

Lauterzeugung bei Heuschrecken und Grillen

Martin Dambach

1. Einleitung

Die Fähigkeit zur Lauterzeugung ist innerhalb mehrerer Insektenordnungen entstanden. Allgemein bekannt sind die Gesänge der Heuschrecken und Grillen (Saltatoria), aber auch Wanzen, Zikaden, Käfer, Schmetterlinge, Hautflügler und Zweiflügler sind zu Lautäußerungen fähig. Meist ist mit der Schallerzeugung auch ein Hörvermögen verbunden. Besondere Schalldruckempfänger in Form von Tympanalorganen liegen bei den Saltatoria entweder in den Vorderbeinen (Ensifera = Laubheuschrecken und Grillen) oder im ersten Abdominalsegment (Caelifera = Feldheuschrecken). Sender und Empfänger praktizieren dann eine intraspezifische akustische Kommunikation, die der Anlockung von Geschlechtspartnern, der Vorbereitung des Paarungsgeschehens, der akustischen Reviermarkierung sowie Verdrängung von Konkurrenten dienen kann.

Unter Luftschall versteht man Druckwellen im Medium Luft. Sie entstehen an einer schwingenden Struktur oder durch besondere Strömungsverhältnisse. Es sind nur wenige physikalische Grundprinzipien, nach denen der Schall z.B. in mechanischen Musikinstrumenten und eben auch in den Lautapparaten der Tiere entsteht:

- Expulsion: Ausblasen von Luft durch einen Stimmapparat. Vorkommen: bei Froschlurchen, Vögeln und Säugern. Unter den Insekten nur beim Totenkopfschwärmer und der Madagaskarschabe.
- Perkussion: Als Klopfen mit Kopf, Abdomen oder Extremitäten auf ein Substrat unter Insekten weit verbreitet. Zikaden haben einen Trommelapparat, der nach dem Schalldeckelprinzip arbeitet.
- Friktion (Stridulation): Aneinanderreiben von harten Strukturen, so daß Teile davon in Schwingung geraten.

Stridulation ist die am weitesten verbreitete und perfektionierte Methode der Schallerzeugung bei Insekten. Die Voraussetzungen dafür liefern lokale Differenzierungen des Integuments. An allen Stellen, wo sklerotisierte Körperteile übereinandergleiten und somit Reibungsmöglichkeiten bestehen, können sich spezielle Stridulationsstrukturen herausbilden.

2. Stridulation der Saltatoria

Die Grundausstattung zur Stridulation besteht aus einer Schrilleiste (pars stridens, Feile, Zahnleiste, Schrillader) und einer Schrillkante (Plectrum). Dabei werden entweder eine der beiden Strukturen über die (ruhende) andere oder beide gleichzeitig gegeneinander bewegt. Bezüglich der Anordnung von Feile und Kante existieren bei den Saltatoria zahlreiche Varianten (Tab. 1). Die bekanntesten und erfolgreichsten davon sind das metafemoro-elytrale und elytro-metafemorale Prinzip der Caelifera sowie das elytro-elytrale der Ensifera (Abb. 1). Eine etwas ungewöhnliche

Variante liegt bei der südafrikanischen Gattung *Bullacris* vor. Die Schrilleisten befinden sich an den Seiten des 3. Abdominaltergits. Das Abdomen des Männchens ist blasenförmig aufgetrieben und wirkt als Resonanzkörper. Die Kommunikationsentfernung (spacing out) zwischen den Männchen beträgt bis zu 700 m.

Tab. 1: Unterschiedliche Stridulationsmethoden sowie Anordnung von Schrilleiste (Feile) und Schrillkante bei Springschrecken (Saltatoria).

FEILE		KANTE
maxillo	-	mandibular
tergo	-	pronotal
tergo	-	metafemoral
metatibio	-	elytral
metafemoro	-	elytral (Gomphocerinae)
mesotibio	-	alar
elytro	-	tibial
elytro	-	metafemoral (Locustinae)
elytro	-	alar
elytro	-	elytral (Ensifera)

Die elytro-elytrale Stridulationsmethode der Ensifera soll am Beispiel der Feldgrille näher erklärt werden (Abb.2). Bei der Einwärtsbewegung der Flügel (Elytren) greift die Schrillkante sukzessive zwischen die Zähnnchen der Schrilleiste, wobei jeweils ein Schall-Schwingungszug entsteht. Die im rhythmischen Wechsel mit der Einwärtsbewegung erfolgende Auswärtsbewegung ist dagegen lautlos. Bei *Gryllus campestris* besitzen beide Flügel exakt die gleiche Ausstattung, jedoch liegt, wie bei den meisten übrigen Grillen, stets der rechte über dem linken (Rechtsgeiger). Laubheuschrecken sind Linksgeiger und die beiden Flügel sind morphologisch verschieden. Bei den Ensifera singen in der Regel nur die Männchen, was meist in einem Sexualdimorphismus der Vorderflügel zum Ausdruck kommt. Der Aderverlauf des Männchens ist dann in auffälliger Weise abgewandelt und bildet charakteristische Felder (Abb. 3, Abb. 4): Lateralfeld, Apicalfeld, Spiegelzelle, Harfe. Die auf der Ventralseite liegende Schrillader wird stets von der 2. Cubitalader gebildet (= Cubitus posterior, CuP; von anderen Autoren auch als Cu2 bezeichnet). Sie ist konkav und bogenförmig gekrümmt. Typisch für viele Stridulationsapparate ist die exakte Regelmäßigkeit in der Anordnung von Zähnnchen oder Rippen. Die Feldgrille hat im Mittel 140 Zähnnchen auf einer Schrilleiste. Große Exemplare aus Istrien hatten 150 und solche aus Oberbayern nur 137 (STÄRK 1958).

An der **Maulwurfgrille** (*Gryllotalpa gryllotalpa*) wird ersichtlich, daß Schrillzähnnchen grundsätzlich auch an anderen konkaven Adern entstehen können. Hier hat ausnahmsweise auch das Weibchen Andeutungen von Schrilleisten, und das gleich auf mehreren Adern. Die mehr zapfenartigen Strukturen sind allerdings weniger regelmäßig angeordnet als die Zähnnchen auf der typischen Schrilleiste des

Männchens. Immerhin reicht die Ausstattung des Weibchens aus, um damit ein leises Zirpen zu produzieren (GOLDA & LUDWIG 1958).

