Physikalische Mechanismen der Schallproduktion durch die Vorderflügel männlicher Feldgrillen (*Gryllus bimaculatus*)

Physical aspects of the sound production by the forewings of male field crickets (*Gryllus bimaculatus*)

Wissenschaftliche Arbeit zur Erlangung des Grades
Bachelor of Education
an der TUM School of Education der Technischen Universität München.

Betreut von	Dr. rer. nat. Michael Gebhardt
	Lehrstuhl für Zoologie
Eingereicht von	Tim Jeitner
	Perhamerstraße 66
	80687 München
	+49 152 54854857
Eingereicht am	München, den 26. August 2020

Inhaltsverzeichnis

1 Zusammenfassung und englischer Abstract **4**

2 Einleitung **4**

2.1 Reaktionsbeschleunigung durch Temperaturerhöhung 4

2.2 Schallproduktion bei Gryllidae 5

2.3 Zwei Modellvorstellungen 6

2.4 Aktueller Stand der Forschung 7

3 Zielsetzung **11**

4 Material und Methoden **12**

4.1 Grillen 12

4.2 Präparation 12

4.3 Audioaufnahmen stridulierender Männchen von *G. bimaculatus* bei unterschiedlichen Raumtemperaturen 13

4.4 Visuelle Vibrationsanalysen separierter Flügel mit Talkum und Sporen von *Lycopodium clavatum* 13

4.5 Laservibrationsaufnahmen separierter Flügel von *G. bimaculatus* 15

5 Ergebnisse **17**

5.1 Temperaturabhängigkeit des Spontangesangs von *G. bimaculatus* 17

5.2 Vibrationsmessungen mit Talkum 18

5.3 Laservibrometrische Messungen 19

6 Diskussion **21**

6.1 Übersicht der Ergebnisse 21

6.2 Temperaturabhängigkeit der Frequenz des Lockgesangs und Temperaturkompensation . . 22

6.3 Vibrationsanalyse mit Talkum 24

6.4 Laservibrometrische Messungen 24

6.5 Vergleich der Messungen mit Talkum und den laservibrometrischen Messungen 24

6.6 Vergleich der Messungen lebender Individuen mit den laservibrometrischen Messungen . . 25

7 Fazit **27**

8 Anhang **29**

8.1 Tabellen 29

8.2 Arbeitsablauf Bioakustik 31

8.3 Arbeitsablauf Laservibrometrie 31

8.4 Sachregister 32
8.5 Literaturverzeichnis 34

9 Erklärung **36**

1 Zusammenfassung und englischer Abstract

ZUSAMMENFASSUNG

Männliche Grillen zeigen in der Regel drei verschiedene Gesänge, die sie für unterschiedliche Aufgaben verwenden. Jeder dieser Gesänge nutzt einen spezifischen Reinton als Trägerfrequenz. Zur Lauterzeugung reiben echte Grillen dabei ihre Flügel aneinander. Dabei wird der oben liegende Deckflügel, der auf seiner Unterseite eine Schrillleiste besitzt, über das Plektrum des unten liegenden Flügels gezogen. Die Schallwellen werden durch Oszillation der Flügel emittiert. Derzeit existieren zwei Modellvorstellungen, wie genau dieser Mechanismus funktioniert. Die Frage von welchen Faktoren die emittierte Frequenz abhängig ist, wurde jedoch noch nicht abschließend geklärt und selbst der Einfluss bestimmter Parameter, wie das Volumen des subalaren Raums, ist strittig. Diese Arbeit adressiert zwei Fragen: a) ist die Umgebungstemperatur frequenzbestimmend und b) unterscheiden sich die Frequenzen der Vibration in bestimmten Bereichen des Flügels? Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass a) die Trägerfrequenz des Lockgesangs, für *G. bimaculatus* unabhängig von der Umgebungstemperatur ist. Auf Frage b) kann jedoch keine endgültige Antwort gegeben werden. Die Ergebnisse weisen jedoch darauf hin, dass Harfe und Spiegelzelle mit unterschiedlichen Frequenzen schwingen.

ABSTRACT

Male crickets create pure-tones during stridulation by rubbing their fore-wings against each other. During the wing closing movement, the tooth-bearing file of the upper fore-wing scrapes over the plectrum of the lower wing, thus causing oscillations of the wings. The sound is then transmitted into the surrounding air at a characteristic frequency. This study addresses two specific questions: a) is this frequency dependent on the ambient air temperature and b) do distinct sub-areas of the wing contribute differentially to the song frequency? The overall goal is to test which of the multiple models of sound generation may be effective in Gryllus bimaculatus. The results clearly indicate that a) the song carrier frequency is clearly independent on ambient air temperature. For question b), no definite answer could be obtained, but there are indications that the harp and the mirror cell of the fore-wing may have different resonant frequencies.

2 Einleitung

2.1 Reaktionsbeschleunigung durch Temperaturerhöhung

Dass eine Erhöhung der Temperatur zu einer Erhöhung der Reaktionsgeschwindigkeit führt, ist bereits lange bekannt und wird heute auch in der Schule als Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel (RGT-

Regel) oder auch van't-Hoff'sche Regel vermittelt. Gemäß der von Jacobus van't Hoff postulierten Faustregel gilt, dass eine Temperaturerhöhung um 10 K, in einer Verdopplung bis Vervierfachung der Reaktionsgeschwindigkeit resultiert.

Durch einsetzen in die Arrhenius-Gleichung erhält man folgende Formel:

$$Q_{10} = (\frac{k_2}{k_1})^{\frac{10\ K}{\Delta T}} \tag{1}$$

mit k den Reaktionsgeschwindigkeitskonstanten für Hin- und Rückreaktion und ΔT der Differenz der Temperaturen. Der Q_{10} gibt also an, wie viel schneller eine Reaktion abläuft, wenn man die Temperatur um 10 K erhöht und ist folglich ein wichtiger Kennwert. (Hollemann und Wiberg, 2007, Seite 188 ff.)

Es ist daher nur logisch, dass auch die, durch Muskelkontraktion gesteuerte Schließbewegung der Flügel bei Grillen und die damit einhergehende Schallproduktion, temperaturabhängig sein kann.

2.2 Schallproduktion bei Gryllidae

Geschlechtsreife männliche Feldgrillen besitzen schallproduzierende Stridulationsorgane, mit denen sie mehrere verschiedene Gesänge emittieren können. Zu diesen gehören zum einen der Rivalengesang, für Revierkämpfe, der Lockgesang zum Anlocken paarungsbereiter Weibchen und zuletzt der Werbegesang, der eine Paarung einleiten soll. (Elliott und Koch, 1985)

Die Stridulationsorgane sind, wie bei allen Ensifera (Langfühlerschrecken), die Flügel. Gryllidae (echte Grillen) besitzen dazu eine so genannte Schrillleiste oder Feile, die auf der Unterseite des oberen Tegmen (Deckflügel) liegt. Diese wird bei der Schließbewegung beider Flügel über die Schrillkante des unten liegenden Flügels gezogen. Die Feile besteht aus einer Reihe kleiner Zähnchen, den Schrillzähnchen (siehe Abbildung 1). (Elliott und Koch, 1985; Koch et al., 1988; Ewing, 1989; Bennet-Clark, 1999)

Durch die Schließbewegung rastet das Plektrum kurz vor jedem Zähnchen ein, bevor es durch den Druck herausspringt und wiederum vor dem nächsten Zähnchen einrastet (engl.: catch-release cycles) (Elliott und Koch, 1985; Koch et al., 1988; Bennet-Clark, 1970; Bennet-Clark und Henry, 1989). Dabei wird die Harfe (siehe Abbildungen 3 und 7) des Vorderflügels, so angeregt, dass es zu einer harmonischen Schwingung kommt (Pierce, 1948; Huber, 1962; Bennet-Clark, 1970; Bennet-Clark, 1999; Bennet-Clark, 2003). Dies ähnelt der Bewegung des Pendels einer Standuhr (Bennet-Clark und Bailey, 2002). Es konnte jedoch gezeigt werden, dass auch andere Regionen neben der Harfe als Resonator fungieren (Bennet-Clark, 2003).

Die emittierte Frequenz ist ein Reinton (Sismondo, 1979). Dies bedeutet zum einen, dass das erste Maximum der Frequenz sehr schmal ist und sich folglich auf einen kleinen Frequenzbereich beschränkt. Zum anderen sind die nächst höheren Frequenzmaxima ganzzahlige Vielfache des ersten Maximums (siehe

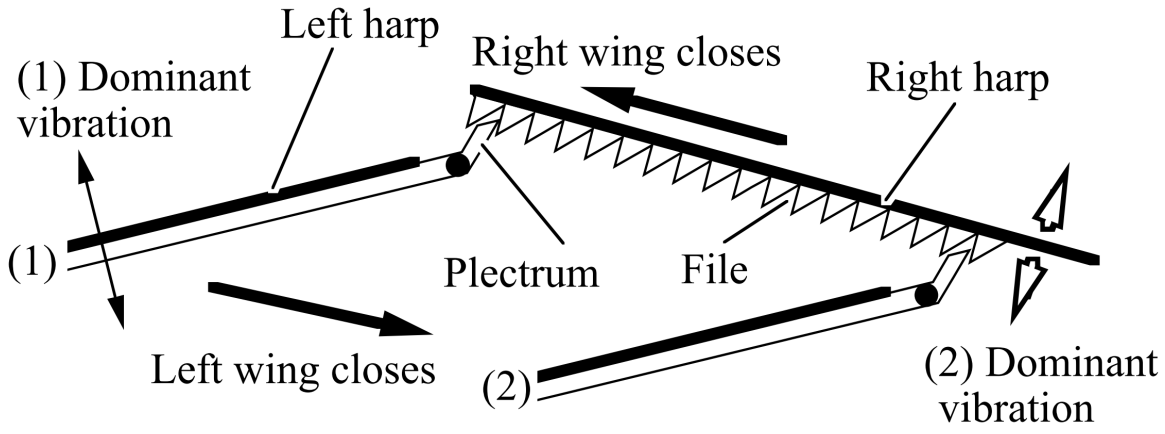

Abbildung 1: Schematischer Verlauf der Schließbewegung der Flügel (Abbildung aus Bennet-Clark, 1999, Abb. 6(C)). Die Grille bewegt dabei ihren oben liegenden Flügel über den Unteren. Bei *Gryllus* liegt zumeist der rechte Flügel oben. Durch die Schließbewegung baut sich an jedem Zähnchen, der Feile, ein Druck durch das Plektrum des unteren Flügels auf. Diese löst sich schlagartig und regt eine Schwingung der Harfen beider Flügel an (Bennet-Clark, 1999). Dabei ist nach Bennet-Clark (1999) zu Beginn der Schließbewegung (1) die Vibration des unteren Flügels dominant, gegen Ende (2) die des oberen Flügels. Die Anregung kann mit dem Anschlagen einer Gitarrensaite verglichen werden. Dabei baut der Finger oder das Plektrum einen Druck gegen die Saite auf, die beim Lösen in Schwingung gerät. Der Resonanzraum der Gitarre ist dabei mit dem Resonanzraum des Grilleinflügels vergleichbar.

Abbildung 4). Man spricht von einer Trägerfrequenz, beziehungsweise Obertönen. (Koch et al., 1988) (Elliott und Koch, 1985)

Dieser fein definierte Frequenzbereich der Stridulation ist vor allem für die Erkennung anderer Individuen der selben Art hilfreich. So ergibt sich aus der Trägerfrequenz und der Anzahl der Flügelschließbewegungen, den Silben pro Vers, ein artspezifischer Ruf (siehe Abbildung 5). Beispielsweise ähneln sich *G. bimaculatus* und die in Deutschland heimische *Gryllus campestris* (Feldgrille) sehr. Unterscheiden lassen sie sich jedoch durch die Anzahl der Silben pro Vers. Die Verse von *G. campestris* bestehen zumeist aus vier Silben, die von *G. bimaculatus* aus drei. Die Anzahl der Verse ist jedoch auch von der individuellen Motivation der stridulierenden Grille abhängig und kann daher zeitlich und individuell variieren.

