       | s = 0,09           | 38,70 °C         | s = 0,06           | 43,30 °C         | s = 0,10           |
| Tier 2 (Temp. hinten) | 38,60 °C       | s = 0,13           | 39,10 °C         | s = 0,12           | 43,60 °C         | s = 0,06           |
| Tier 3 (Temp. vorn)   | 38,20 °C       | s = 0,07           | 38,60 °C         | s = 0,10           | 42,90 °C         | s = 0,11           |
| Tier 3 (Temp. hinten) | 38,70 °C       | s = 0,06           | 39,20 °C         | s = 0,12           | 43,30 °C         | s = 0,05           |
| Tier 4 (Temp. vorn)   | 37,80 °C       | s = 0,07           | 38,40 °C         | s = 0,11           | 42,60 °C         | s = 0,12           |
| Tier 4 (Temp. hinten) | 38,50 °C       | s = 0,11           | 39,30 °C         | s = 0,08           | 43,30 °C         | s = 0,08           |
| Tier 5 (Temp. vorn)   | 38,10 °C       | s = 0,09           | 39,60 °C         | s = 0,09           | 43,90 °C         | s = 0,13           |
| Tier 5 (Temp. hinten) | 38,60 °C       | s = 0,10           | 39,90 °C         | s = 0,06           | 44,10 °C         | s = 0,07           |

Vergleicht man Abb. 67 und Abb. 68, so bleibt festzustellen, dass in beiden Fällen die raue Oberflächenstruktur das Durchdringen der schräg von oben auf das Tier treffende Querströmung an die Oberfläche des Pronotums begünstigt. Handelt es sich bei dieser Querströmung um einen Warmluftstrom wärmt sich die raue Pronotumoberfläche stärker als die glatte Pronotumoberfläche auf. Entspricht die schräg von oben auf das Tier gerichtete Querströmung einem kalten, turbulenten Luftstrom, so kühlt sich die raue Pronotumoberfläche stärker ab als die glatte Pronotumoberfläche. Ein solcher Effekt, dass ein über dem Pronotum erzeugte turbulente Querströmung eine Abkühlung des Pronotums bewirkt, konnte auch in Kap. 4.1 beobachtet werden und ist ursächlich, wie auch der zuvor beschriebene Effekt, auf die begünstigende Wirkung der rauen Oberfläche des Pronotums hinsichtlich des Durchdringen einer turbulenten, von oben kommenden Querströmung an die Pronotumoberfläche zurückzuführen.

## **5 Einflussnahme der Oberflächenstruktur der Windhaarfelder auf die Luftströmung**

Die Temperaturmessungen sind eine Möglichkeit indirekt die Strömungsbedingungen am Pronotum von *Locusta migratoria* in Abhängigkeit von der Oberflächenstruktur zu untersuchen. Legt man die zuvor erhaltenen Ergebnisse zugrunde, so begünstigt die Zahnstruktur des Pronotums offenbar das Vermischen von zwei unterschiedlich gerichteten Luftströmen, wie sie beim Flug des Tieres durch den Fahrtwind und den eigenen Flügelschlag in ähnlicher Weise erzeugt werden.

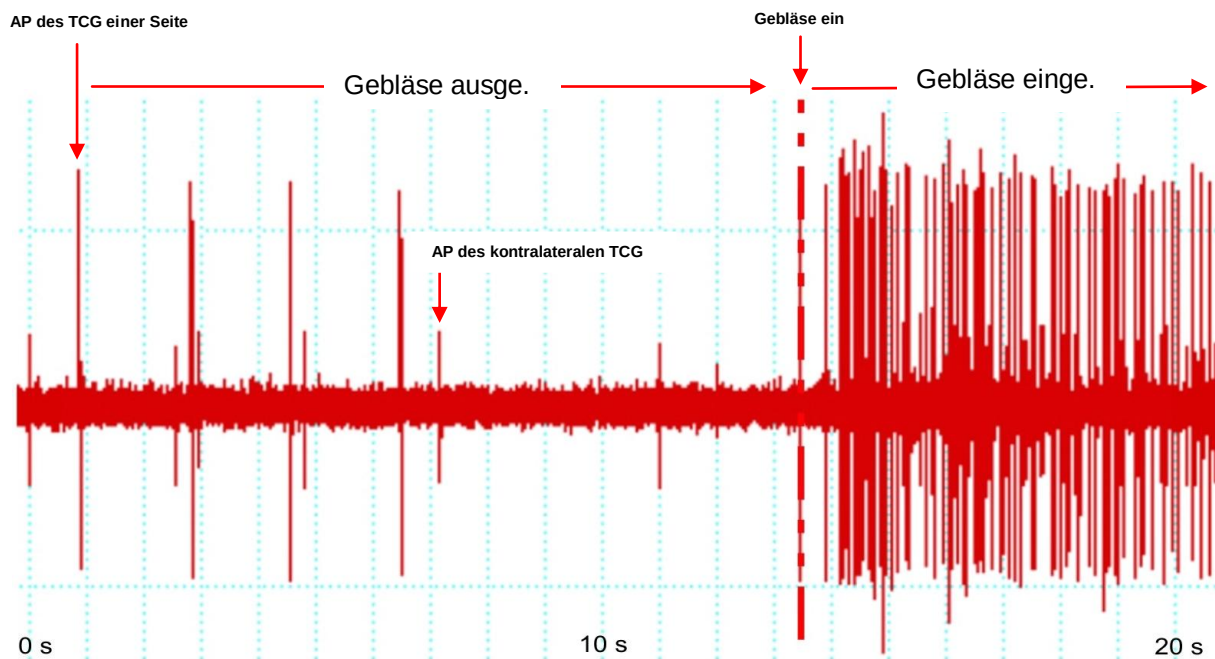
Es stellt sich nun die Frage, ob diese aerodynamische Wirkung der Zahnstruktur auch im Bereich der Haarfelder des Vertex auftritt.

Das Temperaturmessverfahren scheidet zwar im Kopfbereich aus Platzgründen aus, dafür kann aber über die Registrierung der Aktivität des TCG der Einfluss der Strömung auf die Windhaare in Kombination mit der Oberflächenstruktur sehr aussagekräftig erfasst werden. Die Oberfläche kann hier allerdings nicht glatt gefräst werden, da die Windhaare ebenfalls entfernt würden. Stattdessen kann man aber über das Auftragen von Silikonöl die Oberfläche glätten, wie dies auch bereits in Kapitel 4.4 durchgeführt wurde.

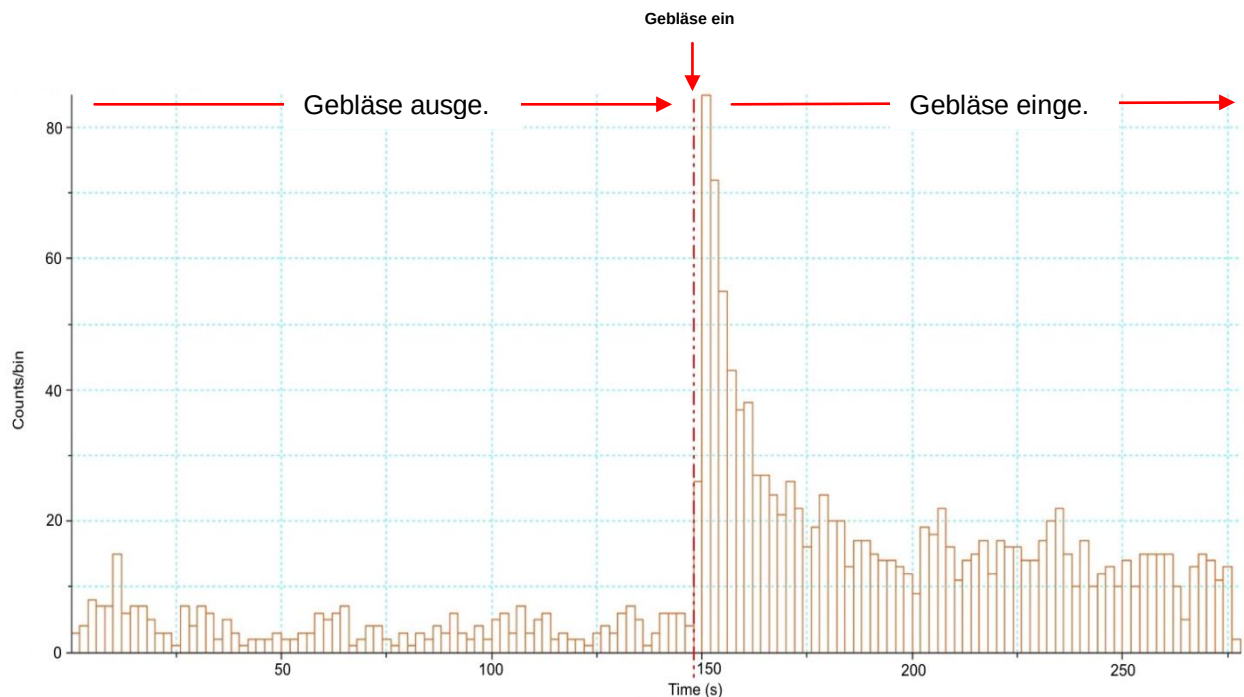


## 5.1 Registrieren von Aktionspotentialen beim Anströmen mit einem turbulenten Kaltluftstrom

Untersuchungen von BACON und MÖHL (1983) haben gezeigt, dass bei der Reizung der Windhaare durch eine turbulente Luftströmung eine heftige Reaktion des TCG erfolgt. Die Abb. 69 und 70 bestätigen diesen Befund.



**Abb. 69:** TCG-Aktivität in Abhängigkeit von der Luftströmung:  
Ausschnitt aus der Registrierung der TCG-Aktivität, die an der Tritocerebral-Commissure von *Locusta migratoria* bei aus- und eingeschaltetem Gebläse abgeleitet wird. Die Häufigkeit der AP's nimmt beim Einschalten des Gebläses deutlich zu. Die AP's mit der geringeren Amplitude gehören wahrscheinlich zu dem Nachbar-TCG dieses paarigen Interneurons. Sie können durch einen Amplitudendiskriminator voneinander getrennt werden.



