ARTICULATA 37 (2022): 103–122 ETHOLOGIE

Individuelle Aktivitätsmuster bei gehälterten *Pseudochorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821) und *P. montanus* (Charpentier, 1825) (Acrididae, Gomphocerinae)

Günter Köhler

Friedrich-Schiller-Universität Jena, Institut für Ökologie und Evolution, Dornburger Str. 159, 07743 Jena, Deutschland; E-Mail: Guenter.Koehler@uni-jena.de

eingereicht: 08.04.2022; akzeptiert: 29.06.2022

Abstract

Individual activity patterns of caged *Pseudochorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821) and *P. montanus* (Charpentier, 1825) (Acrididae, Gomphocerinae). In a behavioural study with grasshoppers, the individual time budget of activities was investigated, with the aim to what extent the main activity patterns (moving, singing) are manifest with regard to animal personality. During two observation periods (I: 23.06.1989, adults over 360 min/ind.; II: 02.07.-04.08.1992, nymphs → adults over altogether 600 min/ind.), a total of 39 *Pseudochorthippus parallelus* (20 ♂♂, 19 ♀♀) und 13 *P. montanus* (6 ♂♂, 7 ♀♀) were observed in cages in their daily and seasonal individual activities. (I.) The grasshoppers rested most of the time, only an average of 4.5% was used for singing (♂♂) and around 1% for foraging (♂, ♀). The feeding duration varied from 0-20 min/6 h, with single meals from 3-12 min. The sum of the singing time varied from 0-78 min/6 h, ± increasing until midday. Single males were singing continuously up to 36 min, with few short breaks. (II.) Seasonally, and with regard to individually manifest activity budgets, these varied considerably in both species, with minima during adult moult. Young males spent more time with singing than with feeding + climbing. In *P. parallelus* males climbed in the sum 40-110 min/10 h, and females 20-80 min/10 h, in *P. montanus* 32 and 59 min/10 h and 61-104 min/10 h, respectively. Individual activity patterns (climbing, singing) were indicated in some grasshoppers (animal personality), but no general trend for predominantly active or passive individuals was observed.

Keywords: animal personality, climbing, feeding, individual niche, movement, singing, springing

Zusammenfassung

In einer Verhaltensstudie an Grashüpfern wurde das individuelle Zeitbudget für Aktivitäten untersucht und der Frage nachgegangen, inwieweit dominierende Aktivitäten (Klettern, Singen) individuell manifest im Sinne von „animal personality“ sind. Dazu wurden in zwei Beobachtungsreihen unter Käfighaltung (I: 23.06.1989, Imagines über 360 min/Ind.; II: 02.07.-04.08.1992, Nymphen → Imagines über insgesamt 600 min/Ind.) zusammengenommen 39 *Pseudochorthippus parallelus* (20 ♂♂, 19 ♀♀) und 13 *P. montanus* (6 ♂♂, 7 ♀♀) in ihren tageszeitlichen und saisonalen Aktivitäten beobachtet. (I.) Die meiste Zeit ruhten die Grashüpfer beider Arten, während im Mittel nur 4,5% der Zeit mit Singen (♂♂) und um 1% mit Fressen (♂, ♀) verbracht wurde. Die Fressdauer streute von 0-20 min/6 h, wobei einzelne Mahlzeiten von 3-12 min dauerten. Die summierte Gesangszeit variierte von 0-78 min/6 h, dabei ± zunehmend über den Vormittag. Einzelne ♂♂ sangen bis zu 36 min am Stück, mit nur wenigen kurzen Pausen. (II.) Auch saisonal, und im Hinblick auf individuell manifeste Aktivitätsbudgets, schwankten diese in beiden Arten beträchtlich, mit Minima in der Zeit der Imaginalhäutung. Junge ♂♂ verbrachten mit Singen mehr Zeit als mit Fressen+Klettern. Bei *P. parallelus* kletterten ♂♂ in der Summe 40-110 min/10 h und ♀♀ 20-90 min/10h, bei *P. montanus* ♂♂ 32 und 59 min/10 h und ♀♀ 61-104 min/10 h. Individuelle Aktivitätsmuster deuteten sich bei einigen Grashüpfern in der Mobilität (Klettern) und beim Singen an („animal personality“), nicht aber als durchgehender Trend von überwiegend aktiven oder passiven Individuen.

Schlüsselwörter: Fressen, Individualität, Individuelle Nische, Klettern, Laufen, Singen, Springen

Einleitung

In den 1980er Jahren wurde am damaligen Wissenschaftsbereich Ökologie der Friedrich-Schiller-Universität Jena mit Studien zur Lebensgeschichte (life-history) von Grashüpfern (Gomphocerinae) begonnen, die aufgrund anderweitiger aufwendiger Arbeiten fragmentarisch geblieben sind und deren sukzessive Auswertung noch andauert. Insbesondere ging es um vergleichende Untersuchungen an Populationen des latitudinal wie altitudinal weit verbreiteten Gemeinen Grashüpfers, *Pseudochorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821), und dessen phänotypische Parameter, wie Körpergröße und Farbmorphe, mit ihren selektiven Ausprägungen auf Populationsebene (Köhler et al. 2017, Köhler & Schielzeth 2020). In diesem Zusammenhang kam sehr früh auch die seinerzeit eher nachrangige Frage auf, inwieweit Grashüpfern neben Morphotypen auch eigenständige Verhaltenstypen eigen sind.