2.3 Zwei Modellvorstellungen

Der genaue Mechanismus der Stridulation ist noch nicht aufgeklärt. Die Wissenschaft beschreibt derzeit zwei grundlegende Modelle:

Zum einen wird ein physiologischen Mechanismus beschrieben, bei dem die Trägerfrequenz abhängig von der Anschlagsrate der Zähnchen ist (engl.: tooth-impact rate) (Sismondo, 1979). Die Anschlagsrate der Zähnchen wiederum ist von der Geschwindigkeit der Schließbewegungen abhängig, also von der Mus-

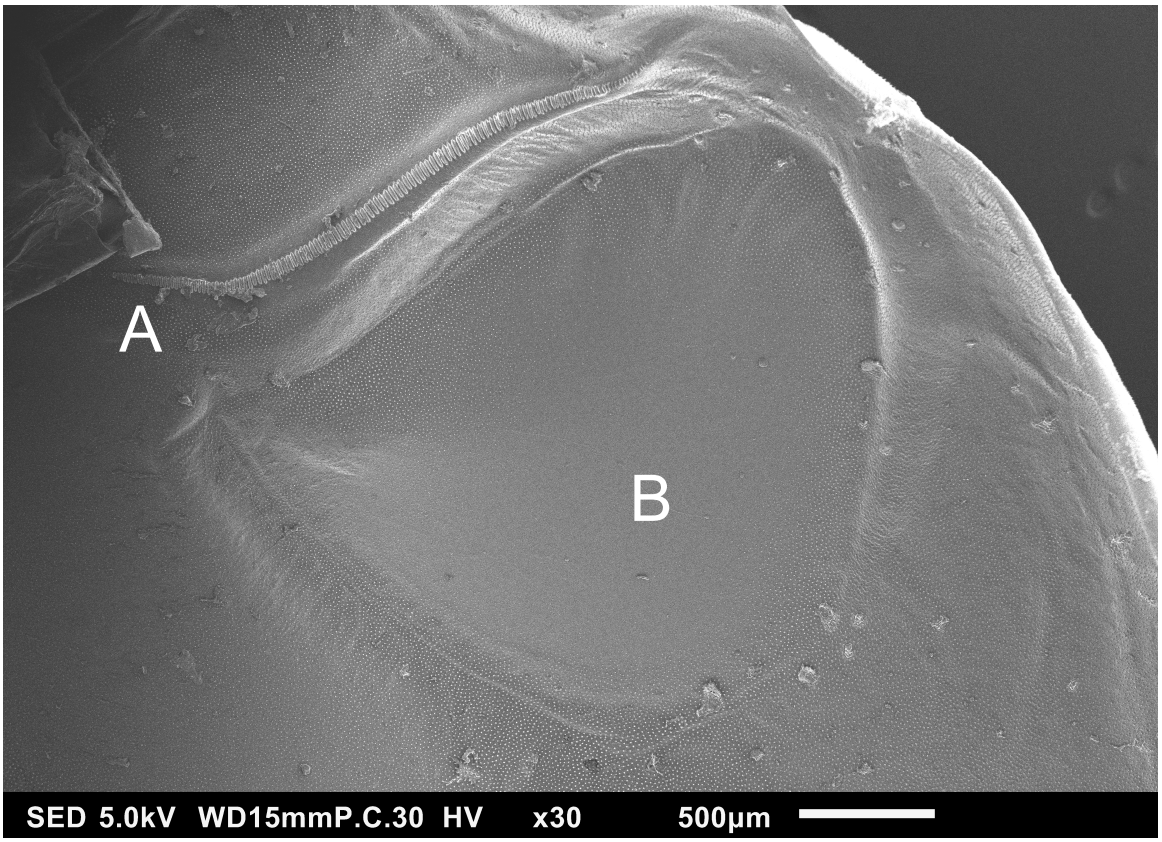

Abbildung 2: Aufnahme de Unterseite des oben liegenden Flügels, mit der Feile (A) und und der Harfe (B) bei 30-facher Vergrößerung.

kelkontraktion der Flügelmuskulatur. Durch schnellere Schließbewegungen der Flügel wird die Schlagrate des Plektrums an die Zähnchen erhöht. Nach diesem Mechanismus wäre also die Trägerfrequenz abhängig von der Umgebungstemperatur, da bei niedrigen Temperaturen die Schließrate der Flügel abnehmen und bei hohen Temperaturen die Schließrate der Flügel zunehmen würde.

Der zweite Mechanismus beschreibt die Schallproduktion als einen rein physikalischen Mechanismus. Hierbei ist die Frequenz des Gesangs ausschließlich von den physikalischen Eigenschaften des Flügels, wie Steifigkeit, Masse oder Form abhängig. Auch hier ist die Schließbewegung der Flügel temperaturabhängig. Da die Anschlagsrate der Zähnchen aber keinen Einfluss auf die Frequenz hat, würde diese nicht mit der Temperatur variieren.

2.4 Aktueller Stand der Forschung

Die Forschung nennt derzeit eine Reihe von Eigenschaften, die maßgeblich die Trägerfrequenz beeinflussen.

Sowohl physikalische Parameter, wie die Masse des Individuums oder die Umgebungstemperatur, sowie nicht-physikalische Parameter, wie das Alter des Individuums, können einen Einfluss auf das Spektrum

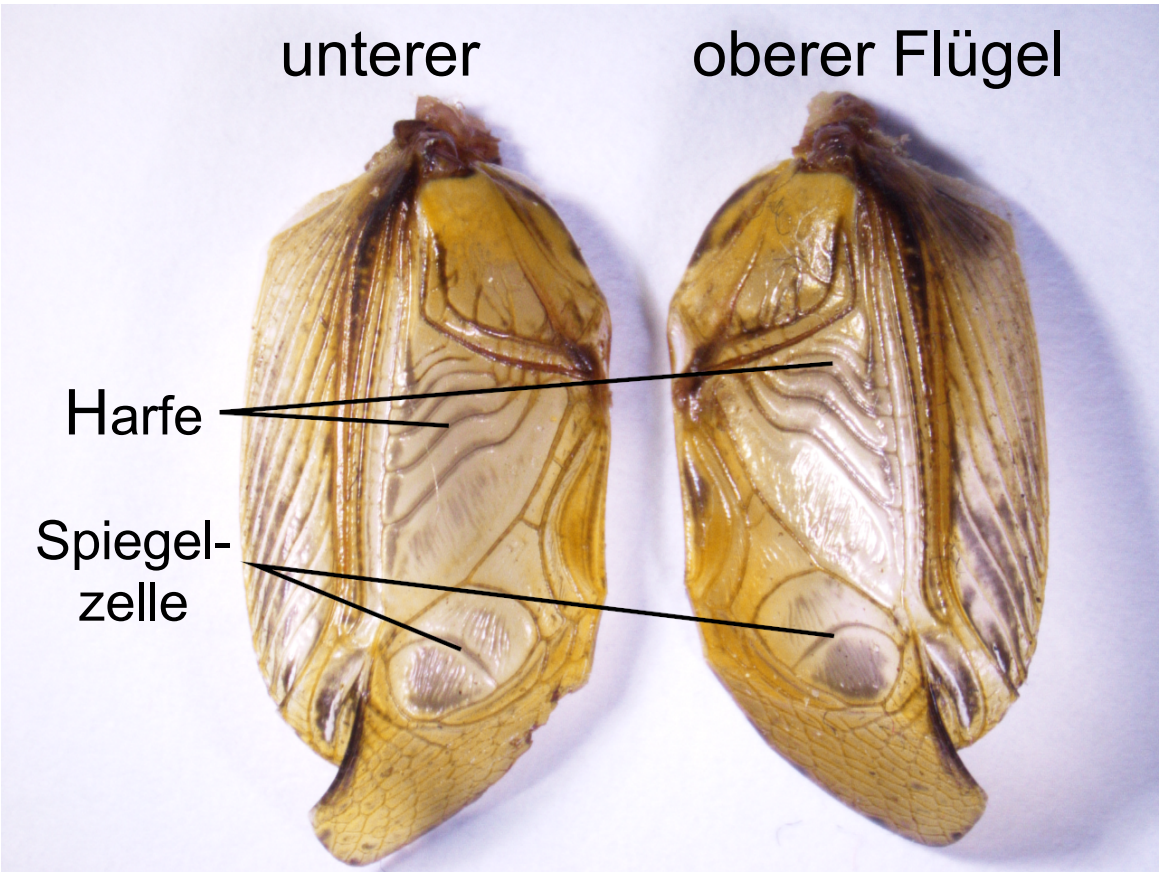

Abbildung 3: Fotografie der separierten Flügel von *G. bimaculatus*

haben. So konnte gezeigt werden, dass die Silbenzahl innerhalb eines Verses bei *G. bimaculatus* mit steigender Masse des Individuums abnimmt, dafür jedoch die Silben lang anhaltender sind (Simmons, 1992). Atsushi et al. (2016) konnten diese Ergebnisse nicht bestätigen und stellten keinen signifikanten Zusammenhang zwischen Körpergröße und Trägerfrequenz fest.

In einem rein physikalisches Modell hätte die Körpergröße und daraus resultierend die Masse einen negativen Effekt auf die Trägerfrequenz. Dies ergibt sich allgemein aus der Formel für einen idealen (ungedämpften) Resonator:

$$f_{(0)} = \frac{1}{2\pi}\sqrt{\frac{k}{m}} \tag{2}$$

mit k der Steifigkeit und m der Masse eines Resonators (Bennet-Clark und Henry, 1989; Bennet-Clark, 1999; Bennet-Clark, 2003).

Sismondo (1979) konnte für *Oecanthus nigricornis* zeigen, dass die Größe der Zähnchen auf der Feile nicht konstant ist, sondern entlang der Schließbewegung zunimmt. Des Weiteren konnte er zeigen, dass *O. nigricornis* diesen Unterschied durch eine Beschleunigung der Flügel, im Verlauf der Schließbewegung kompensiert. Auch stellen die Deckflügel keinen idealen Oszillator dar, da sie zum einen gedämpft (Sismondo, 1979) und zum anderen mehrfach gekoppelt sein können (Bennet-Clark, 1999; Bennet-Clark,

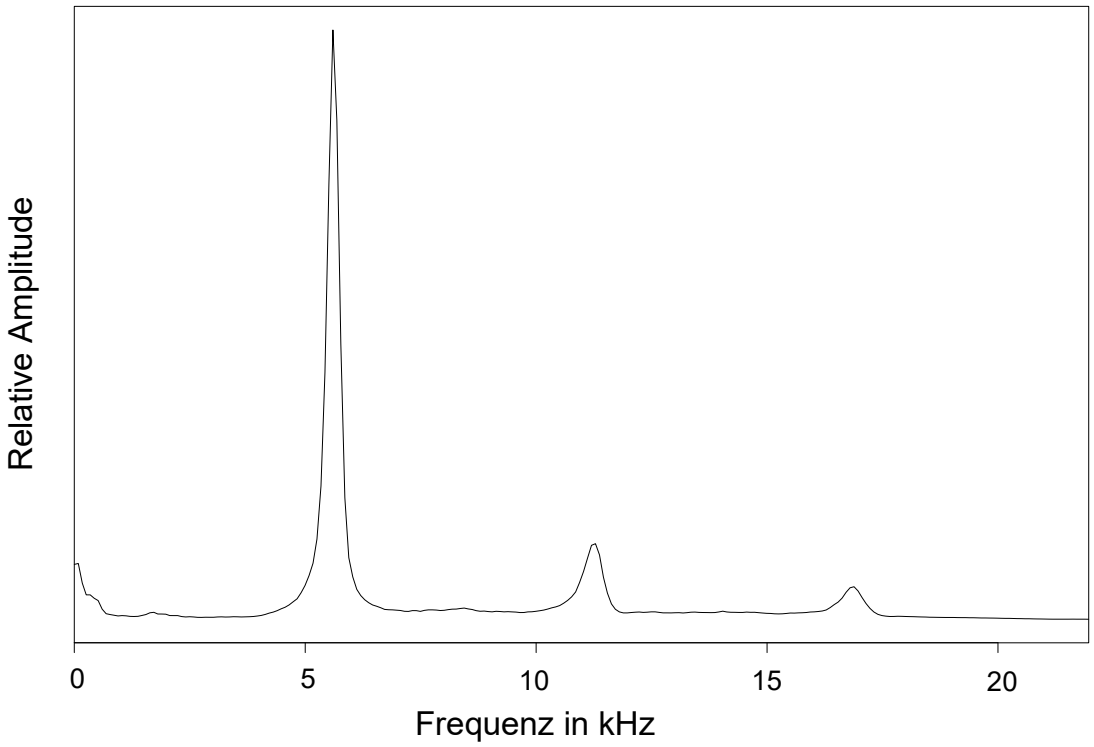

Abbildung 4: Beispiel eines Frequenzspektrums von *G. bimaculatus*, mit einer Trägerfrequenz von 5.6 kHz und Obertönen 1. und 2. Ordnung bei 11.28 kHz und 16.88 kHz.

2003).

Daher verwundert es nicht, dass die Trägerfrequenz innerhalb einer Schließbewegung der Flügel nicht konstant ist, sondern im Laufe der Schließbewegung leicht abfällt (Simmons und Ritchie, 1996; Bennet-Clark, 1999).

Wie dieser Abfall in der Frequenz entsteht, ist jedoch noch nicht ausreichend beschrieben.