Der typische, bogenförmige Verlauf der 2. Cubitalader, die bei den Ensifera die Schrillease trägt, erklärt sich aus den geometrischen und mechanischen Erfordernissen bei der Stridulationsbewegung. Zur optimalen Kraftverteilung beim lauthaften Schließen der Flügel muß der jeweils mechanisch beanspruchte Teil der Schrillease senkrecht auf die Schrillkante treffen. Diese Zusammenhänge erlauben nun auch Spekulationen über die Frage, wann in der Erdgeschichte die ersten stimmbegabten Ensifera auftraten. Fossile Orthopteren sind bereits aus dem Paläozoikum bekannt (SHAROV 1953). Insbesondere die Vorderflügel (Elytren) sind teilweise so gut erhalten, daß sich selbst kleinste Details des Aderverlaufes erkennen lassen. Hier interessiert vor allem das Vorhandensein einer bogenförmigen Cubitalader oder anderer Adern mit auffälliger Krümmung zum Hinterrand des Flügels. Abb. 5 zeigt Flügel von fossilen Ensifera (Vorläufer heutiger Vertreter) aus dem Erdmittelalter (untere Trias, ca. 240 Mio. Jahre), für die aufgrund ihres Cubitaladerverlaufes (CuP) eine elytro-elytrale Stridulationsfähigkeit angenommen werden kann.

3. Das zeitliche Muster des Grillengesanges

Eine Erklärung für den großen Erfolg der Stridulationsmethoden der Caelifera und Ensifera liegt in der Tatsache begründet, daß die Bein- und Flügelbewegung mit allen dazugehörigen Strukturen (Gelenke, Muskulatur, Nervenversorgung) bereits aus den Funktionskreisen des Laufens und Springens bzw. des Fliegens oder Fächelns zur Verfügung standen. Die neuronalen Programme, die primär der rhythmischen Motorik dieser Tätigkeiten galten, konnten nun für die Stridulation übernommen und modifiziert werden. Das Überstreichen von Feile und Kante ließ sich damit periodisch wiederholen. Es entstand ein zeitliches Muster, ein "Gesang". Wie das zu verstehen ist, soll am Beispiel des Grillengesanges näher erläutert werden.

Der Lockgesang oder "gewöhnliche Gesang" einer Feldgrille klingt wie ein rhythmisches "kri, kri, kri...". Das Oszillogramm zeigt, daß ein einzelnes "kri" (Vers) einen Block aus 3 oder 4 Untereinheiten (Silben) darstellt (Abb. 6). Die Silbenfolge innerhalb eines Verses kann allerdings unser Ohr zeitlich nicht auflösen. Sie ist gewissermaßen für das "r" im "kri" verantwortlich. Die Tonhöhe (das "i" im "kri") kommt durch die Trägerfrequenz von 5 kHz beim Stridulationsvorgang zustande. Der Lockgesang enthält also insgesamt 3 rhythmische Komponenten:

- a) Einen Versrhythmus mit etwa 3-4 Versen pro Sekunde. Er ist temperatur- und motivationsabhängig.
- b) Einen Silbenrhythmus von etwa 30 pro Sekunde (30 Hz). Er entspricht etwa dem Rhythmus des Flügelschlags beim Flug, ein Argument dafür, daß die elytro-elytrale Stridulation aus dem Flug oder Flügelschwirren entstanden ist.
- c) die Trägerfrequenz von 5 kHz, die gewissermaßen die zeitliche Feinstruktur darstellt.

Dem Vers- und Silbenrhythmus liegen neuronale Oszillatoren in den Thorakalganglien zugrunde. Die Trägerfrequenz dagegen beruht auf einem rein physikalischen Geschehen. Außer dem Lockgesang hat die Feldgrille noch 2 weitere Gesänge: Einen Rivalengesang, der gegenüber männlichen Rivalen vorgetragen wird und der aus einer sekundenlangen Aneinanderreihung einzelner Silben besteht, sowie einen Werbegesang zur Einleitung der Paarung. Letzterer besteht aus rhythmisch wiederholten "Zick"-Lauten und leiseren sogenannten Zwischensilben.

Die zeitlichen Muster der Lockgesänge von Grillen sind artspezifisch verschieden. Abb. 7. zeigt Lockgesänge von sympatrischen Grillenarten aus Mittelasien, wie sie von POPOV et al. (1974) vergleichend untersucht wurden. *Gryllus campestris* sang dort stets 3silbig und *G. bimaculatus*, die als Labor- und Futterinsekt bekannte Zweifleckgrille, produzierte nur 4silbige Verse. In Laborversuchen wurde gezeigt, daß die Versstruktur den eigentlichen Schlüsselreiz darstellt, der beim Weibchen eine orientierte Annäherung (Phonotaxis) zum arteigenen Männchen auslöst (HUBER und THORSON 1985). Im Freiland findet ein Feldgrillenweibchen, allein nach dem Gehör, zielsicher über eine Entfernung von mehreren Metern zum singenden Männchen.

Im Gegensatz zu den artspezifisch verschiedenen Vers- und Silbenmustern liegen die Trägerfrequenzen der Grillen alle in einem ziemlich engen Bereich und es handelt sich um nahezu reine Frequenzen. Die Maulwurfsgrillen, die unterirdisch in einem trompetenförmigen Höhlenausgang singen, liegen mit etwa 2 kHz am unteren Ende der Frequenzskala. Sehr kleine Arten aus den Subfamilien Mogoplistinae und Nemobiinae erreichen 8 kHz. Die Mehrzahl der Grillen singt jedoch mit einer Tonhöhe von 4-5 kHz (BENNET-CLARK 1989).

