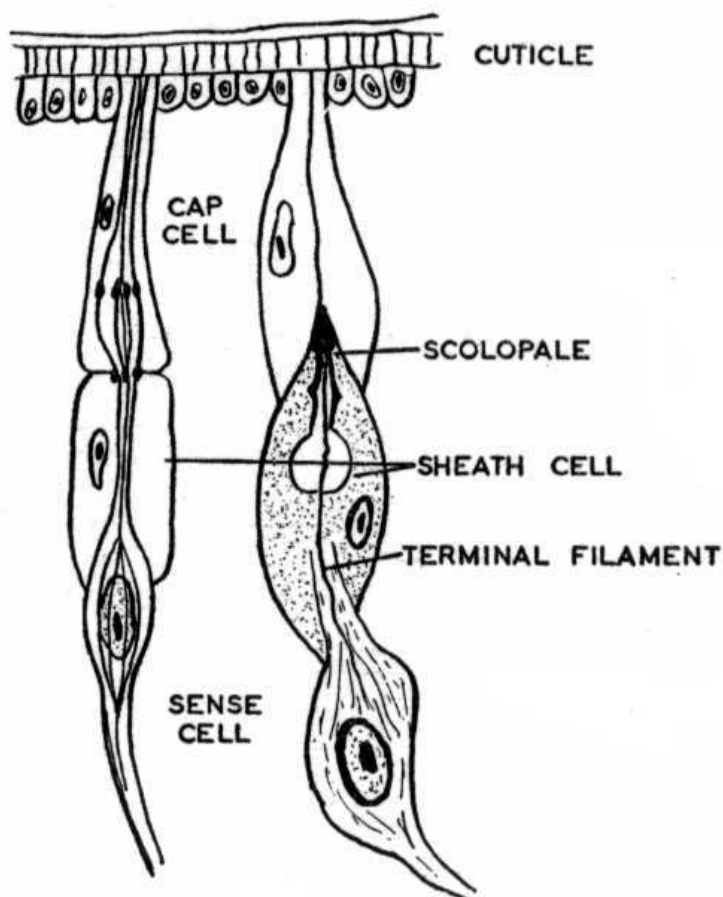


GEHOORORGANEN VAN DE INSECTEN.

In een vorige serie hebben we de lezers laten kennis maken met de verschillende wijzen waarop insecten geluiden maken en met de organen die ze daarbij gebruiken. Het is natuurlijk logisch dat indien insecten geluid produceren, dat ze ook over organen beschikken om deze geluiden waar te nemen.

Eerst echter willen we omschrijven wat we verstaan over horen bij insecten en wel als volgt: een insect hoort als het zich gedraagt alsof het een bewegend object of geluidsbron heeft gelokaliseerd die niet in contact is met het insect. We geven deze definitie vooraf met opzet want het kan in feite gaan zowel over waarnemingen van luchttrillingen als van trillingen van het substraat waarop het insect zich bevind. Beide wijzen van geluidsoverdracht door trillingen kunnen door insecten worden waargenomen en ook trillingen die zich in het water voortplanten zijn in deze definitie begrepen. Kirby beschreef hoe bij een scherp geluid een kleine snuitkever van het genus *Apion* zijn antenne spitste, Muller (1826) was waarschijnlijk



Figuur 1

de eerste die timpanale organen bij *Heteroptera* als gehoororganen bestempelde, misschien omwille van een oppervlakkige gelijkenis met een mensenoar, terwijl Newport (1838) overtuigd was dat men in de antennae de gehoororganen moest zien. Die toestand van verwarring en onzekerheid werd beëindigd door het werk van Regen, Minnich en Mayer. Regen toonde duidelijk aan dat bij *Orthoptera* het gehoororgaan de timpanale organen waren, Minnich bewees dat bij sommige rupsen behaarde organen reageerden op geluid. Mayer toonde aan dat de lange haren op de antennae