Zum einen ist es möglich, dass die Änderung der dominanten Frequenz durch einen Wechsel der dominanten Vibration hervorgerufen wird. Nach Bennet-Clark (1999) wird die Frequenz zu Beginn der Schließbewegung vor allem durch die Vibration des unteren Flügels bestimmt. Im weiteren Verlauf nimmt die Dominanz des oberen Flügels immer weiter zu, sodass gegen Ende der Schließbewegung die Vibration des oberen Flügels frequenzbestimmend ist (vergleiche Abbildung 1) (Simmons und Ritchie, 1996; Bennet-Clark, 1999). Simmons und Ritchie (1996) argumentieren, dass der obere Flügel, tendenziell größer ist was in einer höheren Masse und einer größeren Harfe resultiert. Da die Masse einen negativen Einfluss auf die Trägerfrequenz $f_{(0)}$ hat (vergleiche Formel 2), ist es möglich, dass der Abfall der Frequenz durch diesen Wechsel entsteht. Somit wäre also die Frequenz zu Beginn der Schließbewegung abhängig vom leichteren, unteren Flügel und gegen Ende vom schwereren, oberen Flügel. Daher fällt die Frequenz

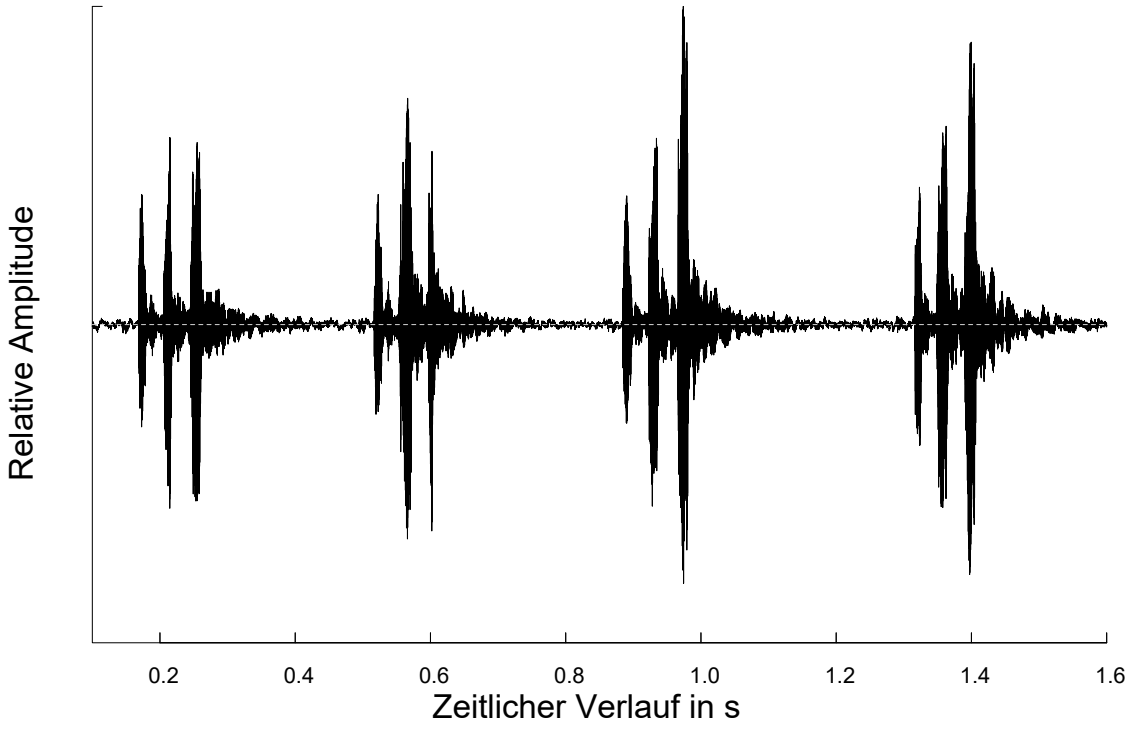

Abbildung 5: Beispiel eines Oszillogramms von *G. bimaculatus*. Jeder der vier abgebildeten Verse besteht dabei aus drei Öffnungs- und Schließbewegungen der Flügel. Zusammen mit der Trägerfrequenz ermöglichen sie eine genaue Bestimmung der Art.

im Laufe einer Schließbewegung des Flügel leicht ab.

Zum anderen wird beschrieben, dass die Symmetrie des Flügels einen Einfluss auf die Frequenz hat (Simmons und Ritchie, 1996). So könnte das Füllen der Venen auf dem Flügel mit Flüssigkeit, zu einer Druckerhöhung und damit zu einer Versteifung oder Verformung des Flügels führen (Sismondo, 1979; Simmons und Ritchie, 1996).

Sismondo (1979) konnte hingegen zeigen, dass die Trägerfrequenz eher von der Schwingung weiter Teile der Tegmina abhängt, als von einzelnen Membranen. Zum einen, weil die natürliche Frequenz der Harfe nicht identisch mit der Trägerfrequenz stridulierender *O. nigricornis* ist und zum anderen, weil die Absenz einzelner Membranen zu einer Verschiebung der Trägerfrequenz führt. Jedoch beschreibt auch er Harfe und Spiegelzelle als essentiell für die Schallproduktion, da ein Entfernen der Membranen jegliche Geräuscherzeugung unterbindet.

Montealegre-Z et al. (2011) hingegen konnten zwar bestätigen, dass die Frequenz des linken Flügels niedriger als die des rechten Flügels ist, zeigten jedoch, mithilfe laservibrometrischer Messungen, dass beide Flügel während der Stridulation mit der selben Frequenz schwingen.

Auch das Volumen des Raumes zwischen Flügel und Abdomen, der subalare Raum, scheint ein relevanter Aspekt der Trägerfrequenz zu sein (Stephen und Hartley, 1995 ; Simmons und Ritchie, 1996). So beschreiben Simmons und Ritchie (1996), dass im Verlauf der Schließbewegung dieses Volumen kleiner wird, was zu einer Erhöhung der Trägerfrequenz führen sollte. Dies konnte jedoch nicht gezeigt werden. Nach Nocke (1971) hat der Raum unter dem Flügel keinen Einfluss. Stephen und Hartley (1995) argumentieren, dass die Tiere das Volumen unter dem Flügel aktiv variieren können. Der Einfluss des Volumens des subalaren Raums ist also noch nicht ausreichend erforscht. Ein Einfluss auf die Frequenz scheint jedoch zumindest möglich. Beobachtet man männliche Tiere während des Lockgesangs, so stellt man fest, dass die Flügel fast senkrecht vom Körper abstehen, während sie beim Werbegesang nahezu aufliegen.

Die Temperaturabhängigkeit, welche für einen physiologischen Mechanismus sprechen würde, ist selbst innerhalb der Ensifera nicht einheitlich. So wurde für *Oecanthus fultoni* gezeigt, dass die Temperaturabhängigkeit der Trägerfrequenz sogar so linear steigt, dass die Umgebungstemperatur anhand der Trägerfrequenz bestimmt werden kann. Weshalb sie umgangssprachlich auch Thermometergrille genannt wird (Walker, 1963; Elliott und Hershberger, 2007). Für *Pholidoptera littoralis* hingegen konnte gezeigt werden, dass die Trägerfrequenz unabhängig von der Temperatur ist (Jeitner, 2018). Huber (1962) zeigte, dass eine Kompensation von Schwankungen der Temperatur, durch neuronale Kontrolle, zumindest möglich ist (Sismondo, 1979; Huber, 1989).

Die Trägerfrequenz hat einen direkten Einfluss auf den Paarungserfolg stridulierender Männchen, da eine reduzierte Körpergröße, welche nach Formel 2 frequenzbestimmend ist, auch durch genetischen oder umgebungsbedingten Stress oder Mangel während der Entwicklung zum adulten Tier bedingt sein kann (Simmons, 1987; Simmons und Ritchie, 1996). Auch parasitärer Befall kann einen Einfluss auf die Trägerfrequenz und damit die Wahl des Weibchen bezüglich eines Männchens haben (Simmons, 1992).

3 Zielsetzung

Die allgemeine Frage, die dieser Arbeit zugrunde liegt ist, wie es stridulierenden Gryllidae möglich ist, zwischen niedrigen Frequenzen (~5 kHz) während des Lockgesangs und den deutlich höheren Frequenzen (~14 bis 20 kHz) während des Werbegesangs zu wechseln.

Da der allgemeine Mechanismus der Schallerzeugung noch nicht vollends aufgeklärt ist, beschäftigt sich diese Arbeit mit zwei Fragen:

1. Ist die Trägerfrequenz des Gesangs bei *Gryllus bimaculatus* abhängig von der Temperatur?

2. Wird die Trägerfrequenz des Gesangs bei *Gryllus bimaculatus* maßgeblich durch die Schwingung spezifischer lokaler Bereiche des Flügels bestimmt?

Dazu wurde zuerst eine Abhängigkeit des spontanen Lockgesangs zur Temperatur geprüft.

Im zweiten Teil wurde dann analysiert, ob ein Zusammenhang zwischen der Trägerfrequenz stridulierender Männchen und der Frequenz akustisch angeregter, isolierter Flügel besteht und ob einzelne Bereiche eine stärkere Frequenzabhängigkeit besitzen.

Bereits in der Mitte des letzten Jahrhunderts beschrieb unter anderem Walker (1962), dass vor allem die Harfe ausschlaggebend für die Trägerfrequenz ist (Walker, 1962; Bennet-Clark, 1970; Simmons, 1987; Koch et al., 1988). Mit dieser Arbeit soll nun geprüft werden, ob auch die Spiegelzelle einen signifikanten Effekt auf die Trägerfrequenz hat.

Dazu wurden zwei Versuche durchgeführt. Zum einen wurde, analog zu Sismondo (1979), Amplitudenmaxima der Vibration durch Talkum visualisiert, zum anderen wurden die Amplitudenmaxima laservibrometrisch gemessen.

4 Material und Methoden

4.1 Grillen

Adulte Tiere von *Gryllus bimaculatus*, der größten Größe, wurden im lokalen Tierhandel (Zoo-Markt Freising, 85356 Freising) erworben. Für die folgenden Versuche wurden nur die größten, ausgewachsenen, männlichen Individuen mit intakten und unbeschädigten Flügeln verwendet. Alle Tiere wurden in Gläsern, mit in Essigsäureethylester (Ethylacetat) getränkter Watte, getötet.

Bei allen in dieser Arbeit verwendeten Tieren lag der rechte Flügel über dem Linken.

4.2 Präparation

Zuerst wurde der Rückenschild dorsal mit einem Schnitt halbiert. Danach wurde der Rückenschild mit zwei weiteren Schnitten rechts und links der Flügelgelenke entfernt. Dadurch lagen die Flügelgelenke frei. Im nächsten Schritt wurde der Kopf entfernt. Durch die Höhle, welche den Übergang zwischen Schlund und Ösophagus darstellt, wurde die Spitze einer Scherenklinge eingeführte. Die Grille wurde zuerst dorsal, danach ventral halbiert. In einem letzten Schritt wurden alle überstehenden Bereiche so entfernt, dass nur der Flügel mit intaktem Gelenk und einem kurzen Bereich der Kutikula stehen blieb. Der schmale Bereich der Kutikula wurde verwendet, um den Flügel in der Klemme einzuspannen (siehe Abschnitt 4.4 und 4.5).

4.3 Audioaufnahmen stridulierender Männchen von *G. bimaculatus* bei unterschiedlichen Raumtemperaturen

Um eine Abhängigkeit des spontanen Lockgesangs von der Umgebungs- beziehungsweise Raumtemperatur zu bestimmen, wurde der Gesang und die Temperatur spontan singender Männchen aufgenommen und ausgewertet.

Die Raumtemperatur wurde mit einem handelsüblichen Digitalthermometer (Tronic In-Out, Thermoclock) direkt über dem Individuum bestimmt. Zur Erhebung aller Akustikaufnahmen wurde ein Audiorekorder (siehe Abschnitt 8.4) verwendet. Die Audiodateien wurden als .wav-Datei in Stereo mit einer Abtasttiefe und einer Abtastrate von 16 bit beziehungsweise 96 kHz gespeichert.

Dazu wurde der spontane Lockgesang (calling song), stridulierender Männchen von *G. bimaculatus*, welche in mit Gage umspannten, würfelförmigen Käfigen saßen, bei Temperaturen von 17,1 °C bis 25,6 °C aufgenommen.

Der Audiorekorder wurde dazu ca. 10 cm von den Tieren entfernt aufgestellt.