Laubheuschrecken und Feldheuschrecken produzieren, im Gegensatz zu den Grillen, sehr breitbandige Laute, also Frequenzgemische mit Komponenten, die oft weit in den Ultraschallbereich (oberhalb 20 kHz) hineinreichen. Das Grundprinzip der Stridulation ist zwar für alle gleich, jedoch benutzen die Grillen darüberhinaus noch ein resonantes System: Ein schallabstrahlendes Membranfeld (Harfe bei der Feldgrille) ist auf die Zahnwechselfrequenz abgestimmt. Die Feldheuschrecken arbeiten mit einem nichtresonanten System. Jede Zahnaktion erzeugt einen Klick mit vielen Obertönen (ELSNER und POPOV 1972). Laubheuschrecken haben zwar ebenfalls eine auffällige schallverstärkende Membran (Spiegelzelle), die jedoch keine gute Resonanzabstimmung besitzt.

Wie das physikalische Prinzip der Stridulation genau funktioniert, wurde von KOCH, ELLIOT, SCHÄFFNER und KLEINDIENST (1988) durch scharfsinnige Experimente an der Feldgrille aufgeklärt. Die Harfenmembran, die eng auf eine Frequenz zwischen 4 und 5 kHz abgestimmt ist, wird durch das Streichen der Schrilleiste über die Schrillkante in Schwingungen versetzt. Dabei tritt eine mechanische Kopplung ein, derart, daß bei jedem Aus- und Einschwingen der Membran die Schrilleiste um jeweils einen Zahnabschnitt weiterrückt. Es ist dies eine Analogie zum Uhrwerk mit Ankerhemmung. Die Harfe entspricht dem Uhrpendel, die Schrillkante dem

Anker und die Schrilleiste dem Hemmungsrad. Durch das Prinzip der Ankerhemmung wird die Trägerfrequenz in weiten Grenzen temperaturunabhängig gemacht. Da die Kontraktionsgeschwindigkeit eines Muskels temperaturabhängig ist, müßten ohne diesen Mechanismus beim schnelleren Überstreichen höhere und beim langsameren tiefere Töne entstehen.

4. physikalische Zwänge und Grenzen bei der Schallerzeugung im Zusammenhang mit der Körpergröße

Die enge Verschränkung von Physik und Struktur bei der Schallerzeugung wird besonders bei sehr kleinen Grillen deutlich. Ein kleineres Insekt singt leiser, weil es weniger Muskelleistung und damit weniger Schalleistung zustandebringt. Hinzu kommt, daß bei einer Verkleinerung der schallabstrahlenden Strukturen ab einer bestimmten Grenze ein sog. akustischer Kurzschluß auftritt. D.h. es kommt zu einem Druckausgleich um die Flügelkanten herum, auf Kosten einer Schallabstrahlung in den Raum. Eine Reduktion der Körpergröße bei Grillen und Heuschrecken wird natürlich nicht nur Nachteile haben. Adaptive Vorteile von Körperkleinheit könnten sein: Verkürzung der Reproduktionszyklen; weniger Nahrungsbedarf bis zum Adultstadium; Besiedlungsmöglichkeit spezieller Lebensräume; Unattraktivität für bestimmte Prädatoren.

Bei den Grillen gibt es solche stridulierenden Zwerge vor allem in 3 Unterfamilien: Nemobiinae, Trigonidiinae und Mogoplistinae. Ein Vertreter der Mogoplistinae wurde von uns unter dem Aspekt Körpergröße und Bioakustik näher untersucht (DAMBACH und GRAS 1995) (Abb. 8). Es handelt sich um *Cycloptiloides canariensis*, eine auf den Kanarischen Inseln endemische Art von 5-7 mm Körperlänge. Das Weibchen ist völlig flügellos. Das Männchen hat Vorderflügel mit Stridulationseinrichtungen. In Ruhe sind die Vorderflügel unter einem überdimensionalen Pronotum verborgen. Beim Singen wird das Pronotum hochgeklappt und die Flügel gehen in Stridulationsstellung (Abb. 9). *C. canariensis* hat nur einen Gesangstyp, der sich anhört wie ein zartes, in der Intensität ansteigendes Sirren. Im Oszillogramm wird die zeitliche Struktur erkennbar (Abb. 10). Es handelt sich um eine kontinuierliche Aneinanderreihung von Silben, die man als Trill bezeichnet. Ein Trill dauert ca. 2 s und enthält ca. 260 Silben. Der Trill gilt als ein sehr ursprüngliches Gesangsmuster, aus dem sich durch Auslassung bzw. Gruppierung einzelner Silben die komplexeren Versstrukturen herleiten lassen (OTTE 1992). Die Silben enthalten eine Trägerfrequenz von 6 kHz. Da die Schrilleiste nur etwa 36 Zähne hat, trägt die Anzahl der Schwingungszüge und damit die Silbenlänge nur etwa ein Viertel des Wertes von der Feldgrille. Auch die Unterschiede in den Proportionen und der Größe der Singflügel zwischen *C. canariensis* und *G. campestris* sind beträchtlich. Bei *C. canariensis* erreicht der ganze Flügel nicht einmal die Größe der Spiegelzelle oder Harfe bei der Feldgrille (Abb. 4 und Abb. 11). Mit Hilfe physikalischer Meßmethoden (z.B. Laser-Dopplervibrometrie) konnte gezeigt werden, daß die überproportional große Spiegelzelle, zusammen mit einem umgebenden Bereich, als einheitlich schwingende Membran sehr genau auf den 6 kHz-Bereich

abgestimmt ist. Die Singflügelchen von *C. canariensis* besitzen also einen schallabstrahlenden Resonator wie die Feldgrille, bei der es allerdings die Harfe ist, die als Resonator fungiert.

Welche physikalisch-akustischen und strukturellen Konsequenzen hat nun die bei *C. canariensis* erfolgte Miniaturisierung? Die Schwingungseigenschaften einer Membran sind bestimmt durch ihre Größe (Dicke, Durchmesser) sowie durch ihre (größenunabhängigen) Materialeigenschaften. Etwas vereinfacht ausgedrückt gilt: Die Resonanzfrequenz F_0 ist proportional zur Dicke dividiert durch die Fläche der Membran. Das heißt, die Verkleinerung eines Flügel-Resonanzfeldes, als Folge einer Körperreduktion des Tieres, würde zum Ansteigen der Resonanzfrequenz führen. Diese kann jedoch im "grillentypischen" Bereich konstant gehalten werden, wenn die Dicke der Membran entsprechend reduziert wird. Eine solche Kompensation ist bei *C. canariensis* offensichtlich bis an die Grenze des mechanisch Möglichen getrieben worden: Die Spiegelzelle als wesentlicher Teil der Resonanzfläche hat eine Dicke von nur 200 nm (zum Vergleich: Die Membrandicke einer typischen Seifenblase beim Entstehen beträgt 150 nm).

