

Biophysik der Schallerzeugung durch die Vorderflügel der Grillen

HARALD NOCKE

Zoologisches Institut der Universität zu Köln, Lehrstuhl für Tierphysiologie

Eingegangen am 10. Mai 1971

Biophysics of Sound Production by the Tegmina of Crickets

Summary. In several cricket species (*Gryllus campestris* L., *Gryllus bimaculatus* de Geer, and *Acheta domesticus* L.) the sound-radiating parts of the tegmen have been determined for the calling song. The oscillatory properties of these structures have been analysed.

1. Extirpation of one harp-area (Fig. 2) lowered the sound pressure level of the first maximum (4–5 kHz) in the sound frequency spectrogram by 18 dB on the average (Fig. 4). This drop was partially reversed by installation of plastic substitutes (Fig. 5).

2. The radiated sound can be changed by excising teeth on the pars stridens. By this means the damping characteristics of the tegminal resonator were calculated. The logarithmic decrements were between 0.086 and 0.262, depending on the animal.

3. The sound level distribution on the surface of the tegmen of stridulating males was measured for the 5 kHz-component of the calling song. The fact that a distinct maximum of sound pressure was located on the harp (Fig. 7) demonstrates the sound-radiating function of this structure.

4. The sound distribution around stridulating animals was measured in the equatorial and median planes (Fig. 8). The sound-radiation is directed. Microphone probe measurements in the 12 mm long cavity under the elevated tegmina showed a caudad directed sound-level-gradient of 9.3 dB on the average.

5. The cavity under the tegmina has no resonator properties.

6. The resonance frequency of the harp was calculated to be 5.6 kHz. This value corresponds closely to the measured resonance frequency of the harp, which varies with different specimens of *Gryllus campestris* from 4.2–5.4 kHz.

7. Motion pictures of the wing covered with cork powder and excited with sound showed in a direct way the resonator properties of the harp and the mirror (Fig. 9).

8. The resonance curve of the harp was determined (Fig. 10), and it was shown that the harp is a uniform and linear resonance system (Figs. 11 and 12). The harp frame has no resonator function (Fig. 13).

9. The amplitude of the harp displacement in response to a sound pulse is an exponential function for the building-up-transient as well as for the dying-out-transient (Figs. 14 and 15).—From the resonance curve and the dying-out-transient the expected phaseshift between the driving force and the resonator displacement can be calculated. Calculated and experimentally determined values for the phaseshift are in good agreement (Fig. 17).

10. Characteristics of the harp resonator (Q-factor, resonance frequency, response-threshold) were determined. The resonators of the right and left tegmen are differently tuned.

There is a close correlation between the resonance frequency of the harp and the location of the first maximum in the sound frequency spectrogram of the calling song (Table 3).

11. In comparison with the pressure level of the radiated sound, the response threshold of the harp is rather low. For this reason a stridulating cricket can throw the harp of another animal into resonance (Fig. 18). This has been shown experimentally over distances up to 150 cm.

12. The harp was artificially damped with a mass and the displacement of the resonance frequency was determined (Fig. 19). From this displacement the mass of the harp was calculated.

13. In comparison with the harp the mirror is more strongly damped and it is tuned to a higher frequency of 7.2 kHz (Fig. 20 and Table 2).

14. The tegminal resonators (harp and mirror) of *Gryllus bimaculatus* and *Acheta domestica* (Fig. 21 and Table 2) are comparable to those of *Gryllus campestris* which have been studied in detail.

Zusammenfassung. Bei den Grillen *Gryllus campestris* L., *Gryllus bimaculatus* de Geer und *Acheta domestica* L. wurde gemessen, welche Teile der Vorderflügel (Tegmina) während des Lockgesanges Schall abstrahlen. Die Schwingungseigenschaften dieser Bereiche wurden untersucht.

1. Der Ausfall einer Harfenfläche bewirkt einen Abfall des 1. Maximums (bei 4–5 kHz) im Tonspektrogramm des Lockgesanges von durchschnittlich 18 dB (Abb. 4), der durch den Einbau einer Kunststoffprothese teilweise rückgängig gemacht werden kann (Abb. 5).

2. Entfernung von Schrillamellen verändert den abgestrahlten Schall (Abb. 6). Daraus werden die Dämpfungseigenschaften des Singflügelresonators berechnet. Das logarithmische Dekrement liegt, je nach Tier, zwischen 0,086 und 0,262.

3. Die Schallpegel-Verteilung auf der Tegmina-Oberfläche des zirpenden Männchens zeigt bei selektiver Messung für die 5 kHz-Komponente des Lockgesanges ein ausgeprägtes Maximum im Bereich der Harfe (Abb. 7); sie ist der Schallstrahler für diesen Frequenzbereich des Gesanges.

4. Die Strahlungscharakteristik des stridulierenden Tieres wird für die Äquatorial- und die Medianebene ausgemessen (Abb. 8). Die Schallabstrahlung ist gerichtet. Mikrophon-Sondenmessungen in Hohlraum unter den aufgestellten und bewegten Singflügeln zeigen für eine Strecke von ca. 12 mm einen caudad gerichteten Schallgradienten von durchschnittlich 9,3 dB.

5. Dem Hohlraum unter den Singflügeln kommt keine Resonatoreigenschaft zu.

6. Für die Resonanzfrequenz der Harfenfläche wird der Wert von 5,6 kHz berechnet. Die durch kapazitive Messung bestimmten Werte liegen, je nach Tier, zwischen 4,2 und 5,4 kHz.

7. Filmaufnahmen zum Schwingen angeregter und mit Korkpulver bestreuter Singflügel zeigen auf direktem Wege die Resonatoreigenschaften von Harfe und Spiegelzelle (Abb. 9).

8. Die Resonanzkurve der Harfe (Abb. 10) wird bestimmt. Sie stellt ein einheitliches, linear arbeitendes Resonanzsystem dar (Abb. 11, 12). Dem Harfenrahmen kommt keine Resonatorfunktion zu (Abb. 13).

9. Ein- und Ausschwingvorgänge der Harfe (Abb. 14) folgen einer e -Funktion (Abb. 15). Aus der Resonanzkurve und dem Ausschwingvorgang läßt sich der Verlauf der Phasenverschiebung zwischen Erregerkraft und Resonatorauslenkung berechnen. Der rechnerisch ermittelte Phasenverlauf deckt sich weitgehend mit der gemessenen Phasenverschiebung (Abb. 17).

10. Kenngrößen des Harfen-Resonators (Q -Faktor, Resonanzfrequenz, Ansprechschwelle) wurden bestimmt. Rechter und linker Singflügel sind verschieden abgestimmt. Zwischen der Abstimmung der Harfen des rechten und linken Singflügels und der Lage des 1. Maximums im Tonfrequenz-Spektrum des Lockgesanges besteht eine enge Korrelation (Tabelle 3).

11. Die im Vergleich zum abgestrahlten Schall außerordentlich niedrige Ansprechschwelle der Harfe ermöglicht sogar eine Anregung durch den Stridulations-schall eines anderen Tieres bis zu einer Entfernung von 150 cm (Abb. 18).

12. Aus künstlicher Harfen-Dämpfung und der Verschiebung der Resonanzfrequenz (Abb. 19) wird die Masse des Harfen-Resonators bestimmt.

13. Im Vergleich zur Harfe ist die Spiegelzelle relativ stark gedämpft und höher abgestimmt (7,2 kHz) (Abb. 20, Tabelle 2).

14. Die Flügelresonatoren (Harfe und Spiegelzelle) bei *Gryllus bimaculatus* und *Acheta domesticus* (Abb. 21, Tabelle 2) sind mit denen von *Gryllus campestris* vergleichbar.

15. Die Voraussetzungen der Schallerzeugung, das akustische Nahfeld der Grille und die Schwingungseigenschaften der Flügelresonatoren werden diskutiert.

A. Einleitung

Die Entstehung des Stridulationsschalles während der Bewegung der Tegmina bei Tettigoniden ist vor allem von Dumortier (1963), Broughton (1964), Suga (1966), Pipher-Morris (1967), Bailey (1967, 1970) und Bailey u. Broughton (1970) untersucht worden. Dagegen liegen bei Grillen nur mehr oder weniger gut begründete Vermutungen darüber vor, welchen Teilen der Tegmina die Schallproduktion und -abstrahlung zuzuschreiben ist. Nach Pasquinelli u. Busnel (1955) soll bei *Oecanthus pellucens* ein Teil oder sogar der gesamte Singflügel Resonatoreigenschaften haben. Stärk (1958), die die Morphologie der Lautorgane von *Acheta domesticus* L., *Gryllus campestris* L. und *Gryllus bimaculatus* de Geer beschreibt, sieht in der Harfe, dem Diagonalfeld und der Spiegelzelle die Schwinger. Rakshpal (1960) gibt für *Acheta pennsylvanicus* die Spiegelzelle als Resonator an, während Bennet-Clark (1970) bei *Gryllotalpa* den Harfenrahmen als Resonator, die Harfenfläche jedoch für die Schallabstrahlung verantwortlich macht. Da bislang bei Grillen beweiskräftige Daten fehlen, ist es das Ziel der vorgelegten Arbeit, die Widersprüche in den Angaben experimentell zu klären.

B. Material und Methode

I. Versuchstiere

Alle Untersuchungen wurden an männlichen, geschlechtsreifen Grillen vom „Rechtsgeigertyp“ (Huber, 1962) durchgeführt. Die 3 verwendeten Arten *Gryllus campestris* L., *Gryllus bimaculatus* de Geer und *Acheta domesticus* L. stammten aus den Zuchten des Institutes. In der vorliegenden Arbeit sind die Meßergebnisse von mehr als 180 Versuchstieren berücksichtigt. Alle Messungen beschränken sich auf den Lockgesang.

II. Operationen

Zur Vermeidung von Störungen der Gesangsaktivität durch visuelle oder taktile Wahrnehmung der bewegten Mikrofonsonde, erwies es sich als günstig, die Tiere zu blenden und ihre Fühler auf ca. 3 mm zu kürzen. Sie bleiben dann singend an einer Stelle stehen, während man die einzelnen Bereiche mit der Sonde abtasten kann. — Einzelne Flügelteile wurden mit Rasierklingensplitttern am mechanisch fixierten, nicht narkotisierten Tier ausgeschaltet. Hierbei durften die „tragenden“ Strukturen des Singflügels, insbesondere die Adern a5—a7 nicht beschädigt werden. — Zur Ausschaltung einzelner Zähne der Schrilleiste mußte der rechte Singflügel des mechanisch fixierten Tieres um 90° zur Dorsalseite des Prothorax hochgeklappt und an einem Metallhalter festgeklebt werden. — Für die Schwingungsmessungen klebte ich die Singflügel des dekapitierten Tieres am Pronotum in Singstellung fest; das Präparat befestigte ich mit Kolophonium an einem Korkhalter. Da die Atembewegungen des Präparates störende Relativbewegungen zwischen kapazitiver Elektrode und den Singflügeln verursachten, legte ich dem gesamten Rumpfbereich einen „Streckverband“ aus Kolophonium an.

III. Versuchstechnik

1. Schallmessungen

Im Nahfeld einer punktförmigen Schallquelle (als Nahfeld wird hier der Abstand $r < \text{Wellenlänge}$ der abgestrahlten Frequenz definiert) tritt zwischen Schalldruck und Schallschnelle eine Phasenverschiebung auf. Um eine hierdurch bewirkte Verfälschung der im Schall-Nahfeld der Tiere durchgeführten Pegelmessungen auszuschließen, verwendete ich ein Druckmikrofon (Brüel & Kjaer 4131) in Verbindung mit einem Terz-Oktav-Analysator (Brüel & Kjaer 2112). Zur Aufnahme der Tonfrequenz-Spektrogramme befand sich das Tier innerhalb eines ringförmigen Drahtkäfigs, der nach oben offen war. Die Unterlage des Käfigs war mit Samt bespannt, um Reflexionen herabzusetzen. Das Meßmikrofon befand sich 5 cm senkrecht über den Singflügeln und konnte mitgeführt werden, sobald das Tier während der Messung seinen Standort veränderte.

Bei den Ausschaltversuchen an der Schrilleiste wurde der Gesang vor und nach dem Eingriff aufgenommen (Uher 4000 L) und auf einer Endlosschleife gespeichert. Da bei diesem Experiment besonders die Veränderungen der 5 kHz-Komponente interessierten, filterte ich den betreffenden Frequenzbereich aus (Terz-Oktav-Analysator Brüel & Kjaer 2112). Gefilmt wurden die gefilterten Gesangskomponenten vom Oszillographen (Tektronix 547) mit der Kamera (Tönnies K 580).

Für die Mikrofonsondenmessungen wurde eine eigens dafür konstruierte Winkelsonde mit einer Öffnung von 0,8 mm auf das Mikrofon gesteckt. Die Meßsonde war mit einem Schalldämpfungsmittel beschichtet (VP 471, Farbwerke Hoechst AG) und erlaubte einen Schalleintritt nur im Bereich der Sondenöffnung. Um von Welligkeiten des Frequenzganges dieser Sonde unabhängig zu sein, führte ich alle Sondenmessungen selektiv über das 5 kHz-Terz-Filter des Terz-Oktav-Analysators aus. Durch Annäherung der Meßsonde auf jeweils ca. 0,5 mm an die einzelnen Meßpunkte der Deckflügeloberfläche des singenden Tieres konnte die Schallpegel-Verteilung bestimmt werden. Dazu wurden im akustischen Nahfeld Drahringe verschiedenen Durchmessers um das singende Tier gelegt, die es ermöglichen, genau definierte Meßpunkte des Schallfeldes abzutasten. — Alle Schallmessungen wurden in einem schallarmen Raum durchgeführt, in dem der Geräuschpegel für den Frequenzbereich von 2,5—20 kHz unter 20 dB lag. Die Raumtempe-

ratur betrug $24 \pm 2^\circ \text{C}$. — Mit Ausnahme der relativen Pegelangaben für die Sondenmessungen wird im folgenden stets der Effektivwert des Schallpegels in dB bezogen auf $2 \cdot 10^{-5} \text{ N/m}^2$ angegeben.

2. Schwingungsmessungen

Bei der Untersuchung der Schwingungseigenschaften des Singflügels beschränkte ich mich auf die Grundschiwingung. Als Anregungsenergie diente Luftschall. Die notwendigen Tonfrequenzen wurden von einem Sinusgenerator (General Radio 1310 A) erzeugt, von einem Tonfrequenzmodulationsgerät¹ moduliert und einem 30 W-Verstärker zugeführt, der einen Präzisions-Hochtonlautsprecher (J. B. Lansing 075) speiste. Die Schallintensität konnte mit einem Attenuator (Hatfield) über einen Gesamtbereich von 100 dB in 1 dB-Schritten verändert werden. Bei der Aufnahme von Resonanzkurven wurde der Frequenzgang des Lautsprechers ausgeglichen.

Bei allen Schwingungsmessungen befanden sich die beschallten Singflügelstrukturen im akustischen Fernfeld des Lautsprechers. Für einen Teil dieser Messungen verwendete ich als Schwingungsanzeiger feinstes Korkpulver, für die Mehrzahl jedoch ein kapazitives Meßsystem (Disa 51 E 01—03), bestehend aus einem kapazitiven Wandler mit nachgeschaltetem Demodulator. Der Wandlereffekt dieses berührungslosen Meßverfahrens beruht auf der Verstimmung der Schwingkreis Kapazität eines Oszillators durch das schwingende Meßobjekt; dadurch wird die Oszillatorfrequenz moduliert. Nach der Demodulation des frequenzmodulierten Signals erhält man ein Wechsellspannungssignal, das den Schwingungen des Meßobjektes proportional ist. Abweichungen von der Linearität machen sich nur bei sehr großen Schwingungsamplituden bemerkbar. Sie wurden durch statische Messungen bestimmt und entsprechend berücksichtigt.

Die kommerziell angebotenen kapazitiven Sonden sind wegen ihrer Größe für Messungen an sehr kleinen Meßobjekten nicht geeignet. Deshalb wurde speziell für die Messungen am Singflügel eine koaxiale Elektrode (Abb. 1 B) mit einem Spitzendurchmesser von 300 μm entwickelt. Sie liefert relativ hohe Kapazitätsänderungen, ist weitgehend brummunempfindlich und ermöglicht somit einen günstigen Störspannungsabstand. Dieser beträgt am Resonanzpunkt durchschnittlich 35 dB. — Die Kamera registrierte das Meßsignal des kapazitiven Meßsystems vom Oszilloskopgraphen (Tektronix 502 A). Abb. 1 A zeigt eine Gesamtschaltung der Beschallungs-, Meß- und Registrierungseinrichtung.

Bei Schwingungsmessungen am beschallten Singflügel mußte ausgeschlossen werden, daß auch Versuchsaufbauten zu Schwingungen angeregt werden. Messungen mit der kapazitiven Elektrode blieben ergebnislos; mit einem Beschleunigungsaufnehmer (Brüel & Kjaer 4344) in Verbindung mit dem Terz-Oktav-Analysator (Brüel & Kjaer 2112) konnten aber an verschiedenen Teilen der Versuchsanordnung Schwingungen nachgewiesen werden. Ihre Amplituden lagen im ungünstigsten Fall im \AA -Bereich und damit um mehrere Zehnerpotenzen unter den zu messenden Schwingungsamplituden.