Die Audiodatei wurde danach mithilfe von R-Studio (Version 1.1.456, `http://www.rstudio.com`) ausgewertet. Dabei wurden zusätzlich die Pakete seewave (Version 2.1.5, `http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/09524622.2008.9753600`), tuneR (Version 1.3.3, `https://CRAN.R-project.org/package=tuneR`) sowie data.table (Version 1.12.8, `https://CRAN.R-project.org/package=data.table`) installiert (siehe Abschnitt 8.4).

Die beiden Kanäle der Stereo-Datei wurden zunächst separiert (Mono) und danach die ersten lokalen Maxima dokumentiert (siehe Abschnitt 8.2).

4.4 Visuelle Vibrationsanalysen separierter Flügel mit Talkum und Sporen von *Lycopodium clavatum*

Für alle Versuche wurde der obere, rechte Deckflügel verwendet.

Um die Schwingung und Amplitude der Auslenkung einzelner Bereiche des Flügels in Abhängigkeit von der Frequenz zu messen, wurde der Flügel getöteter, männlicher *G. bimaculatus* so abgetrennt, dass das Flügelgelenk erhalten blieb (siehe Abschnitt 4.2). Der Flügel wurde dann mit dem frei schwingenden Gelenk in eine Feinklammer eingespannt.

Der Flügel wurde dann mit 3 bis 5 cm Abstand über einem Einbaulautsprecher (Renkforce CL-165RT, `https://tinyurl.com/y68d8urk`) positioniert (siehe Abschnitt 8.4). Der Lautsprecher wurde an einen

Verstärker angeschlossen, welcher mit einem Computer verbunden wurde. Zur Signalerzeugung wurde das Programm Audacity (`https://www.audacity.org`) verwendet.

Anschließend wurden Sporen von *Lycopodium clavatum* (Sonnen Apotheke, Weinmiller Str. 5, 85356 Freising, `https://www.sonnen-apotheke-freising.de/`) dünn auf dem Flügel aufgetragen. Bewegungen wurden durch ein Binokular detektiert (siehe Abbildung 6). Es wurden Signale mit ansteigender Frequenz (Durchlauf) von 0 kHz bis 15 kHz abgespielt und die Frequenzen notiert, die die stärkste Vibration der Flügel aufwiesen.

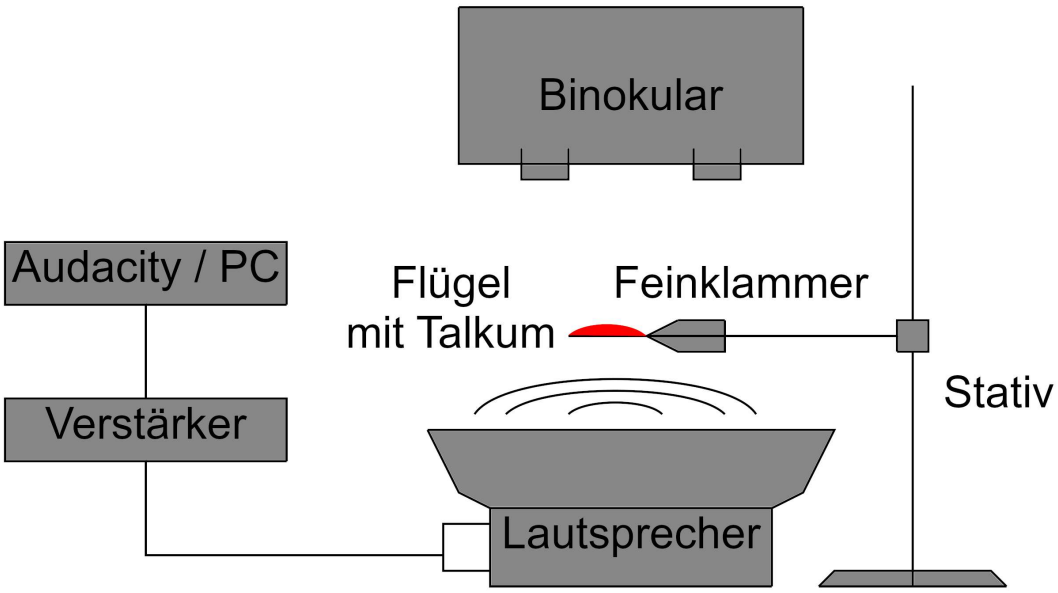

Abbildung 6: Schemazeichnung zur visuelle Vibrationsanalysen mit Talkum und Sporen von *Lycopodium clavatum*.

Bei den *Lycopodium* Sporen kam es jedoch zu einer starken Wechselwirkung mit der Flügeloberfläche, wodurch sich eine dünne Schicht von Sporen permanent am Flügel anhaftete und sich trotz maximaler Beschallung nicht mehr bewegte.

Es wird vermutet, dass diese Wechselwirkung durch den lipophilen Charakter der äußeren Kutikula, beziehungsweise der *Lycopodium* Sporen zustande kommt. Deshalb wurde versucht, die äußere Fettschicht der Kutikula in reinem Ethanol und Butanol sowie einer Alkoholmischung mit gleich vielen Anteilen der Alkohole, zu lösen. Dies härtete den Flügel jedoch so weit aus, dass keine Schwingung einzelner Areale, mehr detektiert werden konnte.

In einem weiteren Versuchsaufbau wurde stattdessen Talkum-Pulver aus nicht-gefettetem Babypuder verwendet. Da die Talkumkristalle starke Unterschiede in Größe und Form aufwiesen, wurde das Talkum zuerst mehrere Minuten gemörsert und danach für 24 Stunden bei 40 °C im Trockenschrank getrocknet.

Danach wurde es, entsprechend dem Verfahren mit den *Lycopodium* Sporen, dünn auf den Flügel aufgetragen. Es kam dennoch zu einer Wechselwirkung zwischen Flügel und dem aufgetragenem Talkum. Es bildete sich eine dünne, unbewegliche Einschicht des Talkumpulvers, was die Messung, durch das kleinere Volumen jedoch deutlich weniger beeinflusste.

Durch den Durchlauf konnten für jeden Flügel Bereiche maximaler Vibration vordefiniert werden, welche dann im Feintuning mit Abständen von 100 Hz genauer bestimmt wurden.

Eine Unterscheidung von Vibrationen der Harfe, beziehungsweise der Spiegelzelle, war wegen der abgewinkelten Stellung der Spiegelzelle nicht möglich, da das Talkum bereits bei leichter Vibration vom Flügel rutschte.

4.5 Laservibrationsaufnahmen separierter Flügel von *G. bimaculatus*

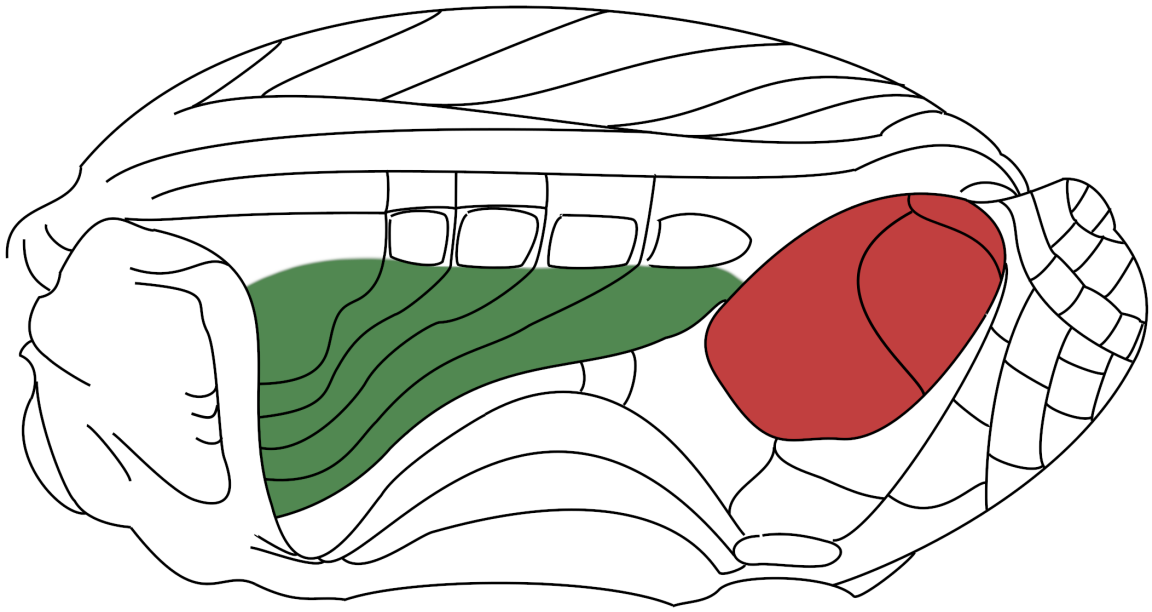

Abbildung 7: Schemazeichnung eines *G. bimaculatus* Deckflügels. Hervorgehoben sind die Bereiche der laservibrometrischen Messung: Harfe (grün) und Spiegelzelle (rot)

Um eine Unterscheidung der Vibrationsmaxima zwischen Harfe und Spiegelzelle (siehe Abbildung 7) zu ermöglichen, wurde eine laservibrometrische Messung durchgeführt. Dazu wurde der unter Abschnitt 4.4 genannte Aufbau so abgeändert, dass je ein Laservibrometer (PDV-100) auf die Spiegelzelle, beziehungsweise die Harfe, zeigte. Es wurde darauf geachtet, dass der Winkel zwischen Flügel und Laserstrahl jeweils 90° betrug. Dies wurde durch den im Laservibrometer integrierten Detektor des reflektier-

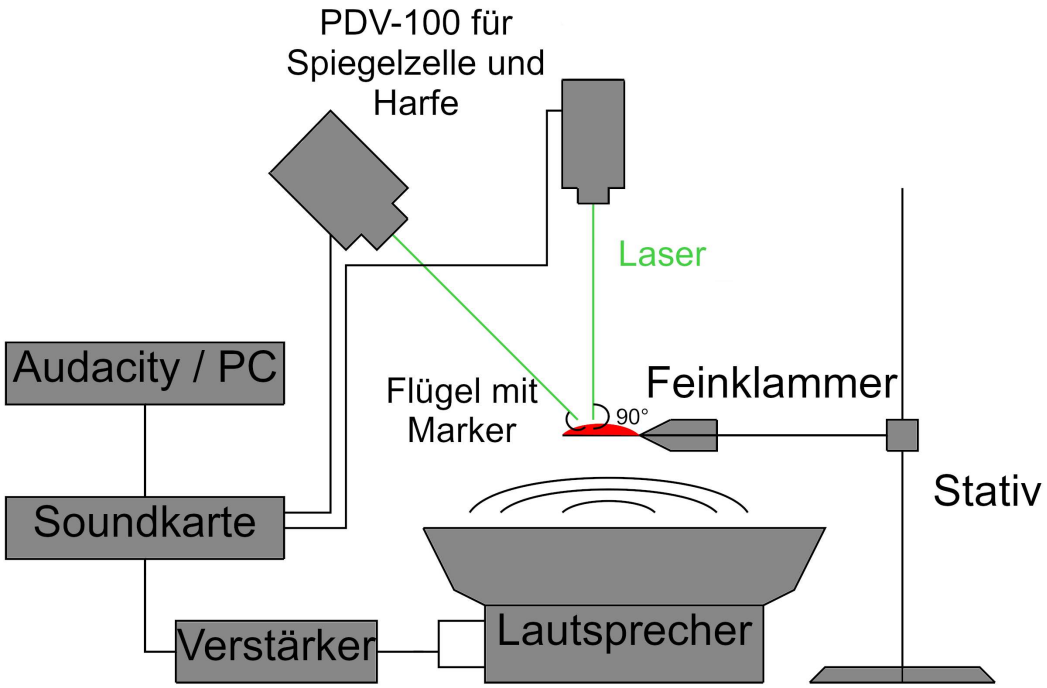

Abbildung 8: Schemazeichnung des Versuchsaufbaus zur Laservibrationsanalysen

ten Strahls überprüft, da die Intensität des reflektierten Strahls bei einem von Winkel 90° maximal ist. Um die Reflexion des Laserstrahls von der Flügeloberfläche zu erhöhen, wurden die zu untersuchenden Flächen jeweils mit einer dünnen Schicht eines metallischen Stiftes (Edding 1200 metallic Stift silber, `https://www.edding.com/de-de/produkte/edding-1200-metallic-fasermaler/`) bestrichen (siehe Abbildung 8).

Die laservibrometrischen Daten wurden mit Raven Pro (Version 1.5, `http://www.birds.cornell.edu/raven`) aufgezeichnet und als .wav-Datei gespeichert. Die beiden Kanäle der Stereo-Datei enthielten jeweils die Daten für die Harfe, beziehungsweise der Spiegelzelle des Flügels. Dadurch war es möglich eine parallele Messung beider Bereiche durchzuführen.