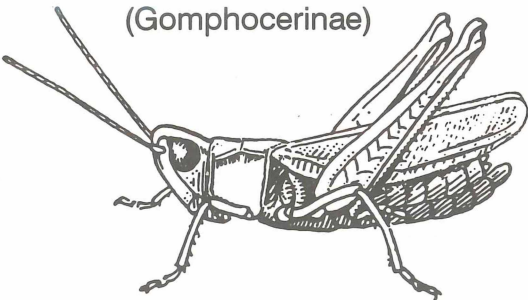
Für die Evolution der bioakustischen Besonderheiten von *Cycloptiloides canariensis* lassen sich nun folgende Spekulationen anstellen: Bei Vertretern mehrerer Gattungen innerhalb der Mogoplistinae ist aus adaptiven ökologischen Gründen eine Reduktion der Körpergröße (und damit auch Flügelgröße) erfolgt. Die akustische Kommunikation wurde beibehalten, wobei für die in Gruppen lebenden Arten eine Reduktion des Schallpegels toleriert werden konnte. Weil die Resonanzfläche auf den Flügeln kleiner wurde, mußte auch ihre Dicke reduziert werden, um die Frequenz in dem für Grillen typischen Bereich zu halten. Flügel mit solch dünnen Membranfeldern wären aber extrem verletzlich und z.B. bei der Kopulation, wo das Männchen vom Weibchen bestiegen wird, der Gefahr einer Beschädigung ausgesetzt. Die zarten Gebilde mußten daher in den Gesangspausen geschützt werden, wofür ein überdimensionales Pronotum entwickelt wurde.

5. Abbildungen

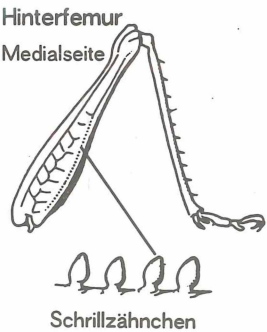
Abb. 1: Stridulationsapparate von Feldheuschrecken (Caelifera). (Zum Teil nach BEIER 1972, verändert).



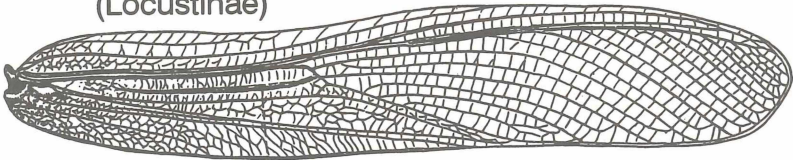
Chorthippus brunneus
(Gomphocerinae)



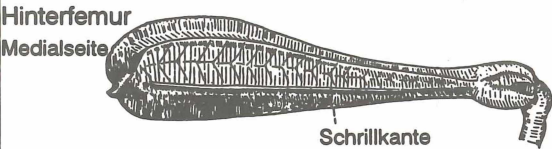
metafemoro-elytral



Locusta migratoria
(Locustinae)



vena intercalata = Schrilleiste, Schrillader

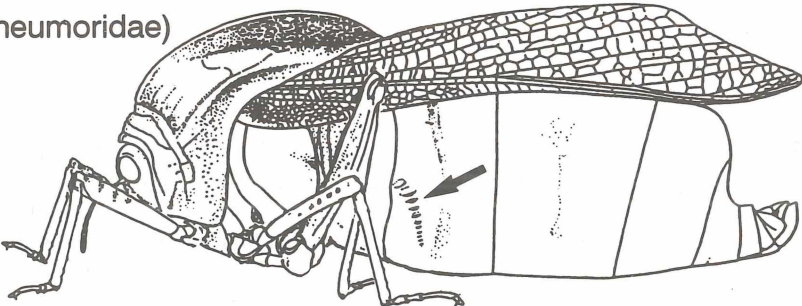


elytro-metafemoral



Schrillader
(Ausschnitt)

Bullacris membracoides
(Pneumoridae)



tergo-metafemoral

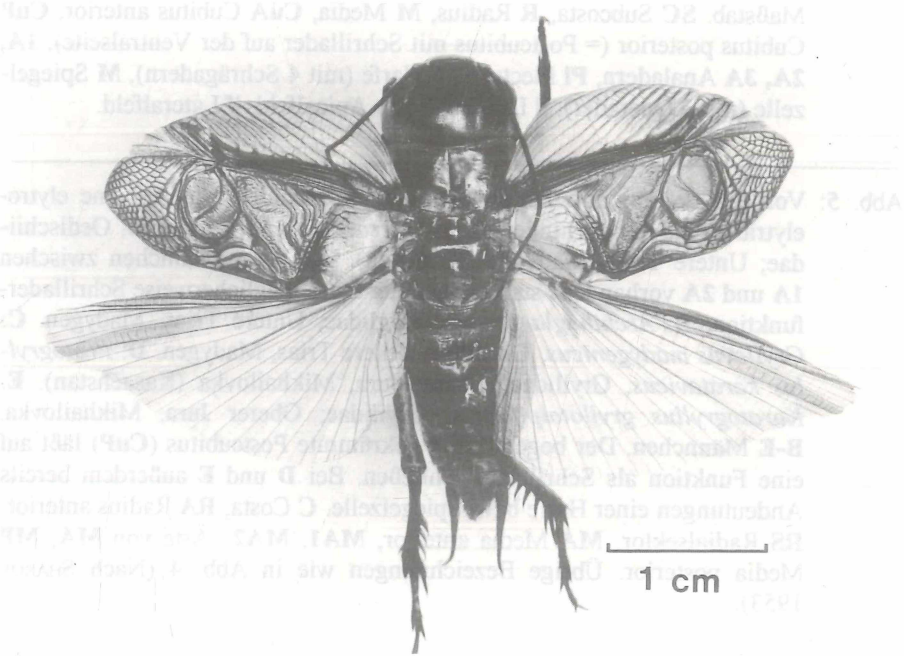
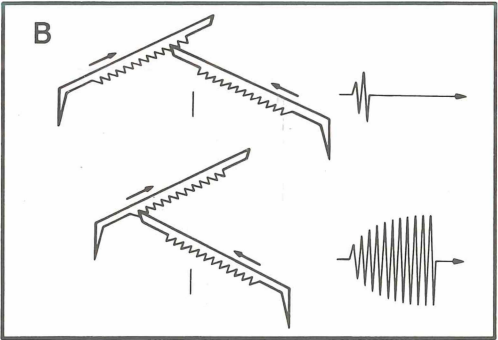
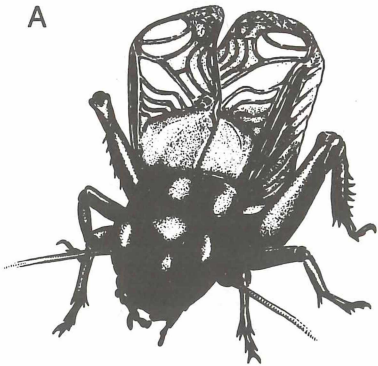
Abb. 2: Stridulation bei der Feldgrille (*Gryllus campestris*).