Mit Blick auf Heuschrecken wusste man zum einen sehr detailliert um die feinen individuellen (wenngleich meist statistisch aufbereiteten) Gesangsmuster und -parameter, etwa bei *Chorthippus biguttulus*, unter konstanten Experimentalbedingungen (von Helversen & von Helversen 1997). Zum anderen ergab sich durch die

Anwendung der Individualmarkierung in der orthopterologischen Freilandforschung (insbesondere zur Mobilität) ebenfalls eine breite Streuung individueller Bewegungsmuster mit vielen sehr ortssteten und wenigen weiter wandernden Tieren. Damit wuchs das Verständnis sowohl um die individuelle Habitatnutzung als auch die individuelle Ausbreitung bis zum Verbund von Populationen (zusf. Köhler 1999). Des Weiteren konnten Auswirkungen der individuellen Mobilität auf Fitnessparameter nachgewiesen werden. So zeigte sich bei der Nachverfolgung einer vollständig individualmarkierten männlichen Teilpopulation von *Gryllus campestris* über die gesamte Imaginalzeit eine negative Korrelation zwischen Höhlenwechselaktivität und Lebensdauer (Ritz & Köhler 2007). Und bei *Stenobothrus lineatus* war der Aktionsradius adulter Weibchen mit deren Fekundität ebenfalls negativ korreliert (Samietz & Köhler 2012). Sollten diese Befunde auch auf bestimmten Verhaltenstypen beruhen, wäre die Streubreite etlicher ökologischer Artparameter nicht allein auf mehr oder weniger zufällige Habitateinflüsse (und damit individuelle Plastizität) zurückzuführen, wenngleich diese (gerade bei ektothermen Tieren) eine ausschlaggebende Rolle spielt (Moczek 2010). Daher werden individuelle Verhaltensmuster (als Personalität) auf der einen Seite und Reaktionsvermögen gegenüber Umweltveränderungen (als Plastizität) als komplementäre Aspekte des individuellen Phänotyps gesehen (Dingemanse et al. 2009).

Im allgemeinen Diskurs werden die Befunde zur Mobilität (unabhängig von jenen bei Heuschrecken) im Spannungsfeld zwischen diesen beiden finalen und miteinander verbundenen Ursachenkomplexen diskutiert. So wird in der Evolution des Dispersals oft jene Ansicht vertreten, nach der sich (weiter) ausbreitende Individuen phäno- und genotypisch durchaus herausheben und nicht einem zufälligen Populationsausschnitt entsprechen (Clobert et al. 2012). Anders als durch solche (genetisch manifesten) individuellen Mobilitäten wird aber auch eine überwiegende Beeinflussung durch Umweltgegebenheiten angenommen, deren Variabilität als „Rauschen“ auf Populationsebene angesehen wird (Hertel et al. 2020). So zeigten Experimente an *Gryllus bimaculatus* einen Einfluss der Temperatur auf die individuelle Verhaltensvariabilität, mit stabilerem Verhalten unter höheren Temperaturen (Niemelä et al. 2019). Damit richtete sich zwangsläufig in den letzten Jahrzehnten der Fokus im populationsbiologischen wie evolutionsökologischen Kontext auf die individuelle Variation formbarer phänotypischer Parameter, vor allem des Verhaltens (als „animal personality“), was wiederum eine breite Diskussion über „individuelle Nischen“ anstieß (Dingemanse & Dochtermann 2012, Sih et al. 2014, Moirón et al. 2020, O´Dea et al. 2021).

In dieser Gemengelage werden nun auch die vor drei Jahrzehnten durchgeführten und nachfolgend beschriebenen Gewächshausstudien an den beiden (heutigen) *Pseudochorthippus*-Arten wieder interessant, die allerdings vor dieser skizzierten Entwicklung durchgeführt und hier nachträglich in den seinerzeit nicht vorhersehbaren Kontext montiert wurden. Sie basieren auf der genauen kompilatorischen Beschreibung und Darstellung der unterschiedlichen Verhaltensweisen bei heimischen Heuschreckenarten durch Jacobs (1950, 1953), deren individuellen Mustern aber noch keine Bedeutung beigemessen wurde. Sollten doch die Studien

überhaupt erst Hinweise dazu liefern, welche Verhaltensaktivitäten vorherrschen und inwieweit sie individuell manifest auftreten. Es ist ohne Frage ein Manko, dass die Beobachtungsdaten keine statistisch fundierten Einschätzungen erlauben, da sich zum einen das individuelle Verhalten als zeitlich überaus breitgestreut erwies, aber zum anderen aus versuchstechnischen Gründen auch gar nicht mehr Tiere hätten einbezogen werden können. Deshalb (und zwangsläufig) bleibt es hier bei einer beschreibenden Darstellung anhand von (zugegebenermaßen etwas bunt geratenen) Individualverteilungen, summarischen und gemittelten Werten, die wiederum individuelle anstelle art-, herkunfts- oder geschlechtsbezogener Muster in den Fokus rückt.

Material und Methoden

Im Forschungsgewächshaus der Ökologie (FSU Jena) wurden zwei Beobachtungsreihen (I und II – alle G. K.) unter natürlichen Photoperioden und abiotischen Tagesgängen (Temperatur, relative Luftfeuchte − die ein Thermohygrograph während der Beobachtungszeiten kontinuierlich aufzeichnete) mit insgesamt 52 Individuen (39 *Pseudochorthippus parallelus* und 13 *P. montanus*) aufgenommen. Die Heuschrecken stammten jeweils aus F1-Generationen verschiedener Herkünfte, die aus anderen Experimenten rekrutiert wurden (Tab. 1 und 2). Die erste Reihe (im Juni 1989) war ein Tagesgangausschnitt (mit Imagines), um eine Vorstellung vom Zeitbudget häufiger Verhaltensweisen und ihrer individuellen Variabilität zu erhalten. Die zweite Reihe (im Juli/August 1992) schloss Juvenile und Imagines (jeweils dieselben Tiere) über einen Zeitraum von fünf Wochen ein, wobei es vorrangig um mögliche individuelle Manifestationen dieser häufigen Verhaltensweisen ging.