Die Auswertung erfolgte wiederum mithilfe von R-Studio und den zusätzlichen Paketen seewave, tuneR sowie data.table.

Die beiden Kanäle der Stereo-Datei wurden zunächst separiert (Mono) und nach ihrem detektierten Bereich benannt. Anschließend wurden die Kanäle für Spiegelzelle und Harfe durch das Spektrum des Lautsprechers normiert. Es wurde nur das Spektrum bis 14 kHz betrachtet.

Zuletzt wurden die lokalen Maxima dokumentiert (siehe Abschnitt 8.3).

5 Ergebnisse

5.1 Temperaturabhängigkeit des Spontangesangs von *G. bimaculatus*

Es wurden 53 Audioaufnahmen von 12 Individuen aufgezeichnet, wobei 31 Aufnahmen von 12 Individuen ausgewertet werden konnten. Für eine Auflistung aller ausgewerteten Messwert siehe Tabelle 2.

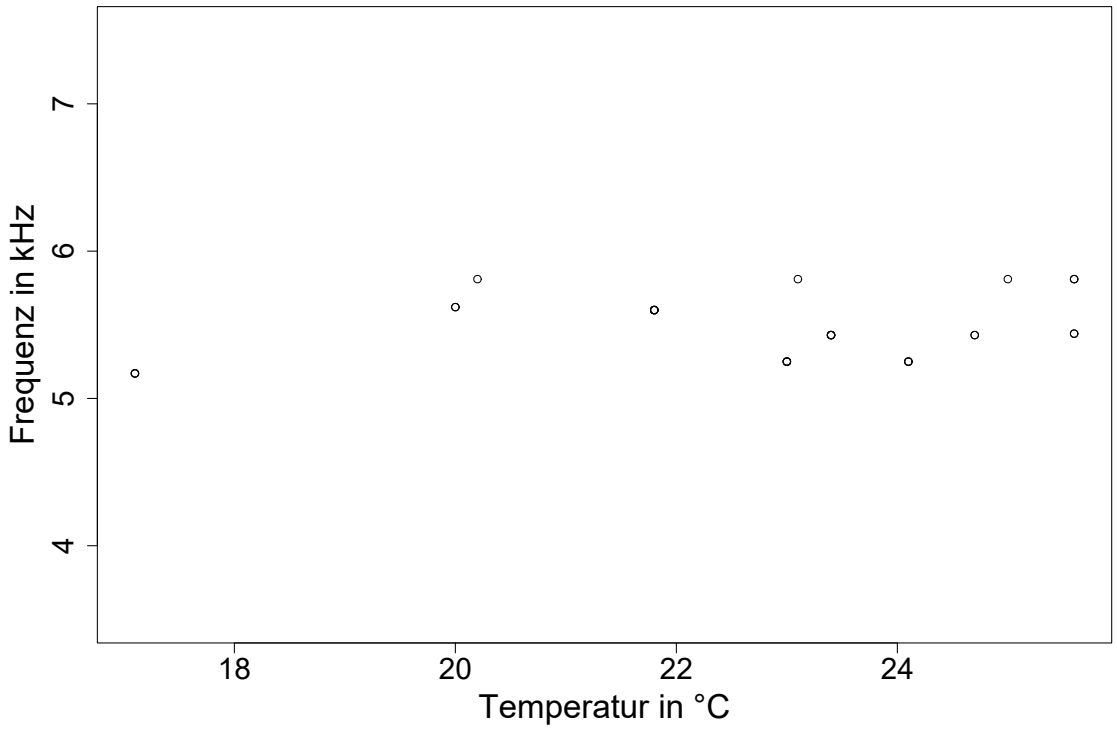

Abbildung 9: Erstes lokales Maximum der Frequenz des Lockgesangs gegen die Temperatur

Für den Zusammenhang zwischen Umgebungstemperatur und der Frequenz des Lockgesangs ergab sich ein Korrelationskoeffizient von 0,257.

Die Ergebnisse der Messungen in Abbildung 9 zeigen, dass sich alle gemessenen Frequenzmaxima in einem Bereich zwischen 5 und 6 kHz bewegen, wobei der Durchschnitt bei 5,47 kHz liegt.

Über den gesamten Temperaturbereich kommt es zu nahezu keinem Anstieg der Trägerfrequenz, was auch der Korrelationskoeffizient von 0,257 zeigt. Es kann also davon ausgegangen werden, dass entweder keine Temperaturabhängigkeit besteht oder das *G. bimaculatus* in der Lage ist, Änderungen der Umgebungstemperatur, zumindest in dem gemessenen Bereich, zu kompensieren (siehe Abschnitt 6.2).

5.2 Vibrationsmessungen mit Talkum

Es konnten 37 Datensätze von 11 Individuen generiert werden. Für eine Auflistung aller Datensätze siehe Tabelle 3. Für eine grafische Darstellung der Messwerte siehe Abbildung 10. Für den Zusammenhang zwischen Umgebungstemperatur und der maximalen Amplitude, durch induzierte Schwingung, ergab sich ein Korrelationskoeffizient von 0,583.

Alle Werte konnten nur auf 100 Hz genau gemessen werden, daher weist diese Messmethode eine Streuung von $\pm$ 50 Hz entlang der x-Achse auf (siehe Abschnitt 6.3). Alle Messwerte der einzelnen Tiere liegen in dieser Messungenauigkeit, wodurch angenommen werden kann, dass die Methode in sich konsistent ist.

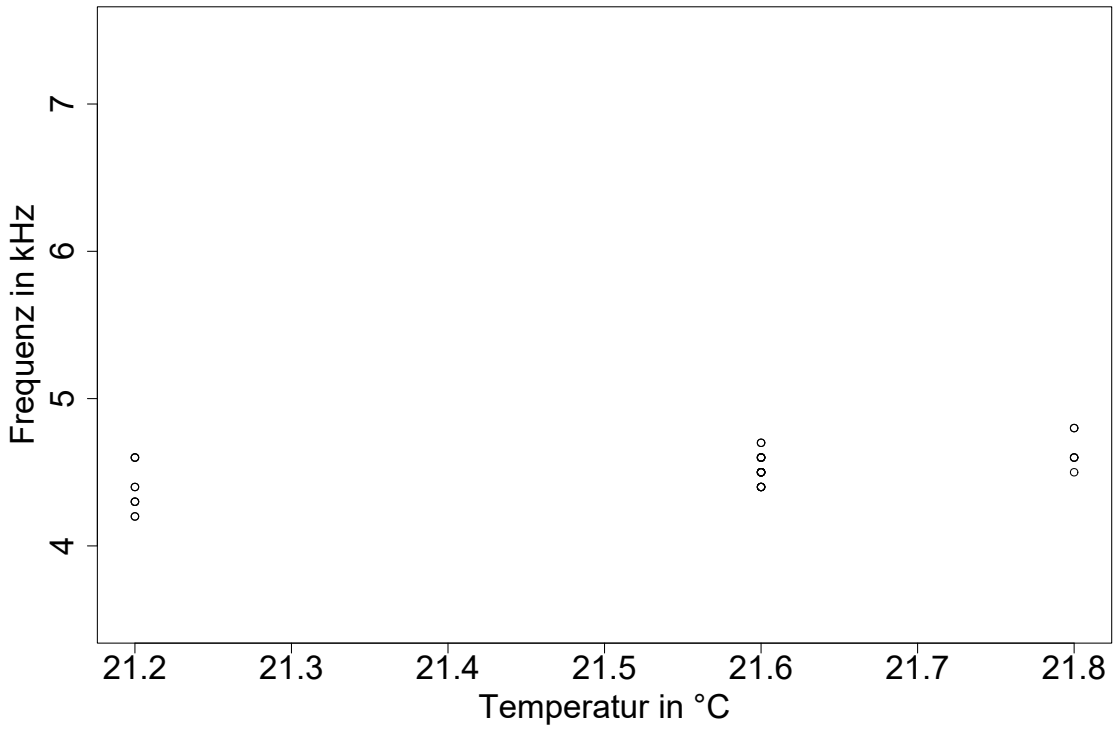

Abbildung 10: Darstellung der gemessenen Frequenzen maximaler Vibration nach Temperatur mit Talkum.

Vergleicht man die Messwerte der freien Stridulation lebender Tiere mit den Messwerten aus dem Talkum-Versuch (siehe Abbildung 11 und 15), so fällt sofort auf, dass die Messwerte des Talkum-Versuchs deutlich unter den Frequenzwerten der lebenden Tiere aus den Temperaturaufnahmen liegen. Dies wird in Abschnitt 6.5 besprochen.

Der Korrelationskoeffizient von 0,583 zwischen Temperatur und der Trägerfrequenz spricht für eine geringe Abhängigkeit von der Temperatur. Dies widerspricht deutlich dem Ergebnis aus Abschnitt 5.1, wo der Korrelationskoeffizient gleich 0,257 ist (siehe Anschnitt 6.3).

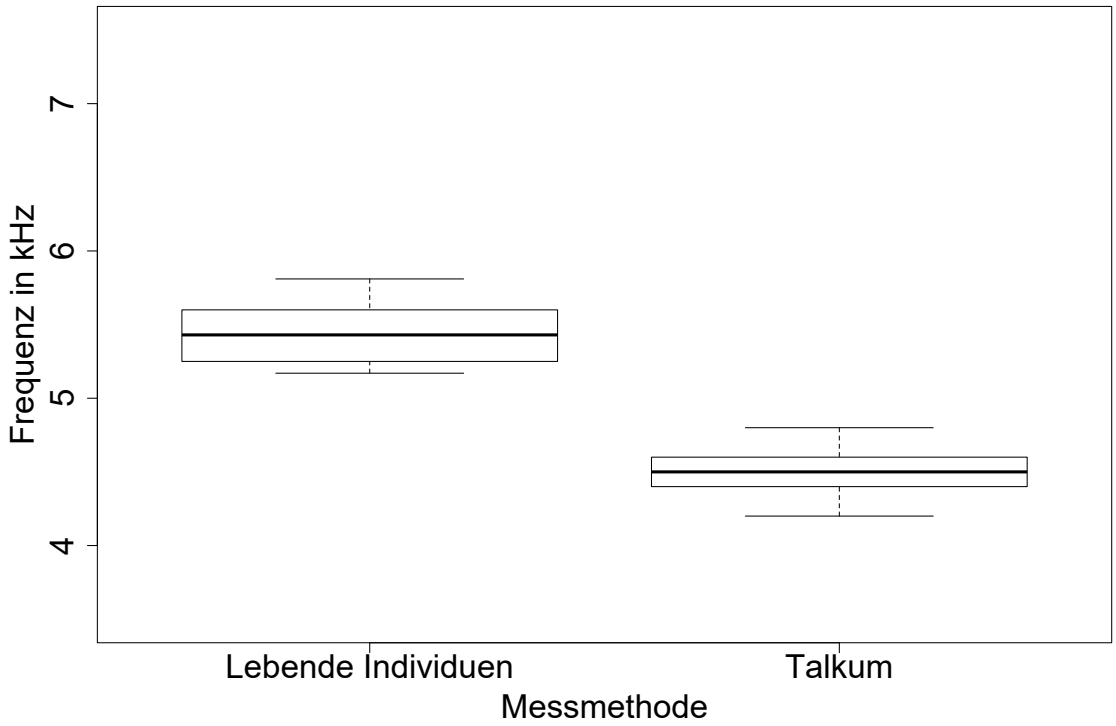

Abbildung 11: Vergleich der gemessenen Frequenzen maximaler Vibration bei lebenden Individuen und der Vibrationsanalyse mit Talkum.

5.3 Laservibrometrische Messungen

Es konnten 131 Datensätze von 12 Individuen generiert werden. 10 Datensätze von 4 Individuen konnten ausgewertet werden, da bei allen anderen Aufnahmen zu häufig die Reflexion des Lasers unterbrochen wurde. Für eine Auflistung aller Datensätze siehe Tabelle 4 auf Seite 31. Für eine grafische Darstellung der Messwerte siehe Abbildung 12.