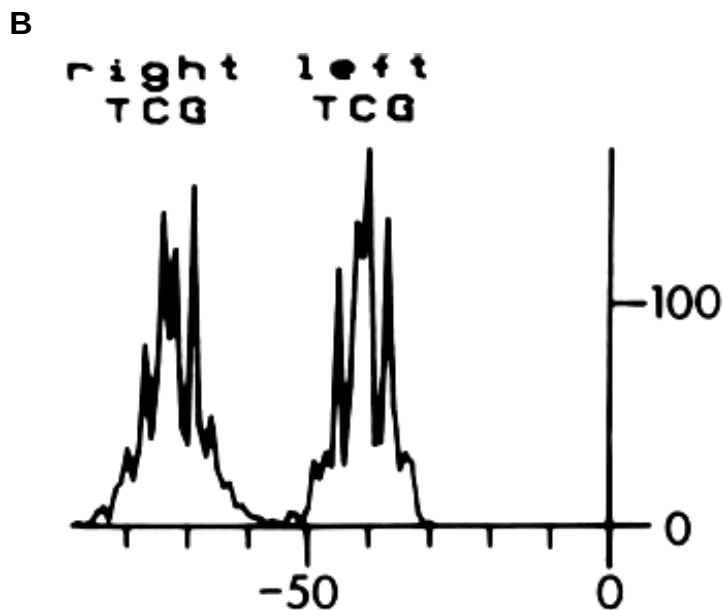
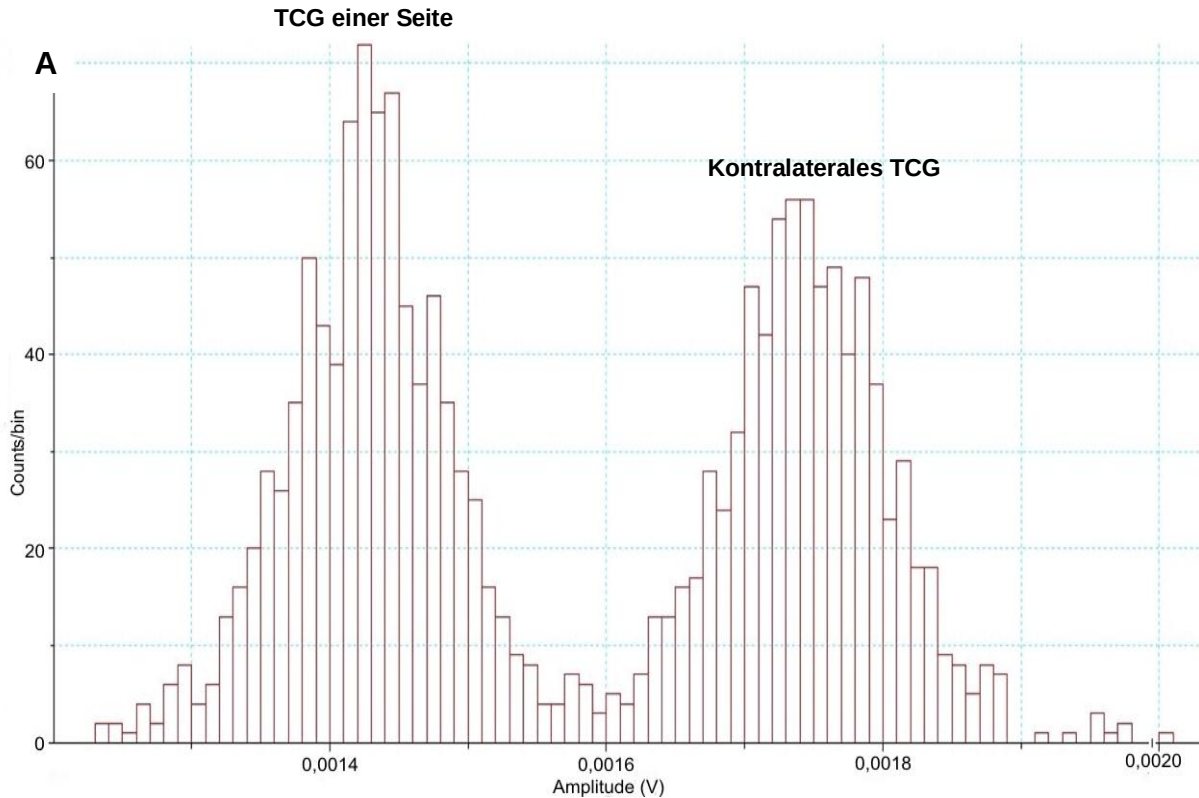
**Abb. 70:** *Sequentielles Histogramm der Aktionspotentiale in Abhängigkeit von der Luftströmung: Die Messung erstreckt sich über einen Zeitraum von 5 Minuten, bei der das Gebläse ausgeschaltet ist und später eingeschaltet wird. Beim Einschalten des Gebläses ist anfangs ein phasischer Anstieg (A) zu erkennen. Im weiteren Verlauf erfolgt ein Übergang in ein tonischer Bereich (B), in dem im Mittel AP's mit einer größeren Häufigkeit auftreten als bei ausgeschaltetem Gebläse.*  
**Binbreite: 2s**

Fehlt bei ausgeschaltetem Fön die turbulente Luftströmung, werden nur in geringer Frequenz „spontane“ Entladungen registriert. Beim Einsetzen des horizontalen Luftstromes ist ein phasischer Anstieg in der Anzahl der Aktionspotentiale zu beobachten. Beim Übergang in den tonischen Bereich verringert sich die Anzahl der registrierten Aktionspotentiale wieder. Im Mittel ist die Anzahl der Aktionspotentiale bei eingeschaltetem Gebläse jedoch deutlich höher als bei ausgeschaltetem Gebläse.

Das TCG ist ein paarig angelegtes Interneuron, welches sich rechts und links gelegen im Tritocerebrum befindet. Jedes TCG sendet über das jeweilige Halskonnektiv ein Axon abwärts, wo sich beide in der Tritocerebralkommissur überkreuzen, um auf die jeweilige kontralaterale Seite zu gelangen (BACON & TYRER, 1978; BACON, 1983). Je nach Lage der extrazellulären Ableitelektroden werden die Aktionspotentiale beider Axone registriert, jedoch in der Regel mit deutlich unterschiedlicher Amplitude. Anhand des Amplitudenhistogramms von einer Erregungsableitung am TCG können die Aktionspotentiale beider TCG's gut voneinander unter-

schieden werden (Abb. 71 A & B). Die Ähnlichkeit des hier ermittelten Histogramms mit dem aus der Arbeit von BACON und MÖHL (1983) entnommenen Histogramms zeigt die Reproduzierbarkeit dieser Ableittechnik.

Nachdem aufgrund der Ähnlichkeit beider Histogramme (Abb. 71) die Reproduzierbarkeit sichergestellt ist, kann mit der Untersuchung der Einflussnahme der charakteristischen Oberflächenstruktur im Bereich der Haarfelder des Kopfes von *Locusta migratoria* auf die Wahrnehmung turbulenter Luftströmungen durch die Kopfsensillen begonnen werden.



**Abb. 71:** Vergleich des gemessenen Amplitudenhistogramms mit bereits bekannten Messungen:

**A:** Amplitudenhistogramm der am TCG von *Locusta migratoria* erfassten Aktionspotentiale. Zu erkennen sind – wie in der Abb. 71 B – zwei Klassen von Aktionspotentialen, die dem linken TCG und dem rechten TCG entsprechen.

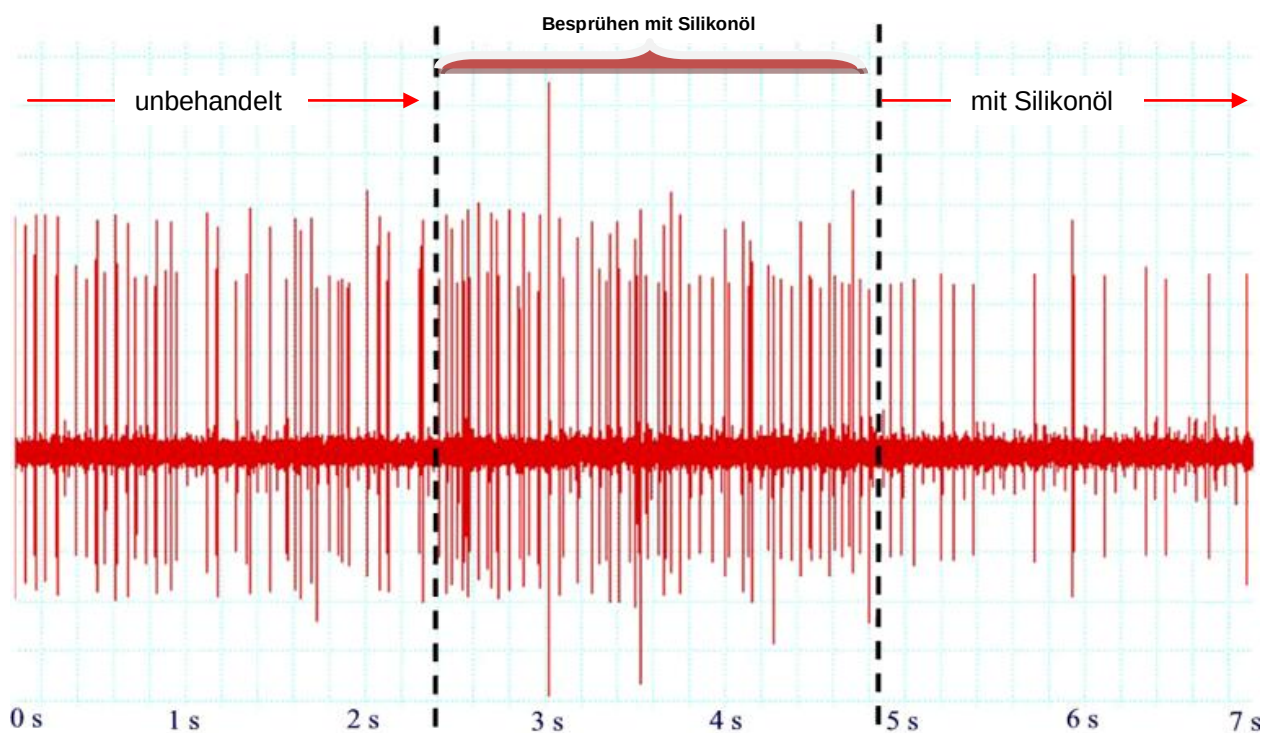
**Binbreite: 0,1 ms**

**B:** Amplitudenhistogramm der am TCG von *Locusta migratoria*, abgeleiteten Aktionspotentiale der Windsinneshaare, die sich in der rechten bzw. linken Kopfhälfte befinden. Das Versuchstier war einem turbulenten Luftstrom ausgesetzt. Auch hier sind zwei Klassen deutlich zu erkennen (aus: BACON, J. & MÖHL, B. (1983)).

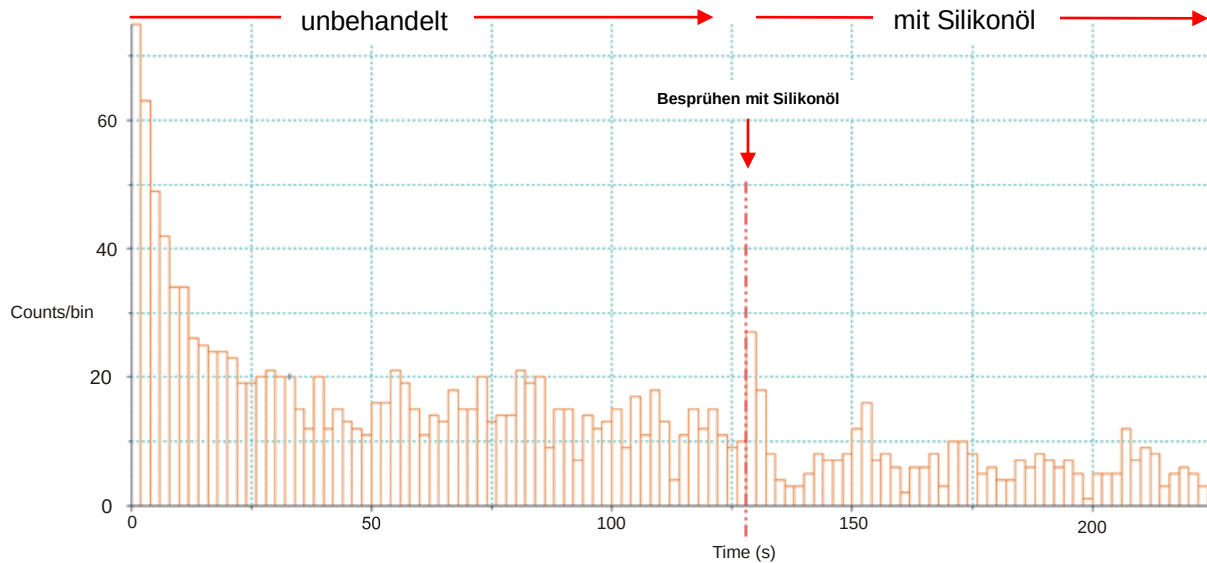
## 5.2 Registrieren der Aktionspotentiale bei unterschiedlicher Oberflächenbeschaffenheit

Die elektrophysiologischen Ableitungen werden am unbehandelten Kopf und nach Auftragen von Silikonöl aus einer Spraydose auf den Kopf des gleichen Tieres während einer fortlaufenden Ableitung der Aktionspotentiale durchgeführt. Das Auftragen von Silikonöl bewirkt, wie schon beschrieben (Abb. 10), ein Glätten der rauen Oberflächenstruktur in den Windhaarfeldern.