Vorgehensweise

Für jede Beobachtungsreihe standen in einer Gewächshaus-Kabine vier bzw. drei Gazekäfige (L×B×H 37×37×46 cm, ca. 63 l) mit Frischfutter (*Dactylis glomerata*) in Wassergläsern bereit, die in einer T-Nische aus Betontischflächen so angeordnet waren, dass sie von einem Drehhocker aus in rascher Folge überblickt werden konnten (Abb. 1). Dabei wurde mit den Beobachtungen im linken Käfig begonnen und in kurzen Abständen nach rechts zum jeweils nächsten Käfig geschwenkt, um nach dem letzten Käfig (ganz rechts) wieder von vorn zu beginnen. In jedem Käfig befanden sich 2-5 männliche und 3-5 weibliche Grashüpfer verschiedener Farbmorphen, so dass die Tiere mit einem Blick in den Käfig individuell unterschieden und in ihrem Verhalten protokolliert werden konnten. Derartig begrenzte Individuenzahlen ergaben sich sowohl aus dem verfügbaren Farbmorphenspektrum als auch aus Vorversuchen zur Verfolgbarkeit einzelner Verhaltensweisen bei gleichzeitiger Anwesenheit mehrerer Tiere.

Abb. 1: Versuchsanordnung zur Beobachtung des Individualverhaltens bei Grashüpfern, Jena, Juli 1992 (Foto: G. Köhler).

Fig. 1: Experimental design for observing the individual behaviour of grasshoppers, Jena, July 1992 (photo: G. Köhler)

Beobachtungsreihen

Die erste Beobachtungsreihe wurde am 23. Juni 1989 aufgenommen, bei der die am Vortag in die Käfige gesetzten Heuschrecken von früh 6.00 Uhr bis Mittag 12.00 Uhr durchgehend über sechs Stunden (360 min/Ind.) beobachtet wurden. In vier Käfigen zu je 8-10 Imagines befanden sich insgesamt 37 Heuschrecken (29 *P. parallelus* und 8 *P. montanus*), 19 ♂♂ und 18 ♀♀, jeweils aus den F1-Laborgenerationen von drei mitteldeutschen Herkünften, darunter auch je zwei makroptere Männchen und Weibchen von *P. montanus*, wie sie in Laborzuchten häufig auftreten (Tab. 1). Die Temperatur zu Beginn (6.00 Uhr) betrug 19°C und stieg bis 11 Uhr kontinuierlich auf 33°C an, um danach bis Mittag auf 30°C zurückzugehen. Im gleichen Zeitraum sank die relative Luftfeuchte von ca. 90% auf 60%. Die mit einem Luxmeter mehrfach gemessene Beleuchtungsstärke stieg von 13 800 Lux (6 Uhr) auf 18 800 Lux (11 Uhr).

Die zweite Beobachtungsreihe (mit neun Zeitausschnitten) lief über fünf Wochen vom 2. Juli bis 4. August 1992 an insgesamt acht Tagen zu jeweils verschiedenen Uhrzeiten am Vormittag und Nachmittag (über insgesamt 600 min/Ind.). Die durchgehenden Beobachtungszeiten lagen hier jeweils zwischen 60 und 90 Minuten. In drei Käfigen mit je 4-6 Heuschrecken befanden sich insgesamt 15 Tiere (10 *P. parallelus* und 5 *P. montanus* – davon 2 makroptere ♂♂), 7 ♂♂ und 8 ♀♀, jeweils in den F1-Generationen von zwei mitteldeutschen Herkünften und einer niederlän-

dischen Population. Über den gesamten Beobachtungszeitraum wurden Temperatur (und relative Luftfeuchte) kontinuierlich aufgezeichnet und daraus Ø-Temperaturen für die Beobachtungszeiträume berechnet (Tab. 2).

Beobachtungsreihen

Im Vorfeld wurden fünf Verhaltensarten mit insgesamt 18 möglichen Verhaltensweisen (und ihre Kürzel) gelistet, wie sie bei Jacobs (1950, 1953) beschrieben sind (Tab. 3). Einige davon stellten sich im Laufe der Beobachtungen als dominierend heraus, andere wurden nur selten oder gar nicht gesehen. Die kontinuierlichen Beobachtungen wurden nach dem Blick in die Käfige in linierte A3-Urlisten (eine Liste für jeweils eine Stunde, 7-8 / 8-9 Uhr usw.) geschrieben, mit Spalten für jedes Individuum (z. B. ♂B – braune Morphe), und in denen jede Zeile einem 5-min-Intervall (7.00 – 7.05 – 7.10 Uhr usw.) entsprach. In diese Intervall-Zeilen wurden je Spalte die jeweiligen Verhaltensbeobachtungen als Kürzel (Tab. 3) eingetragen, wobei die kürzeste Verhaltensdauer mit 15 sec angesetzt wurde, während bei längerem gleichen Verhalten, wie andauernden Fress- oder Gesangsphasen (über mehrere Rundblickdurchgänge) auch die Gesamtdauer (min:sec) anhand einer danebenliegender Armbanduhr mit Sekundenzeiger eingetragen wurde. Für die Endauswertung wurden die summierten Zeitdauern der Verhaltensarten (z. B. 5:30 min) in Dezimalwerte (5,5 min) umgerechnet, während Singularitäten (wie Mahlzeiten) im Text noch in min:sec angegeben sind. Für die Auswertung sind dann die konkreten Verhaltensweisen (als Kürzel) einer Verhaltensart zusammengefasst worden (Fressen, Klettern, Singen – Tab. 3). Die individuellen Hauptaktivitäten wurden für jede Art und innerhalb dieser für Männchen und Weibchen getrennt in ihren Verteilungen, Summen oder Mittelwerten (Dauer/Zeiteinheit) beschrieben (vgl. Abb. 2-11).