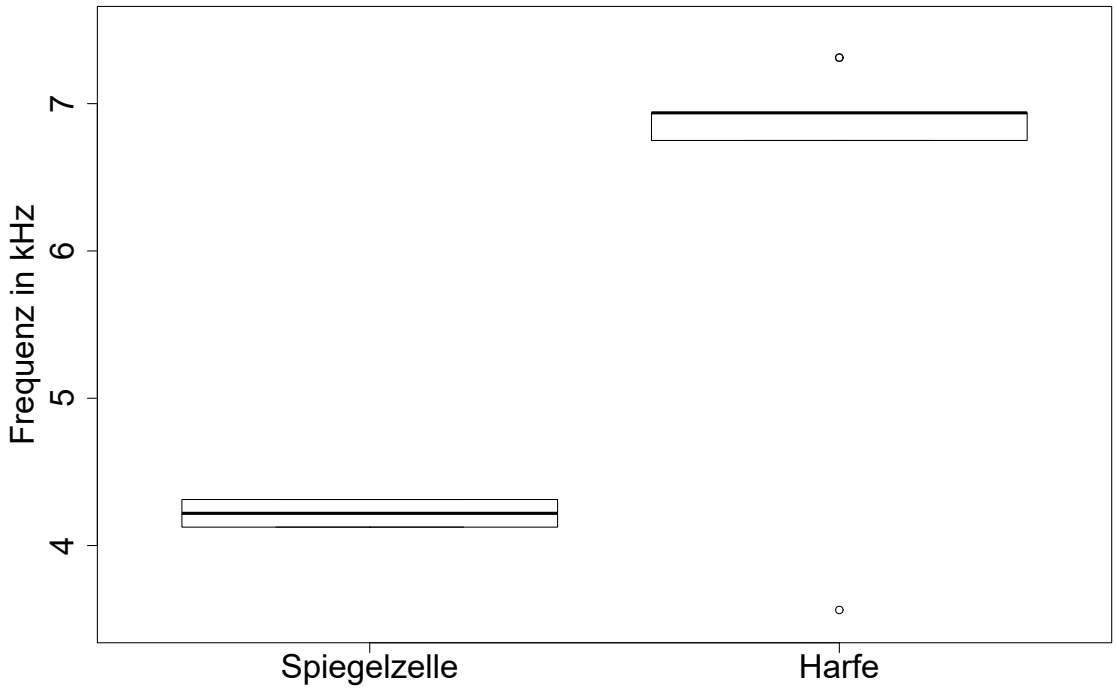

Abbildung 12: Darstellung der laservibrometrische gemessenen Frequenzen nach Bereichen des Flügels.

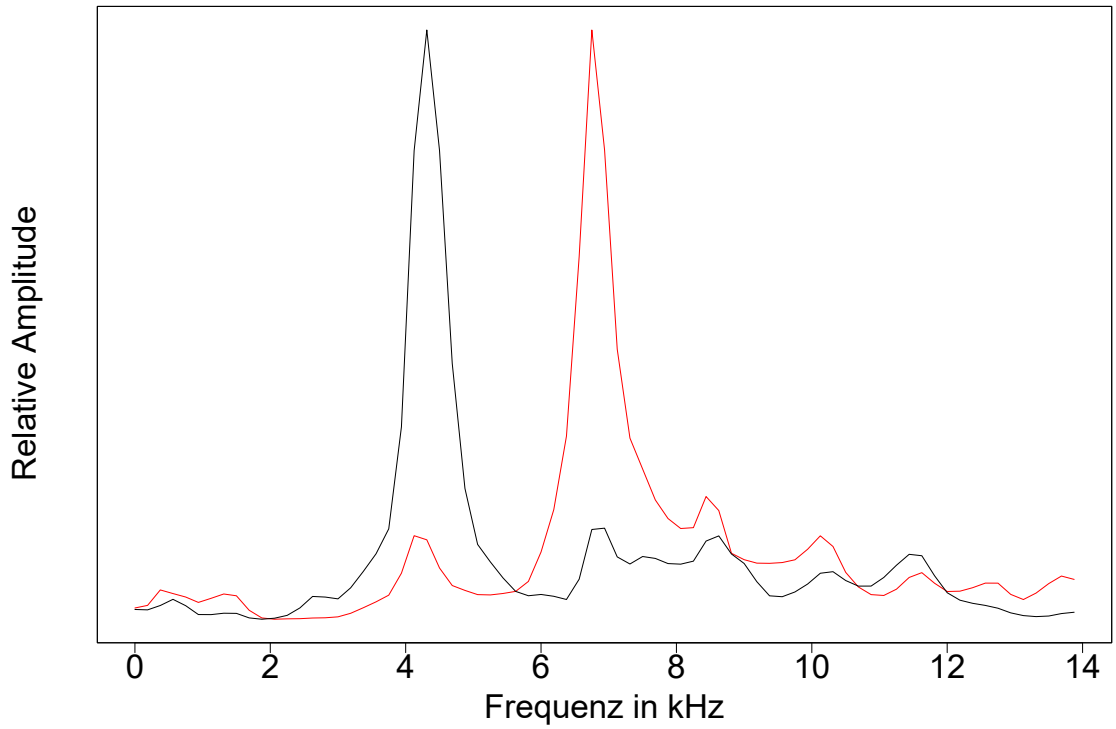

Abbildung 13: Frequenzspektrum von Harfe (rot) und Spiegelzelle (schwarz) bei der laservibrometrischen Messung.

Es fällt auf, dass die durchschnittliche Frequenz der Harfe (6,62 kHz) deutlich über dem der Spiegelzelle (4,22 kHz) liegt. Vergleicht man den Wert mit der Frequenz frei stridulierender Tiere aus Abschnitt 5.1 (5,47 kHz), so scheint es im Bereich der Spiegelzelle zu einer Reduzierung der Frequenz, im Bereich der Harfe zu einer Erhöhung der Frequenz zu kommen.

6 Diskussion

6.1 Übersicht der Ergebnisse

In dieser Arbeit konnte für *G. bimaculatus* gezeigt werden, dass a) die Trägerfrequenz unabhängig von der Umgebungstemperatur ist (siehe Abbildung 9), b) die Frequenz mit der der separierte Flügel schwingt, nicht identisch ist mit der emittierten Frequenz (siehe Abbildung 15) und c) Spiegelzelle und Harfe in unterschiedlichen Modi schwingen (siehe Abbildung 12).

6.2 Temperaturabhängigkeit der Frequenz des Lockgesangs und Temperaturkompensation

Bennet-Clark und Bailey (2002) bestimmten für frei stridulierende *G. bimaculatus* eine durchschnittliche Frequenz von 4,7 kHz, Montealegre-Z et al. (2011) eine von 5,03 kHz und Atsushi et al. (2016) eine von 5,7 kHz. Somit liegt der hier gemessene Wert, von 5,47 kHz, im Bereich der Literaturwerte.

Die einzelnen Individuen variierten ihre Frequenz während ihres Gesangs kaum bis gar nicht. Der gemessene Temperaturbereich kann als sehr breit angesehen werden, da er rund 8,5℃ abdeckt und die Tiere nur selten bis gar nicht bei Temperaturen unter 20℃ stridulieren. Dies wird auch durch die Anzahl der Messwerte deutlich, da nur ein einziges Tier bei einer Temperatur von unter 20℃ sang.

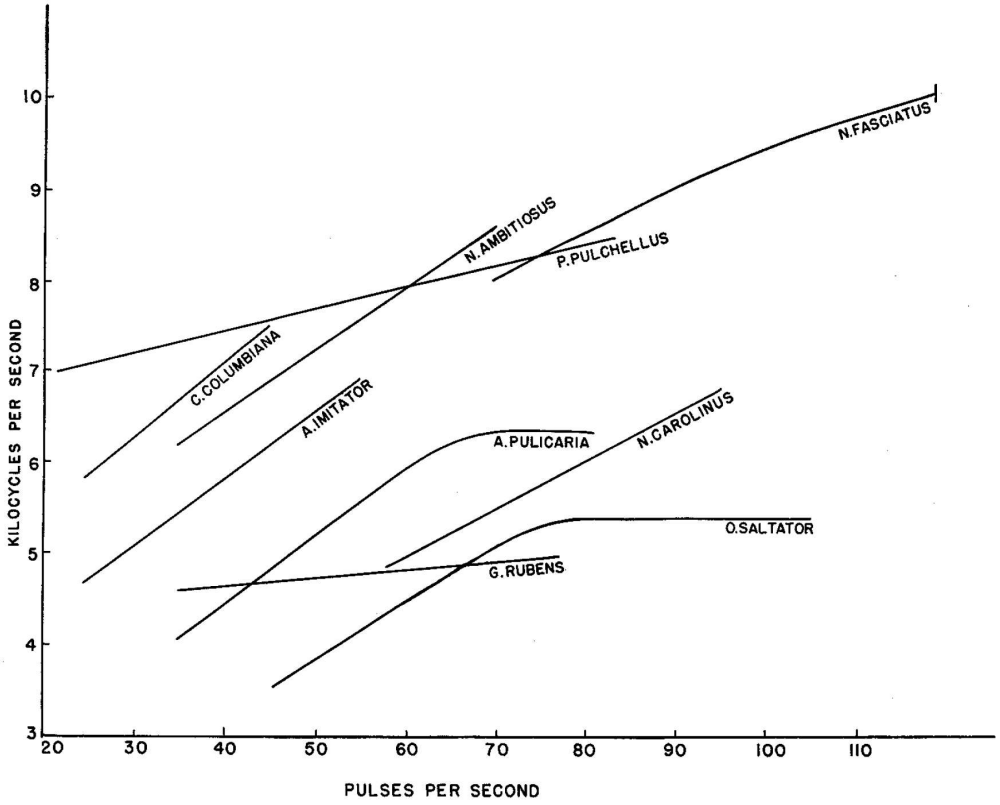

Abbildung 14: Darstellung aus Walker (1962, Abb. 14). Pulsrate (engl: pulses per second) gegen die Frequenz in kHz (engl: kilocycles). Walker (1962) konnte in seiner Arbeit zeigen, dass die Pulsrate linear für alle hier dargestellten Arten mit der Temperatur ansteigt. Daher lässt sich qualitativ sagen, dass für Arten mit temperaturunabhängiger Schallproduktion eine Gerade mit geringer oder keiner Steigung zu erwarten ist (vergleiche *G. rubens*). Für Arten mit temperaturabhängiger Schallproduktion hingegen, wäre eine Gerade mit einer stärkeren Steigung zu erwarten (vergleiche *Anaxipha imitator* oder *Nemobius carolinus*).

In Abbildung 14 sind eine Reihe temperaturabhängiger (vergleiche *Anaxipha imitator* und *Nemobius carolinus*) und auch eine temperaturabhängige Tettigoniidae (vergleiche *Gryllus rubens*) zu sehen sowie zwei Arten, die keinem der beiden Muster entsprechen (vergleiche *Anaxipha pulicaria* und *Orocharis saltator*).

Diese beiden Arten zeigen einen temperaturabhängigen Bereich bis 24 °C beziehungsweise 25 °C, gefolgt von einem Übergangsbereich und einem Bereich der Temperaturunabhängigkeit (siehe Tabelle 1). Dies deutet darauf hin, dass das Individuum einer weiteren Erhöhung der Frequenz entgegensteuert.

	Untere Temperaturgrenze	Übergangsbereich von	bis	Obere Temperaturgrenze
Anaxipha pulicaria	16	24	27,5	28
Orocharis saltator	15	25	27,5	32

Tabelle 1: Alle Angaben in °C. Aus der Arbeit von Walker (1962) ergeben sich für die Übergangsbereiche (siehe Abbildung 14) diese Temperaturangaben.

Der Mechanismus für eine mögliche neuronale Steuerung ist nicht bekannt und es wurden bisher auch keine Erklärungsversuche beschrieben. Eine neuronale Steuerung, sprich eine Kompensation der Temperatur, könnte jedoch dazu dienen, dass die artinterne Erkennung erhalten bleibt. So wäre es möglich, dass in den Habitaten beider Arten andere Tiere mit ähnlichen Vers- und Pulsmustern existieren, die jedoch bei höheren Frequenzen stridulieren. Somit würde es zu Komplikationen bei der Erkennung der Männchen durch die Weibchen kommen, was dem Paarungserfolg abträglich wäre.

Ein Einfluss der Temperatur auf die physikalischen Eigenschaften des Flügels ist auch möglich. Bennet-Clarke trägt in Huber (1989, Seite 233) die Trägerfrequenz gegen die Temperatur für *O. saltator* auf. Hier ergibt sich ein gleichmäßiger, nicht-linearer Anstieg der Frequenz.

Eine physische Limitierung der Tiere scheint nicht vorzuliegen, da die Pulsrate, also die Anschlagsrate pro Sekunde, trotzdem weiter ansteigt. Das wäre zum Beispiel der Fall, wenn die Muskeln beziehungsweise das damit verbundene Gelenk und damit auch die Flügel, nicht schneller bewegt werden könnten. Dies spricht gegen die Hypothese, dass die Anschlagrate frequenzbestimmend ist, da eine weitere Erhöhung der Anschlagrate zu einer Veränderung der Frequenz führen müsste. Es ist jedoch möglich, dass beispielsweise durch ein schnelleres Öffnen der Flügel, bei gleichbleibender Schließbewegung, die Zahl der Verse pro Zeiteinheit erhöht wird, ohne jedoch die Anschlagsrate zu variieren.