Die Abb. 72 zeigt den Einfluss des Silikonöls auf die Aktivität des TGG beim Anströmen der Windsinneshaare mit turbulenter Luft bei Raumtemperatur.



**Abb. 72:** TCG-Aktivität in Abhängigkeit von der Oberflächenbeschaffenheit: Ausschnitt aus der Registrierung der TCG-Aktivität, die an der Tritocerebral-Commissure von *Locusta migratoria* bei eingeschaltetem Gebläse abgeleitet wurde. Die Häufigkeit der AP's nimmt nach dem Auftragen von Silikonöl auf die Windhaarfelder ab.



**Abb. 73:** *Sequentielles Histogramm der Aktionspotentiale bei unterschiedlicher Beschaffenheit der Oberfläche der Windhaarfelder:*  
 Die Messung erstreckt sich bei eingeschaltetem Gebläse über einen Zeitraum von ca. 4 Minuten. Beim Einschalten des Gebläses, sowie beim Aufsprühen von Silikonöl ist anfangs ein phasischer Anstieg zu erkennen. Im weiteren Verlauf erfolgt ein Übergang in eine tonische Phase. Im Mittel treten nach dem Aufsprühen von Silikonöl AP's mit einer geringeren Häufigkeit als vor dem Auftragen von Silikonöl auf.  
**Binbreite: 2 s**

Nachdem die raue Oberflächenstruktur der Haarfelder durch das Auftragen von Silikonöl bei eingeschaltetem Kaltluftstrom geglättet wurde, verringert sich gegenüber dem unbehandelten Zustand die mittlere Frequenz der Aktionspotentiale. Das sequentielle Histogramm zur Häufigkeit der Aktionspotentiale (Abb. 73) zeigt dieses Verhalten über einen längeren Zeitraum. Dies könnte daraufhin deuten, dass die Beschaffenheit der Oberfläche im Bereich der Haarfelder einen Einfluss auf die Wahrnehmung von turbulenten Luftströmungen durch die windempfindlichen Sinneshaare der Haarfelder nimmt. Jedoch muss, damit die Aussage haltbar ist, überprüft werden, ob nicht auch u.a. durch das Eindringen des Silikonöls in den Haarbecher, die Funktionstüchtigkeit der Sinneshaare beeinflusst wird. Eine Überprüfung des beschriebenen Sachverhaltes soll nun im folgenden Kapitel vorgenommen werden.



### 5.3 Registrieren der Aktionspotentiale bei unterschiedlicher Oberflächenbeschaffenheit und einem künstlich erzeugten „Flügelschlag“

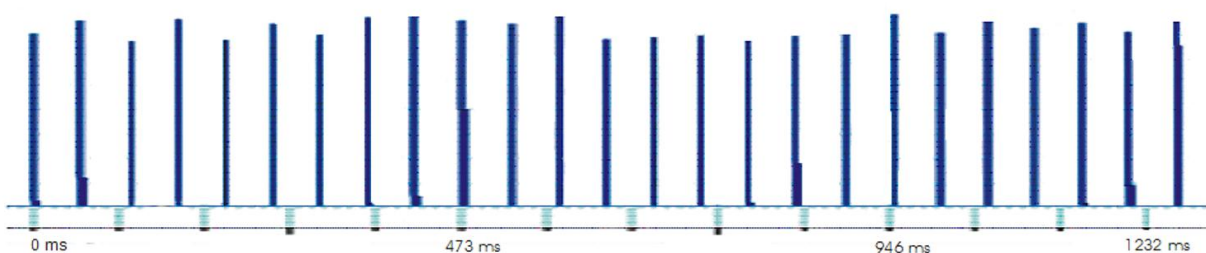
BACON und MÖHL (1983) konnten anhand der Ableitung von Aktionspotentialen am TCG an einem Versuchstier, das sich im Windkanal, befindet, zeigen, dass die Windsinneshaare von *Locusta migratoria* nicht nur den „Flugwind“ registrieren, der durch die Vorwärtsbewegung des Tieres durch die Luft erzeugt wird. Zusätzlich nehmen die Windhaare auch die Luftturbulenzen wahr, die durch die eigene Flügelschlagbewegung erzeugt werden. Es findet also ein Vermischen des „Flugwindes“ mit den rhythmischen Turbulenzen, die durch das Auf- und Abbewegung der Vorderflügel erzeugt werden, statt. Diese Turbulenzen können auch künstlich durch eine geeignete „Flügelschlagapparatur“ (Abb. 9) hervorgerufen werden.

BACON und MÖHL (1983) konnten in einem ähnlichen Experiment zeigen, dass in diesem Bereich eine besonders ausgeprägte Synchronie der TCG-Aktivität mit der Flügelschlagperiode auftritt. Auch dieser Befund lässt sich bestätigen. Die Abb. 74 zeigt die Aktionspotentiale des TCG in Kombination mit den phasenkonstanten Referenzpulsen der Flügelschlagapparatur.

**Aktionspotentiale:**



**Periodenpulse:**

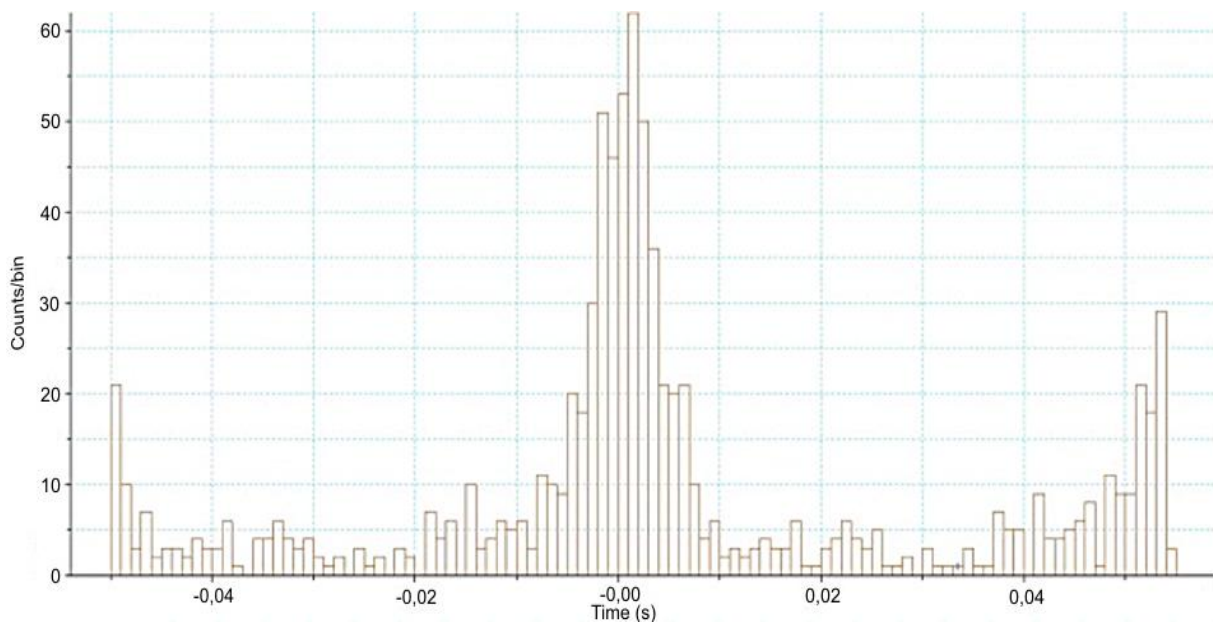


**Abb. 74:** Aktivität des TCG unter Anströmung durch einen turbulenten Luftstrom mit durch einen künstlichen Flügelschlag erzeugten Querturbulenzen:  
Die Abb. zeigt exemplarisch einen Ausschnitt aus der Registrierung der TCG-Aktivität, abgeleitet am TCG eines Versuchstiers. Die Periodenpulse entsprechen der künstlich erzeugten Flügelschlagfrequenz, eines im horizontalen Luftstrom befindlichen Vorderflügel von *Locusta migratoria*. Ein zeitlicher Zusammenhang zwischen Flügelschlag und Auftreten der Aktionspotentiale lässt sich in etwa vermuten.

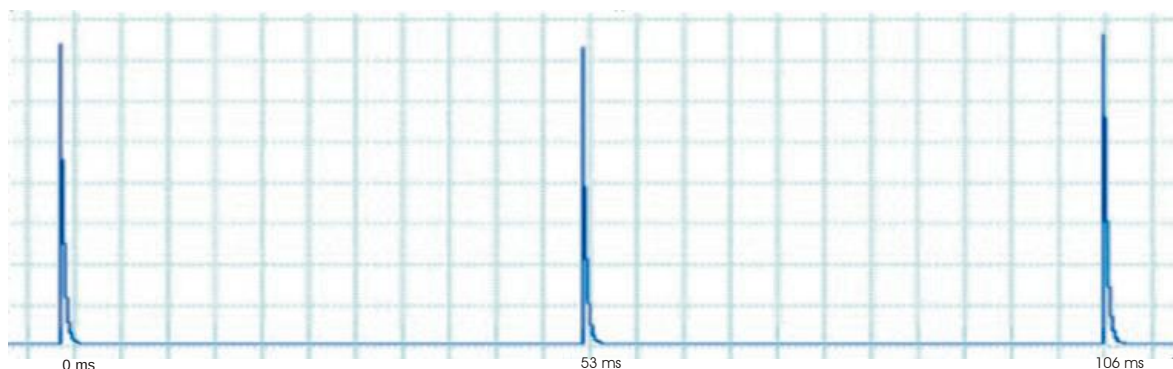


Beim Vergleich beider Spuren lässt sich eine Kopplung beider Signale vermuten. Im Peristimulushistogramm, in dem die Häufigkeitsverteilung der Aktionspotentiale in Beziehung zum periodischen Reizsignal des künstlichen Flügelschlags dargestellt ist, zeigt sich die Phasenkopplung sehr deutlich (Abb. 75). Eine Phasenkopplung war auch bei weiteren vier Untersuchungen deutlich zu erkennen, so dass davon ausgegangen werden kann, dass die Reproduzierbarkeit bei dieser Versuchsanordnung gegeben ist.