Auswertung. Zur Darstellung der Resonanzkurven wurden die mit dem Oszilloskop gemessenen Spannungen gegen die Frequenz aufgetragen; man erhält auf diese Weise Kurven mit relativer Amplituden-Verteilung.

Um die frequenzabhängige Phasenverschiebung φ_3 zwischen der Erregerkraft des Lautsprechers und der Auslenkung der schwingenden Singflügelstruktur messen

¹ Die Schaltung wurde freundlicherweise von Herrn P. K. Möller von der Techn. Hochschule Lyngby (Dänemark) zur Verfügung gestellt.

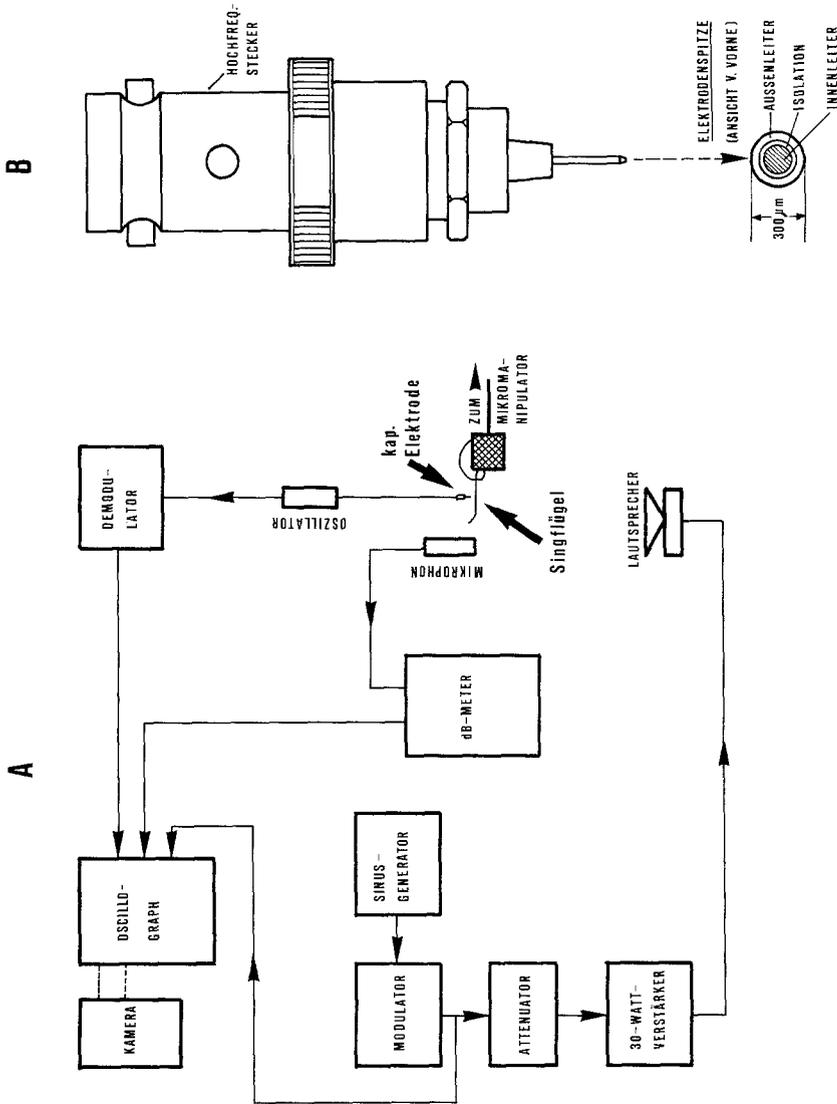


Abb. 1. A Gesamtblockschaltung der Versuchsanordnung für Beschallung, Schwingungsmessung und Registrierung; B Gesamtübersicht der kapazitiven Elektrode

zu können, wurde das Signal der kapazitiven Elektrode zusammen mit der Lautsprecher-Speisespannung aufgezeichnet. Die Phasenverschiebung zwischen diesen beiden Größen ist aber ein Summeneffekt, der sich aus 3 Gliedern zusammensetzt, (1) einer konstanten, durch das kapazitive Meßsystem bewirkten Phasenverschiebung φ_1 ; (2) einer Phasenverschiebung φ_2 zwischen der Lautsprecher-Speisespannung und der Auslenkung der Lautsprecher-Membran (bzw. dem abgestrahlten Schall) und schließlich (3) der Phasenverschiebung φ_3 zwischen schwingender Flügelstruktur und dem Anregungsschall. — Die Phasenverschiebung zwischen

den Bewegungen der Lautsprecher-Membran und der Lautsprecher-Speisespannung wurde mit der kapazitiven Elektrode direkt gemessen. Diese apparativ bedingten Phasenwanderungen wurden bei der Auswertung in Rechnung gestellt. — Die zusätzlich mit der Änderung der Wellenlänge des Anregungsschalles am Ort der angelegten Singflügelstruktur auftretende Phasenverschiebung φ_4 konnte durch Änderung des Abstandes zum Lautsprecher kompensiert werden.

C. Ergebnisse

I. Schallmessungen am intakten und operierten Tier

1. Anatomie des Singflügels

Die Singflügel verschiedener Vertreter schallerzeugender Grillenarten aus sehr unterschiedlichen Biotopen zeigen — unabhängig von Größe und Form — stets neben Schrilleiste und -kante zwei Strukturen: Harfe und Spiegelzelle. Man kann daher vermuten, daß diesen Strukturen eine wichtige Funktion bei der Schallabstrahlung zukommt.

Auch beim Singflügel des Feldgrillen-Männchens fallen Harfe und Spiegelzelle verglichen mit den umliegenden Flügelpartien durch die hohe Transparenz auf (Abb. 2A). Ihre Oberflächen sind auffallend stark verworfen und ähneln einem Wellblech. Beide Strukturen werden von mehreren Flügeladern durchzogen (Abb. 2A), die bei der Harfe von a7 entspringen, schräg in Richtung Lateralfeld verlaufen und an der in der Längsrichtung des Flügels ziehenden Ader a5 enden (Abb. 2A). Ein Querschnitt durch den Singflügel (Abb. 2B) zeigt, daß die beiden Chitinlamellen im Bereich der Harfe und der Spiegelzelle sehr eng aneinanderliegen (Gesamtdurchmesser ca. $2,5 \mu\text{m}$). Die Harfe wird durch die Adern a1—a4 (Abb. 2A) versteift, deren Durchmesser ca. $16 \mu\text{m}$ beträgt. Die Dicke der umliegenden stärker durchbluteten Flügelbereiche liegt bei mindestens $6 \mu\text{m}$.

Dem Flügelquerschnitt lassen sich zwei weitere biotechnische Details entnehmen: In dem Bereich, wo Dorsal- und Lateralfeld zusammenstoßen, ist der Singflügel durch die Adern a8 und a9 besonders versteift. An diesen „starren“ Teil des Flügels schließt sich die Harfe über eine gelenkartige Struktur an (Pfeil in Abb. 2B). Dieses „Gelenk“ der Feldgrillen-Harfe entspricht zum Teil den von Bennet-Clark (1970) bei *Gryllotalpa viniae* beschriebenen „flexible regions“.

Schrilleiste und -kante sind bei beiden Singflügeln der Feldgrille in gleicher Weise ausgebildet. Wesentlicher Bestandteil der Schrilleiste, die der Ventralseite von a7 aufliegt, ist eine Reihe von Zähnen, die bei *Gryllus campestris* L. eine Höhe von $25 \mu\text{m}$ und eine Breite von ca. $90 \mu\text{m}$ haben. Im mittleren Bereich der Schrilleiste wurde in Übereinstimmung mit Bennet-Clark (1970) ein Zahnabstand von $40 \mu\text{m}$ gemessen; dieser verringert sich an beiden Enden der Schrilleiste auf 25 — $30 \mu\text{m}$. Die Zähne sind gegen den Flügelinnenrand geneigt (Stärk, 1958). Der Innen-

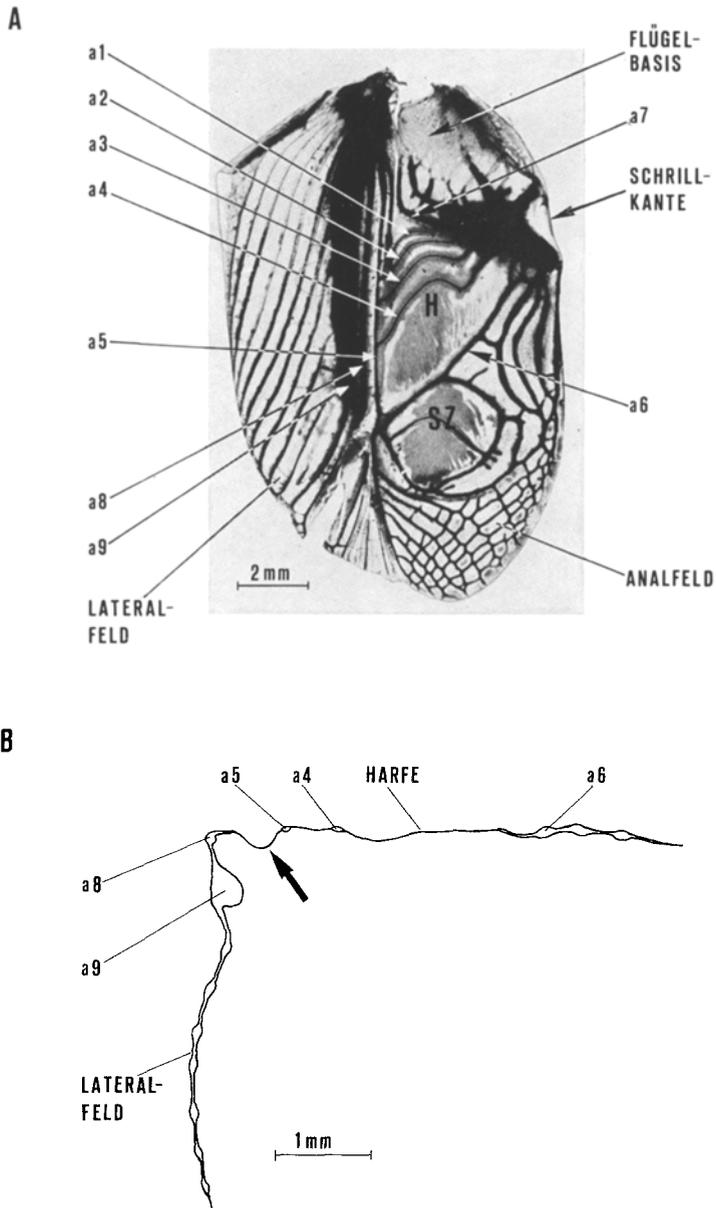


Abb. 2 A und B. *Gryllus campestris*. A Singflügel mit Aderbezeichnungen. B Querschnitt durch den Singflügel in Höhe der Harfe. Das Harfengelenk ist durch einen Pfeil gekennzeichnet

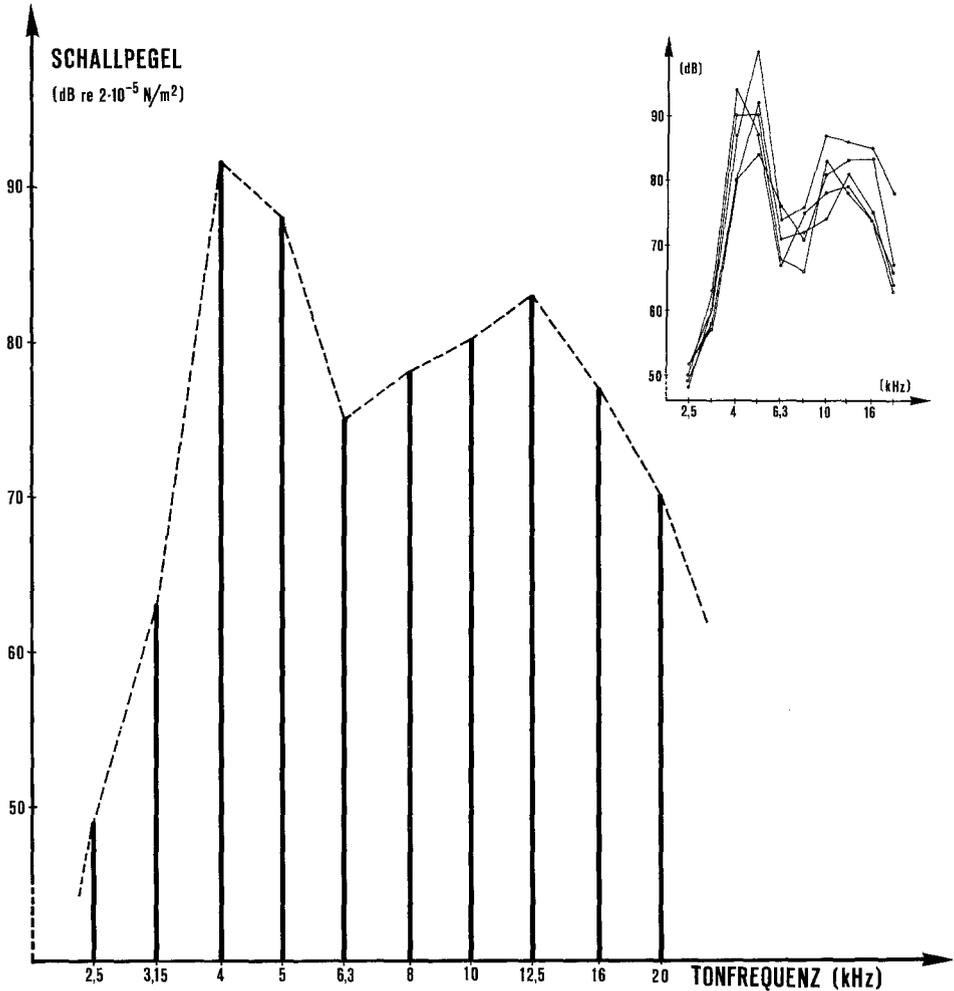


Abb. 3. *Gryllus campestris*. Tonfrequenz-Terz-Spektrogramm des Lockgesanges. Das eingeschobene Bild zeigt die Spektrogramm-Hüllkurven von 5 weiteren Tieren

rand der Flügel trägt die nach oben ragende Schrillkante, mit einer auffallend elastisch gebauten Basis. Der in die Zahnlücken der Schrillleiste eingreifende Teil der Schrillkante hat eine Breite von $10 \mu\text{m}$ und ist stark sklerotisiert.

2. Ausschaltexperimente am Singflügel

Abb. 3 zeigt ein Tonfrequenz-Spektrogramm des Feldgrillen-Lockgesanges mit den typischen Maxima bei 4—5 kHz (1. schmales Maximum) und 10—16 kHz (2. breites Maximum), getrennt durch ein Mini-

mum bei 6,3 kHz. Der durchschnittliche Intensitätsschwund zwischen dem 1. und 2. Maximum beträgt 11 dB (14 Tiere). Für das 1. Maximum werden damit Angaben von Lottermoser (1952), Huber (1960) und Dumortier (1963) bestätigt. Die von Lottermoser bei *Gryllus campestris* L. beschriebenen Frequenzschwankungen im Bereich des 1. Maximums konnten dagegen nicht gefunden werden. Seine Lage bleibt bei jedem Versuchstier auch über längere Zeit konstant; dies konnte durch mehrfache Aufnahme des Tonfrequenz-Spektrogrammes in Zeitabständen von mehreren Tagen geprüft werden.

Die folgenden Ausschaltexperimente sollten erste Hinweise für die funktionelle Bedeutung von Spiegelzelle, Harfe und Lateralfeld liefern.

a) *Spiegelzelle*. Die Ausschaltung der Spiegelzelle bewirkt geringfügige Änderungen vor allem im höherfrequenten Teil des Spektrogrammes, die sich jedoch mit der verwendeten Meßmethode nicht genügend sichern ließen.

b) *Lateralfelder*. Rakshpal (1960) hatte bei nordamerikanischen Grillen nach dem Entfernen der Lateralfelder ein „Leiserwerden der Tiere“ beobachtet. Eine Wiederholung dieses Eingriffes an *Gryllus campestris* zeigte bei den 13 operierten Tieren einen Abfall in beiden Maxima des Tonfrequenz-Spektrogrammes. Der Abfall der 5 kHz-Komponente betrug je nach Versuchstier 8—15 dB. Gleichzeitig konnte man eine geringfügige Verschiebung beider Maxima zu höheren Frequenzen beobachten. Wurde das fehlende Lateralfeld durch eine „Lateralfeld-Prothese“ aus Kunststoff ersetzt, so stieg der Schallpegel im Bereich des 1. Maximums wieder an.

c) *Harfe*. Die beiden Harfen der Männchen wurden nacheinander entfernt und nach jeder Einzeloperation das Schallspektrum registriert. Bei 18 Operationen betrug der durchschnittliche Gesamtabfall des 1. Maximums 46 dB (Abb. 4), was einem Abfall des Schalldruckes von 100% auf 0,5% entspricht. Der Schallpegelabfall war nach der Ausschaltung der 2. Harfe mit durchschnittlich 28 dB größer als nach Wegnahme der ersten, mit einem Abfall von durchschnittlich 18 dB. Dieses Ergebnis blieb gleich, unabhängig davon, ob zuerst die rechte oder die linke Harfe entfernt worden war. Einen vergleichbaren, jedoch geringeren Schallpegelabfall erreichte man, wenn die Harfe des intakten Tieres mit einem Klebstoff beschichtet und damit gedämpft war (vgl. auch Broughton, 1964; Bailey, 1967, 1970).