van sommige % muggen in resonantie trilden met bepaalde geluidsfrequenties en besloot dat het orgaan van Johnston in de antennae aldus geprikkeld werd. Terecht werd hieruit besloten dat bij het gehoor van de insecten meerdere organen betrokken zijn. De zintuiglijke cellen die gevoelig bleken voor geluidstrillingen werden door Graber (1872-82) chordotonale organen genoemd omdat hij ze opvatte als gespannen snaren die trilden bij akoestische prikkels. Deze organen tegenwoordig sensillae geheten bestaan in feite uit drie cellen, een kap-cel die de verbinding met de cuticula omringt en een schedevormige cel die beide de eigenlijke zintuiglijke cel omringen. De verbinding met de cuticula kan ook gebeuren door een draadvormig orgaan in de kap-cel. Dit scolopale veroorzaakt door zijn beweging ten opzichte van het terminale filament van de eigenlijke zintuigcel de prikkel die de geluidstrillingen op de waarnemingsfunctie van de zintuigcel veroorzaken. (Figuur 1).

Dit gevoelsorgaan (sensillum) voor geluid is zeer verspreid zowel bij larven als bij de imago's van alle insectengroepen. Meestal ligt de distale kap-cel ofwel in de onderhuid (hypodermis) van de cuticula ofwel ligt de ganse receptor tot en met de zintuigcel in een weefselstrook tussen twee lagen van de lichaamswand. Dit wijst erop dat deze cellen oorspronkelijk bestemd waren om de onderlinge stand en bewegingen der weefsels te registreren. Deze zenuwcellen, oorspronkelijk proprio-receptoren zijn later verbonden geworden met geluid registrerende bvb. timpanale organen welke die zenuwcellen ook gevoelig maakten voor geluidsprikkels.

De gehoororganen behoren bij de insecten tot (nog toe) tot 5 orgaantypes:

∈ - Timpanale organen

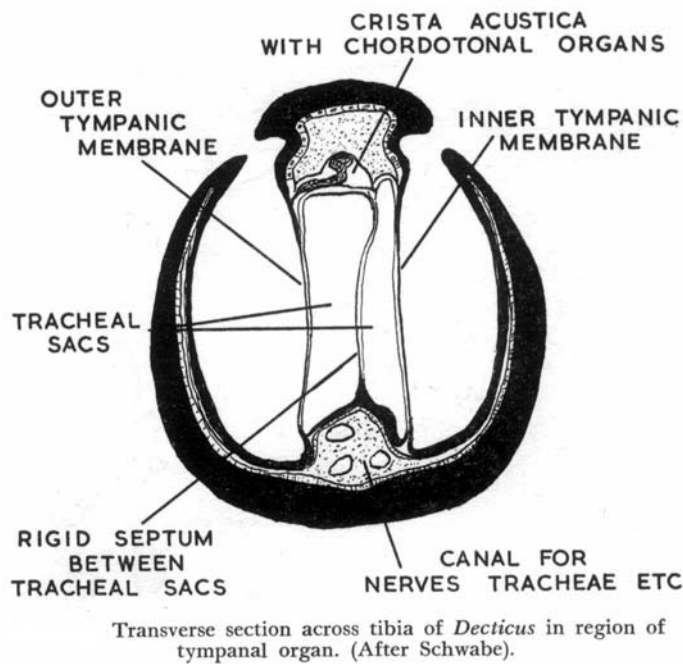
∉ - Het orgaan van Johnston in de antennae (bvb. muskieten)

∠ - Sub-genuale organen in de proximale (naar het lichaam toe gelegen) regio van de tibia.

∇ - Over het lichaam verspreide chordotonale sensillae (gevoelsorganen).

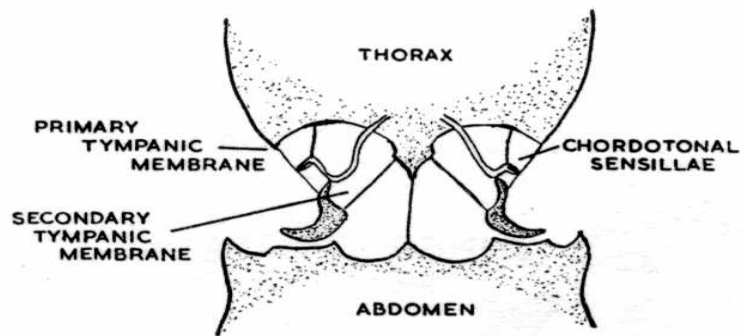
® - Voor geluid gevoelige haren van verscheidene types.