**Häufigkeitsverteilung der Aktionspotentiale:**



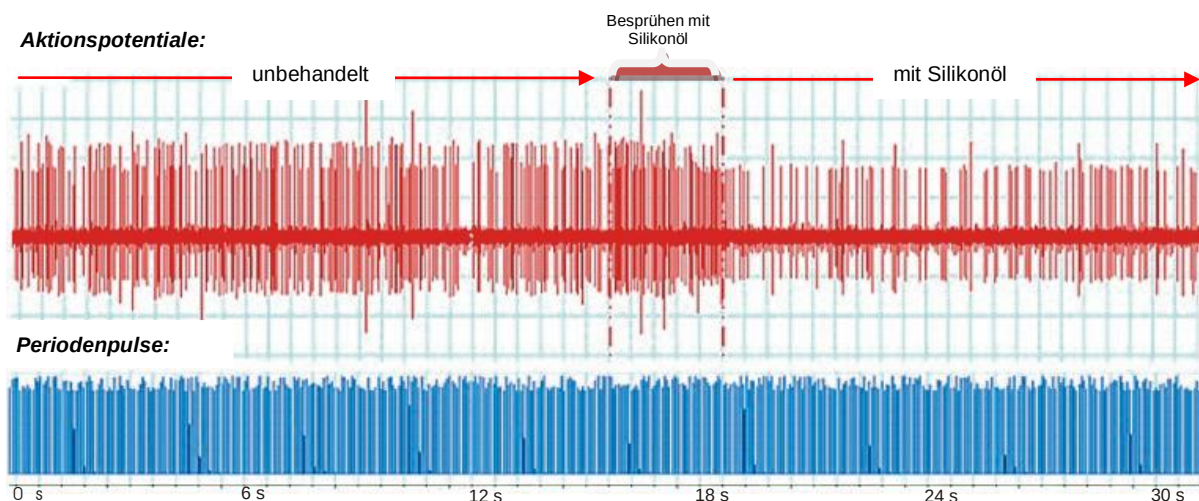
**Periodenpulse:**



**Abb. 75:** Peristimulus-Zeit-Diagramm von TCG-Aktivität und Periodenpuls:  
 Eine Kopplung zwischen künstlich erzeugtem Flügelschlag, der den registrierten Periodenpuls entspricht und der Häufigkeitsverteilung der Aktionspotentiale ist in dem Peristimulus-Zeit-Diagramm deutlich zu erkennen.  
**Binbreite: 0,5 ms**

Nun kann die Fragestellung untersucht werden, welchen Einfluss eine Glättung der Chitinoberfläche mit Silikonöl auf die Funktionalität der Sinneshaare und die Wahrnehmung von Luftströmungen hat.

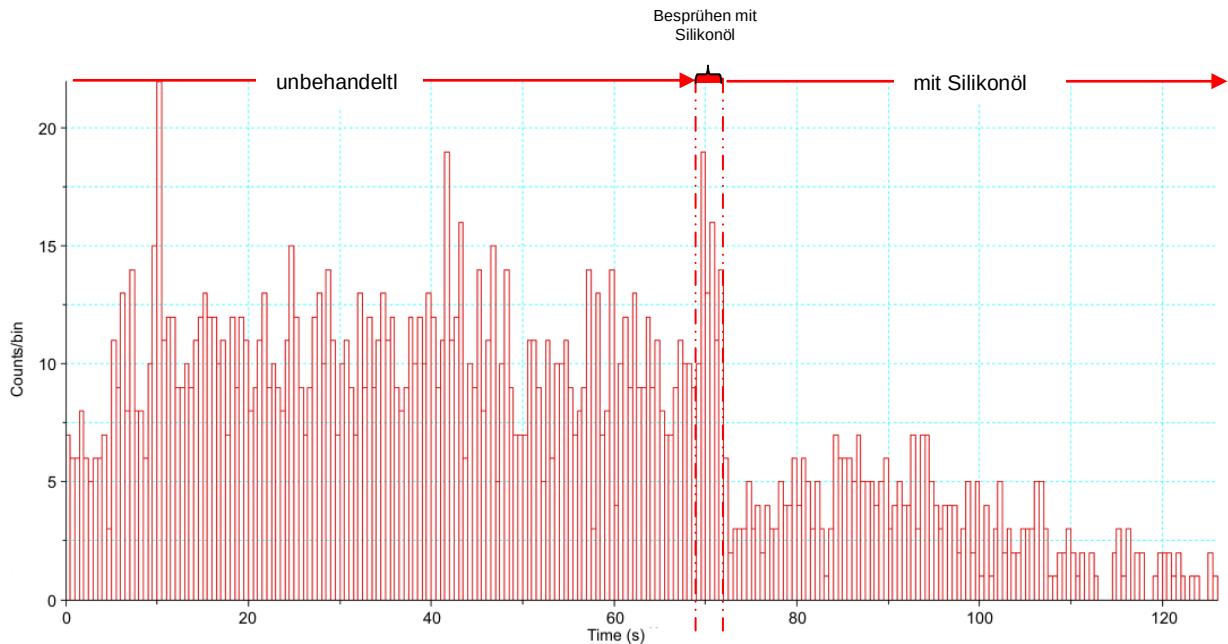
Zu diesem Zweck wird in einer Messreihe, die fünf Versuchstiere umfasst, zunächst die Entladung des TCG bei unbehandelter Oberfläche und anschließend nach dem Besprühen mit Silikonöl erfasst. In Abb. 76 ist exemplarisch bei zeitlich gedrängter Auflösung die Entladung des TCG dargestellt. Wegen des gedrängten Zeitmaßstabes ist allerdings die Synchronisation mit der Flügelbewegung nicht zu erkennen. Zu erkennen ist jedoch eine verringerte TCG-Aktivität nach der Behandlung mit Silikonöl. In dem sequentiellen Histogramm (Abb. 77) ist deutlich die Verringerung der Gesamtkaktivität des TCG nach dem Auftragen von Silikonöl zu ersehen.



**Abb. 76:** TCG-Aktivität bei unterschiedlicher Oberflächenbeschaffenheit und künstlichem Flügelschlag:

Ausschnitt der am TCG abgeleiteten Aktionspotentiale bei unterschiedlicher Beschaffenheit der Oberflächenstruktur im Bereich der Haarfelder von *Locusta migratoria*. Der Zeitpunkt des Auftragens von Silikonöl ist an der erhöhten Frequenz der AP's zu erkennen, die durch den Druckstoß beim Besprühen des Kopfes erzeugt wird. Nach dem Auftragen von Silikonöl ist eine Verringerung der TCG-Aktivität festzustellen. Die Aufzeichnung der im horizontalen Luftstrom künstlich erzeugten Flügelschlagfrequenz (Periodenpulse) erfolgt zeitgleich.

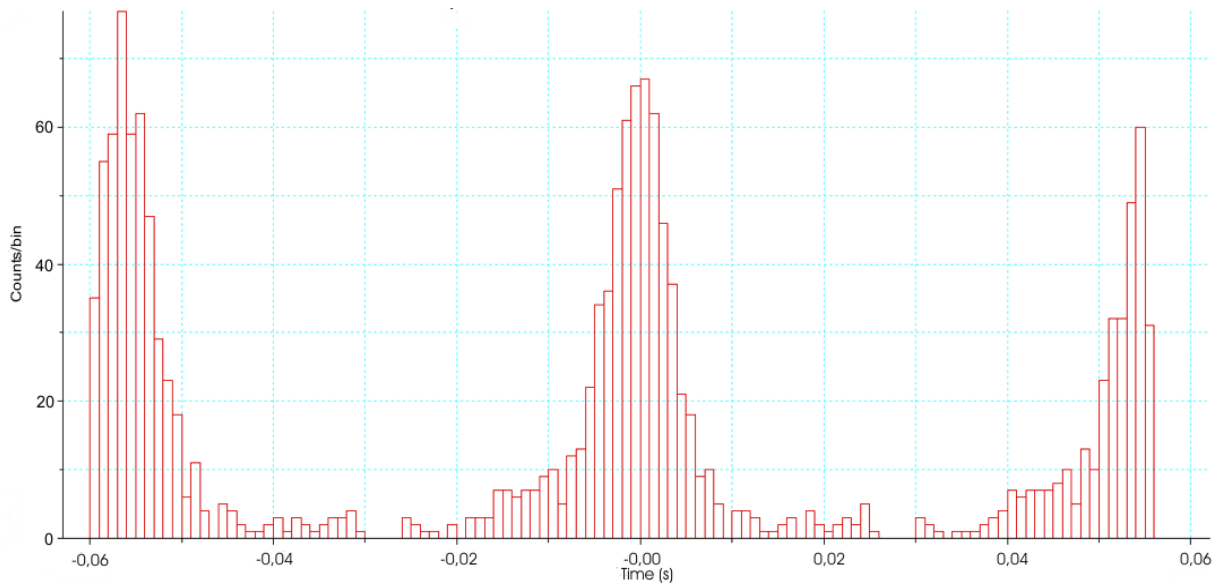
Die Amplituden der Aktionspotentiale vor und nach dem Auftragen von Silikonöl lassen keine Unterschiede erkennen, so dass sie für die Auswertung im Computer über eine klar zu wählenden Amplitudenschwelle erfasst werden können. Das sequentielle Zeithistogramm (Abb. 77) verdeutlicht zunächst noch einmal die Aktivitätsverringernach der Glättung durch das Silikonöl.



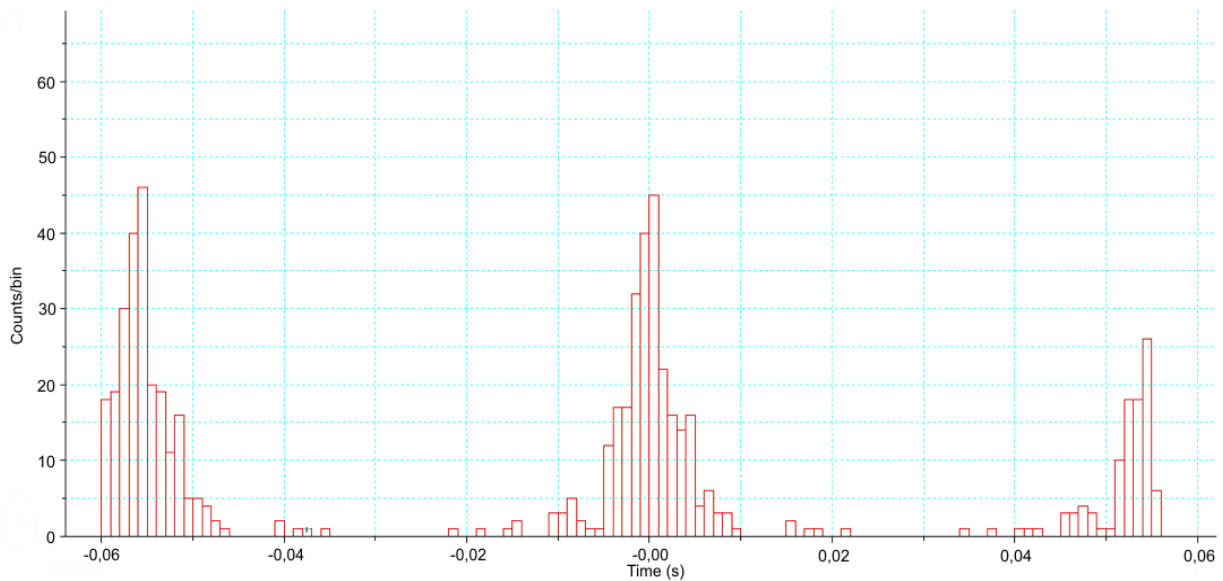
**Abb. 77:** *Sequentielles Histogramm der Aktionspotentiale unter Modifikation der Oberflächenbeschaffenheit der Windhaarfelder und bei künstlichem Flügelschlag: Die am TCG registriert wurden, über einen Zeitraum von ca. 3 Minuten. Die TCG-Aktivität verringert sich deutlich nach dem Besprühen des Kopfs mit Silikonöl.  
Binbreite: 0,5 s*

Das Peristimulushistogramm (Abb. 78) zeigt darüber hinaus auch, dass im Fall der behandelten Oberfläche die Synchronie von Entladung und Flügelschlagperiode im Vergleich zu der Synchronie von Entladung und Flügelschlagperiode im Fall der intakten rauen Oberfläche keine erkennbare Abweichung aufweist. Dieser Befund, der durch fünf Messungen an verschiedenen Versuchstieren bestätigt ist, beweist, dass das zeitliche Auflösungsvermögen der Windsinneshaare durch den Silikonölauftrag trotz der drastischen Reduzierung der Anzahl der Aktionspotentiale nicht beeinträchtigt worden ist. Im Fall der glatten Oberfläche scheinen die Windsinneshaare die von dem „Flügel“ erzeugten Zusatzturbulenzen weniger gut rezipieren zu können, als im Fall der intakten rauen Oberfläche. Die zeitliche Dynamik der rezeptorischen Funktion ist dagegen nicht beeinträchtigt. Dies ist ein wichtiger Punkt zur Diskussion der Frage, ob das Silikonöl die Empfindlichkeit der Sinneshaare durch das Eindringen in den Haarbecher beeinträchtigen kann.