A Männchen in Singstellung. Der rechte Flügel liegt über dem linken ("Rechtsgeiger"). **B** Schematische Darstellung des Zirpvorgangs (Flügelorientierung wie in A, Schrilleiste stark verkürzt). Beide Vorderflügel bewegen sich einwärts und gegeneinander. Die Schrilleiste des oberen Flügels streicht über die Schrillkante des unteren. Körpermitte durch senkrechte Striche angedeutet. Bei jeder Zahnaktion entsteht ein Schwingungszug. (Zeichnung: RAUSCHE).



Abb. 3: Feldgrillenmännchen (*Gryllus campestris*). Exemplar der seltenen var. caudata Kraus (Hinterflügel überragen das Abdomen. Aus F1-Nachzucht normalflügliger Wildfänge aus Südtirol). Vorderflügel mit charakteristischer Aderung und Felderung im Dienste der Stridulation. (Foto: DAMBACH).





*Cycloptiloides
canariensis*

*Gryllus
campestris*

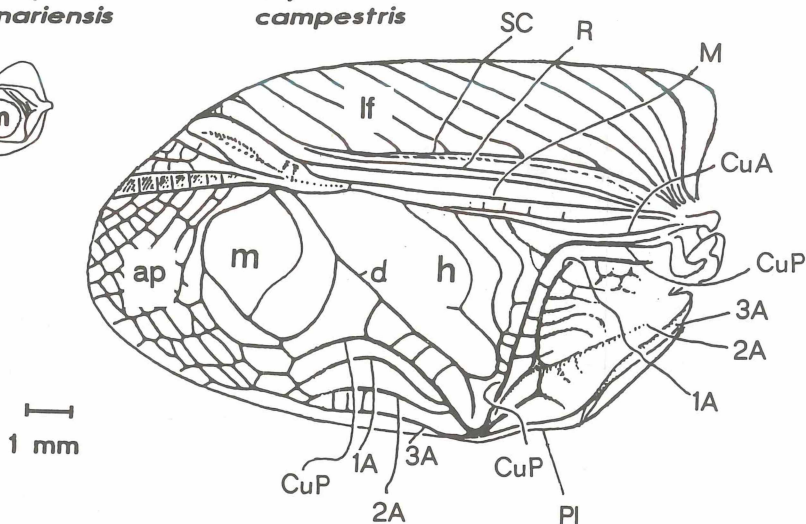
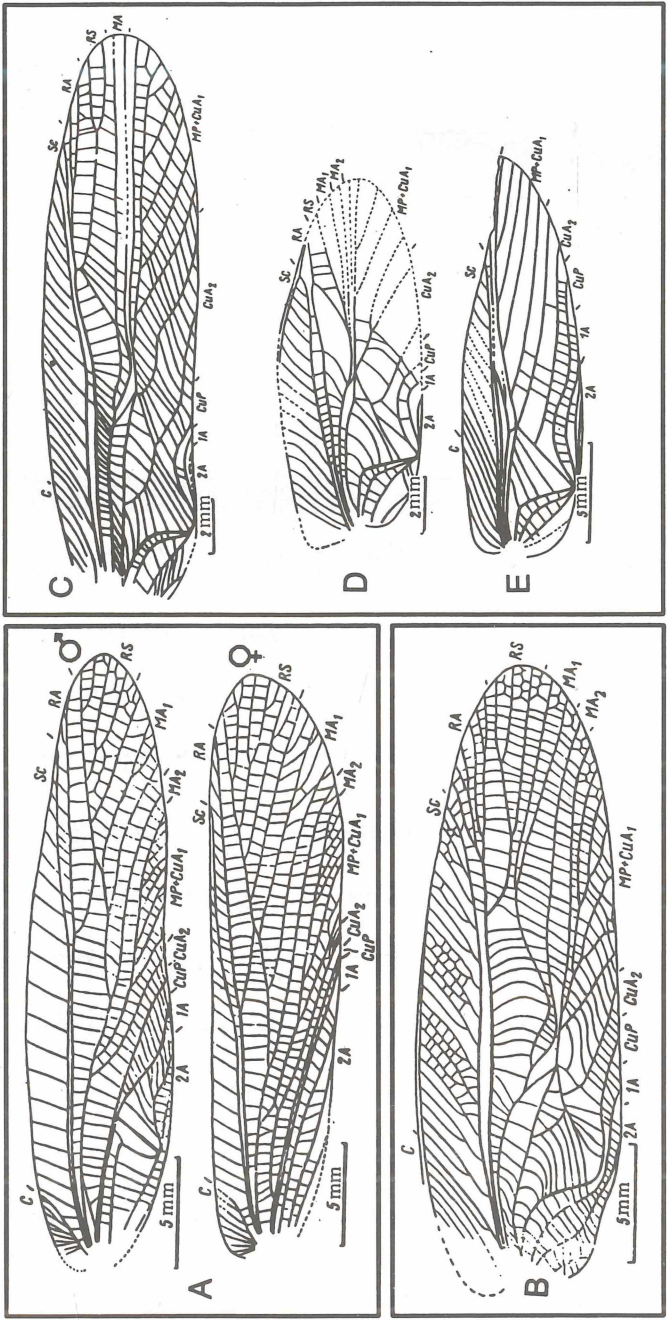