∈ De timpanale organen (van het Grieks *timpanon* = trommel) zijn gekenmerkt door de aanwezigheid van een trommelvlies, een vlies dat trilt onder invloed van geluid. Dit trommelvlies behoort tot het exo-skelet en is verbonden met chordotonale sensillae en relatief grote luchtzakken. Ze komen steeds in paren voor en worden tot nu toe slechts gevonden bij de Orthoptera, de *Lepidoptera* en de *Hemiptera*. Bij de Orthoptera vindt men deze timpanale organen bij de *Acridoidea* in het eerste segment van het abdomen, bij de *Grylloidea* en de *Tettigonioidae* in de tibias van de voorpoten. Zij verschijnen bij deze groepen reeds in het nimfale stadium en zijn aanwezig bij beide geslachten. Bij de *Acrididae* schijnen de luchtzakken te dienen om te vermijden dat het geluid door contact met weefsels zou verzwakt of gedempt worden. Daar ze elkaar mediaan raken zou dit volgens Pumphrey (1940) daarenboven voor gevolg hebben dat het geluid tezelfdertijd de twee timpanale organen beïnvloed of het nu van rechts dan wel van links komt. Aldus wordt de luchtverplaatsing of trilling langs beide zijden op de timpanale organen overgebracht terwijl bij zoogdieren bvb.



Figuur 2

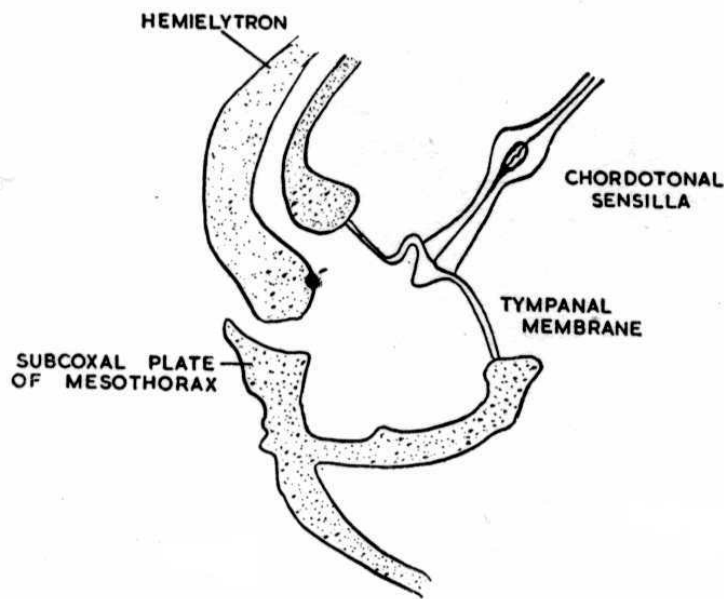
organen verdikt. Bij de *Grylloidea* zijn de timpanale trommelvliezen geheel bloot naar buiten toe. Bij de *Tettigionidae* zijn deze organen beschermd door twee plooiën van de cuticula met een naar voor gerichte spleetvormige opening (figuur 2). Bij de *Grylloidea* gelijken de gehoororganen op deze van de *Tettigionidae* maar bij sommige (bvb. *Cophus*) is er maar één opening en bij de veenmollen (*Grylotalpa*) is deze opening beschermd door een plooi van de cuticula (opperhuid). Bij andere genera zoals *Oecanthus* zijn de 2 gehoororganen symmetrisch en gelijk. Bij de *Lepidoptera*, bij de *Noctuidae* zijn de timpanale organen (de trommelvliezen) gelegen in de methathorax (laatste segment van het pronotum). Bij de *Pyralidina* en de *Geometroidea* liggen ze in het 1^e of het 2^e segment van het abdomen, behalve bij de *Axiidae* waar ze in het 7^e segment gelegen zijn. (Figuur 3) toont de luchtzakken en de secundaire timpanale organen van de *Noctuidae* waarbij wij in het midden de gemeenschappelijke wand zien van beide luchtzakken zodat het geluid dat één der membranen beweegt langs de gemeenschappelijke wand ook het andere membraan doet trillen. Bij de *Hemiptera Homoptera* is het alleen bij de cicaden dat we