Die Ausschaltexperimente an der Harfe ergänzte ich durch Einbau von „Prothesen“. Hierbei ersetzte ich eine der Harfen durch eine Prothese aus 5 μ m dünner PVC-Folie. Das Spektrogramm des Lockgesanges wurde zunächst beim intakten Tier, dann nach Entfernung der natürlichen Harfe und schließlich nach jedem Ein- und Ausbau der Prothese gemessen. Abb. 5 zeigt das Ergebnis einer solchen Operationsserie, bei

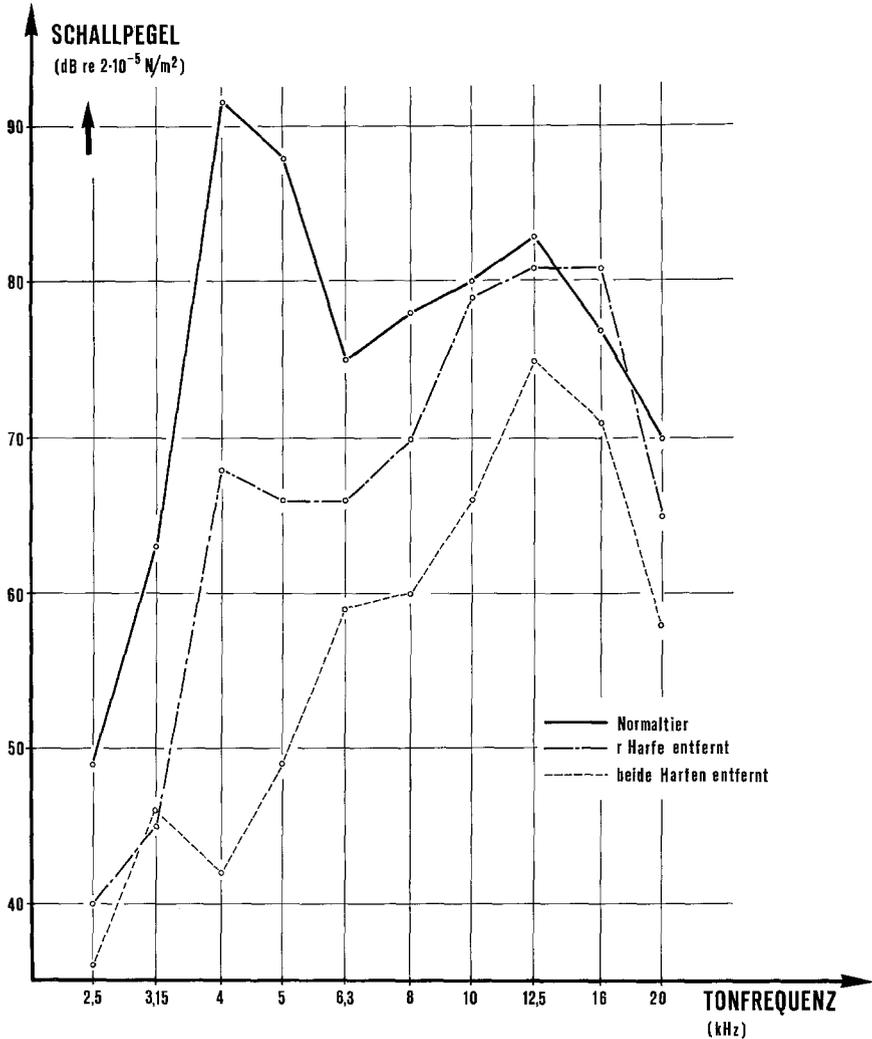


Abb. 4. *Gryllus campestris*. Veränderungen im Terz-Spektrogramm des Lockgesanges nach Ausschaltung der Harfen

der die Prothese insgesamt 7mal ein- und ausgebaut wurde. Man erkennt, daß der Schallpegel im Bereich von 4 und 5 kHz nach Einbau der Prothese erneut ansteigt, aber den Schallpegelwert des intakten Tieres meist nicht erreicht.

d) *Zähne der Schrilleiste*. Durch die Wegnahme von Zähnen der Schrilleiste sollten die Dämpfungseigenschaften der schallabstrahlenden Singflügelstrukturen abgeschätzt werden. Hierzu wurden im mittleren

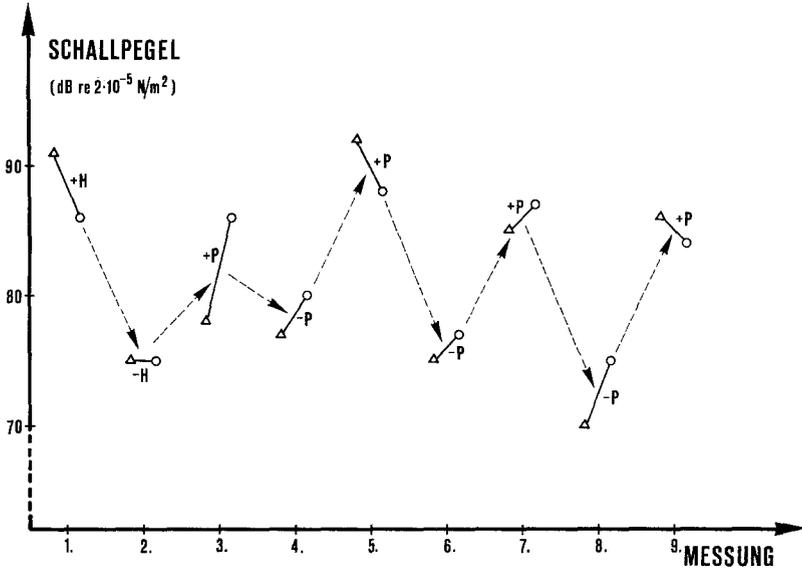


Abb. 5. *Gryllus campestris*. Veränderungen im Tonfrequenz-Terz-Spektrogramm des Lockgesanges beim Ein- und Ausbau einer „Harfenprothese“. Dargestellt sind allein die Schallpegelwerte für 4 kHz (Δ) und 5 kHz (\circ); + Einbau; - Ausbau; H Harfe; P Harfenprothese

Bereich der Schrilleiste an mehreren Stellen zunächst 2, dann in weiteren Operationen mehrere Zähne entfernt und die Veränderungen in den Lockgesangsilben analysiert. Handelt es sich bei dem schallabstrahlenden System um einen stark gedämpften Schwinger, so müssen nach der Ausschaltung deutliche Lücken in den Schwingungszügen der Silben auftreten. Liegt hingegen ein schwach gedämpfter Schwinger vor, so wird auch für den Zeitraum, in dem die Schrillkante die „Zahnlücke“ passiert, weiterhin Schall abgestrahlt, da das System eingeschwungen ist und je nach Dämpfungsgrad langsam ausschwingt. Das Ergebnis der Experimente zeigt Abb. 6. Es liegt ein relativ schwach gedämpftes System vor. Wird die „Zahnlücke“ genügend groß gemacht, so läßt sich ein typischer Ausschwingvorgang des schallabstrahlenden Systems beobachten (Abb. 6C).

Aus dem Ausschwingvorgang läßt sich das logarithmische Dekrement A als Dämpfungsmaß der schallabstrahlenden Singflügelstruktur berechnen. Nach der Beziehung

$$A = \ln \frac{A_1}{A_2}, \quad (1)$$

(A_1 und A_2 = aufeinander folgende Schwingungsamplituden.)

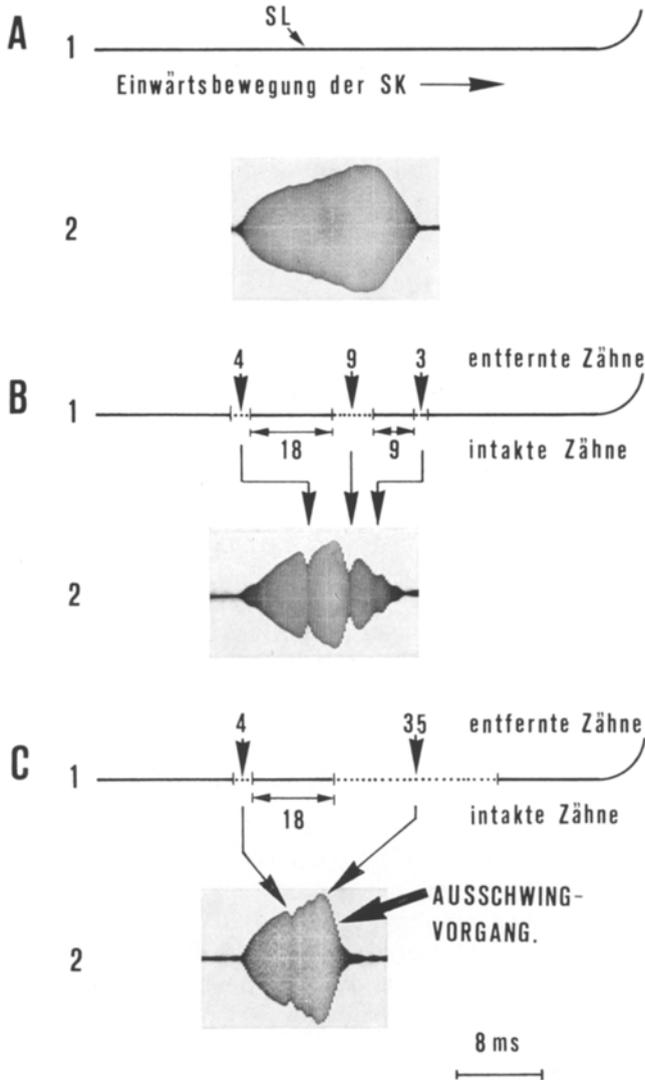


Abb. 6 A—C. *Gryllus campestris*. Veränderungen in der Hüllkurve einer Lockgesang-Silbe nach Ausschaltung von Zähnen der Schrilleiste (SL); A_1 — C_1 zeigen die intakte bzw. operierte SL; A_2 — C_2 zeigen die zugehörigen vom Tier abgestrahlten Lockgesang-Silben

liegen die Werte je nach Versuchstier zwischen $A = 0,262$ und $A = 0,086$. Hieraus errechnet sich als Maß für die Resonanz-Schärfe der schwingenden Singflügelstruktur der Q -Faktor (Reichardt, 1968)

$$Q = \frac{\pi}{A} = \frac{\pi}{\delta \cdot T} \quad (2)$$

(δ = Abklingkonstante, T = Periodendauer, A = log. Dekrement, Q = Q -Faktor.)

Am Resonanzpunkt der schwingenden Singflügelstruktur wäre damit eine Resonanzüberhöhung zwischen 12 und 36 zu erwarten.

3. Akustisches Nahfeld von *Gryllus campestris*

Die bisher an der Harfe durchgeführten Experimente lassen die Vermutung zu, daß diese Struktur eine entscheidende Rolle bei der Erzeugung der 5 kHz-Schallkomponente spielt. Es lag daher nahe, die Schallpegel-Verteilung auf der Singflügeloberfläche zu bestimmen und mit den Ausschaltergebnissen zu vergleichen.

Tabelle 1. *Gryllus campestris*. Die Schallpegelverteilung außerhalb von Harfe und Spiegelzelle, für den rechten (*r*) und linken (*l*) Singflügel

AF = Analfeld, LF = Lateralfeld, BF = Basaler Flügelbereich. Alle Zahlenangaben sind relative dB-Werte und geben das Gefälle zur jeweils zugehörigen Harfe an.

AF		LF		BF	
r	l	r	l	r	l
24	13	26	22	14	13
16	15	20	19	10	9
18	18	21	19	23	21
21	15	26	21	14	15
20	18	23	21	16	15
19	13	32	—	18	8
23	19	27	22	11	10
21	21	31	27	16	20
—	—	21	19	20	20
21	11	28	17	16	13
18	18	17	—	12	15
20	15	—	—	15	10
16	17	25	24	11	14

Dazu wurden mit der Mikrofonsonde verschiedene Meßpunkte bei der Singflügel des zirpenden, intakten Tieres abgetastet (Abb. 7). Folgende Ergebnisse sind hervorzuheben: Die relative Schallpegel-Verteilung des Singflügels erreicht stets im mittleren Teil der Harfe ein sehr deutliches Maximum. Der zweithöchste Pegelwert tritt mit -10 dB im Bereich der Spiegelzelle auf. Außerhalb von Harfe und Spiegelzelle liegt der relative Schallpegel noch wesentlich niedriger (Tabelle 1). Bei 12 von 15 Tieren bestand zwischen rechter und linker Harfe ein Schallpegelgefälle von durchschnittlich $-4,5$ dB. Bei 2 Tieren wurde auf der linken

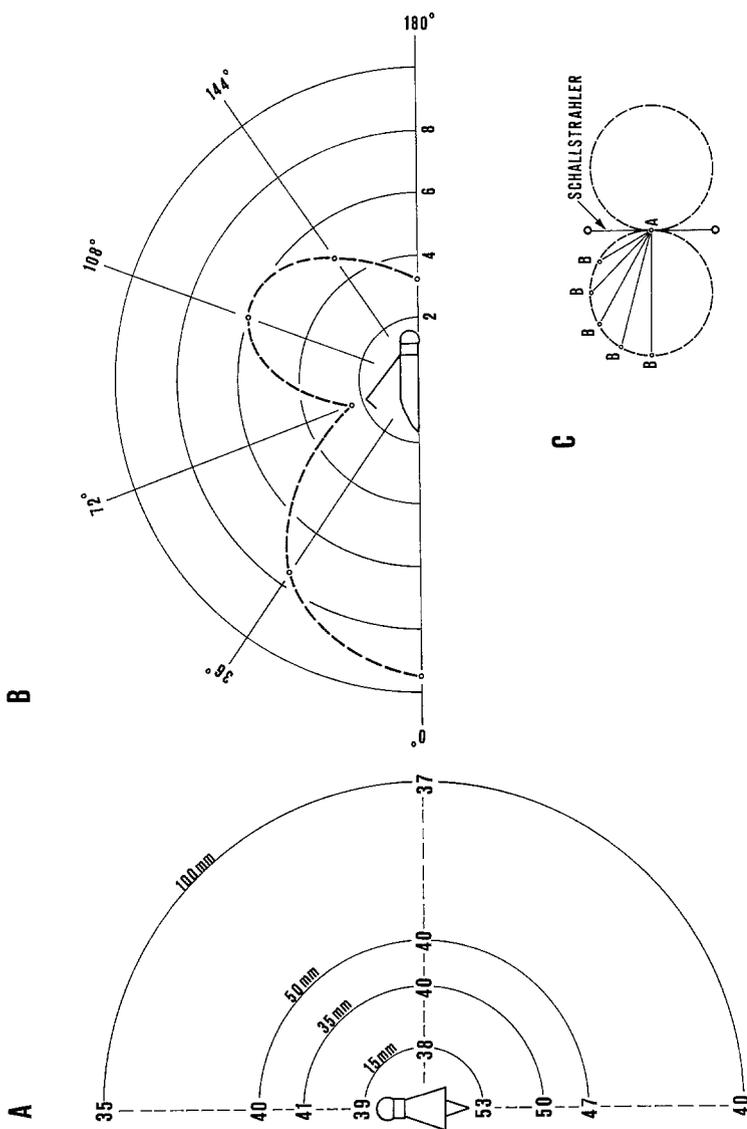


Abb. 8 A—C. *Gryllus campestris*. Die Polarisation des Schallfeldes in der Äquatorialebene (A) und in der Medianebene (B). Die Zahlen in (A) sind relative dB-Angaben. Die gestrichelte Kurve in (B) zeigt in einer linearen Auftragung die Schalldruck-Verteilung über dem Tier für einen Radiusvektor von 35 mm. (C) Theoretische Richtcharakteristik eines Dipolstrahlers. Die verschiedenen Strecken AB sind dem in der jeweiligen Richtung auftretenden Schalldruck proportional

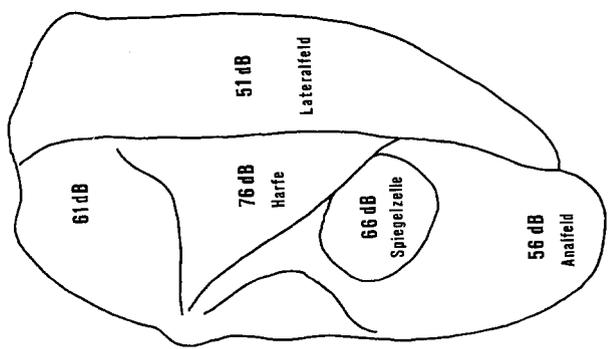


Abb. 7. *Gryllus campestris*. Durchschnittswerte der Schallpegel-Verteilung auf der Singflügeloberfläche des stridulierenden Tieres. Die relativen dB-Angaben gelten für die 5 kHz-Komponente des Lockgesanges

Harfe der höhere Pegel gemessen und bei 1 Tier eine Gleichverteilung festgestellt.