**A:** Kopf des Tieres nicht mit Silikonöl behandelt.



**B:** Kopf des Tieres mit Silikonöl besprüht.



**Abb. 78:** Peristimulus-Zeit-Histogramm von künstlich erzeugtem Flügelschlag und TCG- Aktivität bei unterschiedlicher Beschaffenheit der Oberfläche der Windhaarfelder:

**A:** Peristimulus-Zeit-Histogramm von künstlich erzeugtem Flügelschlag und TCG- Aktivität bevor der Kopf des Versuchstiers mit Silikonöl besprüht wurde.

**Binbreite: 1 ms**

**B:** Peristimulus-Zeit-Histogramm von künstlich erzeugtem Flügelschlag und TCG- Aktivität nachdem der Kopf des gleichen Tieres mit Silikonöl besprüht wurde und dadurch die Rauigkeit der Oberfläche im Bereich der Haarfelder verringert wurde.

**Binbreite: 1 ms**

Die Anzahl der Aktionspotentiale verringert sich durch das Auftragen von Silikonöl. Jedoch bleibt die zeitliche Kopplung zur Flügelschlagperiode erhalten.

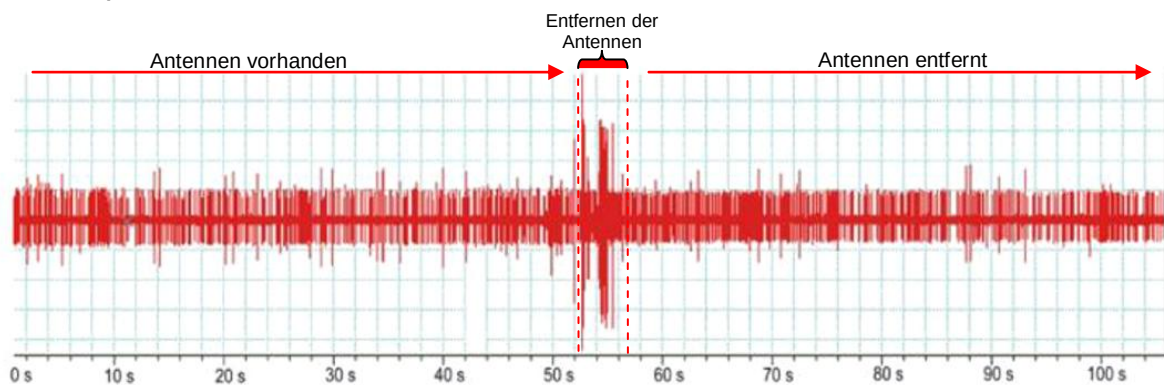
#### 5.4 Einfluss der Antennen auf das Entladungsmuster des TCG-Interneurons

Das TCG erhält nach BACON (1983) sowie BACON & MÖHL (1983) nicht nur Informationen von den Windsinneshaaren, sondern auch von den Antennen. Diese Funktion ist allerdings nur wenig untersucht und es ist auch nicht bekannt, ob die Antennen einen nennenswerten Einfluss auf die flügelschlagsynchrone Entladung des TCG haben. Immerhin weisen die Antennen zwei bewegliche Gelenke an ihrer Basis auf, die horizontale und vertikale Auslenkungen registrieren können, und so eventuell ebenfalls die von den Flügeln erzeugten Turbulenzen wahrnehmen könnten. Um auszuschließen, dass die nach der Behandlung mit Silikonöl unveränderte Synchronie der Entladung des TCG auf den Einfluss der Antennenbewegung des Versuchstieres zurückzuführen ist, werden am TCG wieder unter den oben beschriebenen Versuchsbedingungen die Aktionspotentiale des TCG registriert. Während das Versuchstier, dessen Kopf zuvor mit Silikonöl besprüht wurde, einem horizontalen Luftstrom ausgesetzt ist, in dem sich der am Motorgetriebe befestigte Heuschreckenflügel bewegt, werden die beiden Antennen entfernt und die Antennenstümpfe mit flüssigem Bienenwachs überzogen. Damit wird verhindert, dass die Antennen die Luftturbulenzen der Flügelschlagbewegung wahrnehmen können.

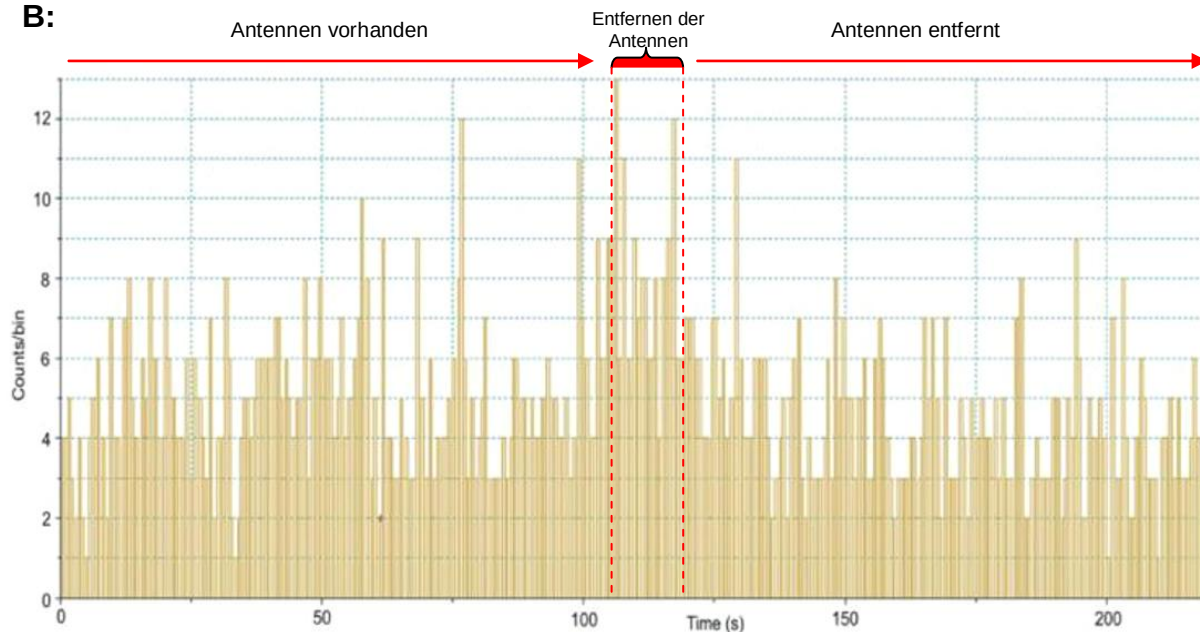
Die Abb. 79 und 80 zeigen, dass durch die Immobilisierung der Antennen sich weder die synchrone Entladung verändert hat, noch die mittlere Häufigkeit der Aktionspotentiale reduziert wird. Damit kann ein Einfluss der Antennen auf die flügelschlagsynchrone Entladung des TCG ausgeschlossen werden.

**A:**

**Aktionspotentiale:**



**B:**



**Abb. 79: A:** TCG-Aktivität bei vorhandenen und später entfernten Antennen und eingewachsenen Antennenstümpfen:

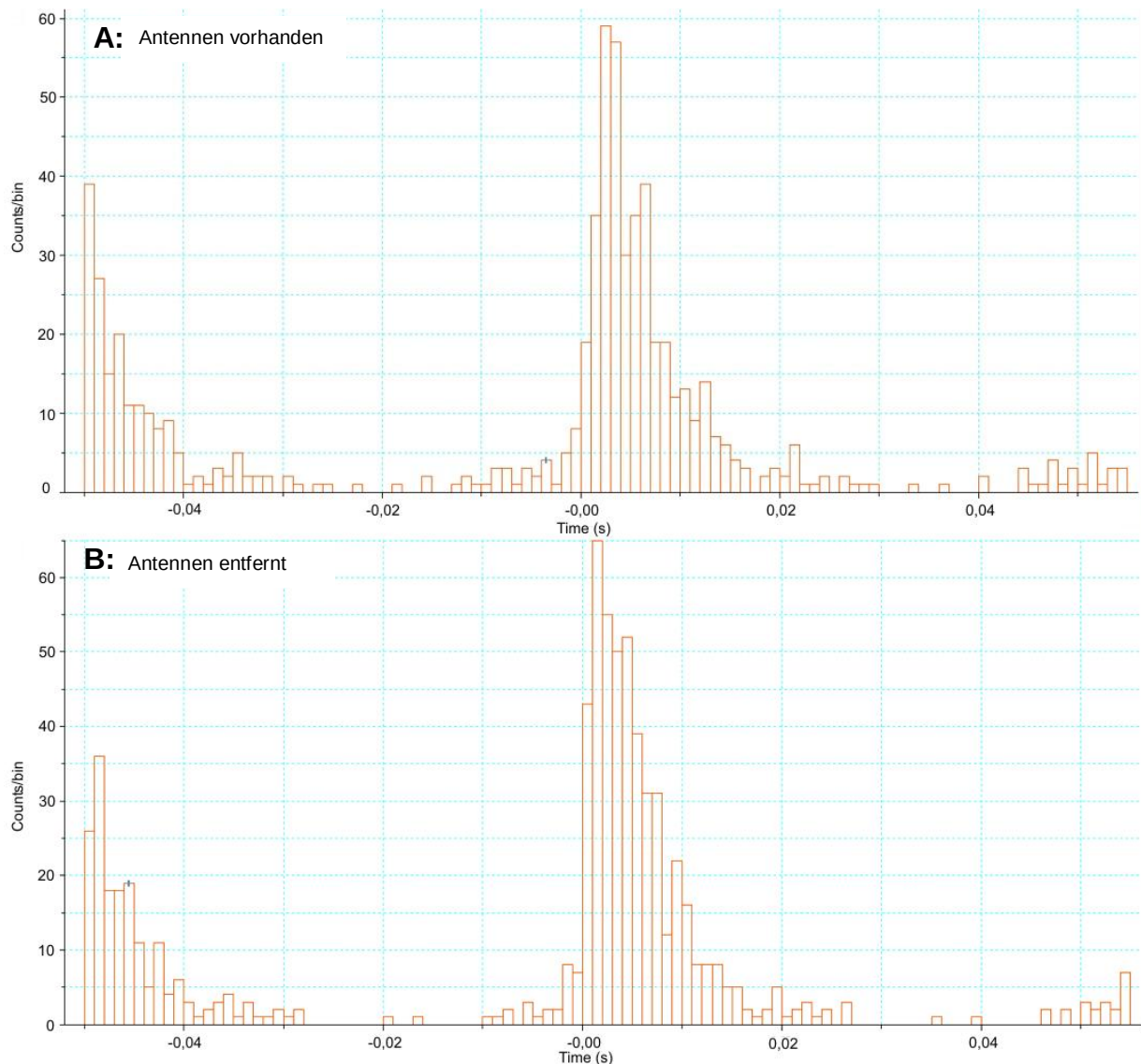
Der Kopf des Tieres wurde zuvor mit Silikonöl besprüht. Das Tier ist einem horizontalen Luftstrom ausgesetzt, in dem ein Vorderflügel von *Locusta migratoria* - angetrieben von einem Motor - mit einer Flügelschlagfrequenz von 20 Hz künstlich zum Schlagen gebracht wird. Nachdem die Antennen entfernt wurden, ändert sich die TCG – Aktivität nicht.