Für *Gryllus rubens* hingegen zeigt sich, in einem Temperaturbereich von 18 °C bis 32 °C (Walker, 1962, Abb. 4) keine Abhängigkeit von der Temperatur (vergleiche auch Huber, 1989, Seite 233), was auch den Ergebnissen für *G. bimaculatus* entspricht.

Für die erste Zielsetzung dieser Arbeit zeigt sich also, dass für *G. bimaculatus* keine Abhängigkeit der Trägerfrequenz von der Umgebungstemperatur vorliegt.

6.3 Vibrationsanalyse mit Talkum

Wie in Abschnitt 5.2 besprochen, konnte die Frequenz nur auf 100 Hz genau bestimmt werden, da bei einer feineren Stufung keine Unterschiede in der Auslenkung festgestellt werden konnten. Da diese Messungenauigkeit konstant ist, kann sie vernachlässigt werden. Auch deckt der gemessene Temperaturbereich nur 0,6 ℃ ab. Daher kann keine verlässliche Aussage über eine Temperaturabhängigkeit des separierten Flügels getroffen werden.

Des Weiteren kann geschlossen werden, dass sich die physikalischen Eigenschaften des Flügels während der Messung nicht verändern. Dies wäre zum Beispiel möglich, wenn zwischen dem Abtrennen des Flügels und der Messung zu viel Zeit läge und dadurch Austrocknungserscheinungen auftreten würden, die dann einen Einfluss auf die Steifigkeit hätten.

Bennet-Clark und Bailey (2002) bestimmten für frei stridulierende *G. bimaculatus* eine durchschnittliche Frequenz von 4,7 kHz, Montealegre-Z et al. (2011) eine von 5,03 kHz und Atsushi et al. (2016) eine von 5,7 kHz. Die durchschnittliche gemessene Frequenz mit Talkum von 4,51 kHz liegt damit unter den Literaturwerten und den in dieser Arbeit gemessenen Werten (5,47 kHz) lebender Tiere. Dies wird im Folgenden besprochen.

6.4 Laservibrometrische Messungen

Bemerkenswert ist, dass sowohl die laservibrometrische Messung der Harfe, als auch die der Spiegelzelle, das Maximum der Spiegelzelle beziehungsweise Harfe abbildet (vergleiche Abbildung 13). Dies spricht für eine Kopplung der beiden Membranen, wie sie unter anderem auch Montealegre-Z et al. (2011) beschreiben. Betrachtet man den Mittelwert, gemittelt über Harfe und Spiegelzelle (5,42 kHz), liegt dieser bemerkenswert nah am Wert der Temperaturmessungen von 5,47 kHz (diese Arbeit). Dennoch ist eine Mittlung der Trägerfrequenzen von zwei gekoppelten Rezeptoren unwahrscheinlich, da sich die Frequenzen überlagern statt mitteln würden.

Vergleicht man die Methoden der Messungen mit Talkum und der der laservibrometrischen Messung, zeigt sich, dass die physikalischen Eigenschaften des Flügels identisch sind. Die Ergebnisse weisen jedoch deutliche Unterschiede auf (vergleiche Abbildung 15). Daher scheint die Messmethode einen Einfluss auf die Frequenz des Flügels zu haben (siehe Abschnitt 6.5).

6.5 Vergleich der Messungen mit Talkum und den laservibrometrischen Messungen

Wie in Abschnitt 4.4 beschrieben, wurde zur Visualisierung der Vibration Talkum auf den Flügel aufgetragen. Dies führte zu einer quantitativ unbekannten Veränderung der Masse. Dadurch verringert sich nach Formel 2 (siehe Seite 8) die Trägerfrequenz $f_{(0)}$.

Dies ist auch in Abbildung 15 zu sehen. Die Werte der Messung der Harfe mit Talkum (siehe Talkum) liegen deutlich unter denen der laservibrometrischen Messung (siehe Harfe).

Bei der laservibrometrische Messung wurde keine Masse auf den Flügel aufgetragen. Da alle anderen Parameter, wie Handhabung und Präparation des Flügels identisch sind, kann geschlussfolgert werden, dass diese Veränderung der Trägerfrequenz auf den Massenzuwachs durch das Talkum-Pulver zurückgeführt werden kann.

6.6 Vergleich der Messungen lebender Individuen mit den laservibrometrischen Messungen

Vergleicht man die durchschnittlichen Werte für die Trägerfrequenz nach ihrer Messmethode (siehe Abbildung 15) so wird deutlich, dass die gemessenen Werte für die separierten Flügel, also die Messungen mit Talkum und die laservibrometrischen Erhebungen (siehe Harfe & Spiegelzelle), deutlich von den Werten der frei stridulierenden Tiere (siehe lebende Individuen) abweichen. Da Montealegre-Z et al. (2011) zeigen konnten, dass die Frequenz, mit welcher der Flügel während der freien Stridulation vibriert gleich der Frequenz des produzierten Schalls ist, kann angenommen werden, dass das Separieren des Flügels einen Einfluss auf seine physikalischen Eigenschaften hat. Hierfür können mehrere Gründe genannt werden.

Ein wichtiger Aspekt eines schwingenden Körpers ist seine Steifigkeit. Die Flügel von *G. bimaculatus* sind von einer Reihe großer Adern im Bereich der Harfe und einer Reihe kleinerer Adern im Bereich der Spiegelzelle gezeichnet (vergleiche Abbildung 3). Diese könnten einen Einfluss auf die Biegesteifigkeit haben, welche als Produkt aus Elastizitätsmodul E eines Objekts und dem Flächenträgheitsmoment I des Querschnitts berechnet wird:

$$Biegesteifigkeit = E * I \tag{3}$$

Diese Adern sind mit Lymphflüssigkeit gefüllt. Da die Lymphflüssigkeit mit der des Thorax verbunden ist, ist es wahrscheinlich, dass sie beim Abtrennen des Flügels aus den Adern heraus läuft. Ein Austreten von Flüssigkeit konnte auch während der Präparation beobachtet werden. Dies könnte einen deutlichen Einfluss auf die Trägerfrequenz haben, da sie zum einen die Masse des Flügels verändert und zum anderen die Steifigkeit, durch eine Verminderung, des Drucks in den Adern, modifizieren könnte.

Die Reduktion der Masse, durch das Auslaufen der Lymphe, sollte nach Formel 2 (siehe Seite 8) die Trägerfrequenz erhöhen, da ein Massenverlust stattfindet. Sollte das Auslaufen der Lymphe die Steifigkeit k negativ beeinflussen, sollte dies zu einer Erniedrigung der Trägerfrequenz führen.

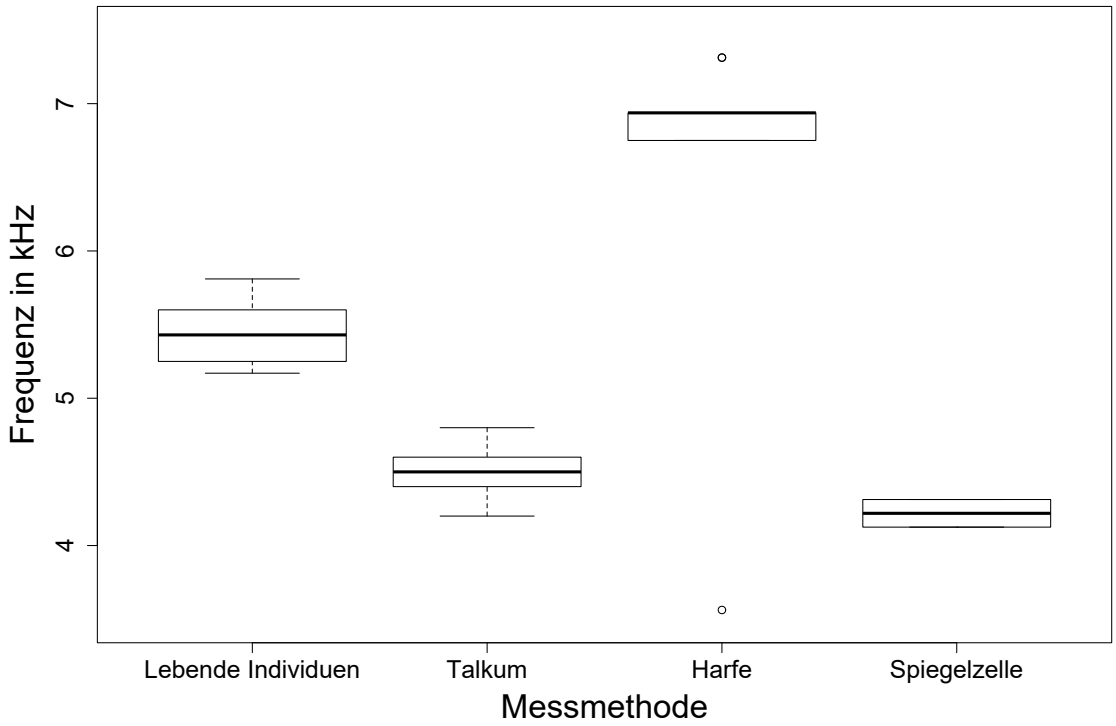

Abbildung 15: Vergleich der gemessenen Frequenzen maximaler Vibration bei lebenden Individuen (N=12) (Temperaturaufnahmen) und der Vibrationsanalyse mit Talkum (N=11) und laservibrometrische (N=4) Ergebnisse für Harfe und Spiegelzelle.

Auch die Torsionssteifigkeit könnte von einer Veränderung der Lymphflüssigkeit in den Adern beeinträchtigt werden. Diese schützt vor allem vor einer Drehung eines zylinderförmigen Gegenstandes in unterschiedliche Richtungen.

Dies könnte auch die starke Aufspaltung der Werte von Harfe und Spiegelzelle erklären. So sollte eine Veränderung des Lymphdrucks einen stärkeren Einfluss in Regionen mit dickeren Adern haben, da hier eine größere Veränderung stattfindet. Dies wäre vor allem im Bereich der Harfe der Fall. Das Areal um die Spiegelzelle hingegen weist deutlich kleinere Adern auf. Außerdem ist dieser Bereich eher durch viele dünne Membranen bestimmt.

Ein weiterer wichtiger Aspekt ist die Verbindung zwischen Flügel und Prothorax. Dieser Bereich ist hochkomplex aufgebaut. Durch das Abtrennen der Flügel vom Torso werden diese Strukturen zerstört, wodurch die physikalischen Eigenschaften verändert werden können.

Diese Annahme würde die Arbeiten von Sismondo (1979) und Simmons und Ritchie (1996), die ebenfalls höhere Frequenzen bei toten Individuen fanden, stützen.

Folgt man dieser Argumentation ergibt sich auch eine weitere Möglichkeit für den Unterschied zwischen der Frequenz des Lockgesangs und der des Werbegesangs. Während des Lockgesangs stehen die Flügel deutlich aufrecht vom Körper weg, wohingegen sie während des Werbegesangs deutlich dichter über dem Rücken liegen. Durch diesen Unterschied der Stellung der Flügel, könnte eine veränderte Zugkraft auf den Flügel wirken. Diese würde dann wiederum die physikalischen Eigenschaften, wie die Steifigkeit des Flügels, verändern.

Auch das Volumen des subalaren Raumes wird durch die Separation verändert. Wie bereits beschrieben ist dieser Einfluss nicht ausreichend geklärt (siehe Abschnitt 2.4). Sollte das Volumen keinen Einfluss auf die Frequenz haben (Nocke, 1971), würde dies zu keiner Veränderung der Frequenz führen. Nach Simmons und Ritchie (1996) ist das Volumen des subalaren Raumes jedoch indirekt proportional zur Trägerfrequenz. Da durch das Abtrennen des Flügels der subalare Raum annähernd unendlich groß wird, sollte dies zu einer Verringerung der Trägerfrequenz führen. Können die Tiere, wie von Stephen und Hartley (1995) beschrieben, das Volumen des subalaren Raumes variieren, würde eine Vergrößerung in diesem Ausmaß ebenfalls zu einer Verringerung der Trägerfrequenz führen.

Auch Sismondo (1979) beschreibt bei *Oecanthus nigricornis* eine höhere Frequenz der Flügel bei toten Tieren. Jedoch wurden hier die abgetöteten Tiere mit einer Nadel fixiert und nicht die Flügel abgetrennt. Dies scheint gegen einen Einfluss der Lymphflüssigkeit zu sprechen. Jedoch sind die Flügel von *O. nigricornis* deutlich feiner als die von *G. bimaculatus* und werden weniger durch große Adern bestimmt (Sismondo, 1979, Abb. 9). Gleich ist jedoch, dass auch *O. nigricornis* die Flügel während der Stridulation nahezu senkrecht aufstellt. Dies untermauert die Vermutung, dass die Position der Flügel während der Stridulation relevant für die Frequenz ist. Die unterstützt die Vermutung, dass das Volumen des subalaren Raumes einen Einfluss auf die Trägerfrequenz hat.