Abb. 4: Linker Vorderflügel (Dorsalansicht) von *Gryllus campestris* (Gryllinae) mit Bezeichnungen der Adern und Felder. Daneben ein Vorderflügel der "Miniaturgrille" *Cycloptiloides canariensis* (Mogoplistinae) im gleichen Maßstab. SC Subcosta, R Radius, M Media, CuA Cubitus anterior, CuP Cubitus posterior (= Postcubitus mit Schrillader auf der Ventralseite), 1A, 2A, 3A Analadern, PI Plectrum, h Harfe (mit 4 Schrägadern), M Spiegelzelle (mit 1 Querader), d Diagonale, ap Apicalfeld, If Lateralfeld.

Abb. 5: Vorderflügel von fossilen Ensifera mit Merkmalen, die auf eine elytro-elytrale Stridulation hindeuten. A: *Mesoedischia madygenica*, Oedischiiidae; Untere Trias, Madygen (Kirgisien). Die beim Männchen zwischen 1A und 2A vorhandene starke Querader hatte möglicherweise Schrilladerfunktion. B: *Archihagla zeuneri*, Haglidae; Untere Trias, Madygen. C: *Gryllavus madygenicus*, Gryllidae; Untere Trias, Madygen. D: *Protogryllus karatavicus*, Gryllidae; Oberer Jura, Mikhailovka (Kasachstan). E: *Karatogryllus gryllotalpiformis*, Gryllidae; Oberer Jura, Mikhailovka. B-E Männchen. Der bogenförmig gekrümmte Postcubitus (CuP) läßt auf eine Funktion als Schrillader schließen. Bei D und E außerdem bereits Andeutungen einer Harfe bzw. Spiegelzelle. C Costa, RA Radius anterior, RS Radialsektor, MA Media anterior, MA1, MA2 Äste von MA, MP Media posterior. Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 4 (Nach SHAROV 1953).





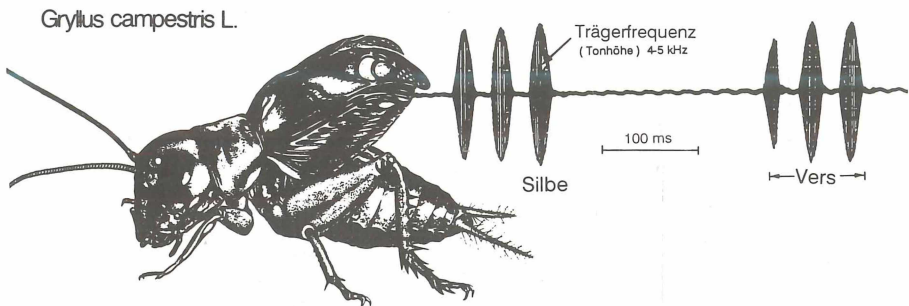


Abb. 6: Feldgrillenmännchen (*Gryllus campestris*) in Singstellung mit Oszillogramm vom Lockgesang. (Zeichnung: RAUSCHE).

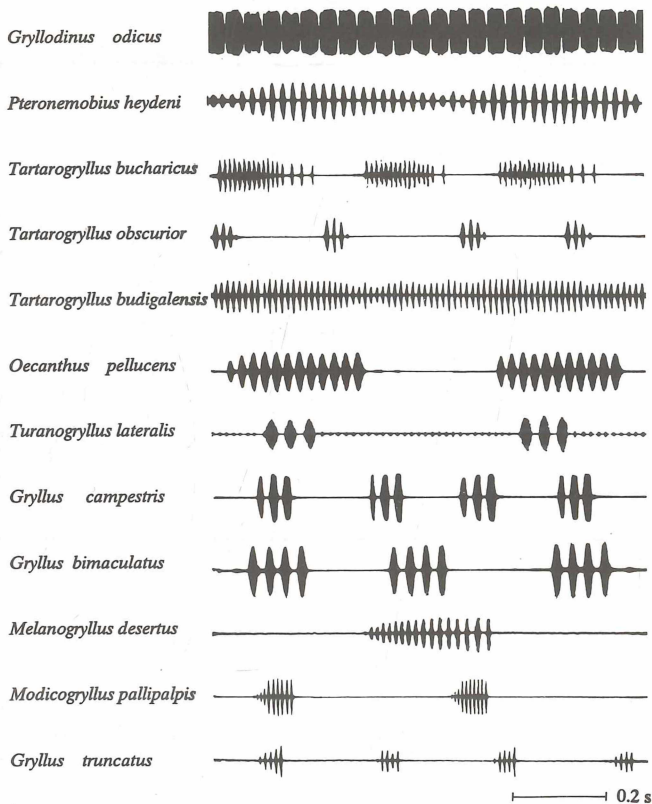


Abb. 7: Oszillogramme von Lockgesängen von 12 sympatrischen Grillen-Arten aus Aserbaidshan. (Nach POPOV et al. 1974, verändert).