Weitere ergänzende Sondenmessungen gaben einen ersten Einblick in die Strahlungscharakteristik der Feldgrille. Abb. 8 zeigt für eines der insgesamt 12 ausgemessenen Tiere für die Äquatorial- und Medianebene eine deutliche Polarisierung des Schallfeldes. In 3,5 cm Entfernung vom Abdomen-Hinterende liegt der Schallpegel im Vergleich zur gleichen Entfernung vom Vorderende des Kopfes um durchschnittlich 9,3 dB höher (=rund 300%). In der Medianebene steigt der Schallpegel von einem niedrigen Wert — am Kopf beginnend — zunächst an, erreicht in Höhe der Harfenoberseite ein Maximum, fällt wieder ab, um dann auf der Hinterseite des Tieres zu einem 2. Maximum anzusteigen. Die Schallpegelmessungen im Hohlraum unter den Deckflügeln der zirpenden Grille ergeben auf einer Strecke von ca. 12 mm einen caudad gerichteten Schallgradienten von durchschnittlich 9,5 dB (12 Versuchstiere).

Gleichzeitig fällt auf, daß die im Hohlraum gemessenen Schallpegel gleich oder größer sind als die der Harfenoberseite. Dabei ist der Schallpegel am Hohlraumende, d.h. im Bereich der Flügelbasis um durchschnittlich 4,2 dB gegenüber der „lautesten“ Stelle der Harfen-Dorsal-seite, erhöht. Dieser letzte Befund könnte für die von Broughton (1964) geäußerte Vermutung sprechen, daß der Hohlraum unter den Singflügeln als Resonator wirkt. Ich versuchte daher, diesen Hohlraum zu Schwingungen anzuregen. Dazu brachte ich das dekapitierte Tier mit den in Singstellung fixierten Flügeln in ein Schallfeld. Durch Sondenmessungen im Hohlraum konnte im Frequenzbereich von 1—20 kHz keine Resonanzüberhöhung nachgewiesen werden.

II. Schwingungsuntersuchungen an den Flügelresonatoren

1. Harfe

a) *Berechnung der Resonanzfrequenz.* Aufgrund der bisher durchgeführten Schallmessungen kann angenommen werden, daß die Harfe ein Resonator ist, der durch die Betätigung des Schrillkanten-Schrilleisten-Mechanismus in Schwingungen versetzt wird und Schall abstrahlt. Auf rechnerischem Wege sollte die Eigenfrequenz dieses Resonators abgeschätzt werden. Bei der Berechnung der Resonanzfrequenz wird davon ausgegangen, daß die Harfenfläche als Ganzes den Resonator bildet. Diese Annahme wird später experimentell bestätigt.

Einschnitte in die Harfe an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Richtungen ergaben kein Klaffen der Schnittstelle. Obwohl durch dieses einfache Experiment Radialkräfte in der Harfenfläche nicht vollständig ausgeschlossen werden können, schien es berechtigt, davon auszugehen, daß die Harfe physikalisch keine Membran, sondern eine Platte

darstellt. Da die Schwingungseigenschaften dreieckiger Platten bisher mathematisch nicht behandelt worden sind, mußte bei der folgenden Abschätzung der Harfeneigenfrequenz vom einfacheren Fall einer runden am Rande eingespannten, homogenen physikalischen Platte ausgegangen werden, in der keine Radialkräfte auftreten. Nach Morse (1948) gilt für die Grundfrequenz einer solchen Platte die Beziehung:

$$\nu_{01} = 0,9342 \cdot \frac{h}{a^2} \sqrt{\frac{E}{\rho(1-s^2)}}. \quad (3)$$

(h = Halbwertsdicke, a = Radius, E = Elast. Modul, ρ = Dichte, s = Poissonsche Zahl.)

Die Poissonsche Zahl s kann aus physikalischen Gründen den Wert 0,5 nicht übersteigen und liegt für die meisten Stoffe bei $s = 0,3$. Für die Berechnung wurde daher ein Wert von $s = 0,3$ angenommen. Dies war schon deshalb berechtigt, da die Poissonsche Zahl nur einen relativ geringen Einfluß auf das Ergebnis der Berechnung hat. Alle anderen Größen können gemessen werden. Da die Rückstellkraft im wesentlichen durch die Versteifungsrippen a_1 — a_4 (Abb. 2A) erzeugt wird, geht ihre durchschnittliche Halbwertsdicke von $h = 8 \mu\text{m}$ in die Berechnung ein. Der Elastizitätsmodul² E der Harfe wurde durch Torsionsschwingungsversuche nach DIN 53445³ gemessen und liegt bei durchschnittlich $5 \cdot 10^{11} \text{ dyn/cm}^2$.

Für den Harfenradius wird der Durchschnittswert von $a = 0,3 \text{ cm}$ angenommen. Die Dichte² des Harfenmaterials wurde in einem Dichtegradienten aus Trichloräthylen und Isopropanol gemessen und betrug durchschnittlich $1,2 \text{ g/cm}^3$.

Nach (3) errechnet sich die Harfeneigenfrequenz von 5,6 kHz, die größenordnungsmäßig im Bereich des 1. Maximums im Tonfrequenz-Spektrogramm liegt. Durch direkte Schwingungsmessungen am Singflügel sollte nun dieser errechnete Wert überprüft werden.

b) Versuche mit der „Korkmethode“. Die ersten Untersuchungen der Schwingungseigenschaften des Grillen-Singflügels führte ich am intakten Tier durch, bestäubte dazu den rechten Singflügel mit feinstem Korkpulver und beobachtete (bzw. filmte) das singende Tier. Während des Lockgesanges wurde das Korkpulver im Bereich von Harfe und Spiegelzelle senkrecht zur Singflügeloberfläche emporgeschleudert. Schon nach wenigen Versen waren Harfe und Spiegelzelle im Gegensatz zu den umliegenden Flügelbereichen blankgefegt. Dieses einfache Experiment lieferte einen weiteren Hinweis dafür, daß die Betätigung der Schrilleiste

² Die Messungen von Elastizitätsmodul und Dichte wurden freundlicherweise von meinem Bruder, Winfried Nocke, durchgeführt.

³ DIN-Normblatt-Verzeichnis 1971 (Deutscher Normen Ausschuß); Beuth Vertrieb GmbH, Köln.

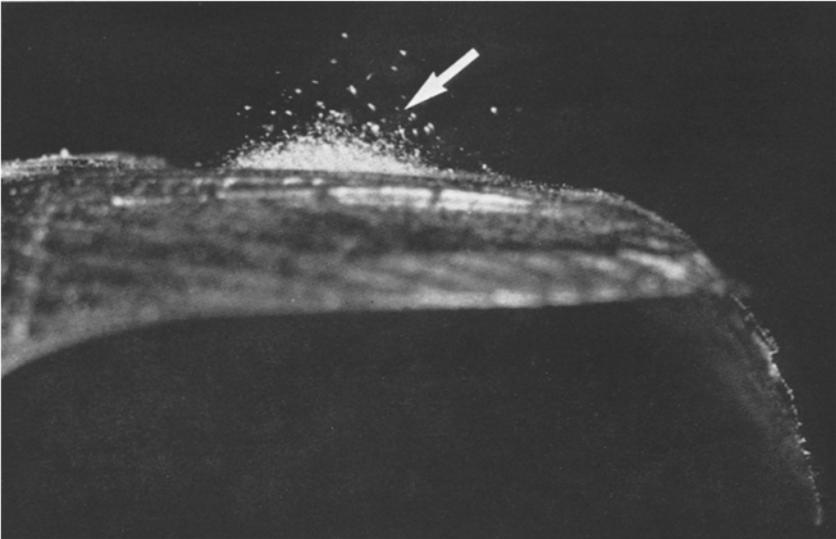


Abb. 9. *Gryllus bimaculatus*. Seitenansicht des Singflügels mit hochgeschleudertem Korkpulver (Pfeil) zur Darstellung der Harfenschwingungen. Beschallungspegel: 125 dB

vor allem ein Schwingen von Harfe und Spiegelzelle bewirkt. Mit Hilfe der Korkmethode konnten dann auch erstmals die Resonatoreigenschaften von Harfe und Spiegelzelle direkt demonstriert werden. Bestäubt man nämlich den Singflügel mit feinstem Korkpulver und beschallt ihn mit kontinuierlichen Tönen verschiedener Frequenzen, so gerät die Harfe je nach Versuchstier bei einer bestimmten Frequenz des Bereiches von 4,2—5,2 kHz in heftige Schwingungen. Das Korkpulver der Harfe wird aufgewirbelt und sammelt sich zu einer schwingenden „Korkwolke“ (Abb. 9). Außerhalb der Harfe jedoch wird das Korkpulver nicht bewegt.

Erhöht man die Beschallungsfrequenz über die Eigenfrequenz der Harfe hinaus, so gerät im Bereich von 7 kHz die Spiegelzelle des Flügels in Schwingungen. Die Resonanzfrequenzen beider Flügelresonatoren bleiben über Stunden konstant. Erst dann tritt infolge Austrocknens allmählich eine Verschiebung zu höheren Frequenzen auf.

Regt man den Flügel anstelle kontinuierlichen Schalles mit Tonimpulsen an, so ist auch ohne Korkpulver erkennbar, daß sich allein die Harfe relativ zu den umliegenden Flügelbereichen bewegt. An den Schwingungen der Harfe läßt sich direkt beobachten, daß die Verbindung zwischen den Adern a5 und a8 (Abb. 2B) Gelenkfunktion hat. — Obwohl die Masse des zur Schwingungsanzeige verwendeten Korkpulvers sehr klein ist, verursacht sie doch eine geringe Erniedrigung der Harfen-Resonanz-

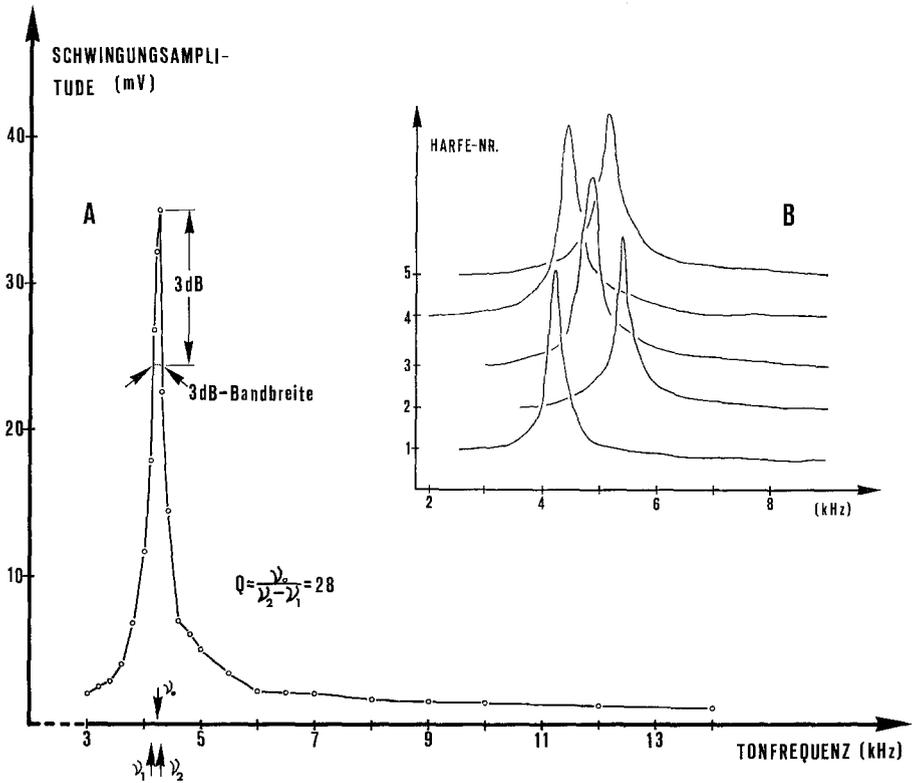


Abb. 10 A und B. *Gryllus campestris*. A Harfen-Resonanzkurve mit Angabe der 3 dB-Bandbreite, den zugehörigen Tonfrequenzen ν_1 und ν_2 , der Harfeneigenfrequenz ν_0 und des Q-Faktors. B Harfen-Resonanzkurven von 5 weiteren Tieren, zur Veranschaulichung der Streuung von Resonanzfrequenz und -schärfe

frequenz. Für die genaueren Messungen an den Flügelresonatoren mußte deshalb ein berührungsloses kapazitives Meßsystem benutzt werden.

c) *Bestimmung der Resonanzkurve.* Die Harfen-Resonanzkurve mit der relativen Amplituden-Verteilung zeigt Abb. 10. Die größten, absoluten Schwingungsamplituden der Harfenoberfläche liegen für den Resonanzpunkt je nach untersuchter Harfe und gewählter Beschallungsintensität zwischen 10 und 35 μm . Es muß aber berücksichtigt werden, daß die vom kapazitiven Meßsystem abgegebene Spannung nicht nur von der Harfen-Schwingungsamplitude, sondern auch noch von der Beschaffenheit der Meßpunktoberfläche abhängt. Angaben der absoluten Harfen-Schwingungsamplitude sind daher mit einem Meßfehler behaftet, der im Bereich von 25 % liegt.

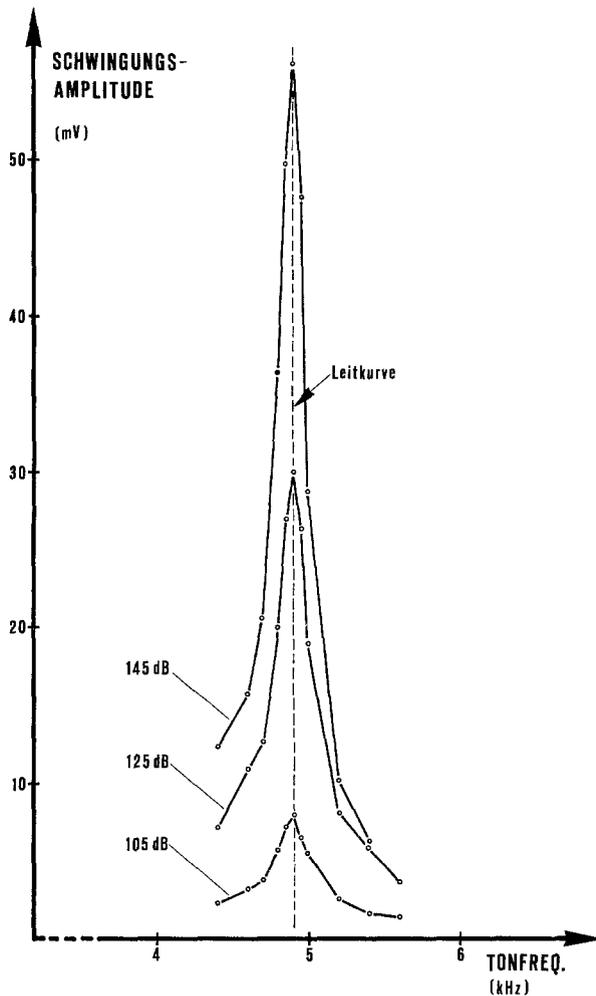


Abb. 11. *Gryllus campestris*. Resonanzkurven der Harfe bei Beschallung mit verschiedenen Schallpegeln. Die Linearität des Resonators ist durch die gestrichelte Gerade (Leitkurve) und die Konstanz des Q -Faktors dokumentiert (weitere Erklärungen siehe Text)

Sehr wichtig für die später durchzuführenden Berechnungen ist die Frage, ob die Harfe ein linear arbeitendes Resonanzsystem darstellt. Zur Beantwortung dieser Frage wurde die Harfen-Resonanzkurve für verschieden hohe Schallpegel registriert (Abb. 11). Bei Erhöhung des Schallpegels steigt die Schwingungsamplitude stark an. Um eine Berührung zwischen Harfe und Elektrodenspitze zu vermeiden, muß daher

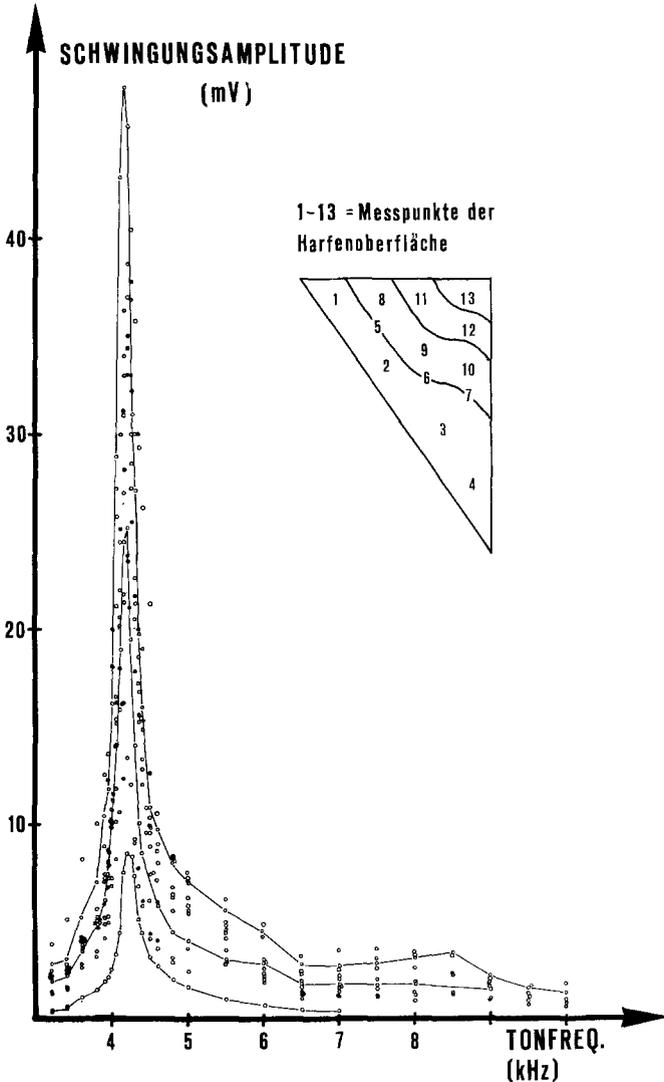


Abb. 12. *Gryllus campestris*. Resonanzkurven von 13 verschiedenen Meßpunkten der Harfenoberfläche (s. Einschaltbild). Der Übersicht halber sind nur 3 der Resonanzkurven ausgezogen. Die Übereinstimmung in der Verteilung der insgesamt 360 Meßwerte zeigt, daß die Harfe eine Schwingungseinheit darstellt

mit zunehmendem Schallpegel der Abstand zwischen Meßobjekt und Elektrode vergrößert werden. Aus Abb. 11 kann entnommen werden, daß der Q -Faktor konstant bleibt ($Q = 27$). Ferner bildet die Leitkurve aller 3 Resonanzkurven eine Gerade (auch bei 145 dB!). Beide Befunde

gelten als wichtige Kriterien für einen linearen Schwinger; die Linearität vereinfacht die weiteren Untersuchungen der Harfenresonanz erheblich.