**B:** Sequentielles Histogramm der Aktionspotentiale bei vorhandenen und später entfernten und eingewachsenen Antennenstümpfen:

Das sequentielle Histogramm zeigt nochmals deutlich, dass sich die Häufigkeit der über einen Zeitraum von ca. 4 Minuten am TCG abgeleiteten Aktionspotentiale nach dem Entfernen und Einwachsen der Antennen nicht verändert.

**Binbreite: 0,5 s**





**Abb. 80:** Peristimulus-Zeit-Histogramm vor dem Entfernen der Antennen (A) und nach dem Entfernen und dem Einwachsen der Antennen (B): Die zeitliche Kopplung von künstlich erzeugtem Flügelschlag und den am TCG abgeleiteten Aktionspotentialen bleibt auch nach dem Entfernen und dem Einwachsen der Antennen erhalten.  
**Binbreite: 1 ms**

## 5.5 Zusammenfassung:

Ein Einfluss der Antennen auf die flügelschlagsynchrone Entladung des TCG ist nicht zu erkennen. Die am TCG abgeleitete flügelschlagsynchrone Entladung rührt damit von den Windsinneshaaren der Haarfelder von *Locusta migratoria* her. Das Auftragen von Silikonöl, im Bereich der Haarfelder beeinträchtigt die Funktionalität der Windsinneshaare in den Haarfeldern nicht, denn die zeitliche Kopplung von „künstlichem Flügelschlag“ und dem Auftreten der Aktionspotentiale bleibt erhalten. Die Reduzierung der Anzahl der Aktionspotentiale ist darauf zurückzuführen, dass an einer glatten Oberfläche gegenüber einer rauen Oberfläche der Haarfelder Turbulenzen



weniger gut die Windsinneshaare erreichen, um diese in Vibration zu versetzen. Die raue Oberflächenstruktur der Haarfelder beeinflusst somit die Wahrnehmung von turbulenten Luftströmungen durch die Windsinneshaare der Haarfelder.

## 6 Diskussion

### 6.1 Ökologisch-systematischer Vergleich

Die vergleichende ökologische–systematische Oberflächenanalyse zeigt, dass raue Oberflächenstrukturen, wie sie typischerweise bei adulten männlichen und weiblichen Tieren der Art *Locusta migratoria* (*Phasis gregaria*) im Bereich der Windhaarfelder des Kopfes und auf dem Pronotum auftreten, zwar auch in Pronotum und Vertex von anderen Heuschreckenarten vorkommen, jedoch nicht genau in der charakteristischen Ausprägung mit spitzen, kegelförmigen Erhebungen wie bei *Locusta*. Bei allen anderen untersuchten Arten ist auf den ersten Blick auch kein so eindeutiger morphologischer Zusammenhang zwischen dem Bereich einer rauen Oberflächenstruktur und dem Vorhandensein von Sensillen, die der Flugsteuerung dienen, festzustellen. Allerdings scheint es bei *Chorthippus biguttulus*, *Chorthippus dorsatus* und *Chorthippus parallus*, die wie *Locusta* zu der Familie der *Acrididae* gehören, doch einen gewissen Zusammenhang zwischen dem Flugvermögen und der Ausprägung einer rauen Oberflächenstruktur im Bereich des Vertex zu geben. So ist bei *Chorthippus biguttulus*, einer Art mit einem guten Flugvermögen (INGRISCH & KÖHLER, 1998; DETZEL 1998), die raue Struktur der Oberfläche etwas stärker ausgeprägt als bei *Chorthippus parallelus*, einer flugunfähigen Art (DETZEL, 1998) (s. auch Abb. 27). Die Rauigkeit der Oberfläche wird bei diesen Tieren allerdings durch wabenartigen Strukturen und nicht wie bei *Locusta* durch dicht sitzenden kegelförmigen Zähnen hervorgerufen. Andererseits befinden sich auch hier Sensillen, deren Funktion jedoch unbekannt ist.

Obwohl sich also über einen morphologisch-ökologischen Vergleich auch bei anderen Heuschreckenarten Andeutungen für einen Zusammenhang spezifischer Oberflächenstrukturen mit dem Flugvermögen finden lassen, ist die für *Locusta* so charakteristische Oberflächenstruktur mit ihrer engen Begrenzung auf die Felder flugphysiologisch wichtiger Sinneshaare so nur dort und nicht bei den anderen untersuchten Arten festzustellen. Die Sonderstellung von *Locusta* wird auch dadurch unterstrichen, dass sie als einzige Art der in dieser Arbeit untersuchten Heuschrecken zu den Wanderheuschrecken gehört, die in der Luft und an Land Schwärme bilden und in Wanderzügen weite Strecken zurücklegen (WEIDNER, 1953).

Die vergleichende ökologische-systematische Oberflächenanalyse hat für *Locusta* im Bereich der Windsinneshaare das Vorkommen einer einzigartigen Struktur ergeben, die möglicherweise für die sinnesphysiologische Funktion wichtig ist. Die nun zu betrachtenden physiologischen Versuche an dieser Oberfläche fügen sich plausibel in diesen Zusammenhang ein.

## **6.2 Temperaturmessungen**

Wenn die raue Oberflächenstruktur eine Bedeutung für die sensorische Aufgabe der Sinneshaare hat, dann liegt es nahe, diese in der Beeinflussung der aerodynamischen Durchströmung des Windhaarfeldes zu vermuten. Direkte Messungen der Oberflächenströmung mit Strömungssonden an den Windhaarfeldern des Kopfes wären allerdings äußerst schwierig. Immerhin liegt die Länge eines Sinneshaares im Bereich von nur maximal 150 Mikrometer. Die hier verfolgte Strategie, die Umströmungsverhältnisse anhand der Geschwindigkeit des Temperatúrausgleichs bei einer Anströmung mit erwärmter Luft zu untersuchen, ist zunächst ein „Notbehelf“, um zu überprüfen, ob eine raue Oberflächenstruktur überhaupt einen Einfluss auf die Luftströmung nimmt. Unterscheidet sich aber der Wärmetransport von der Luft auf die Oberfläche in Abhängigkeit von deren Struktur, ist dies andererseits ein klares Indiz für eine geänderte Oberflächenumströmung, auch wenn eine detaillierte Beschreibung dieser Änderung so nicht gewonnen werden kann.

Die Methode der Temperaturmessung wurde in dieser Arbeit entwickelt und hat sich wegen ihrer Aussagekraft und einfachen Anwendung bewährt. Allerdings erfolgten die Messungen aus Platzgründen nicht am Vertex, sondern am Pronotum, das eine ganz ähnliche Oberflächenstruktur wie die Windhaarfelder des Vertex aufweist.

Die ersten Versuche beim Anströmen mit der warmen Luft eines Föhns, der gewöhnlich eine turbulente Strömung erzeugt, ergaben in der Geschwindigkeit des Wärmetransports auf die raue Oberfläche keinen Unterschied im Vergleich zu dem Transport auf die glatte Oberfläche (Abb.51). Interessanterweise zeigte sich aber dann ein zwar kleiner, aber hoch reproduzierbarer Effekt, wenn die Turbulenz durch die "Fächerbewegung" mit kalter Luft von oben drastisch erhöht wurde (Abb. 52). Unter

diesen Bedingungen wurde an der rauen Oberfläche die Kälte des von oben kommenden Querstroms deutlich schneller übertragen, als an der glatten Oberfläche.

Zunächst ist hier ein methodischer Gesichtspunkt wichtig. Der schnellere Kältetransport findet an der rauen Oberfläche statt und nicht an der glatten, obwohl die Schichtdicke des Pronotums notgedrungen durch das Glatfräsen etwas vermindert war. Damit scheidet aber die Verringerung der Schichtdicke als Ursache für das Ergebnis hier aus, weil ja dann ein schnellerer Transport an der glatten Oberfläche zu erwarten wäre, wie schon in Kapitel 2.4.2 erläutert. Es ist die raue Oberflächenstruktur, die offenbar dafür sorgt, dass der kalte Querstrom in Konkurrenz mit dem längsgerichteten warmen Luftstrom näher an die Oberfläche dringt. Diese Interpretation wiederum ist bedeutsam für die Umstände des freien Fluges. Während des Fluges registrieren die Windsinneshaare die rhythmischen Flügelbewegungen anhand der von ihnen erzeugten Turbulenzen (BACON & MÖHL, 1983). Diese Turbulenzen dringen quer zur Flugrichtung auf die Windhaarfelder ein. Das experimentelle Ergebnis, nach welchem die raue Oberfläche das Eindringen eines Querstromes begünstigt, passt sehr plausibel zu den Gegebenheiten im freien Flug. Danach erhöht die raue Oberfläche die Empfindlichkeit der Windsinneshaare für die von den Flügeln erzeugten Querturbulenzen.

Die sich daran anschließenden Versuche mit zwei Gebläsen, die zum Teil mit unterschiedlichen Temperaturen und unterschiedlicher Turbulenz eingesetzt wurden, dienen der weiteren Prüfung dieses Sachverhaltes.

Alle Versuche, die in verschiedener Kombination mit kalten und warmen Luftströmen, sowie mit der Erwärmung über eine Wärmelampe und der Abkühlung durch verschieden angeordnete Kaltluftströme durchgeführt werden, lassen einheitlich erkennen, dass eine zur Längsströmung jeweils verlaufende Querströmung sich beim Vorliegen einer rauen Oberfläche effektiver durchsetzt, als bei einer geglätteten Oberfläche. Die nach den ersten Versuchen mit der Fächerbewegung sich ergebende Hypothese konnte so ohne Ausnahme durch die Gesamtheit der Temperaturversuche bestätigt werden.

### 6.3 Ableitung von Aktionspotentialen am TCG

Bei den Temperaturmessungen diente das Pronotums als Modelloberfläche für die Umströmung an den Windsinneshaaren des Kopfes. Für die Untersuchung des eigentlichen Kopfbereiches scheidet nämlich die Temperaturmethode aus, dafür kann aber hier ein anderer Umstand genutzt werden, nämlich die elektrophysiologische Messung der Windhaarsensorik über das TCG (BACON & MÖHL, 1983). Die Reproduzierbarkeit dieses Verfahrens ist, wie in Kapitel 5.1 dargestellt, in hohem Maße gegeben. Bei dieser Untersuchungsmethode reicht der turbulente Luftstrom eines einzigen Gebläses aus, um die Windhaare zu aktivieren. Das war bei den Temperaturmessungen anders, bei denen sich erst mit außerordentlich hoher Turbulenz der Strömung ein Unterschied zwischen rauer und glatter Oberfläche zeigen ließ. Andererseits ist die Temperaturmethode aber auch relativ grob und in seiner Empfindlichkeit wohl nicht zu vergleichen mit dem System der Windsinneshaare, dass offenbar hoch sensibel gegenüber turbulenten Luftströmungen ist. So ruft in diesem ein turbulenter Luftstrom aus nur einem Föhn ohne Querströmung bereits eine Aktivität hervor.