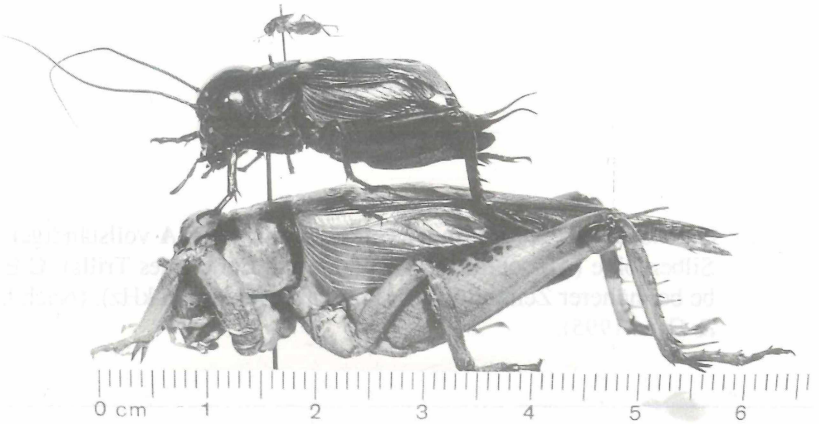


Abb. 8: Männchen dreier Grillen-Arten im Größenvergleich. Von unten nach oben: Wüstengrille, *Brachytrupes membranaceus* (Gryllinae); Feldgrille, *Gryllus campestris* (Gryllinae); *Cycloptiloides canariensis* (Mogoplistinae). (Foto: DAMBACH).

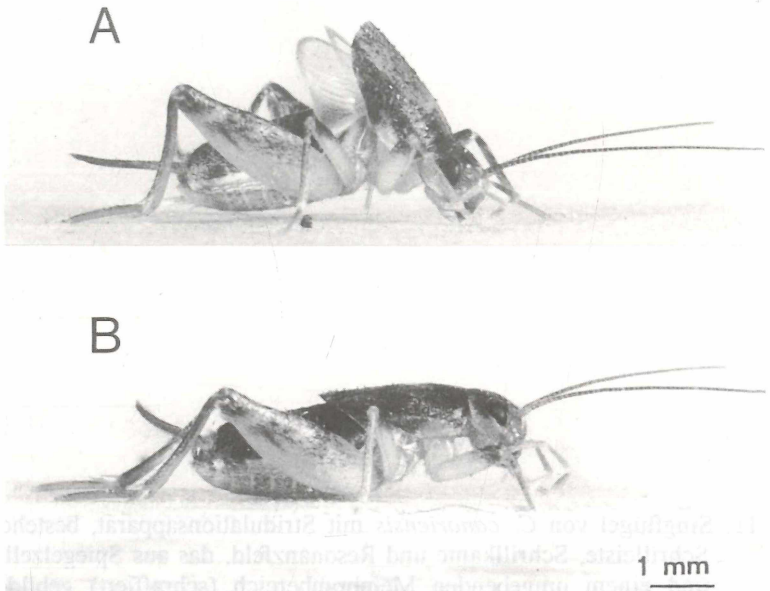


Abb. 9: Männchen von *Cycloptiloides canariensis*. A in Singstellung mit erhobem Pronotum und aufgestellten Flügeln. B in Ruhestellung, Flügel in geschützter Lage unter dem Pronotum verborgen. (Nach DAMBACH & GRAS 1995).

Abb. 10: Oszillogramm des Gesanges von *C. canariensis*. **A** vollständiger Trill; **B** Silbenfolge (Ausschnitt vom Anfang und Ende eines Trills); **C** Einzelsilbe bei höherer Zeitauflösung (Trägerfrequenz ca. 6 kHz). (Nach DAMBACH & GRAS 1995).