Die Berechnung der Harfen-Resonanzfrequenz basiert auf der Annahme, daß die Harfe als Ganzes den Resonator bildet. Die experimentelle Überprüfung ergab, daß alle Harfen-Teilbereiche die gleichen Resonatoreigenschaften (Q -Faktor und Resonanzfrequenz) besitzen. In Abb. 12 sind die insgesamt 360 Meßwerte der Schwingungsamplituden für 13 Meßpunkte der Harfenoberfläche festgehalten, der Übersicht halber aber nur 3 der 13 Resonanzkurven eingezeichnet. Während die Schwingungsamplitude ortsabhängig ist, stimmen die Resonanzfrequenzen aller 13 Meßpunkte (in Abb. 12 $4,21 \text{ kHz} \pm 70 \text{ Hz}$) gut überein. Außerdem hat der Q -Faktor für alle Meßpunkte den gleichen Wert von $Q = 24,3 \pm 0,3$.

Bailey (1970) schließt in weitgehender Übereinstimmung mit Morris und Pipher (1967) aus Schallmessungen an *Tettigonidentegmina* auf eine Resonatorfunktion des Spiegelzellrahmens. Durch die eigenen Schallmessungen an *Gryllus campestris* können diese Ergebnisse für den Harfenrahmen nicht bestätigt werden. Zur Prüfung der Schwingungseigenschaften des Harfenrahmens wurde zunächst die Resonanzkurve der intakten Harfe und dann, unter den gleichen experimentellen Bedingungen, nach Entfernung der Harfenfläche, die „Resonanzkurve“ des Harfenrahmens registriert (Abb. 13).

In einem weiteren Experiment bestäubte ich die Harfe mit Korkpulver und beschallte sie mit Sinustönen ihrer Eigenfrequenz. Zur Prüfung der Schwingungseigenschaften des Harfenrahmens setzte ich dann eine Metallspitze auf verschiedene Punkte der Adern a5—a7. Nur beim Aufsetzen auf die Schriliste (a7) tritt eine deutliche Dämpfung der Harfen-Schwingungen ein, während eine Berührung beliebiger Punkte der Adern a5 und a6 keinen Einfluß hat.

d) *Ein- und Ausschwingverhalten.* Führt man einem schwingenden Körper von außen keine Energie zu, so wird seine Schwingungsenergie durch verschiedene Formen der Dämpfung, wie z. B. Werkstoff- oder Strahlungsdämpfung, verbraucht. Die Schwingungsamplitude fällt dann nach der Beziehung

$$A = A_0 e^{-\delta t} \quad (4)$$

(δ = Abklingkonstante, t = Beobachtungszeit, A_0 = Ausgangsamplitude, A = Amplitude zum Zeitpunkt t .)

ab. Die Hüllkurve einer solchen gedämpften Schwingung gehorcht einer e -Funktion.

Angeregt wurde die Harfe durch Tonimpulse mit sehr steilen An- und Abstiegsflanken der Harfeneigenfrequenz. Ihre Gesamtdauer war mit 80 ms so gewählt, daß die Harfenschwingungen vor dem Ausschwingvor-

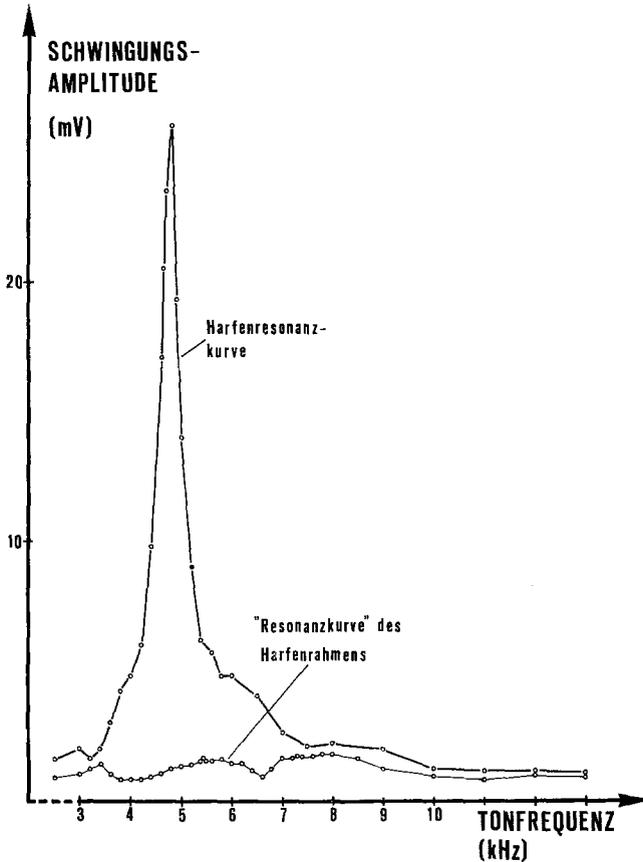


Abb. 13. *Gryllus campestris*. Vergleich der Schwingungseigenschaften der Harfenfläche (Harfen-Resonanzkurve) und des Harfenrahmens („Rahmen-Resonanzkurve“)

gang stets den Zustand des „steady-state“ erreichen konnten. Während der Einschwingvorgang der Harfe eine erzwungene Schwingung darstellt, führt die Harfe nach Beendigung des Tonimpulses freie Schwingungen mit ihrer Eigenfrequenz aus (Abb. 14). Die Werte der aufeinanderfolgenden Amplituden des Ausschwingvorganges liegen bei halb-logarithmischer Auftragung auf einer Geraden; d. h. der Harfenausklingvorgang folgt einer e -Funktion. In Abb. 15 sind die Funktionen der Ausklingvorgänge von drei verschieden stark gedämpften Harfen dargestellt. Es sei abschließend noch hinzugefügt, daß auch die Hüllkurve des Einschwingvorganges einer e -Funktion folgt.

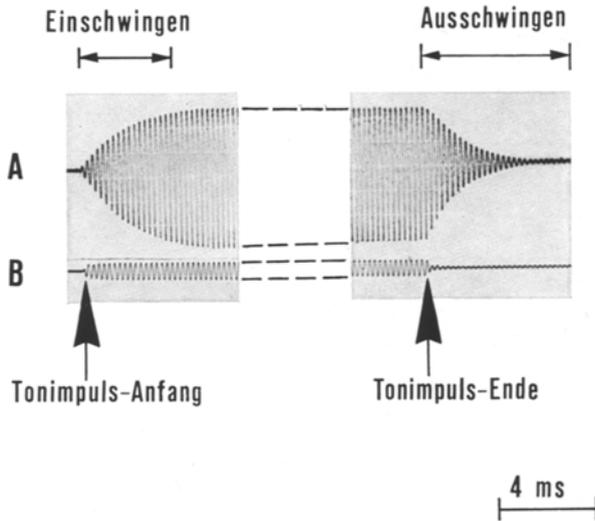


Abb. 14 A und B. *Gryllus campestris*. A Ein- und Ausschwingen der Harfe, aufgezeichnet mit der kapazitiven Elektrode. B Anregung der Harfe durch Tonimpulse der Harfeneigenfrequenz, aufgezeichnet über Mikrophon (Es wurde experimentell gesichert, daß die Welligkeit der Grundlinie nach Tonimpulsende den Ausschwingvorgang der Harfe nicht beeinflusst)

Ferner ersieht man aus Abb. 15 die recht gute Übereinstimmung zwischen den Q -Faktoren, ermittelt aus der Resonanzkurve (Q') und über das logarithmische Dekrement des Ausschwingvorganges (Q).

Eine zusätzliche Bestätigung der Resonatoreigenschaften der Harfe brachte eine weitere Serie von Ausschwingexperimenten, deren physikalische Grundlage zunächst erläutert werden soll. — Regt man einen Resonator durch eine periodische Kraft an, die *nicht* mit der Eigenfrequenz des Resonators identisch ist, so führt der Resonator für die Dauer der Anregung erzwungene Schwingungen aus. Bei Abbruch der Anregung schwingt der Resonator mit seiner Eigenfrequenz aus.

In einem weiteren Ausschwingexperiment beschallte ich die Harfe mit Tonimpulsen von 8,2 kHz, 11 kHz und 14,5 kHz. Nach Abb. 16 schwingt die Harfe zunächst mit der Anregungsfrequenz und nach Unterbrechung der Anregung in allen 3 Fällen mit ihrer Eigenfrequenz aus. (Im Beispiel der Abb. 16 A—C ist diese 4,9 kHz.) Dabei fallen im Übergangsbereich zwischen erzwungener und freier Schwingung Überlagerungen verschiedener Frequenzen auf (besonders deutlich zu sehen — Pfeil — in Abb. 16 B).

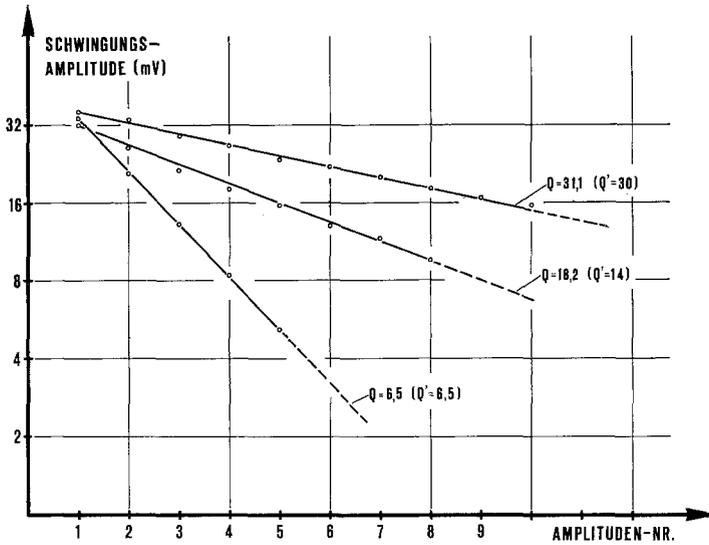


Abb. 15. *Gryllus campestris*. Halblogarithmische Darstellung des Ausklingvorganges (=e-Funktion) für 3 unterschiedlich stark gedämpfte Harfen, deren Q -Faktoren aus dem Ausschwingvorgang (Q) und der zugehörigen Resonanzkurve (Q') errechnet wurden. (Weitere Erklärungen siehe Text)

Aus der Energiegleichung einer periodischen gedämpften mechanischen Schwingung (11) erhält man für den Betrag der potentiellen Energie E_p im Schwingungsmaximum die Beziehung:

$$E_p = \frac{\omega^2}{2} A^2. \quad (5)$$

(A = Schwingungsamplitude, ω = Kreisfrequenz, E_p = Potentielle Energie im Schwingungsmaximum.)

Aus (5) folgt, daß sich bei einem System, dem keine Energie von außen zugeführt wird, die Schwingungsamplitude umgekehrt proportional zur Schwingungsfrequenz verhält. — Geht man davon aus, daß die Harfe aufgrund ihrer elastischen Eigenschaften nach Beendigung der Schallanregung noch einen bestimmten Energiebetrag „gespeichert“ hat, so ist wegen des Überganges von einer hohen zu einer niedrigen Frequenz ein Amplitudenanstieg zu erwarten. Im Beispiel C (Abb. 16), mit dem größten Unterschied zwischen der Anregungs- und Eigenfrequenz, zeigt sich auch ein deutlicher Amplitudenanstieg. Der auch bei niedrigeren Anregungsfrequenzen (Abb. 16 A, B) zu erwartende kleinere, aber nicht aufgetretene, Amplitudenanstieg wird wahrscheinlich durch Überlagerungen verdeckt.

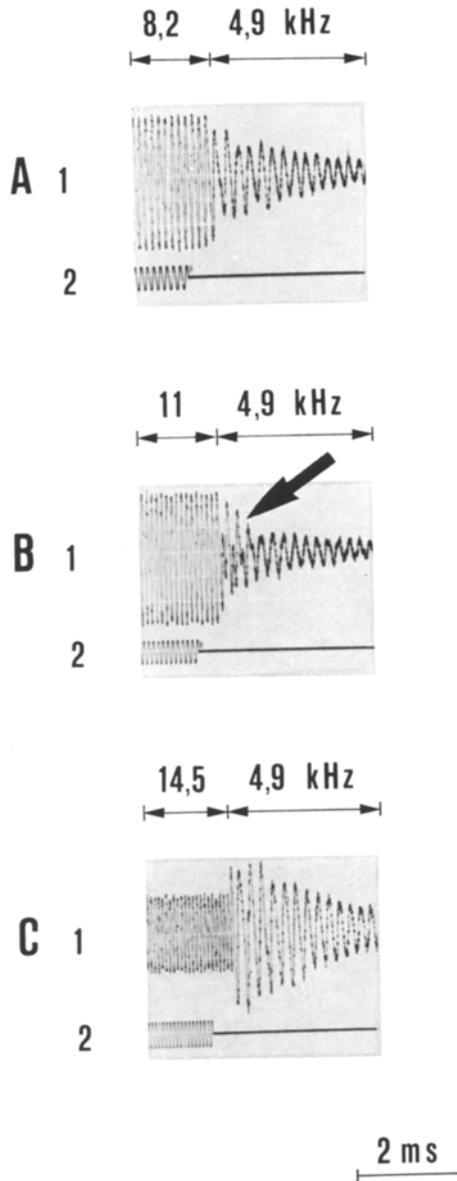


Abb. 16 A–C. *Gryllus campestris*. Ausschwingvorgang einer Harfe nach Anregung mit Tonimpulsen verschiedener Frequenzen, die nicht mit der Harfeneigenfrequenz (im Beispiel 4,9 kHz) übereinstimmen. A Anregungsfrequenz 8,2 kHz, B 11 kHz, C 14,5 kHz. 1 Aufzeichnung der Harfenschwingung während der Anregung und beim freien Ausschwingen. 2 Anregungsfrequenz

Durch diese Messungen kann noch nicht entschieden werden, ob die Schwingungsenergie vorwiegend durch Werkstoff- oder durch Strahlungsdämpfung verbraucht wird. Letztere wirkt sich bei einer Schwingungsfrequenz von 4—5 kHz durch die Viskosität der Luft bereits stark aus. Zur Beantwortung dieser Frage sollen später Ausklingmessungen im Vakuum durchgeführt werden.

e) Phasenbeziehungen. Zwischen der anregenden Kraft (Schalldruck $P \times$ Harfenfläche F) und der Auslenkung der Harfe ist bei Veränderung der Frequenz eine Phasenwanderung zu erwarten. Die Phasenverschiebung sollte für niedrige Anregungsfrequenzen klein sein, mit der Annäherung an den Resonanzpunkt 90° erreichen, um sich dann oberhalb der Resonanzstelle an 180° asymptotisch anzunähern. Legt man bei der Berechnung einen einfachen mechanischen Schwinger zugrunde, so gilt für seinen theoretischen Phasenverlauf die folgende Beziehung:

$$\operatorname{tg} \varphi = \frac{2 \cdot \delta \cdot \omega}{\omega_0^2 - \omega^2} . \quad (6)$$

(δ = Abklingkonstante, ω_0 = Eigenfrequenz der Harfe, ω = Anregungsfrequenz.)