Die bei diesem System einzige Möglichkeit der Glättung durch Silikonöl wirft allerdings ein Problem auf. Die Tatsache, dass nach der Behandlung mit Öl die Zahl der Aktionspotentiale deutlich vermindert ist, spricht zwar zunächst für die Hypothese, dass die Windhaare wegen der geglätteten Oberfläche von den Turbulenzen nicht mehr so stark bewegt werden, wie an der rauen Oberfläche. Die raue Oberfläche lässt die Turbulenzen eben besser durchdringen. Damit würden diese Folgerungen aus den Temperaturversuchen bestätigt. Andererseits wäre es aber auch möglich, dass das Silikonöl die Beweglichkeit der Haare durch seine Viskosität mechanisch dämpft und so die Windhaare in ihrer Empfindlichkeit herabsetzt, insbesondere, weil das Öl in den Haarbecher eindringt. Wenn die Windhaare aber viskos gedämpft würden, muss sich ihr dynamisches Ansprechverhalten ändern.

Aus der Theorie zur viskosen Dämpfung ergibt sich, dass eine Dämpfung die Vergrößerung der Schwingungsdauer (1,2,3) und damit eine Erniedrigung der Frequenz (4) erzeugt. Eine veränderte Frequenz führt zum gleichen Zeitpunkt (t) folglich zu unterschiedlichen Phasenwinkeln (5) von gedämpfter und ungedämpfter Schwingung und damit zur Phasenverschiebung, wie im Folgenden gezeigt wird:

Es gilt:

$\omega$ : Kreisfrequenz der ungedämpften Schwingung  
 $T$ : Schwingungsdauer der ungedämpften Schwingung  
 $f$ : Frequenz der ungedämpften Schwingung  
 $T'$ : Schwingungsdauer der gleichen, jedoch gedämpften Schwingung  
 $f'$ : Frequenz der gleichen, jedoch gedämpften Schwingung  
 $\varphi_0$ : Nullphasenwinkel  
 $\varphi$ : Phasenwinkel der ungedämpften Schwingung  
 $\varphi'$ : Phasenwinkel der gedämpften Schwingung  
 $\delta$ : Abklingkoeffizient

Die Schwingungsdauer der ungedämpften Schwingung  $T$  ergibt sich aus der Kreisfrequenz zu (GIECK, 1989):

$$T = \frac{2\pi}{\omega} \quad (1)$$

Kommt eine Dämpfung mit dem Abklingkoeffizient  $\delta$  hinzu, erhöht sich die Schwingungsdauer zu  $T'$ :

$$T' = \frac{2\pi}{\sqrt{\omega^2 - \delta}} \quad (2)$$

Da  $T' > T$  (3) ist umgekehrt  $f' < f$ :

$$f' = \frac{1}{T'} < f = \frac{1}{T} \quad (4)$$

Da der Phasenwinkel  $\varphi$  (bzw.  $\varphi'$ ) zum Zeitpunkt  $t$  abhängig von der Frequenz  $f$  (bzw.  $f'$ ) ist, zeigen also eine ungedämpfte und eine gedämpfte Schwingung eine Verschiebung relativ zueinander:

$$\varphi' = 2\pi f' t + \varphi_0 < \varphi = 2\pi f t + \varphi_0 \quad (5)$$

Daraus folgt, dass eine viskose Dämpfung der Windhaare eine Veränderung der Phasenlänge ihrer Aktionspotentiale erzeugen muss. Gerade bei der starken Reduktion der Aktionspotentiale nach der Applikation des Öls müsste, wenn diese durch viskose Dämpfung verursacht worden wäre, auch eine deutliche Änderung der Ansprechdynamik zu beobachten sein. Konkret müsste im nicht sequentiellen Histogramm die Verteilung der Aktionspotentiale zeitlich verschoben sein. Die erstaunlich

hohe Phasenkonstanz der Aktionspotentiale des TCG trotz drastischer Abnahme ihrer Häufigkeit spricht dafür, dass die durch die Glättung der Oberfläche veränderten aerodynamischen Verhältnisse, dieses Resultat ergeben haben und nicht eine viskose Dämpfung der Windhaare durch das Silikonöl.

Eine letzte Möglichkeit diese Folgerung anzuzweifeln läge darin, die Phasenkonstanz der Aktionspotentiale auf entsprechende Einflüsse von den Antennen zurückzuführen. Da die Antennen von *Locusta migratoria* ebenfalls ein strömungsempfindliches Sinnesorgan darstellen (GEWECKE, 1975; BACON, 1983; HORSMANN, HEINZEL, WENDLER, 1983) und einen Einfluss auf das Entladungsmuster des TCG nehmen, wäre dies durchaus denkbar. Durch das Entfernen beider Antennen und das „Einwachsen“ beider Antennenstümpfe konnte schließlich auch diese Möglichkeit ausgeschlossen werden.

#### **6.4 Ausblick**

Alle bisherigen Befunde sprechen also dafür, dass die raue Oberflächenstruktur der Windhaarfelder die Wahrnehmung von turbulenten Luftströmungen durch die Sinneshaare der Windhaarfelder begünstigt. Es ist zu vermuten, dass dies strömungsmechanisch gesehen über die Verringerung der Grenzschicht der turbulenten Luftströmung geschieht.

Die bisherige Betrachtungsweise hat das Einzeltier in den Fokus gerückt, jedoch außer Acht gelassen, dass *Locusta migratoria* (*Phasis gregaria*) als ein Vertreter der Wanderheuschrecken ein Schwarmtier ist und in riesigen Schwärmen, die bis zu 10 Milliarden Tiere umfassen und sich über 1000 km<sup>2</sup> ausbreiten können (COOTER, 1989, RAINEY 1989), weite Strecken fliegend zurücklegen kann. In einem solchen mächtigen Schwarm finden sich Bereiche, in denen die Wanderheuschrecken in einem Abstand von weniger als 10 cm zueinander fliegen (GUNN, PREY, SEYMOUR, TELFORD, WRIGHT; YEO, 1948; RAINEY, 1976; BAKER, GEWECKE, COOTER, 1984). Es ist bekannt, dass jeder Flügelschlag der Wanderheuschrecken ein „rhythmisches“ Strömungsfeld erzeugt, das sich hinter ihrem Körper auf eine Distanz von mehr als 30 cm ausbreitet (KUTSCH, CAMHI, SUMBRE, 1994). Für zwei Wanderheuschrecken, die im Windkanal in einem geringen Abstand hintereinander fliegen,



kann nachgewiesen werden, dass diese Tiere ihren Flügelschlag koppeln. Bei einer Kopplung an das aerodynamische Strömungsfeld eines voranfliegenden Tieres nutzt eine Wanderheuschrecke die Turbulenz, in der sie fliegt, zu ihrem eigenen aerodynamischen und energetischen Vorteil (CAMHI, SUMBRE, WENDLER, 1995), wodurch ähnlich wie bei Graugänsen, die in V-Formation fliegen, auch eine Optimierung der Flugleistung beim Schwarmflug erzielt werden kann (NACHTIGALL, 1987). Das Strömungsfeld des vorderen Tieres, das durch die windempfindlichen Sinneshaare auf dem Kopf des hinteren Tieres erfasst wird, wird hierfür verantwortlich gemacht (KUTSCH, CAMHI, SUMBRE, 1994). Das Strömungsfeld, das durch die windempfindlichen Sensoren registriert wird, ist wohl im Zusammenwirken mit einer optomotorischen Kontrolle für den Zusammenhalt des fliegenden Heuschreckenschwarms verantwortlich (GEWECKE, 1975, SPORK-FRISCHLING, 1985; ROBERT, 1988a, ROBERT, 1988b). Das sensorische Signal, das die Sinneshaare des hinteren Tieres erreicht, ist zusammengesetzt aus der Komponente der eigenen Flügelschlagfrequenz und der Frequenz des Flügelschlags des voranfliegenden Tieres. Somit ist der Informationsgehalt dieses „gemischten Flügelschlagsignals“ wohl sehr komplex. Welche Bedeutung der rauen Oberflächenstruktur unter diesem Aspekt zukommt, kann nicht abschließend beantwortet werden und bedarf einer weiteren Untersuchung. Jedoch wäre es denkbar, dass die Oberflächenstruktur der Windhaarfelder eine Differenzierung zwischen dem Input aus dem eigenen Flügelschlag und dem Input aus dem Flügelschlag des Vordertieres erleichtert. Denn nur so wäre eine Stabilisierung des eigenen Flugs, bei dem der Fremdeinfluss ausgeblendet sein müsste, sowie eine Kopplung des Flügelschlags beim „Tandemflug“, die auf der Wahrnehmung der fremden turbulenten Luftströmung beruht, möglich. Die hohe Empfindlichkeit des aerodynamischen Sensorsystems der Windhaare spiegelt sich in der folgenden Aussage wider: „In later test series, after further improving the laminar flow of the wind tunnel, we observed instances of much more prolonged phase coupling. This hints that turbulence was significant factor in determining the duration of coupling. More generally, this points to the importance of precision in certain sensory information for modulating motor outputs.“ (KUTSCH, CAMHI, SUMBRE, 1994). Diese Aussage betont die hohe aerodynamische Empfindlichkeit, um sogar beim „Tandemflug“ auch sehr schwache Turbulenzen erfassen zu können. Vor diesem Hintergrund wird die wichtige Bedeutung der rauen Oberflächenstruktur als Hilfs-

struktur zur besseren Erfassung oberflächennaher Turbulenzen durch die Windhaare nochmals verdeutlicht.

Eine Differenzierung zwischen den Turbulenzen, die aus dem eigenen Flügelschlag und dem „fremden“ Flügelschlag des vorausfliegenden Tieres resultieren, wäre durch die Erkennung eines jeweiligen spezifischen Turbulenzmusters denkbar. Die Nuancen des Turbulenzmusters könnten durch die Einflussnahme der rauen Oberflächenstruktur auf die turbulenten Luftströmungen eventuell deutlicher herausgestellt werden, so dass eine differenzierte Erfassung der Turbulenzmuster durch das aerodynamische System der Windhaarfelder denkbar wäre.

Eine Differenzierung zwischen eigenen Signalen und Signalen der Artgenossen ist auch bei im Schwarm schwimmenden Fischen von Bedeutung. Die nachtaktive Fischart, *Mormyrops anguilloides*, nutzt ein schwaches elektrisches Feld und dessen verzerrtes Echo im Schwarm sowohl zur Beutejagd als auch für den Zusammenhalt (ARNEGARD, CARLSON, 2005). Dabei wird der Zusammenhalt durch sehr präzise Synchronisation der elektrischen Signale bezüglich ihrer Frequenz und ihres Timings (HEILIGENBERG, 1991), bewirkt. Durch die Synchronisation sind die kommunikativen elektrischen Signale auf ein enges „Fenster“ beschränkt, so dass außerhalb dieses „Fensters“ elektrische Signale zur Sondierung von Beutetieren und der Orientierung genutzt werden können. Damit ist eine Unterscheidung zwischen den elektrischen Signalen, die der Orientierung dienen und den kommunikativen elektrischen Signalen möglich. Zieht man einen Vergleich zum Heuschreckenschwarm, so lassen sich Parallelen erkennen. Der turbulente Luftstrom der vorausfliegenden Wanderheuschrecke bewirkt eine Kopplung des Flügelschlags und eine Angleichung der Flugeschwindigkeit (GEWECKE, 1975; CAMHI, SUMBRE, WENDLER, 1995; KUTSCH, CAMHI, SUMBRE, 1994), so dass, unterstützt durch ein optomotorisches Regelsystem (ROBERT, 1988a, ROBERT, 1988b), der Zusammenhalt im Schwarm gegeben ist.