Figuur 3

de trillingen alleen van buitenaf op het trommelvlies terechtkomen zodat het meer over de trillende bewegingen van de lucht gaat dan bij insecten over een drukverandering registrerend orgaan. Er is altijd ook minstens een spiertje aanwezig dat het timpanale orgaan onder spanning houdt de zogenaamde "sensor tympani". De tibiale timpanale organen van de *Tettigonioidae* en *Grylloidae* zijn meer ingewikkeld. De

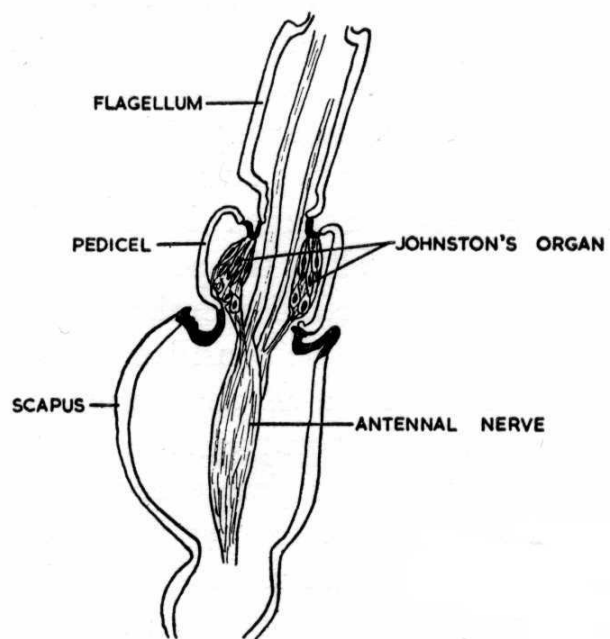
tibia zijn op de plaats van die



Figuur 4

trommelvlies uitwendig in communicatie met het water, op het binnenoppervlak van dit tympanum bevindt zich een bundel chordotonale sensillae met een kegeltje op het vast hechtingspunt (figuur 4). Zulk orgaan vindt men bij de *Corixidae*, *Notonectidae*, *Pleidae*, *Nepidae* en *Naucoridae*, dit gehoororgaan bevindt zich in de mesothorax dichtbij de aanhechtingspunten van de elytrae en de 2^e spirakelopening. Langs deze opening staat het trommelvlies in de tracheale holte in verbinding met de buitenwereld. Bij de waterwants *Corixa punctata* ligt dit orgaan in een holte in de trachea die ook uitmondt in het 2^e spirakel van de thorax.

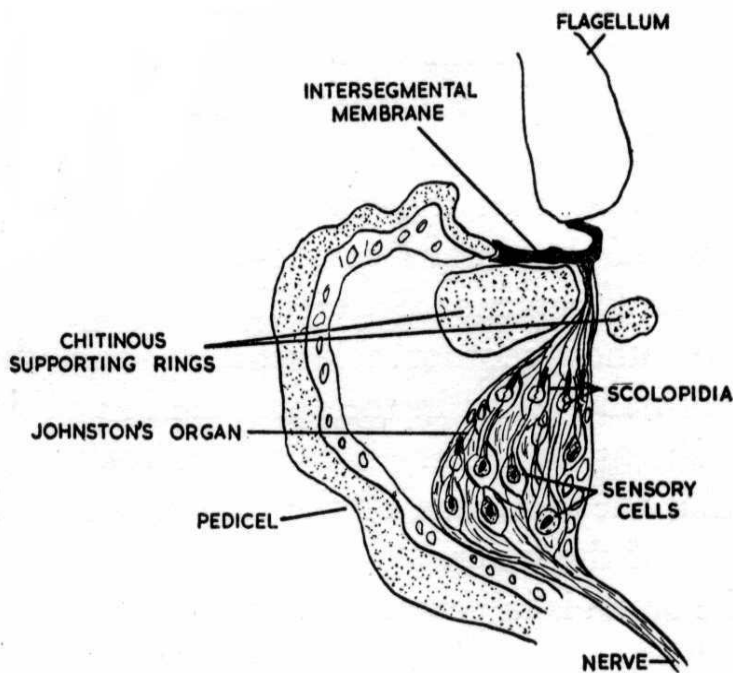
≠ Het orgaan van Johnston is genoemd naar de entomoloog die het orgaan voor het eerst beschreef in een mug van het genus *Culex*. Er is duidelijk aangetoond dat dit orgaan bij de muskieten en waarschijnlijk ook bij de andere diptera het voornaamste gehoororgaan is. Bij de diptera bevindt het zich in het 2^e segment of pedicel van de antennae. Het bestaat uit een aantal radiaal gerangschikte chordotonale sensillae of tastorganen verbonden met de centrale zenuwstreng in de antennae (figuur 5). Deze sensillae zijn vastgehecht aan de