Danach hängt die Steigung in einem bestimmten Punkt allein von der Abklingkonstanten ab, die den Verlauf der Phasenverschiebung bestimmt.

Abb. 17 zeigt für die gleiche Harfe die Resonanzkurve und die Phasenbeziehungen. Aus der Resonanzkurve läßt sich der Q -Faktor des Resonators ermitteln, und aus ihm durch Umrechnung über (2) die Abklingkonstante. Bei dem in Abb. 17 gewählten Beispiel hat sie den Wert $\delta = 6,4 \cdot 10^2 \text{ sec}^{-1}$. Kennt man diese Größe, so läßt sich der Verlauf der Phasenverschiebung vorausberechnen. Die Phasenkurve der Abb. 17 zeigt die gute Übereinstimmung zwischen der berechneten (ausgezogenen) Kurve und den gemessenen Werten (\circ) der Phasenverschiebung.

f) Kenngrößen. Zur Charakterisierung der Schwingungseigenschaften beider Flügelresonatoren werden die Resonanzfrequenz, der Q -Faktor und die Ansprechschwelle als Kenngrößen herangezogen.

Bei 55 Harfen von *Gryllus campestris* liegt die durchschnittliche Resonanzfrequenz bei $\nu_0 = 4,76 \text{ kHz}$ mit Extremwerten bei 4,2 kHz und 5,4 kHz (Abb. 10 B und Tabelle 2). — Während die Harfenabstimmung, je nach Tier, zwischen 4,2 und 5,4 kHz schwankt, besteht zwischen der Abstimmung der rechten und linken Harfe des gleichen Tieres höchstens ein Unterschied von 400 Hz. Von 22 Tieren war bei 14 die linke Harfe um durchschnittlich 140 Hz höher und bei den weiteren 8 gleich (4 Tiere) oder niedriger (4 Tiere) abgestimmt (Tabelle 2, 3).

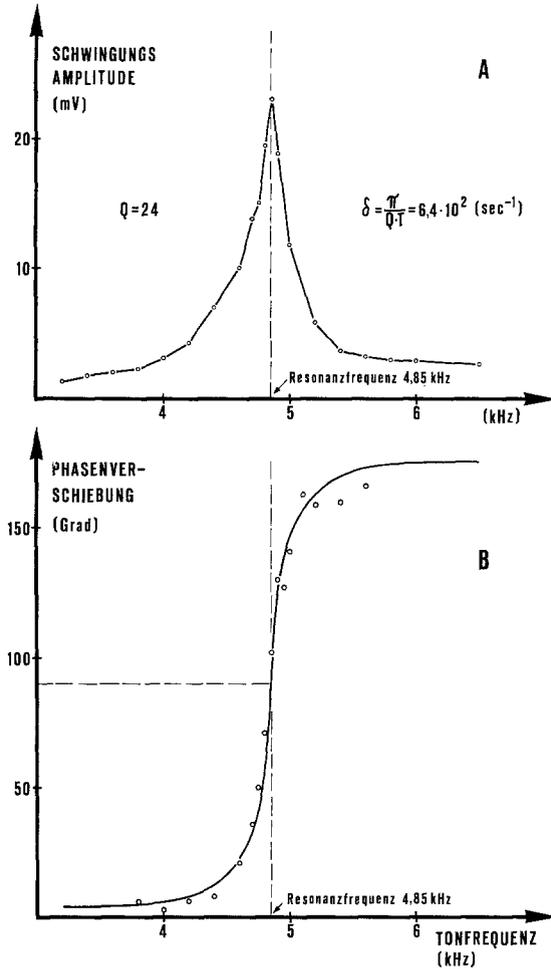


Abb. 17 A und B. *Gryllus campestris*. A Resonanzkurve einer Harfe mit Angabe des Q -Faktors und der Gleichung zur Errechnung der Ausklingkonstante. B Zugehörige Phasenbeziehung zwischen Anregungsschall und Harfenauslenkung mit der guten Übereinstimmung zwischen der errechneten Kurve (durchgezogene Linie) und den Meßwerten der Phasenverschiebung (o)

Für die Berechnung des Q -Faktors als Maß der Dämpfung eines mechanischen Systems geht man von der 3 dB-Bandbreite der Harfensonanzkurve (Abb. 10 A) aus. Es gilt folgende Beziehung (Blitz, 1964):

$$Q = \frac{\nu_0}{\nu_2 - \nu_1} \quad (7)$$

Der bei 33 verschiedenen Harfen gemessene Q -Faktor lag im Mittel bei $Q = 19,2$ (vgl. auch Tabelle 2). Das bedeutet, daß die Amplitude des eingeschwungenen Resonators nach rund 20 Schwingungen auf $e^{-\pi} = 4,3\%$ des Anfangswertes abgesunken ist. — Aus dem Harfenausschwingverhalten läßt sich das logarithmische Dekrement Δ berechnen. Eine Umrechnung über die Beziehung (2) ergibt erneut den Q -Faktor, der dann für jede Harfe auf zwei verschiedenen Wegen bestimmt und kontrolliert werden konnte (vgl. Q und Q' in Abb. 15).

Als weitere Kenngröße bestimmte ich die Ansprechschwelle der Harfe. Dazu wird die Harfe mit einem kontinuierlichen Ton ihrer Eigenfrequenz angeregt. Um verschiedene Harfen vergleichen zu können, definiere ich als Ansprechschwelle den Schallpegel, für den sich mit dem verwendeten Meßsystem gerade noch Schwingungen nachweisen lassen. Die absolute Ansprechschwelle der Harfe wird sicher wesentlich niedriger liegen. *Gryllus campestris* besitzt im Mittel eine Harfenschwelle von 62 dB. Dieser Wert liegt weit unter dem vom singenden Tier erzeugten Schallpegel. Damit ist zu erwarten, daß die Harfe durch den Gesang eines anderen artgleichen Männchens angeregt werden kann. Diese Erwartung findet ihre Bestätigung in dem in Abb. 18 dargestellten Experiment. Hier wurde die Harfe eines Präparates durch den Schall einer singenden Feldgrille auch noch über eine Entfernung von 1,5 m angeregt. Dieser Befund könnte im Zusammenhang mit der „Schallwahrnehmung der Feldgrille“ von Bedeutung sein.

Die Resonanzfrequenz ν_0 eines einfachen mechanischen Schwingers, für den das lineare Kraftgesetz Gültigkeit hat, hängt nach der Beziehung

$$\nu_0 = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{K}{m}} \quad (8)$$

(ν_0 = Resonanzfrequenz, K = Federkonstante, m = Masse.)

allein von der Masse m und der Federkonstanten K ab. Betrachtet man die Harfe als einen solchen Schwinger, so kann nach (8) seine Federkonstante abgeschätzt werden. Dazu ermittelte ich zunächst die Harfen-Resonanzfrequenz (4,85 kHz), entfernte dann die Harfe und stellte auf einer Mikrowaage ihre Masse ($1,94 \cdot 10^{-4}$ g) fest. Aus Resonanzfrequenz ν_0 und Masse m der Harfe ergibt sich nach (8) für die Federkonstante ein Wert von $K = 1,8 \cdot 10^5$ dyn/cm. Das heißt: Bei einer Harfenauslenkung von 1 cm würde eine Rückstellkraft von 1,8 Newton auftreten. In Wirklichkeit ist eine so große Auslenkung unmöglich. Am Resonanzpunkt liegen die absoluten Schwingungsamplituden der Harfenoberfläche in der Größenordnung von 20 μ m. Die am Punkt maximaler Auslenkung auftretende Rückstellkraft beträgt dann 360 dyn.

Mit Hilfe der errechneten Federkonstante K kann die Größenordnung des experimentell ermittelten Elastizitätsmoduls E der Harfe über-

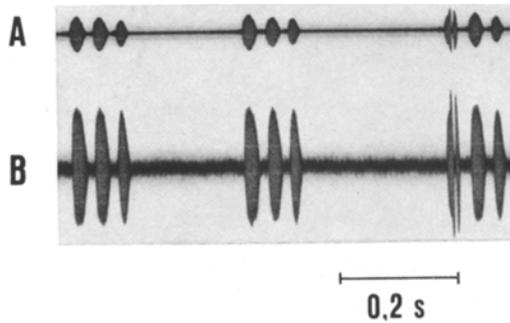


Abb. 18 A und B. *Gryllus campestris*. Nachweis der direkten Harfenanregung durch den arteigenen Lockgesang. A Ausschnitt aus dem Lockgesang (Mikrophonaufnahme). B Ausschnitt aus dem Schwingungsmuster der durch diesen Lockgesang angeregten Harfe (aufgezeichnet mit der kapazitiven Elektrode). Abstand zwischen Sänger und Präparat 60 cm (weitere Erklärungen s. Text)

prüft werden. Für ihn errechnet man, bei Berücksichtigung von (3) und (8), nach der Beziehung

$$E = \frac{Ka^4 \varrho (1 - s^2)}{34,4 \cdot m \cdot h^2} \quad (9)$$

($K = 1,8 \cdot 10^5$ dyn/cm, $a = 0,3$ cm, $\varrho = 1,2$ g/cm³, $s = 0,3$, $m = 1,94 \cdot 10^{-4}$ g, $h = 8 \cdot 10^{-4}$ cm.)

den Wert $E = 3,7 \cdot 10^{11}$ dyn/cm². Der gemessene Wert liegt im Schnitt bei $E = 5 \cdot 10^{11}$ dyn/cm².

Aus (8) läßt sich auch ableiten, daß nur die Harfe und nicht ihr Rahmen oder gar der gesamte Flügel (Dumortier, 1963) den 5 kHz-Resonator bildet. Für diesen Nachweis, der an einem Beispiel durchgerechnet werden soll, mußten zunächst die experimentellen Grundlagen geschaffen werden. — Es wurde hierzu die Resonanzkurve derselben Harfe vor und nach dem Anbringen einer Dämpfungsmasse (im Beispiel $m = 3,05 \cdot 10^{-5}$ g) ausgemessen. Nach (8) ist eine Abnahme der Resonanzfrequenz zu erwarten, die in einem Beispiel (Abb. 19) auch bestätigt wird: Verschiebung von 4,85 kHz nach 4,45 kHz. Durch die Bestimmung der Resonanzpunktverschiebung kann man unter Anwendung von (8) ein System von 2 Gleichungen mit 2 Unbekannten aufstellen:

$$\nu_{01} = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{K}{m_H}}, \quad (8. I)$$

$$\nu_{02} = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{K}{m_H + m_d}}. \quad (8. II)$$

(m_H = Harfenmasse, m_d = Dämpfungsmasse.)

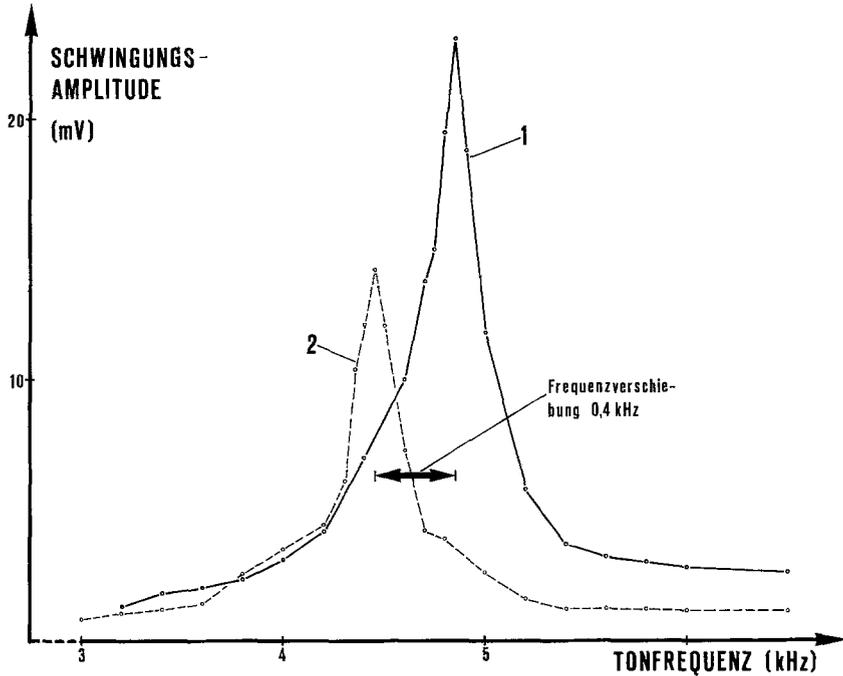


Abb. 19. *Gryllus campestris*. Resonanzpunkt-Verschiebung nach Massendämpfung der Harfe. 1 Resonanzkurve der Harfe mit der Eigenmasse $m = 1,94 \cdot 10^{-4}$ g. 2 Resonanzkurve der gedämpften Harfe. Zusatzmasse $m = 3,05 \cdot 10^{-5}$ g

aus dem man durch Einsetzen die Beziehung

$$m_H = \frac{\nu_{02}^2 \cdot m_d}{\nu_{01}^2 - \nu_{02}^2} \quad (10)$$

erhält. Mit Hilfe der obigen, für eine bestimmte Harfe ermittelten Werte ergibt sich für die Masse des Resonators der theoretische Wert von $m_H = 1,63 \cdot 10^{-4}$ g. Die Masse derselben Harfe wurde auf der Mikrowaage mit $1,94 \cdot 10^{-4}$ g bestimmt.

Es lag nahe, den Energieanteil abzuschätzen, den das Tier beim Anstreichen von Schrillkante und -leiste aufwenden muß, um durch Ausgleich der Energieverluste den Resonator im eingeschwingenen Zustand zu erhalten. — Bentley-Kutsch (1966) konnten zeigen, daß *Gryllus campestris* während einer Singflügelbewegung alle dorsoventralen Muskeln aktiviert und Bennet-Clark (1970) schätzte die Gesamtleistung dieser Muskeln bei *Gryllus campestris* auf 1,2 mW.

Geht man davon aus, daß die Muskelenergie verlustlos und zu gleichen Teilen den beiden Harfen zugeführt wird, so beträgt die Gesamt-

energie pro Harfe und Harfenschwingung bei 5 kHz Eigenfrequenz $E_0 = 0,6 \frac{1}{5000} = 1,2 \cdot 10^{-4}$ mWs. Aus der Energiegleichung eines gedämpften mechanischen Schwingers

$$\frac{1}{2} \left(\frac{dx}{dt} \right)^2 + 2\delta \int_0^t \left(\frac{dx}{dt} \right)^2 \cdot dt + \frac{\omega_0^2}{2} x^2 = \text{konst.} \quad (11)$$

erhält man für die Verlustenergie E_v die Beziehung

$$E_v = E_0(1 - e^{-A}). \quad (12)$$

Bei einem logarithmischen Dekrement von $A = 0,163$ (Mittelwert) errechnet sich aus (12) eine Verlustenergie von $E_v = 0,18 \cdot 10^{-4}$ mWs, die im Verlauf einer Harfenschwingung nachgeliefert werden muß, um ein Ausklingen zu vermeiden.

g) *Berechnung des Schallpegels.* Ausgehend von den gemessenen Kenngrößen der Harfe wird in der folgenden Berechnung der in 5 cm Entfernung vom Tier erzeugte Schalldruck abgeschätzt. Hierzu wird die Harfe zu einem kreisförmigen Kolben vereinfacht, der in einer Schallwand schwingt. In diesem Fall gilt für die Schalldruckamplitude senkrecht über der schwingenden Fläche die Beziehung (Morse, 1948)

$$p = 2\pi^2 \nu^2 \rho \xi_0 \cdot \frac{a^2}{r}. \quad (13)$$

(ν = Frequenz, ρ = Luftdichte, ξ_0 = Schwingungsamplitude, a = Radius der schwingenden Fläche, r = Abstand von der schwingenden Fläche.)

Bei einer Höhe der Schrillamellen von 25 μm und der sehr hohen Zahnfrequenz (ca. 5 kHz) kann die Schrillkante nur um wenige μm in die Lücke zwischen 2 Zähnen eindringen, bevor sie im Zuge der Flügelbewegung bereits auf die nächste Schrilllamelle trifft. Vor dem Sprung in die nächstfolgende Zahnücke erfolgt dann eine Auslenkung der Schrilleiste, deren Amplitude hier mit 5 μm angenommen wird. Hieraus errechnet sich für die Feldgrillen-Harfe, bei einem durchschnittlichen Q -Faktor von $Q = 19,2$ (= 19,2fache Resonanzüberhöhung), eine Schwingungsamplitude von $5 \cdot 19,2 \approx 100 \mu\text{m}$. Für die übrigen Werte in (13) gilt: $\nu_0 = 4,76$ kHz (vgl. Tabelle 2); $a = 0,3$ cm; $r = 5$ cm und $\rho = 1,18 \cdot 10^{-3}$ g/cm³.