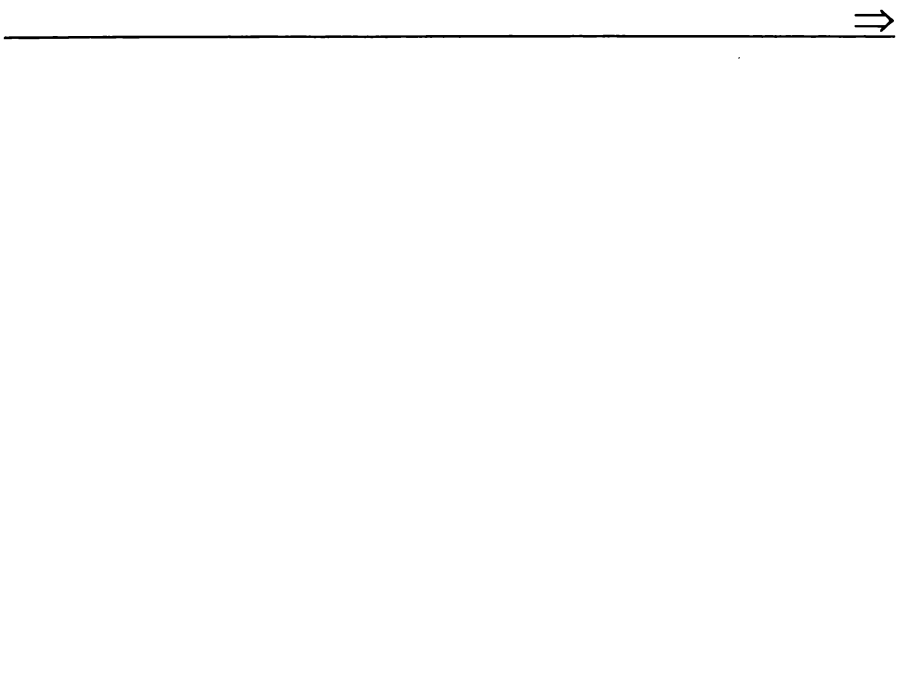
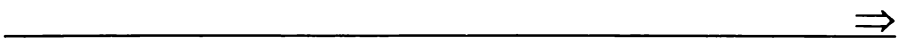
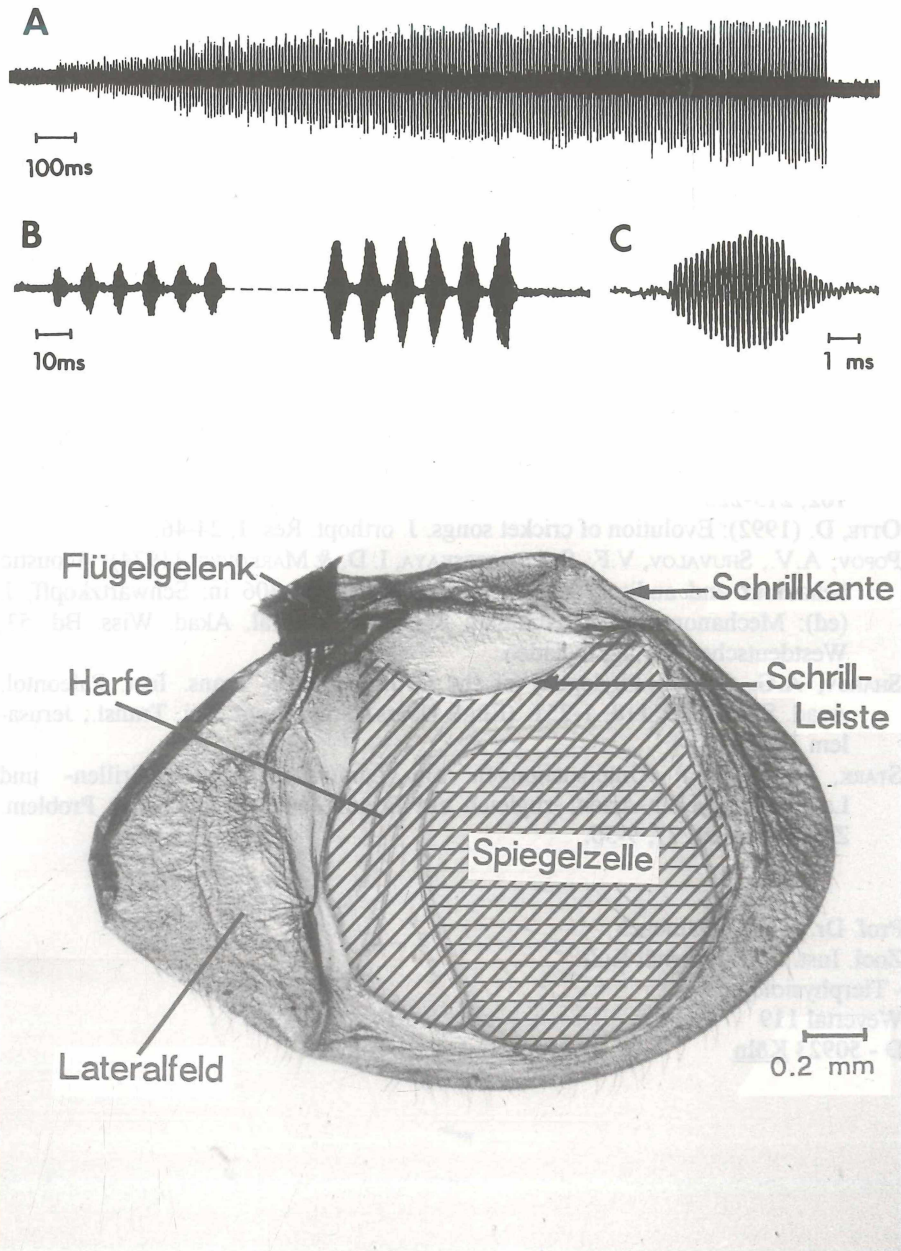


Abb. 11: Singflügel von *C. canariensis* mit Stridulationsapparat, bestehend aus: Schrilleiste, Schrillkante und Resonanzfeld, das aus Spiegelzelle, Harfe und einem umgebenden Membranbereich (schraffiert) gebildet wird. (Nach D M & GRAS 1995).





6. Literatur

- BEIER, M. (1972): Saltatoria (Grillen und Heuschrecken); S. 1-217 in: Kükenthal: Handbuch der Zoologie 4 (2) 2/9; W. de Gruyter, Berlin, New York.
- BENNET-CLARK, H. C. (1989): Songs and the physics of sound production; S. 227-261 in: HUBER, F., MOORE, T. E. & LOHER, W. (eds): Cricket behaviour and neurobiology; Cornell University Press, Ithaca, London.
- DAMBACH, M. & GRAS, A. (1995): Bioacoustics of a miniature cricket, *Cycloptiloides canariensis* (Orthoptera: Gryllidae: Mogoplistinae). J. Exp. Biol. 198 721-728.
- ELSNER, N. & POPOV, A. V. (1978): Neuroethology of acoustic communication. Adv. Insect Physiol. 13, 229-355
- GOLDA, H. & LUDWIG, W. (1958): Rechts-Links-Fragen bei der Flügellage und dem Zirpen von *Gryllotalpa vulgaris* L. Zool. Anz. 161, 1-11.
- HUBER, F. & THORSON, J. (1986): Akustische Verständigung bei Grillen. Spektrum der Wissenschaft, Heft 2, S. 78-87.
- KOCH, U. T., ELLIOT, C. J. H., SCHÄFFNER, K.-H., & KLEINDIENST, H. U. (1988): The mechanics of stridulation of the cricket *Gryllus campestris*. J. Comp. Physiol. A 162, 213-223.
- OTTE, D. (1992): Evolution of cricket songs. J. orthopt. Res. 1, 24-46.
- POPOV, A. V., SHUVALOV, V. F., SVETLOGORSKAYA, I. D. & MARKOVICH (1974): Acoustic behaviour and auditory system in insects; S. 281-306 in: Schwartzkopff, J. (ed): Mechanoreception; Abhandl. Rheinisch-Westfäl. Akad. Wiss. Bd. 53; Westdeutscher Verlag, Opladen.
- SHAROV, A. G. (1968): Phylogeny of the Orthopteroidea. Trans. Inst. Paleontol. Acad. Sci. USSR 118, 1-251. (Engl. Übers. Israel Progr. Sci. Transl.; Jerusalem 1971).
- STÄRK, A. (1958): Untersuchungen am Lautorgan einiger Grillen- und Laubheuschrecken-Arten, zugleich ein Beitrag zum Rechts-Links Problem. Zool. Jb. Anat. 77, 9-50.

Prof. Dr. Martin Dambach
Zool. Inst. d. Universität Köln
- Tierphysiologie -
Weyertal 119
D - 50923 Köln

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [1994](#)

Autor(en)/Author(s): Dambach Martin

Artikel/Article: [Lauterzeugung bei Heuschrecken und Grillen 25-40](#)