7 Fazit

Es zeigt sich, dass die Aufklärung des Mechanismus sowohl hochkomplex als auch schwierig sowie uneindeutig ist. Während einige Ergebnisse dieser Arbeit, wie die Temperaturunabhängigkeit als gegeben angenommen werden können, lassen sich die unterschiedlichen Ergebnisse der Messungen mit Talkum und die der Laservibrometrie nicht abschließend klären. Da jedoch keine Abhängigkeit von der Temperatur nachgewiesen werden konnte, spricht dies für eine Unabhängigkeit der Trägerfrequenz von der Schließbewegungsgeschwindigkeit und somit von der Anschlagsrate. Die deutet darauf hin, dass kein physiologischer, sondern ein rein physikalischer Mechanismus vorliegt.

Einerseits sollte in zukünftigen Versuchen der Flügel nicht mehr vom Individuum getrennt werden, da dies nachweislich zu einer Veränderung der Trägerfrequenz führt. Dies stellt auch den größten Unterschied

zur Arbeit von Montealegre-Z et al. (2011) dar und kann als Grund für die unterschiedlichen Ergebnisse angenommen werden.

Andererseits zeigt diese Arbeit, dass die Eigenschaften des Flügels, welche die Trägerfrequenz beeinflussen, nicht separiert vom Individuum betrachtet werden können. Diese Einflüsse können sowohl neuronaler als auch physikalischer Natur sein.

Für ein weiteres Vorgehen sollten außerdem die Ergebnisse spezifischer nach Taxa gegliedert werden. Allein die Temperaturabhängigkeit (vergleiche Abbildung 14) ist bereits zwischen den Taxa zu unterschiedlich, um Rückschlüsse auf einen allgemeingültigen Mechanismus der Stridulation schließen zu können.

Für eine Klärung der Frage, wie es zu der beschriebenen Frequenzverschiebung zwischen Lock- und Werbegesang kommt, wäre eine Vergleichsarbeit notwendig, in der zum einen die Vibration von Harfe und Spiegelzelle für beide Gesangsarten detektiert wird und zum anderen die Frequenz des emittierten Schalls. Auch eine Klärung des Einflusses des subalaren Raumes ist notwendig.

8 Anhang

8.1 Tabellen

Individuum	Aufnahme	Temperatur in ℃	Frequenz in kHz
A	A080226	21,8	5,6
A	A080306	21,8	5,6
A	A080415	21,8	5,6
A	A080447	21,8	5,6
A	A081215	21,8	5,6
A	A081251	21,8	5,6
B	B105442	23,4	5,43
B	B105541	23,4	5,43
B	B105609	23,4	5,43
B	B105730	23,4	5,43
C	C202743	23	5,25
C	C202847	23	5,25
C	C202932	23	5,25
C	C203051	23	5,25
D	D231828	17,1	5,17
D	D231930	17,1	5,17
D	D232023	17,1	5,17
D	D090839	24,7	5,43
D	D090922	24,7	5,43
K	K205455	25,6	5,44
K	K210417	25,6	5,44
L	L211108	23,1	5,81
N	N231457	20,2	5,81
W	W095852	24,1	5,25
W	W95932	24,1	5,25
W	W100329	24,1	5,25
X	X201856	25	5,81
Y	Y195551	25,6	5,81
Z	Z093232	20	5,62
Z	Z093232	20	5,62
Z	Z193318	25,6	5,81

Tabelle 2: Übersicht über die Frequenzen und gemessene Temperatur des Spontangesangs

Individuum	Temperatur in ℃	Frequenz in kHz
A	21,6	4,5
A	21,6	4,5
A	21,6	4,6
B	21,6	4,5
B	21,6	4,6
B	21,6	4,6
B	21,6	4,6
C	21,6	4,4
C	21,6	4,4
C	21,6	4,5
D	21,6	4,7
D	21,6	4,7
D	21,6	4,5
D	21,6	4,6
E	21,2	4,4
E	21,2	4,4
E	21,2	4,3
E	21,2	4,3
F	21,2	4,6
F	21,2	4,6
F	21,2	4,6
G	21,2	4,3
G	21,2	4,2
G	21,2	4,2
H	21,6	4,4
H	21,6	4,5
H	21,6	4,4
I	21,6	4,5
I	21,6	4,5
I	21,6	4,6
I	21,6	4,4
J	21,8	4,6
J	21,8	4,6
J	21,8	4,5
J	21,8	4,6
K	21,8	4,8
K	21,8	4,8

Tabelle 3: Übersicht über die Frequenzen maximaler Vibration mit Talkum

Individuum	Frequenz in kHz (Harfe)	Frequenz in kHz (Spiegelzelle)
A	6,75	4,3125
A	6,75	4,3125
A	6,75	4,3125
D	6,9375	4,125
D	7,3125	4,3125
D	7,3125	4,3125
L	6,9375	4,125
L	6,9375	4,125
L	6,9375	4,125
M	3,5625	4,125

Tabelle 4: Übersicht über die mit dem Laservibrometer gemessenen Frequenzen maximaler Vibration

8.2 Arbeitsablauf Bioakustik

1. Aufnahme als .wav-Datei bei 16 bit und 96 kHz
2. Reduktion von Stereo auf Mono durch seewave
    - obj_mono_l <– channel(obj_stereo, „left“)
    - obj_mono_r <– channel(obj_stereo, „right“)
3. Auswahl der Maxima des Spektrums
    - fpeaks(meanspec(obj_mono_l))
    - fpeaks(meanspec(obj_mono_r))

8.3 Arbeitsablauf Laservibrometrie

1. speaker <– readWave(„speaker_stereo.wav“)
2. wing <– readWave(„obj_stereo.wav“)
3. Trennen der Stereo-Kanäle (links = Spiegelzelle, rechts = Harfe)
    - wing_l <– channel(wing, „left“)
    - wing_r <– channel(wing, „right“)
4. Bilden des durchschnittlichen Spektrums

- sp <– meanspec(speaker)
- wl <– meanspec(wing_l)
- wr <– meanspec(wing_r)

5. Normierung des durchschnittlichen Spektrums durch Division des Spektrums der Flügel durch das des Lautsprechers
   - div_l <– wl[,2] / sp[,2]
   - div_r <– wr[,2] / sp[,2]
6. Zuweisung der x-Achse aus speaker (sp) zu y-Werten aus div_l und div_r
   - mirror <–data.frame(sp[,1], div_l)
   - harp <–data.frame(sp[,1], div_r)
7. Betrachtung der Werte unter 14 kHz
   - subMirror <–subset(mirror, mirror$sp...1.<= 14.0)
   - subHarp <–subset(harp, harp$sp...1.<= 14.0)
8. Darstellung der Graphen
   - plot(subMirror, type=„1“, lab=c(10, 4, 3))
   - plot(subharp, type=„1“, lab=c(10, 4, 3))

8.4 Sachregister

- Audacity 2.2.2, `www.audacity.de`
- H2n Handy Recorder Zoom H2n 200M
  Zoom Corporation4-4-3 Kanda-Surugadai, Chiyoda-ku, Tokyo 101-0062 Japan
  `http://www.zoom.co.jp`
- Hewlett Packard 6826A, Bipolar Power Supply / Amplifier, 60 Volt, 1.2 Amp, 72 W
- Polytec PDV-100, Portable Digital Vibrometer

- R-Studio: (Version 1.1.456)
  RStudio Team (2019)
  RStudio, Inc., Boston, MA. http://www.rstudio.com/

- R: A Language and Environment for Statistical Computing
  R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org

- Raven Pro, Bioaccustics Reasearch Program (2017),
  Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5),
  http://www.birds.cornell.edu/raven

- Renkforce CL-165RT, 80W, 8 Ohm, Max. Schalldruck 87 dB

- Rockwood DYH 810, 8", 80W, 4 Ohm, Max. Schalldruck 88,2 dB

- Seewave: a free modular tool for sound analysis and synthesis (Version 2.1.5)
  Sueur J, Aubin T, Simonis C (2008). seewave: a free modular tool for sound analysis and synthesis. Bioacoustics, 18: 213-226 http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/09524622.2008.9753600

- Soundblaster, THX TruStudio Pro

- data.table: (Version 1.12.8)
  Matt Dowle and Arun Srinivasan (2019). data.table: Extension of 'data.frame'. https://CRAN.R-project.org/package=data.table

- tuneR: Analysis of Music and Speech (Version 1.3.3)
  Uwe Ligges, Sebastian Krey, Olaf Mersmann, and Sarah Schnackenberg (2018). tuneR: Analysis of Music and Speech. https://CRAN.R-project.org/package=tuneR

8.5 Literaturverzeichnis

Literatur

M. Atsushi, K. Hayato, S. Kazuhisa, und K. Chikara. No Effect of Body Size on the Frequency of Calling and Courtship Song in the Two-Spotted Cricket, *Gryllus bimaculatus*. PLOS ONE, 11(1), JAN 19 2016. ISSN 1932-6203. doi: {10.1371/journal.pone.0146999}.

H. C. Bennet-Clark. The mechanism and efficiency of sound production in mole crickets. The Journal of Experimental Biology 52, 619–652, 1970.

H. C. Bennet-Clark. Resonators in insect sound production: How insects produce loud pure-tonesongs. The Journal of Experimental Biology, 1999.

H. C. Bennet-Clark. Wing resonances in the Australian field cricket *Teleogryllus oceanicus*. The Journal of Experimental Biology 206, 1479-1496, 2003.

H. C. Bennet-Clark und W. J. Bailey. Ticking of the clockwork cricket: the role of the escapement mechanism. The Journal of Experimental Biology, 205, 2002.

H. C. Bennet-Clark und C. Henry. Songs and the physics of sound production. Cricket behavior and neurobiology, pages 227–261, 1989.

C. J. H. Elliott und U. T. Koch. The clockwork cricket. Naturwissenschaften 72, 1985.

L. Elliott und W. Hershberger. The songs of insects. Houghton Mifflin, 2007.

A. W. Ewing. Arthropod Bioacoustics: Neurobiology and Behavior. Ithaca: Cornell University Press, 1989.

Hollemann und Wiberg. Lehrbuch der Anorganischen Chemie. de Gruyter, 102. edition, 2007.

F. Huber. Central nervous control of sound production in crickets and some speculations on its evolution. Evolution, 1962.

F. Huber. Cricket behavior and neurobiology. Cornell Univerity Press, 1989.

T. Jeitner. *Pholidoptera littoralis*: Ist das erste Frequenzmaximum des Gesangs abhängig von der Temperatur? Forschungsarbeit an der Technischen Universität München, 2018.

U. T. Koch, C. J. H. Elliott, K.-H. Schäffner, und H. U. Kleindienst. The mechanics of stridulation of the cricket *Gryllus campestris*. J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol. 162, 1988.

F. Montealegre-Z, T. Jonsson, und D. Robert. Sound radiation and wing mechanics in stridulating field crickets (Orthoptera: Gryllidae). Journal of experimental biology, 214(12):2105–2117, JUN 2011. ISSN 0022-0949. doi: {10.1242/jeb.056283}.

H. Nocke. Biophysik der Schallerzeugung durch die Vorderflügel der Grillen. Physiol., 1971.

G. W. Pierce. The Songs of Insects: With Related Material on the Production, Propagation, Detection, and Measurement of Sonic and Supersonic Vibrations. MA: Harvard University Press, 1948.

L. W. Simmons. Female choice contributes to offspring fitness in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1987.

L. W. Simmons. Variability in call structure and pairing success of male field crickets, *Gryllus bimaculatus*: the effects of age, size and parasite load. Animal Behaviour, Volume 44, 1992.

L. W. Simmons und M. G. Ritchie. Symmetry in the songs of crickets. Royal Society London, 1996.

E. Sismondo. Stridulation and Tegminal Resonance in the Tree Cricket. J. comp. Physiol., 1979.

R. O. Stephen und J. C. Hartley. Sound production in crickets. Journal of experimental biology, 198(10): 2139–2152, OCT 1995. ISSN 0022-0949.

Thomas J. Walker. Factors responsible for intraspecific variation in the calling songs of crickets. Evolution, 1962.

Thomas J. Walker. The Taxonomy and Calling Songs of United States Tree Crickets (Orthoptera: Gryllidae: Oecaiithinae). I. The Genus Neoxabea and the niveus and varicornis Groups of the Genus Oecanthus. Annals of the Ethonomical Society of America, 55, 1963.

9 Erklärung

Ich versichere hiermit, dass ich die von mir eingereichte Abschlussarbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

München, 26. August 2020, Unterschrift