Nach (13) errechnet sich eine Schalldruckamplitude von $P_{\text{max}} = 95$ dyn/cm² bzw. ein Effektivwert von $P_{\text{eff}} = 66$ dyn/cm², der einem absoluten Pegel von rund 110 dB entspricht.

Der mit dem Terz-Analysator im Bereich des 1. Maximums gemessene Durchschnittspegel (40 Tiere) beträgt bei einem Abstand $r = 5$ cm vom Tier 94 dB. Dieser Wert muß aber mit Sicherheit höher angesetzt

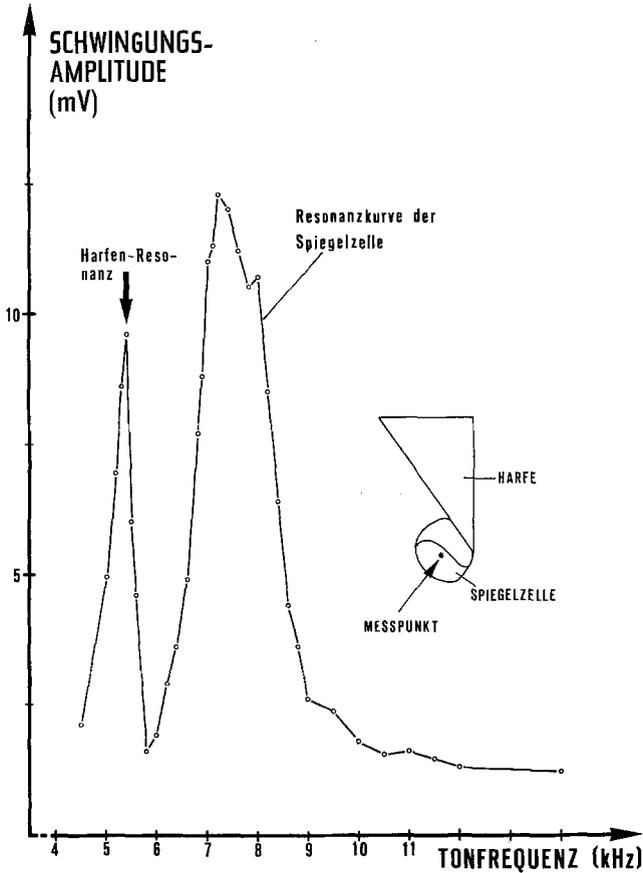


Abb. 20. *Gryllus campestris*. Schwingungsverhalten der Spiegelzelle bei Anregung mit Schallreizen zwischen 4 und 12 kHz (Meßpunkt für die kapazitive Elektrode s. Einschaltbild). Das 1. Schwingungsmaximum der Spiegelzelle wird durch Schwingungen der Harfe erzeugt; das 2. Maximum stellt die eigentliche Resonanzkurve der Spiegelzelle dar (weitere Erklärungen s. Text)

werden, da die Harfen-Resonanzstelle und damit das 1. Maximum im Schallspektrum, je nach Tier, zwischen 4,2 und 5,4 kHz liegt (Tabelle 2). In diesen Frequenzbereich fallen nur 2 Terzfilter (4 und 5 kHz), deren Bandmittenfrequenz meist nicht genau mit der Lage des 1. Maximums übereinstimmen, so daß der Schallpegel in diesem Bereich zu niedrig angezeigt wird.

2. Spiegelzelle

Die Schwingungsamplitude der Spiegelzelle zeigt bei Schallanregung im Bereich von 4—15 kHz stets 2 Maxima (Abb. 20). Die Lage des 1. Maximums entspricht in *jedem* Fall dem Harfenresonanzpunkt, wäh-

rend das 2. Maximum (im Mittel bei 7,2 kHz) durch die Spiegelzellresonanz hervorgerufen wird. Der durchschnittliche Q -Faktor liegt bei $Q = 9,8$ (vgl. auch Tabelle 2), d. h. die Spiegelzelle ist wesentlich stärker gedämpft als die Harfe ($Q = 19,2$).

Bei der Spiegelzelle von *Gryllus campestris* ist die Lage des Resonanzpunktes und die Resonanzschärfe relativ großen Schwankungen unterworfen. Der Ausklingvorgang der Spiegelzelle folgt ebenfalls einer e -Funktion.

3. Die Flügelresonatoren anderer Grillenarten

Die bisher im Detail geschilderten Experimente und Ergebnisse beschränken sich auf die Art *Gryllus campestris* L. Entsprechende Messungen wurden auch an *Acheta domesticus* L. und *Gryllus bimaculatus* de Geer ausgeführt mit dem Ergebnis, daß die Flügelresonatoren dieser Arten keine prinzipiellen Unterschiede zu denen von *Gryllus campestris* erkennen lassen. Im Einzelnen bestehen jedoch Abweichungen, die sich vielleicht als taxonometrische Merkmale auswerten lassen. Abb. 21 zeigt

Tabelle 2. Zusammenfassung der wichtigsten Kenngrößen der Flügelresonatoren von *Gryllus bimaculatus*, *Acheta domesticus* und *Gryllus campestris*

Meßobjekt	Resonanzfrequenz (kHz)		r./l.-Unterschied der Abstimmung (kHz)	Q-Faktor	
	$\bar{\nu}_0$	Extremwerte		\bar{Q}	Extremwerte
<i>Gryllus bimaculatus</i>					
Harfe (H)	4,34 (24H)	3,85—4,95	$\nu_1 > \nu_r: 7\text{ H}$ $(\bar{\nu}_1 - \bar{\nu}_r = 0,23)$ $\nu_1 = \nu_r: 2\text{ H}$ $\nu_1 < \nu_r: 1\text{ H}$	25,6	8,3—38,6 (24H)
Spiegelzelle (SZ)	6,03 (15 SZ)	5,75—6,7	$\nu_1 > \nu_r: 6\text{ SZ}$ $(\bar{\nu}_1 - \bar{\nu}_r = 0,15)$ $\nu_1 = \nu_r: 1\text{ SZ}$ $\nu_1 < \nu_r: —$	16 (15 SZ)	4,5—33,6
<i>Acheta domesticus</i>					
Harfe (H)	4,5 (14H)	3,75—5,5	Bei 4 von 6 gemessenen H-Paaren gilt: $\nu_1 > \nu_r$	15 (14H)	3,4—33
Spiegelzelle (SZ)	6,6 (4 SZ)	6,2—7,6	Keine vergleichenden Messungen durchgeführt	8,4 (4 SZ)	4,3—11,5
<i>Gryllus campestris</i>					
Harfe (H)	4,76 (55H)	4,2—5,4	$\nu_1 > \nu_r: 14\text{ H}$ $(\bar{\nu}_1 - \bar{\nu}_r = 0,14)$ $\nu_1 = \nu_r: 4\text{ H}$ $\nu_1 < \nu_r: 4\text{ H}$	19,2 (33H)	6,6—36
Spiegelzelle (SZ)	7,2 (14 SZ)	6,2—8,2	Keine vergleichenden Messungen durchgeführt	9,8 (14 SZ)	3,4—17,3

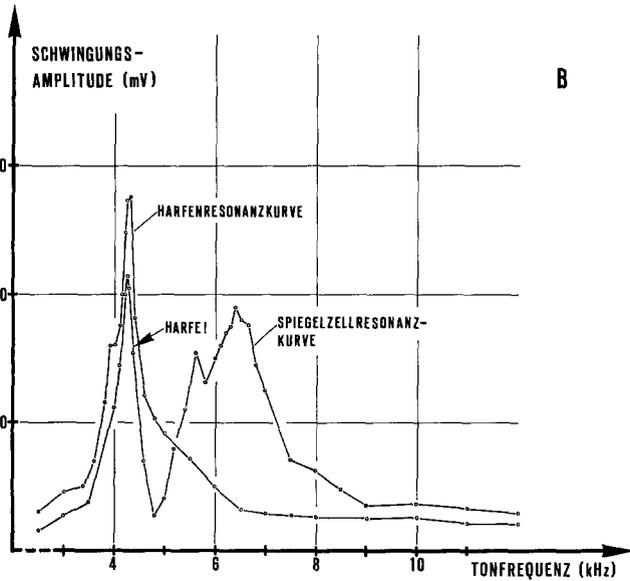
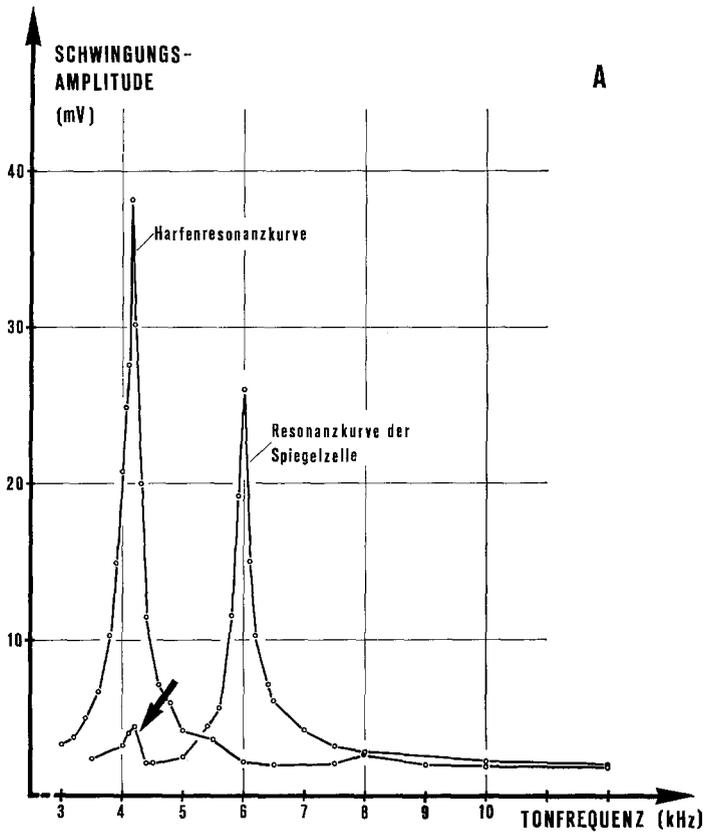


Abb. 21A und B. Resonanzkurve von Harfe und Spiegelzelle des gleichen Singflügels; A bei *Gryllus bimaculatus* und B bei *Acheta domestica*. Auch bei diesen beiden Arten wird die Spiegelzelle am Resonanzpunkt der Harfe mitangeregt (Pfeil)

Tabelle 3. *Gryllus campestris*. Nachweis eines Zusammenhanges in der Abstimmung beider Harfen eines Tieres und Korrelation zwischen dem 1. Maximum im Tonfrequenz-Spektrogramm des Lockgesanges und der Abstimmung der beiden Harfen desselben Tieres

Versuchstier Nr.	Resonanzfrequenz		Lage des 1. Maximums im Tonfrequenz- Spektrogramm
	r. Harfe	l. Harfe	
1	4,1	4,4	4
2	3,95	4,15	4
3	4,35	4,25	4
4	4,45	4,45	4
5	4,75	4,85	5
6	4,1	4,3	5 ^a
7	4,85	5,15	5
8	4,25	4,4	4
9	5,4	5,35	5
10	4,7	4,7	5
11	4,25	4,4	4
12	5,4	5	5
13	4,4	4,45	4
14	4,4	4,45	4

Alle Frequenzangaben in kHz

^a s. Seite 308.

die Resonanzkurven der Flügelresonatoren für *Gryllus bimaculatus* und *Acheta domesticus*. Ein Vergleich der Resonanzkurven zeigt die sehr scharfe Abstimmung beider Flügelresonatoren von *Gryllus bimaculatus*. Wie bei *Gryllus campestris* wird auch bei *Acheta domesticus* und *Gryllus bimaculatus* die Spiegelzelle am Harfen-Resonanzpunkt zu Schwingungen angeregt.

Eine Gesamtübersicht der wichtigsten Resonator-Kenngrößen der 3 untersuchten Grillenarten gibt Tabelle 2.

III. Korrelation zwischen Tonspektrogramm und Harfen-Resonanzpunkt

In der Reihe der beschriebenen Experimente fehlt noch der Nachweis des direkten Zusammenhanges zwischen den Schwingungseigenschaften der Harfen und der Lage des 1. Maximums im Tonfrequenz-Spektrogramm desselben Tieres. Bei insgesamt 14 Tieren der Art *Gryllus campestris* L. nahm ich das Tonfrequenz-Spektrogramm des Lockgesanges auf und registrierte anschließend die Resonanzpunkte der zusammengehörigen Harfen-Paare. Das in Tabelle 3 zusammengefaßte

Ergebnis zeigt mit Ausnahme einer Messung (Versuchstier-Nr. 6) die gute Übereinstimmung zwischen der Lage des 1. Maximums im Tonfrequenz-Spektrogramm und den Resonanzstellen der zugehörigen Harfen.

D. Diskussion

Beim Gesang, dem paarbildende Funktion im Leben der Grillen zukommt (Alexander, 1967), hängt der Kommunikationswert im natürlichen Biotop wesentlich vom erzeugten Schalldruck ab. Dieser wird bei einer gegebenen Entfernung durch die Schwingungsfrequenz, die Schwingungsamplitude und die Flächengröße der schallabstrahlenden Struktur bestimmt. Bei der geringen Größe der Insekten war es aus physikalischen Gründen notwendig, hohe Sendefrequenzen einzusetzen und große Schwingungsamplituden zu erzielen. Es soll nun diskutiert werden, welche Konstruktionsprinzipien beim Musikorgan der Grillen eingesetzt werden, um die überraschend hohen Schalleistungen zu erhalten.

I. Schallerzeugung aus biotechnischer Sicht

Es ist in dieser Arbeit gezeigt worden, daß die Harfe des Singflügels der Männchen physikalisch als Platte betrachtet werden muß. Die Einstellung einer hohen Eigenfrequenz dieser Platte setzt bei gegebener Fläche und Plattenmasse eine große Biegesteifigkeit voraus. Diese wiederum kann aber nur durch eine Erhöhung der Plattenmasse erreicht werden, womit dann aber die Platteneigenfrequenz erneut absinken würde. Bei den Grillen gelang durch Anwendung des „Fachwerkprinzips“ ein guter Kompromiß zwischen diesen beiden gegensätzlichen Forderungen. Die hohe Biegesteifigkeit der Harfe, die als dünne Chitinlamelle mit kleiner Masse ausgebildet ist, wird durch die Adern a1—a4 garantiert und zusätzlich durch starke Verwerfungen der Lamelle („Wellblechprinzip“) erhöht.

Bennet-Clark (1970) kommt durch energetische Überlegungen zu dem Schluß, daß Dorsal- und Lateralfeld des Deckflügels bei *Gryllotalpa* flexibel gekoppelt sein müssen. Bei Beschallung des Singflügels der Feldgrille mit Tonimpulsen konnte die „Gelenkfunktion“ des Übergangsbereiches zwischen Harfe und Lateralfeld (Pfeil in Abb. 2B) unmittelbar an den Auslenkungen der Harfe beobachtet werden. Durch das Gelenk wird die Harfe gegenüber den als Widerlager wirkenden Adern a8 und a9 (Abb. 2A) sehr leicht beweglich und hat damit die gleiche funktionelle Bedeutung wie die „Sicken“ zwischen der Membran und dem Korb eines dynamischen Lautsprechers. Die schwingungsmäßige Isolierung der Harfe vom Lateralfeld ist deshalb von großer Bedeutung, weil die Lateralfelder beim Lockgesang der Grille teilweise das Abdomen berühren. Eine starre Kopplung zwischen Harfe und Lateralfeld müßte eine erhebliche Dämpfung der Harfenschwingungen verursachen.

II. Schwingungsverstärkung beim Singflügel

Die meisten schallerzeugenden Insekten setzen Sendefrequenzen ein, die weit in das Ultraschallgebiet reichen (Dumortier, 1963). Beim Lockgesang der Grillen hingegen liegen die Trägerfrequenzen mit 4—5 kHz relativ niedrig. Bei der gegebenen Sendefrequenz, der geringen Flächengröße der schallabstrahlenden Struktur des Singflügels und bei der begrenzten Muskelenergie lassen sich die relativ hohen Schalldrucke nur durch große Schwingungsamplituden der schwingenden Flächen erzielen. Dies gelingt wegen der geringen Abmessungen der Schrämmellen nur durch Anwendung des Resonanzprinzips.

Sowohl die Versuche mit der Korkmethode als auch die Messungen mit der kapazitiven Elektrode haben gezeigt, daß Harfe und Spiegelzelle der Grillen ausgeprägte Resonatoreigenschaften besitzen. Von diesen Eigenschaften sollen die wichtigsten im Hinblick auf Angaben in der Literatur diskutiert werden.

Von großer Bedeutung für alle Betrachtungen war die Frage, ob der Resonator mit der Harfenfläche oder dem Harfenrahmen identisch ist.