Inwieweit die tatsächliche Leistung der aerodynamischen Sinnesorgane bei *Locusta* sich in Bereiche erstreckt, die vergleichbar mit den Sinnesleistungen anderer Schwarmtiere sind, wie z. B. auch denen der Fledermäuse, kann allerdings bisher kaum zuverlässig abgeschätzt werden. Immerhin konnte aber eine plausible Funktion der charakteristischen rauen Oberfläche zur Steigerung der Empfindlichkeit der

Windsinneshaare mit den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung aufgezeigt werden.

## 7 Zusammenfassung

*Locusta migratoria* hat im oberen Teil des Kopfes windsensitive Sinneshaare, welche der Flugsteuerung dienen. Die Chitinoberfläche weist an dieser Stelle zusätzlich eine eigentümliche raue Struktur auf, die exakt auf den Bereich der Haarfelder beschränkt ist. Es stellt sich die Frage, ob diese Struktur die sensorische Funktion der Sinneshaare unterstützt.

Ökologisch-systematische Vergleiche zwischen Heuschreckenarten mit unterschiedlichem Flugvermögen zeigen, dass insbesondere bei flugfähigen Arten ähnlich ausgeprägte Oberflächenstrukturen im Bereich von sensitiven Haare existieren, was für eine spezielle Funktion dieser Struktur beim Flug spricht. Die aerodynamische Wirkung der Chitinoberfläche wird durch die Temperaturveränderung, die ein erwärmter Luftstrom auf das Chitin bewirkt, gemessen. Demnach fördert die raue Struktur den Temperatúrausgleich bei Umströmungen mit ausgeprägten Querturbulenzen. Es ist bekannt, dass die Windhaare die Querturbulenzen der Flügelbewegung rezipieren und so die Flugbewegung stimulieren. Daraus ist zu folgern, dass die Rauigkeit des Chitins die Empfindlichkeit der Windhaare für diese Turbulenzen erhöht. Elektrophysiologische Versuche an einem Interneuron des Windhaarsystems (TCG) unter experimenteller Beeinflussung der Rauigkeit durch Besprühen mit Silikonöl bestätigen diese Vermutung. Die Oberflächenstruktur des Chitins unterstützt danach durch ihre aerodynamische Wirkung die sensorische Funktion der Windsinneshaare.

## 7 Summary

*Locusta migratoria* has windsensitive sensory hairs on the upper part of the head, which serve the flight control system. The surface of chitin in this area has also a peculiar rough texture, which is exactly restricted to the area of the hair fields. This raises the question if this type of structure supports the sensory function of the sensory hairs.

Ecological-systematic comparisons between grasshopper species with different flightabilities show, that similar distinct surface structures in the area of the sensitive hairs, particularly by flight capable types exists. So this suggests a special function of this structure during flight. The aerodynamic effect on the chitin surface is tested by means of the heat exchange of the chitin surface with a warm airstream. It is shown that the rough chitin structure supports the temperature adaptation by unsteady currents with distinct cross turbulences. It is known, that the windhairs receive cross turbulences by the wing movements and thereby stimulate the flight movement. One can conclude, that the roughness of the chitin surface increases the sensitivity of the windhairs for these cross turbulences. Electrophysiological experiments on an interneuron of the wind-hair-system (TCG), under experimental influence of the roughness by spraying it with silicone oil confirms this assumption. The rough surface structure of the chitin area thereafter supports the sensory function of the wind sensory hairs by means of an aerodynamic effect.

## 8 Literaturverzeichnis

- Arnegard M.; Carlson, B.** (2005) Spannungsgeladene Kommunikation. Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences. Online-Vorabveröffentlichung. ddp/wissenschaft.de.
- Bacon, J.** (1983) The identified neuron approach to the study of insect flight. In: Biona Report 2, Biologie und angrenzende Naturwissenschaften in der Biologischen Arbeitsgruppe Nachtigall, S. 1-9.
- Bacon, J.; Tyrer, M.** (1978) Activity of an identified wind interneuron on the flying locust. In: Nature 278: 638 – 640.
- Bacon, J.; Möhl, B.** (1983) The Tritocerebral Commissur Giant (TCG) Wind-Sensitive Interneurone in the Locust. In: J. comp. Physiol. 150: 439-452.
- Baker, P.S.; Gewecke, M.; Cooter, R.J.** (1984) Flight orientation of swarming *Locusta migratoria* L. III. Wing-beat frequency, flight speed and attitude. In: Physiol. Ent. 9: 247 – 252.
- Camhi, J. M.** (1968) Locust wind receptors: I. Transducer mechanics and sensory response. In: J. Exp. Biol. 50: 335- 348.
- Camhi, J. M., Sumbre, G., Wendler, G.** (1995) Wing – beat coupling between flying locust pairs. Preferred phase and lift enhancement. In: J. Exp. Biol. 198: 1051 – 1063.
- Cooter, R.J.** (1989) Swarm flight behavior in flies and locusts. In: Insect Flight: 165 – 203. Boca Raton, FL CRC Press.
- Detzel, P.** (1998) Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Verlag Eugen-Ulmer, Stuttgart.
- Dorda, D.** (1995) Heuschreckenzönosen als Bioindikatoren auf Sand- und submediterranen Kalkmagerrasen des saarländisch-lothringischen Schichtstufenlandes. DELATTINIA, Univ. des Saarlandes, Saarbrücken.

- |                                                                                      |               |                                                                                                                                                                 |
|--------------------------------------------------------------------------------------|---------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Dorda, D.</b>                                                                     | <b>(1996)</b> | Atlas der Heuschrecken des Saarlandes. DELATTINIA, Univ. des Saarlandes, Saarbrücken.                                                                           |
| <b>Gewecke, M.</b>                                                                   | <b>(1975)</b> | The influence of the aircurrent sense organ on the flight behaviour of <i>Locusta migratoria</i> . In: J. Comp. Physiol. A 103: 79 – 95.                        |
| <b>Gewecke, M.; Philippen, J.</b>                                                    | <b>(1976)</b> | Control of horizontal flight course by air-current sense organs in <i>Locusta migratoria</i> . In: Physiol. Entomol. 3: 43-52.                                  |
| <b>Gieck, K.</b>                                                                     | <b>(1989)</b> | Technische Formelsammlung. Gieck-Verlag, Heilbronn.                                                                                                             |
| <b>Gröber, H.</b>                                                                    | <b>(1988)</b> | Die Grundgesetze der Wärmeübertragung. Springer-Verlag, Berlin.                                                                                                 |
| <b>Gunn, D. L.; Prey, F.C.; Seymour, W.G.; Telford, T.M.; Wright, E.N.; Yeo, D.;</b> | <b>(1948)</b> | Behavior of the desert locust in relation to aircraft spraying. In: Anti-locust Bull. 3: 1 – 70.                                                                |
| <b>Heiligenberg, W.</b>                                                              | <b>(1991)</b> | Neural nets in electric fish. MIT Press, Cambridge                                                                                                              |
| <b>Heinzel, H.G., Horsmann, U.</b>                                                   | <b>(1981)</b> | Beeinflussung des Fluges von <i>Locusta migratoria</i> L. durch Reizung der Windsinneshaare mit Lustströmungsmodulationen. In: Verh. Dtsch. Zool. Ges., S. 235. |
| <b>Horsmann, U.; Heinzel, H.G.; Wendler, G.</b>                                      | <b>(1983)</b> | The phasic influence of selfgenerated air current modulations on the locust flight motor. In: J. Comp. Physiol. 150: 427 – 438.                                 |
| <b>Ingrisch, S.</b>                                                                  | <b>(1998)</b> | Die Heuschrecken Mitteleuropas. Westrap-Wiss., Magdeburg.                                                                                                       |
| <b>Ingrisch, S.; Köhler, G.</b>                                                      | <b>(1998)</b> | Heuschrecken Mitteleuropas, Westrap-Wiss., Magdeburg.                                                                                                           |
| <b>Kutsch, W.; Camhi, J.; Sumbre, G.</b>                                             | <b>(1994)</b> | Close encounters among flying locusts produce wingbeat coupling. In: J. comp. Physiol. A 174: 643 – 649.                                                        |
| <b>Möhl, B.; Zarnack, W.</b>                                                         | <b>(1977)</b> | Flight steering by means of time shifts in the activity of the direct downstroke muscles in the locust. Fortschr. Zool. 24: 333 – 339.                          |



- |                             |                |                                                                                                                                                                                 |
|-----------------------------|----------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Möhl, B.</b>             | <b>(1993)</b>  | The role of proprioception for learning in locust flight. In: J. comp. Physiol. A 172: 325 - 332.                                                                               |
| <b>Müller, H.J.</b>         | <b>(1986)</b>  | Bestimmung wirbelloser Tiere im Gelände. Bildtafel für zoologische Bestimmungsübungen und Exkursionen. Fischer, Stuttgart.                                                      |
| <b>Nachtigall, W.</b>       | <b>(1987)</b>  | Vogelzug und Vogelflug, Rasch und Röhring Verlag, Hamburg                                                                                                                       |
| <b>Nachtigall, W.</b>       | <b>(2001)</b>  | Technische Biologie von Umströmungsvorgängen und Aspekte ihrer bionischen Übertragbarkeit. Akademie der Wissenschaft und der Literatur, Mainz.                                  |
| <b>Prandtl, L.</b>          | <b>(1957)</b>  | Strömungslehre. Vieweg, Braunschweig.                                                                                                                                           |
| <b>Rainey, R.C.</b>         | <b>(1976)</b>  | Flight behaviour and features of the atmospheric environment. In: Insect flight S. 75 – 112, Blackwell, Oxford.                                                                 |
| <b>Rainey, R.C.</b>         | <b>(1989)</b>  | Migration and Meteorology. Clarendon Press, Oxford.                                                                                                                             |
| <b>Robert, D.</b>           | <b>(1988a)</b> | Visual steering under closed-loop conditions by flying locusts: flexibility of optomotor response and mechanisms of correlation steering. In: J. Comp. Physiol. A 164: 15 – 24. |
| <b>Robert, D.</b>           | <b>(1988b)</b> | Visual steering by flying locusts. In: Elsner N., Barth F. G. (eds.) Sense Organs–Interfaces between environment and behavior, Thieme Verlag, Stuttgart New York.               |
| <b>Seifert, G.</b>          | <b>(1995)</b>  | Entomologisches Praktikum. Thieme Verlag, Stuttgart, New York.                                                                                                                  |
| <b>Smola, U.</b>            | <b>(1970)</b>  | Morphologie, Mechanik und Elektrophysiologie der windempfindlichen Rezeptoren auf dem Kopf der Wanderheuschrecke ( <i>Locusta migratoria</i> ). Dissertationsschrift.           |
| <b>Spork-Frischling, P.</b> | <b>(1995)</b>  | Optomotorische Kontrolle des Schwarmzusammenhalts bei wandernden Wüstenheuschrecken ( <i>Schistocerca gregaria</i> Forskål). Dissertationsschrift, Hamburg.                     |

- |                      |               |                                                                                               |
|----------------------|---------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Tauscher, H.</b>  | <b>(1986)</b> | Unsere Heuschrecken. Franckh, Stuttgart.                                                      |
| <b>Weidner, H.</b>   | <b>(1953)</b> | Die Wanderheuschrecken. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.G., Leipzig.         |
| <b>Weis-Fogh, T.</b> | <b>(1949)</b> | An aerodynamic sense organ stimulating regulating flight in locusts. In: Nature 164: 873-874. |