Tabelle 1: Beobachtungsreihe I (23.06.1989, 6-12 Uhr, 360 min/Ind.) an adulten *Pseudochorthippus parallelus* und *P. montanus*, jeweils F1 verschiedener Herkünfte; Farbmorphe: G – Grün; GbB - Grün, braune Beine; R – Rückenstreifen; GbS – Grün, braune Seiten; B – braun. G_{mak} – makropteres Tier.

Table 1: Observation period I (23.06.1989, 6-12 a.m., 360 min/ind.) on adult *Pseudochorthippus parallelus* and *P. montanus*, each F1 of different origins; colour morph: G – green; GbB - green, brown legs; R – dorsal stripe; GbS – green, brown sides; B – brown. G_{mak} – macropterous.

	P. parallelus			***P. montanus***	**Gesamt**
	Käfig 1 (Mühltal b. Jena/Th.)	Käfig 2 (Harzgrund/Th.)	Käfig 3 (Fichtelberg/Sa.)	Käfig 4 (Harzgrund/Th.)	4 Käfige (3 Herkünfte)
♂♂	G, GbB, R, GbS, B	G, GbB, R, B, B	R, R, R, B, B	G, G_{mak}, G_{mak}, R	19 ♂♂
♀♀	G, G, GbB, R, R	GbB, R, R, B, B	R, R, B, B	G, G_{mak}, R, R_{mak}	18 ♀♀
Gesamt	10 Ind.	10 Ind.	9 Ind.	8 Ind.	37 Ind.

Tabelle 2: Beobachtungsreihe II (Juli/August 1992, verschiedene Tageszeiten mit jeweiliger Ø-Temperatur in dieser Zeit) an juvenilen/adulten *Pseudochorthippus parallelus* und *P. montanus*, jeweils F1 verschiedener Herkünfte; Farbmorphe: G – Grün; GbB - Grün, braune Beine; R – Rückenstreifen; B – Braun.

Table 2: Observation period II (July/August 1992, different times with Ø-temperature) on juvenile/adult *Pseudochorthippus parallelus* and *P. montanus*, each F1 of different origins; colour morph: G – green; GbB - green, brown legs; R – dorsal stripe; B – brown.

			P. parallelus		***P. montanus***
Datum	Uhrzeit Ø-Temperatur	Sex / Stadium	Käfig 1 (Veluwe/NL)	Käfig 2 (Fichtelberg/Sa.)	Käfig 3 (Harzgrund/Thür.)
02.07.92	10.30-11.50	♂♂ (L3/4)	G, R, B	R, B	G, R
	28°C	♀♀ (L3/4)	G, R, B	R, B	G, GbB, R
02.07.	14.45-15.30	♂♂ (L3/4)	G, R, B	R, B	G, R
	31,5°C	♀♀ (L3/4)	G, R, B	R, B	G, GbB, R
03.07.	6.30-7.30	♂♂ (L3/4)	G, R, B	R, B	G, R
	22°C	♀♀ (L3/4)	G, R, B	R, B	G, GbB, R
10.07.	14.00-15.00	♂♂ (L4/ad)	G, R, B	R, B	G, R
	29,5°C	♀♀ (L4)	G, R, B	R, B	G, GbB, R
13.07.	13.45-15.00	♂♂ (L4/ad)	G, R, B	R, B	G, R
	33°C	♀♀ (L4/ad)	G, R, B	R, B	G, GbB, R
20.07.	11.15-12.15	♂♂ (ad)	G, R, B	R, B	G_{mak}, R_{mak}
	36°C	♀♀ (ad)	G, R, B	R, B	G, GbB, R
24.07.	10.30-12.00	♂♂ (ad)	G, R, B	R, B	G_{mak}, R_{mak}
	32°C	♀♀ (ad)	G, R, B	R, B	G, GbB, R
28.07.	13.00-14.00	♂♂ (ad)	G, R, B	R, B	G_{mak}, R_{mak}
	31°C	♀♀ (ad)	G, R, B	R, B	G, GbB, R
04.08.	15.00-16.00	♂♂ (ad)	G, R, B	R, B	G_{mak}, R_{mak}
	35°C	♀♀ (ad)	G, R, B	R, B	G, GbB, R
Gesamt	600 min		3 ♂♂, 3 ♀♀	2 ♂♂, 2 ♀♀	2 ♂♂, 3 ♀♀

Tabelle 3: Für beide Beobachtungsreihen an *Pseudochorthippus parallelus* und *P. montanus* unterschiedene individuelle Verhaltensweisen (als Kürzel in Urlisten), zusammengestellt nach Jacobs (1950, 1953).

Table 3: For both observation periods on *Pseudochorthippus parallelus* and *P. montanus* distinguished individual behaviour (as abbreviations in the observation lists), compiled from Jacobs (1950, 1953).