Morris und Pipher (1967) durchlöcherten bei *Conocephalus nigropleurum* (Tettigoniidae) die Spiegelzellfläche, ohne sie zu entfernen, und beobachteten einen verhältnismäßig geringen Abfall des Maximums im Tonfrequenz-Spektrogramm der Tiere. Sie lehnen daher eine Resonatorfunktion der Spiegelzellfläche ab und sehen im Rahmen die Struktur, an der eine selektive Verstärkung stattfindet. Dieser Versuch ist jedoch nicht beweiskräftig genug, denn das bloße Durchlöchern verkleinert die Spiegelzellfläche nicht hinreichend (vgl. Morris und Pipher, 1967, Fig. 3). Der nach dem Eingriff von ihnen beobachtete geringe Abfall des im Ultraschallgebiet liegenden Maximums überrascht keineswegs, wenn man bedenkt, daß der Schalldruck einer schwingenden Fläche von der Flächengröße in der 1. Potenz, von der Schwingungsfrequenz in der 2. Potenz abhängt.

Auch Bailey (1967, 1970) kommt durch Schallmessungen an der Spiegelzelle von Tettigoniden zu dem Schluß, daß der Rahmen Resonatorfunktion hat. Der Spiegelzellfläche erteilt er lediglich die Rolle einer passiven Schallwand. Ähnlich äußert sich Bennet-Clark (1970) für *Gryllotalpa*. In beiden Fällen fehlen jedoch die beweiskräftigen Experimente.

Bei *Gryllus campestris* konnte die Harfenrahmenresonanz experimentell nicht nachgewiesen werden. Gegen eine Rahmenresonanz sprechen z. B. die Korkpulver-Versuche. Mit aufgestreutem Korkpulver kann direkt beobachtet werden, daß sich das Pulver auf dem Harfenrahmen, selbst bei sehr heftigen Schwingungen der Harfenfläche, nicht bewegt. Weiterhin konnte ich bei einer Harfendämpfung eine Resonanzpunkt-Verschiebung

zu tieferen Frequenzen zeigen (Abb. 19). Aus dieser Verschiebung wurde die Masse der schwingenden Struktur berechnet, wobei der Vergleich zwischen berechneter und durch Wägung bestimmter Masse derselben Harfe eine sehr gute Übereinstimmung ergab. Schließlich scheidet bei Grillen der Harfenrahmen als Resonator mit Sicherheit aus, denn durch Aufsetzen einer Metallspitze auf verschiedene Punkte der Rahmenadern a5 und a6 wird die Resonanz der Harfe nicht beeinträchtigt, wohl aber gedämpft, wenn die Spitze die Schrilleiste berührt. Dies ist verständlich, denn beim singenden Tier wird die Harfe von der Leiste her angeregt. Den wohl entscheidenden Beweis gegen die „Rahmenhypothese“ lieferten die Unterschiede in den Resonanzkurven vor und nach Ausschaltung der Harfenfläche (Abb. 13). Wäre der Rahmen aus den Adern a5—a7 der Resonator, so müßte man rein physikalisch folgende Merkmale für die Rahmenresonanzkurve erwarten: 1. relativ kleine Schwingungsamplituden, da die Koppelung mit dem Anregungsschall nach Entfernen der Harfenfläche bedeutend verschlechtert wird; 2. ein Q -Faktor, der den der intakten Harfe deutlich übersteigt, denn mit der Entfernung der Harfenfläche wird die Rahmendämpfung verkleinert; 3. eine Verschiebung des Resonanzpunktes zu höheren Frequenzen wegen der geringeren Dämpfung. Nun ist aber gezeigt worden, daß der Harfenrahmen selbst bis zu einem extremen Schallpegel von 145 dB lediglich erzwungene Schwingungen ausführt, daß es also bei *Gryllus campestris* keine Rahmenresonanz gibt.

Als wesentliche Voraussetzung für die in dieser Arbeit durchgeführten Berechnungen konnte nachgewiesen werden, daß die Harfe als Ganzes eine Schwingungseinheit bildet (Abb. 12), wobei sich einzelne Punkte der Harfenoberfläche nur durch die Schwingungsamplitude, nicht aber im Q -Faktor oder in der Resonanzfrequenz unterscheiden.

Bailey und Broughton (1970) vermuten, daß bei Tettigoniden der „Resonanzrahmen“ der Spiegelzelle ein *nichtlinear* arbeitendes System darstellt. Die eingehende Überprüfung an den 3 Grillenarten hat jedoch gezeigt, daß dort die Harfe ein *linear* arbeitender Resonator ist (Abb. 11).

Zwischen den Ergebnissen der Schwingungsmessungen am Singflügel und den Schallmessungen am stridulierenden Tier konnte ein unmittelbarer Zusammenhang hergestellt werden. Bei ein und demselben Tier stimmen die Eigenfrequenzen beider Harfen mit der Lage des 1. Maximums im Tonfrequenz-Spektrogramm des Lockgesanges sehr gut überein (Tabelle 3). Die aus Schwingungsmessungen ermittelten und über eine Schallmessung, nach Ausschaltungen an der Schrilleiste, bestimmten Q -Faktoren der Harfen von *Gryllus campestris* decken sich in ihren Werten weitgehend (6,6—36 bzw. 12—36). Das heißt: Die schallabstrahlende Struktur ist mit der Harfe identisch.

III. Akustisches Nahfeld

Bailey (1970) führt aus, daß bei Tettigoniden der Rahmen der Spiegelzelle neben der ihm zugeschriebenen Resonatorfunktion die wesentliche Struktur für die Schallabstrahlung ist. Bei den Grillen ist eine effektive Schallabstrahlung wegen der außerordentlich kleinen Fläche des Rahmens der Harfe aus physikalischen Gründen sehr unwahrscheinlich. Außerdem zeigt die Schallpegelverteilung auf der Singflügeloberfläche des zirpenden Tieres (Abb. 7) stets im mittleren Bereich der Harfenfläche ein Maximum, das gegen den Rahmen abnimmt. Im Umfeld der Harfe sinkt — wie in Tabelle 1 und Abb. 7 gezeigt — der 5 kHz-Pegel deutlich ab. Das ist ein erneuter Hinweis dafür, daß bei den Grillen nur den beiden genannten Resonatoren schallerzeugende, den anderen Flügelbereichen dagegen vor allem eine Schallwandfunktion zukommt.

Durch Sondenmessungen und Harfenausschaltungen wurde bestätigt, daß beide Harfen an der Schallerzeugung beteiligt sind. Der Schallpegel des 5 kHz-Maximums fällt nach Entfernen einer Harfe — gleichgültig, ob der linken oder rechten — um durchschnittlich 18, nach Wegnahme der zweiten um durchschnittlich weitere 28 dB ab. Es überrascht der relativ hohe Pegelabfall von 18 dB beim ersten Eingriff, denn bei 2 fast gleichlauten Harfen würde man einen Abfall von lediglich 6 dB erwarten. Dies gilt jedoch nur für den Fall, daß die Strahlungsbedingungen der verbleibenden Harfe nicht geändert worden sind. Mit der Öffnung im Singflügel durch die Wegnahme einer Harfenfläche kann ein Druckausgleich (=akustischer Kurzschluß) zwischen Dorsal- und Ventralseite der noch verbleibenden Harfe stattfinden. Diese schwingt damit zum großen Teil „wattlos“. Außerdem werden die Eigenschaften des Hohlraumes unter den aufgestellten Singflügeln durch die Entfernung der Harfe verändert. Der beschriebene Schallpegelabfall läßt sich — wie zu erwarten — durch Verschließen der Operationsöffnung mit einer „Harfenprothese“ zumindest teilweise rückgängig machen (Abb. 5). Dieser Rückgang betrifft die Verkleinerung des akustischen Kurzschlusses, denn Sondenmessungen haben gezeigt, daß eine Schallabstrahlung durch die Prothese nicht ins Gewicht fällt. Auch das von Rakshpal (1960) zitierte „Leiserwerden“ des Lockgesanges nach Wegnahme der Lateralfelder wird durch einen akustischen Kurzschluß bewirkt; Lateralfeldprothesen beheben den Abfall.

Die funktionelle Bedeutung des Hohlraumes unter den aufgestellten Singflügeln blieb bisher unberücksichtigt. Zwei Möglichkeiten, die der *Resonator*- und der *Hornstrahler*funktion (Schalltrichterprinzip), sollen hier eingehender diskutiert werden.

Hätte der Hohlraum Resonatorfunktion, so könnte eine Erhöhung der vom Tier abgestrahlten Schallintensität erreicht werden durch a) die Helmholtzsche Hohlraumresonanz („Resonanzkastenprinzip“) und b) das

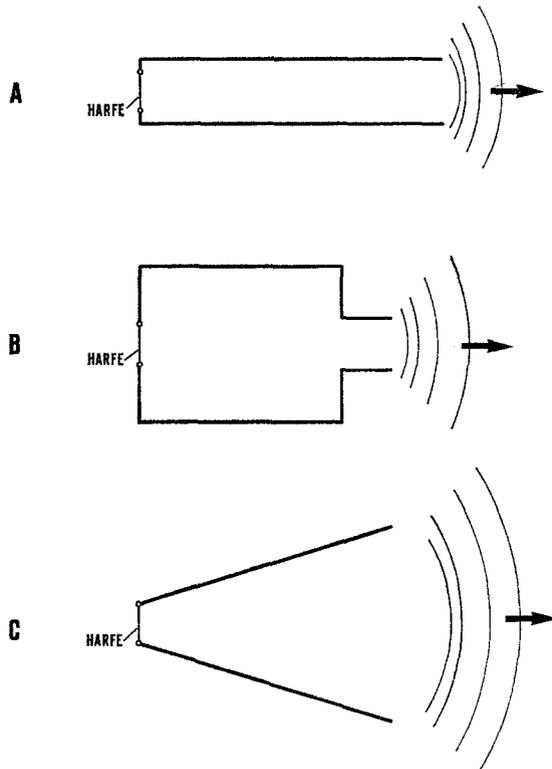


Abb. 22 A—C. Schematische Darstellung von 3 Möglichkeiten der Hohlraumfunktion bei Grillen. A Orgelpfeifenprinzip. B Hohlraumresonanzprinzip. C Schalltrichterprinzip. Die Abstrahlungsrichtung ist durch einen Pfeil gekennzeichnet (weitere Erklärungen s. Text)

„Orgelpfeifenprinzip“. Gegen letzteres (vgl. Abb. 22 A), das erstmals von Broughton (1964) bei Grillen als Möglichkeit diskutiert worden ist, sprechen bereits die Dimensionen des Hohlraumes. Die Pfeifenlänge muß für den Resonanzfall mindestens eine Viertelwellenlänge der abgestrahlten Frequenz betragen; bei der Feldgrille mit der Hauptsendefrequenz von 5 kHz wäre sie somit 17,5 mm. Die Hohlraumlänge beträgt aber nur 10—12 mm.

Bei Pfeifen- und Helmholtzscher Hohlraumresonanz (Abb. 22 B) müßte sich der Resonator bei Beschallung mit seiner Eigenfrequenz anregen lassen. Dies trifft nicht zu, damit scheidet beide Möglichkeiten aus.

Die aufgestellten Singflügel der zirpenden Grille bilden zusammen mit der Dorsalseite des Abdomens eine Art Trichter, der für die Schallabstrahlung bedeutsam sein könnte.

Bennet-Clark (1970) beschrieb erstmals die Anwendung des Schalltrichterprinzips für *Gryllotalpa* und nahm es für *Gryllus campestris* als möglich an.

Die Hornfunktion des Hohlraumes scheidet jedoch aus physikalischen Gründen aus (Wellenlänge des abgestrahlten Schalles \gg Hohlraumdimensionen). Die Harfe ist vielmehr ein Strahler 1. Ordnung (= Dipol). Die von einem solchen Strahler zu erwartenden 2 Vorzugsrichtungen der Schallabstrahlung (Abb. 8C) treten auch bei der Harfe auf (Abb. 8B). Da die Ventralseite der Harfe gegen ein begrenztes Luftvolumen im Hohlraum schwingt und deshalb ein seitliches „wattloses“ Ausweichen der Luft erschwert ist, sind die Abstrahlungsbedingungen in rückwärtiger Richtung des Tieres wesentlich verbessert (s. Abb. 8A und B).

Die biologische Bedeutung dieser gerichteten Schallabstrahlung bei *Gryllus campestris* ist noch unklar. Es ist möglich, daß das Weibchen das gerichtete Schallfeld des Männchens zu Peilzwecken ausnutzt. Um nämlich in Kopulationsstellung genau am Abdomenhinterende des Männchens anzukommen, muß sich das Weibchen im Schallfeld nur so fortbewegen, daß der Schalldruck ständig ansteigt.

Herrn Prof. Dr. F. Huber danke ich für die Themenstellung und seine Unterstützung bei dieser Arbeit. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der Stiftung Volkswagenwerk und der NATO (Research Grant No. 512) sei gedankt für die Bereitstellung von Mitteln. Mein Dank gebührt ferner für gewinnbringende Diskussionen Herrn Dr. A. Michelsen, Kopenhagen, Herrn Prof. Dr. H. Kottruff, Darmstadt und Herrn Dr. H. Oberst, Höchst.

Literatur

- Alexander, R. D.: Acoustical communication in arthropods. *Ann. Rev. Entomol.* **12**, 495—526 (1967).
- Bailey, W. J.: Further investigations into the function of the "mirror" in *Tettigonioida* (Orthoptera). *Nature (Lond.)* **215**, 949—950 (1967).
- The mechanics of stridulation in bush crickets (*Tettigonioida*, Orthoptera). I. The tegminal Generator. *J. exp. Biol.* **52**, 495—505 (1970).
- Broughton, W. B.: The mechanics of stridulation in bush crickets (*Tettigonioida*, Orthoptera) II. Conditions for resonance in the tegminal generator. *J. exp. Biol.* **52**, 507—517 (1970).
- Bennet-Clark, H. C.: The mechanism and efficiency of sound production in mole crickets. *J. exp. Biol.* **52**, 619—652 (1970).
- Bentley, D. R., Kutsch, W.: The neuromuscular mechanism of stridulation in crickets (Orthoptera: Gryllidae). *J. exp. Biol.* **45**, 151—164 (1966).
- Beranek, Leo. L.: *Acoustics*. New York: Mc Graw Hill 1954.
- Blitz, J.: *Elements of acoustics*. London: Butterworths 1964.
- Broughton, W. B.: Function of the "mirror" in *Tettigonioid Orthoptera*. *Nature (Lond.)* **201**, 949—950 (1964).
- Dumortier, B.: The physical characteristics of sound emissions in Arthropoda. In: *Acoustic behaviour of Animals*, p. 346—373 (ed. by Busnel, R. G.). Amsterdam: Elsevier 1963.

- Huber, F.: Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und Lauterzeugung der Grillen. *Z. vergl. Physiol.* **44**, 60—132 (1960).
- Central-nervous control of sound production in crickets and some speculations on its evolution. *Evolution* **14**, 429—442 (1962).
- Lottemoser, W.: Aufnahme und Analyse von Insektenlauten. *Acustica* **2**, 66—71 (1952).
- Möss, D.: Sinnesorgane im Bereich des Flügels der Feldgrille (*Gryllus campestris* L.) und ihre Bedeutung für die Kontrolle der Singbewegung und die Einstellung der Flügellage. *Z. vergl. Physiol.* **73**, 53—83 (1971).
- Morris, G. K., Pipher, R. E.: Tegminal amplifiers and spectrum consistencies in *Conocephalus nigropleurum* (Brunner) Tettigoniidae. *J. Insect Physiol.* **13**, 1075—1085 (1967).
- Morse, P. M.: *Vibration and sound*. New York: McGraw Hill, 1948.
- Pasquinelli, F., Busnel, M. C.: Études préliminaires sur les mécanismes de la production des sons par les Orthoptères. Colloque sur l'acoustique des orthoptères, Fasc. hors. Séries. *Ann. Epiphyt. I. N. R. A.*, 145—153 (1955).
- Pierce, G. W.: *The songs of insects*. Harvard, Massachusetts: University Press 1948.
- Popov, A. V.: Schallabstrahlender Apparat und Struktur des Lockgesanges bei *Acheta domesticus* L. *Jurnal Evol'uzionnoj Biochimii i Fisiologii* **7**, 87—95 (1971).
- Rakshpal, R.: Sound-producing organs and mechanism of song production in field crickets of the genus *Acheta Fabricius* (Orthoptera, Gryllidae). *Canad. J. Zool.* **38**, 499—507 (1960).
- Reichardt, W.: *Grundlagen der technischen Akustik* Leipzig: Akad. Verl. Gesellschaft Geest & Portig K. G. 1968.
- Stärk, A. A.: Untersuchungen am Lautorgan einiger Grillen- und Laubheuschreckenarten, zugleich ein Beitrag zum Rechts-Links-Problem. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **77**, 9—50 (1958).
- Suga, N.: Ultrasonic production and its reception in some neotropical Tettigoniidae. *J. Insect Physiol.* **12**, 1039—1050 (1966).

Dr. H. Nocke
 Zoologisches Institut
 der Universität Köln
 Lehrstuhl für Tierphysiologie
 BRD-5000 Köln 41, Weyertal 119
 Deutschland