Figuur 5

timpanale organen vinden die gelijken op deze van de Orthoptera en de *Lepidoptera*. Deze organen werden beschreven door Vogel (1923). Langs de chordotonale sensillae die door spierhuidjes gespannen worden gehouden als vioolsnaren worden de trillingen van de timpanale organen als een prikkel overgebracht op het zenuwstelsel. Bij de waterwants *Plea atomaria* is het tympanum of

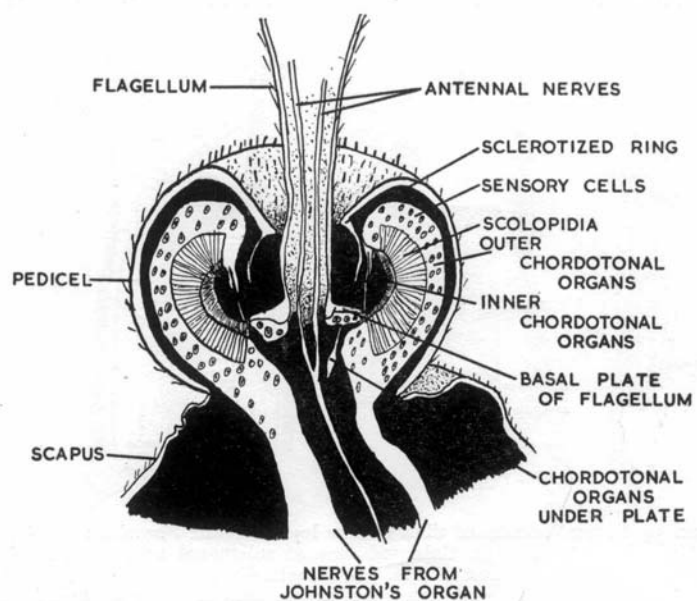
wand van de pedicel in en aan de bovenzijde aan een membraan tussen flagellum en pedicel (figuur 6).



Figuur 6

diptera controleert dit orgaan het evenwicht tussen vleugelslag en luchtstroming. Bij mieren controleert het de beweging in functie van de zwaartekracht zodat we het Johnston orgaan niet kunnen aanzien als een specifiek gehoororgaan, maar zowel het werk van Mayer als meer recent van Tischner (1953) laat ons toe te besluiten dat bij *Diptera Nematocera* het een gehoororgaan is. Dit wordt trouwens bevestigd door het werk van Risler die de aandacht erop vestigt dat de 2 groepen chordotonale sensillae zowel horizontale als verticale bewegingen van een flagellum kunnen registreren.

De bewegingen van het flagellum van de antennae ten opzichte van de basis vormen de prikkels voor de sensillae in het Johnston-orgaan. Zelfs bij primitieve insecten zoals het suikerdiefje *Lepisma saccharina* schijnt het orgaan van Johnston aanwezig te zijn maar het is best ontwikkeld bij *Chironomidae* en *Culicidae*. Bij deze insecten vullen de sensillae (gevoelige zenuwuiteinden) het 2^e verdikte segment van de antennae (figuur 7). Het Johnston orgaan is dus een specifieke receptor die reageert op bewegingen van het flagellum. Bij *Gyrinus* zou het reageren op veranderingen in het wateroppervlak. Bij sommige



Figuur 7