Art des Verhaltens	Konkretes Verhalten	Kürzel
Ruhen	Ruhestellung (oft Fühler schräg nach vorn abwärts)	Ru
	Deckungnehmen	D
	Reckbewegungen	Re
	Sichsonnen	So
Bewegen	Gehen/Laufen	G
	Klettern (vor- und rückwärts)	Kl
	Springen	Sp
Singen (Männchen)	Gewöhnlicher Gesang	gG
	Werbegesang	WG
	Suchlaute	SL
	Rivalenlaute	Ri
Fressen / Verdauen	Fressen	Fr
	Ingestionshaltung	I
	Kotabgeben	Ko
	Putzen	P
Sonstiges	Abwehr	A
	Flügellupfen	FL
	Flügelwetzen	Fw

Ergebnisse

Diurnale Aktivitäten (Beobachtungsreihe I)

Die Beobachtungen an einem Juni-Vormittag (6-12 Uhr) ergaben, dass Grashüpfer die überaus meiste Zeit bewegungslos auf Futterpflanzen, an der Käfiggaze oder auf dem Käfigboden herumsaßen. Die (vermutlich nächtliche) Ruheposition von 31 Imagines beider Arten, zu Beobachtungsbeginn 6.00 Uhr festgehalten, war bei 16 Tieren eine senkrechte (mit dem Kopf nach oben), bei 11 Tieren eine ähnliche, nur im Winkel leicht nach links/rechts verschobene Ruhehaltung, und vier Tiere ruhten in waagerechter oder nach unten gerichteter Stellung. Die beiden Hauptaktivitäten waren Fressen (♂, ♀) und Singen (♂), deren jeweilige individuelle Variabilität sowie

gruppenbezogene Dauer nachfolgend beschrieben werden. Dagegen erwies sich die Bewegung (Klettern, Gehen/Laufen, Springen) als vernachlässigbar gering. Weitere singuläre Beobachtungen waren Koten (siehe unten) und Putzen, dabei letzteres im Laufe von 6 h einmalig nur bei 2 ♂♂ und 3 ♀♀ (von insgesamt 37 Imagines).

Fressen

Hinsichtlich des Zeitaufwandes für die Nahrungsaufnahme (Fressen an Knaulgras-Blättern) streuten die Geschlechter beider Grashüpferarten individuell jeweils erheblich. Bei *P. parallelus* variierte die im Laufe von 6 h summierte Zeitdauer für das Fressen bei ♂♂ von 0->18 min, bei ♀♀ von 0->20 min. In dieser Zeit (über immerhin 6 Std.) hatten 4 von 15 Männchen und 5 von 14 Weibchen gar nicht gefressen (Abb. 2) Die meisten Tiere fraßen immer nur kurze Zeit (< 1 min) und nagten an einem Grasblatt, immer wieder unterbrochen von Ruhephasen. Längere kontinuierliche Fraßereignisse konnten bei 4 Männchen und 5 Weibchen beobachtet werden. Solche Mahlzeiten, als die sie hier bezeichnet werden sollen, dauerten bei ♂♂ zwischen 3:50 min und 12:30 min, bei ♀♀ zwischen 7:10 min und 12:00 min, und endeten vermutlich nach Füllung des Kropfes. In zwei Fällen wurden im Laufe des Vormittags sogar zwei Mahlzeiten eingenommen, bei einem Männchen (Fraßbeginn 8.30 Uhr und nochmals 9.10 Uhr) und einem Weibchen (7.20 Uhr und 10.15 Uhr). Der zeitliche Anteil des Fressens (über 6 h) über alle 29 beobachteten *P. parallelus* belief sich bei ♂♂ auf durchschnittlich 0,8% und bei Weibchen auf 1,1% der gesamten Beobachtungszeit, mit individuellen Höchstwerten von 5-6%.

Bei *P. montanus* (4 ♂♂ und 4 ♀♀) variierte über 6 h die Fressdauer der ♂♂ von 3-12 min (alle hatten etwas gefressen) und der ♀♀ von 0-18 min (1 ♀ hatte gar nicht gefressen) (Abb. 2). Je zwei längere Mahlzeiten dauerten bei ♂♂ 3 min und 5 min, bei ♀♀ 3:15 min und 12:25 min. Ein Männchen wurde bei zwei Mahlzeiten, um 9.50 Uhr und 11.30 Uhr, beobachtet. Makroptere ♂♂ (3 und 5,7 min) und ♀♀ (0 und 18 min) sowie normal brachyptere ♂♂ (8 und 12,3 min) und ♀♀ (0,5 und 0,7 min) zeigten jeweils breite individuelle Schwankungen (Abb. 2).

Summiert man die Fressdauer pro Vormittagsstunde, so fraßen *P. parallelus*-♂♂ am längsten zwischen 6-7 Uhr, 8-9 Uhr und 9-10 Uhr, die ♀♀ von 7-8 Uhr (hier sehr oft) und 10-11 Uhr (Abb. 3). Diese weitgestreute Verteilung ist offensichtlich eine Folge der individuell stark schwankenden Fresszeiten am Vortag. Die Ausscheidung von Kot (kleinen spindelartigen ± trockenen Gebilden) wurde in 13 Fällen (bei 4 ♀♀ und 5 ♂♂) beobachtet, wobei allein 9 Fälle zwischen 10-11 Uhr lagen und fast alle Tiere vorher (seit 6 Uhr morgens) noch nichts gefressen hatten. Geht man von einer nächtlichen Ruhephase (auch ohne Kotabgabe) aus, so stammte der ausgeschiedene Kot vom verdauten Futter des Vortages. Ein *P. parallelus*-♀ kotete gleich dreimal am Vormittag, 7.10 Uhr, 9.05 Uhr und 10.10 Uhr und ein anderes zweimal, um 9.20 Uhr und 10.10 Uhr (vgl. Kap. 3.2).

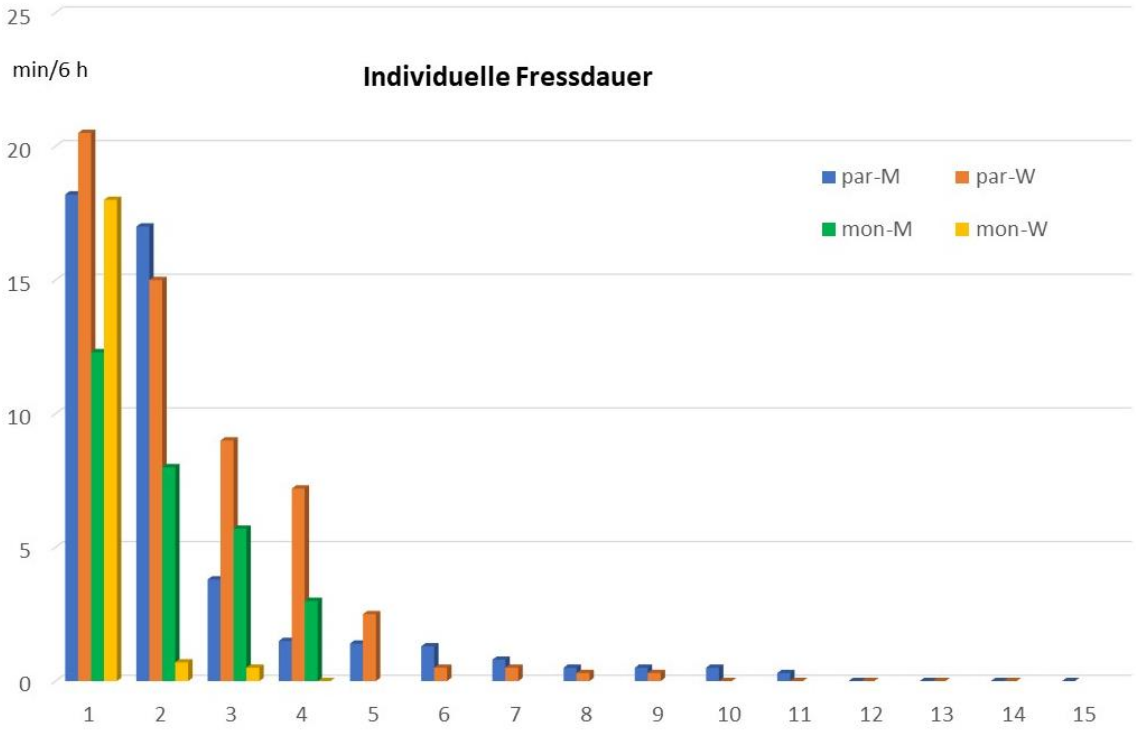

Abb. 2: Individuelle Fressdauer von *P. parallelus* (15 ♂♂, 14 ♀♀) und *P. montanus* (4 ♂♂, 4 ♀♀), summiert von 6.00-12.00 Uhr, 23. Juni 1989 (alle Grafiken: G. Köhler).

Fig. 2: Individual feeding duration of *P. parallelus* (15 ♂♂, 14 ♀♀) and *P. montanus* (4 ♂♂, 4 ♀♀), summarized from 6.00-12.00 hour, 23 June 1989 (all graphs: G. Köhler).

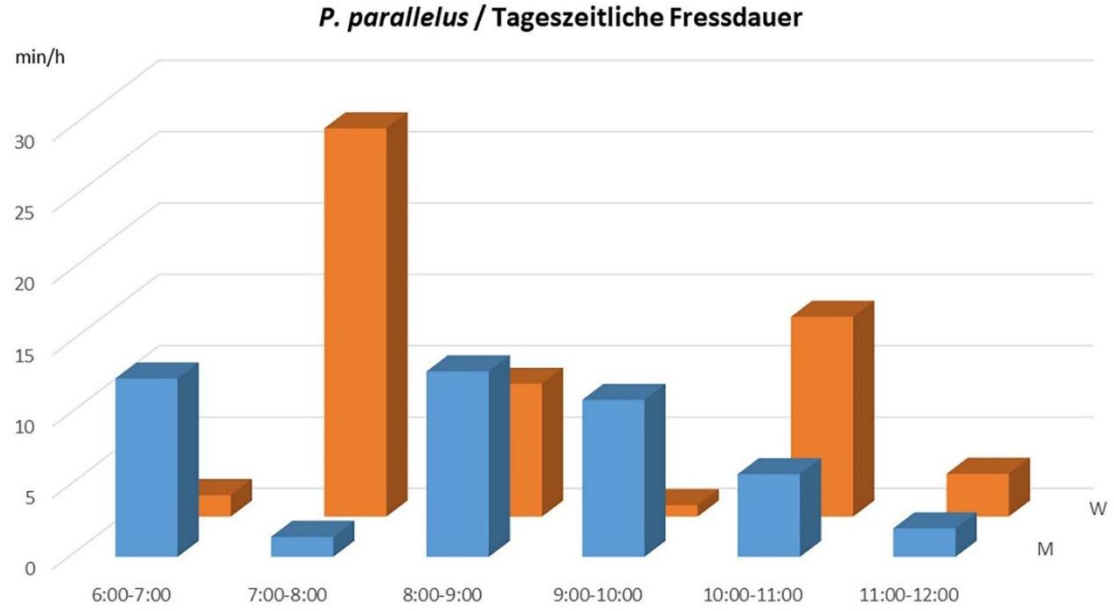

Abb. 3: Fressdauer von *P. parallelus* (15 ♂♂, 14 ♀♀), stundenweise zusammengefasst von 6.00-12.00 Uhr, 23. Juni 1989.

Fig. 3: Feeding duration of *P. parallelus* (15 ♂♂, 14 ♀♀), summarized for an hour from 6.00-12.00 hour, 23 June 1989.

Singen (Männchen)

Die Männchen beider Arten streuten in ihrer Stridulationsaktivität beträchtlich. So sangen *P. parallelus*-♂♂, summiert im Laufe des Vormittags (während 6 h), von 0-78 min, wobei 2 der 15 ♂♂ in dieser Zeit überhaupt nicht sangen, sechs (der stridulierenden) weniger als 10 min und nur drei sangen insgesamt länger als eine halbe Stunde (Abb. 4). Bemerkenswert war dabei die Kondition einzelner Männchen, von denen einige 8-18 min am Stück stridulierten, besonders aktive sogar 23 min und 36 min innerhalb einer Stunde (11-12 Uhr), nur mit 1-4 kurzen Pausen dazwischen. Der zeitliche Anteil des Stridulierens (über 6 h) über alle beobachteten Männchen belief sich auf 4,5%, mit individuellen Höchstwerten von 11%, 13% und 22%.

Von den vier *P. montanus*-♂♂ sangen über 6 h zwei (1 brachypteres und 1 makropteres) überhaupt nicht, das dritte (makroptere) ♂ stridulierte insgesamt 4:15 min und das vierte (brachyptere) sogar 28:45 min, davon einmal kontinuierlich über 18 min (10-11 Uhr).

Summiert man die Stridulationsdauer aller 15 *parallelus*-♂♂ pro Stunde, so setzte der Gesang vereinzelt zwischen 6-7 Uhr (bei ca. 20°C) am Morgen ein, blieb dann von 8-11 Uhr auf einem mittleren Zeitniveau und stieg dann von 11-12 Uhr beträchtlich an, und dies bei allmählich ansteigender Vormittagstemperatur von 20°C auf um die 30°C (Abb. 5).

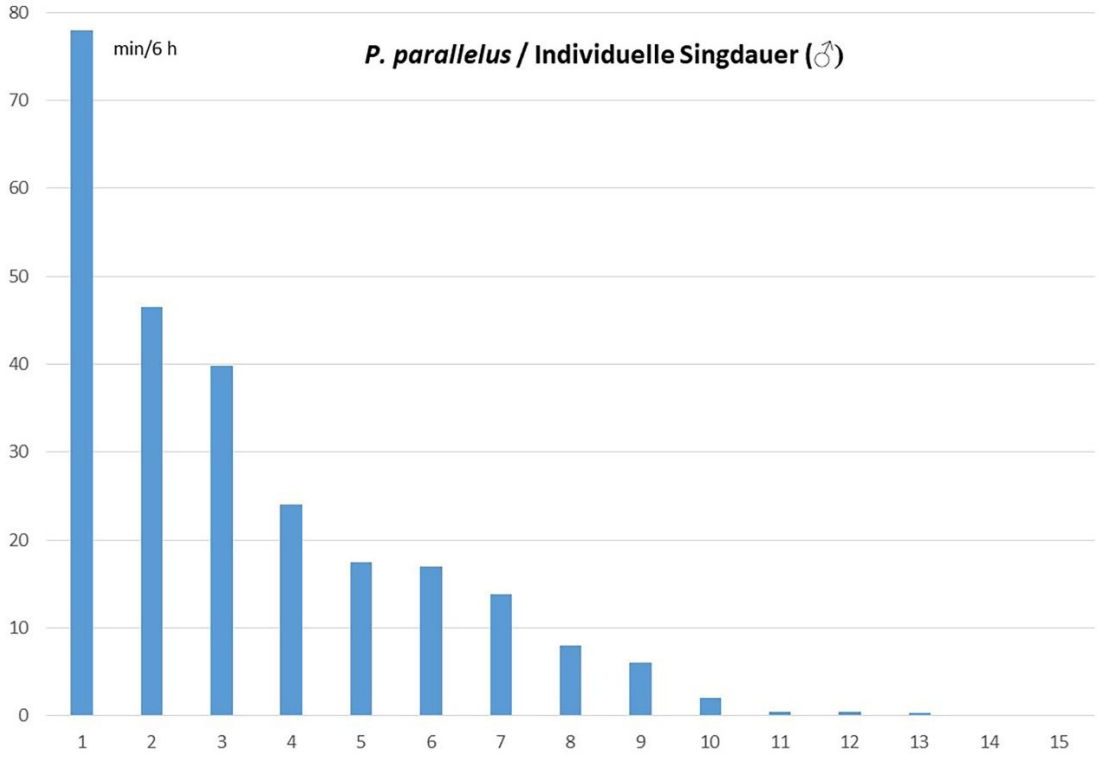

Abb. 4: Individuelle Singdauer von 15 *P. parallelus*-♂♂, summiert von 6.00-12.00 Uhr, 23. Juni 1989.

Fig. 4: Individual stridulation duration of 15 *P. parallelus*-♂♂, summarized from 6.00-12.00 hour, 23 June 1989.

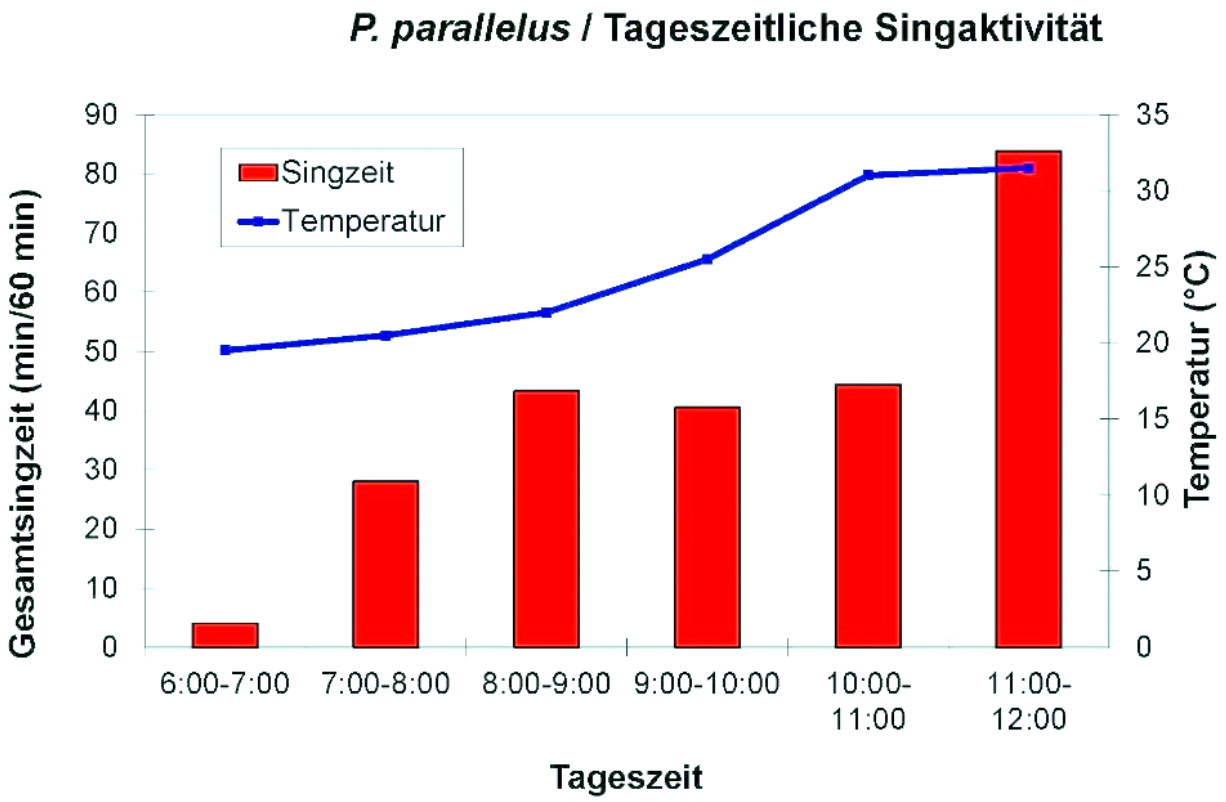

Abb. 5: Singdauer von 15 *P. parallelus*-♂♂, stundenweise zusammengefasst von 6.00-12.00 Uhr, mit Stundenmittel der Temperatur, 23. Juni 1989.

Fig. 5: Stridulation duration of 15 *P. parallelus*-♂♂, summarized for an hour from 6.00-12.00 hour, each with average temperature, 23 June 1989.

Saisonale Aktivitäten (Beobachtungsreihe II)

Die ausschnitthaften Beobachtungen an denselben Individuen als Nymphen bis zu Imagines über einen längeren Zeitraum (02.07. – 04.08.) ergaben ebenfalls, dass sie die meiste Zeit ruhten. Doch bei ihren Aktivitäten zeigten sie − neben Fressen (♂, ♀) und Singen (♂) − auch eine häufigere Mobilität (hier Klettern − ♂, ♀) wohl als Folge höherer Umgebungstemperaturen (vgl. Tab. 2). Nachfolgend werden diese Hauptaktivitäten sowohl gruppiert als auch individuell beschrieben, ging es doch letztlich um die Frage, inwieweit sich aufgrund von „Veranlagung“ aktive und passive Tiere unterscheiden lassen. Da alle Grashüpfer in mehr oder weniger gleichem Maße fressen müssen, sind individuelle Differenzen am ehesten beim Bewegen (Nymphen → Imagines) und Singen (Imagines) zu erwarten.

Gruppenaktivität

Von den angesetzten 7 ♂♂ und 8 ♀♀ von *P. parallelus* überlebten 5 ♂♂ und 5 ♀♀ das Ende der Beobachtungsreihe, so dass auch nur diese 10 Tiere in der Auswertung berücksichtigt wurden. Im Laufe der Individualentwicklung von der L3/L4 zur Imago variierte die Aktivität (Fressen + Klettern) pro Individuum in der späten Juvenilphase um 10 min/h mit leicht höheren Werten bei ♂-Nymphen (~11 min/h) im

Vergleich zu ♀-Nymphen (~9 min/h). Diese Aktivität erreichte ein Minimum (~5 min/h) während der Zeit der Imaginalhäutung (um den 20. Juli). Danach nahm sie wieder stark zu, jetzt aber mit deutlich höheren Werten bei Männchen (um 14 min/h) im Vergleich zu Weibchen (um 9 min/h). Die Dauer des Singens (♂♂) war in der frühen Imaginalphase mindestens so lang (24. Juli) bis fast doppelt so lang (28. Juli) wie jene des Fressens und Kletterns zusammen, ging danach aber wieder zurück (Abb. 6).

Bei *P. montanus* hatten alle Tiere (2 ♂♂ und 3 ♀♀) die Beobachtungsreihe überlebt. In der späten Juvenilphase variierte die individuelle Aktivität (Fressen + Klettern) sehr stark, von 0-16 min/h bei männlichen und 0-26 min/h bei weiblichen Nymphen. Im Zeitraum der Imaginalhäutung waren jeweils Minima von 2-6 min/h zu verzeichnen. Bei Imagines war die Aktivität der ♀♀ mit Werten um 42 min/h sehr viel höher als jene der ♂♂ mit Werten um 9 min/h. Die Dauer des Singens (♂♂) betrug in der frühen Imaginalphase mehr als das Vierfache der Dauer von Fressen und Klettern zusammen.

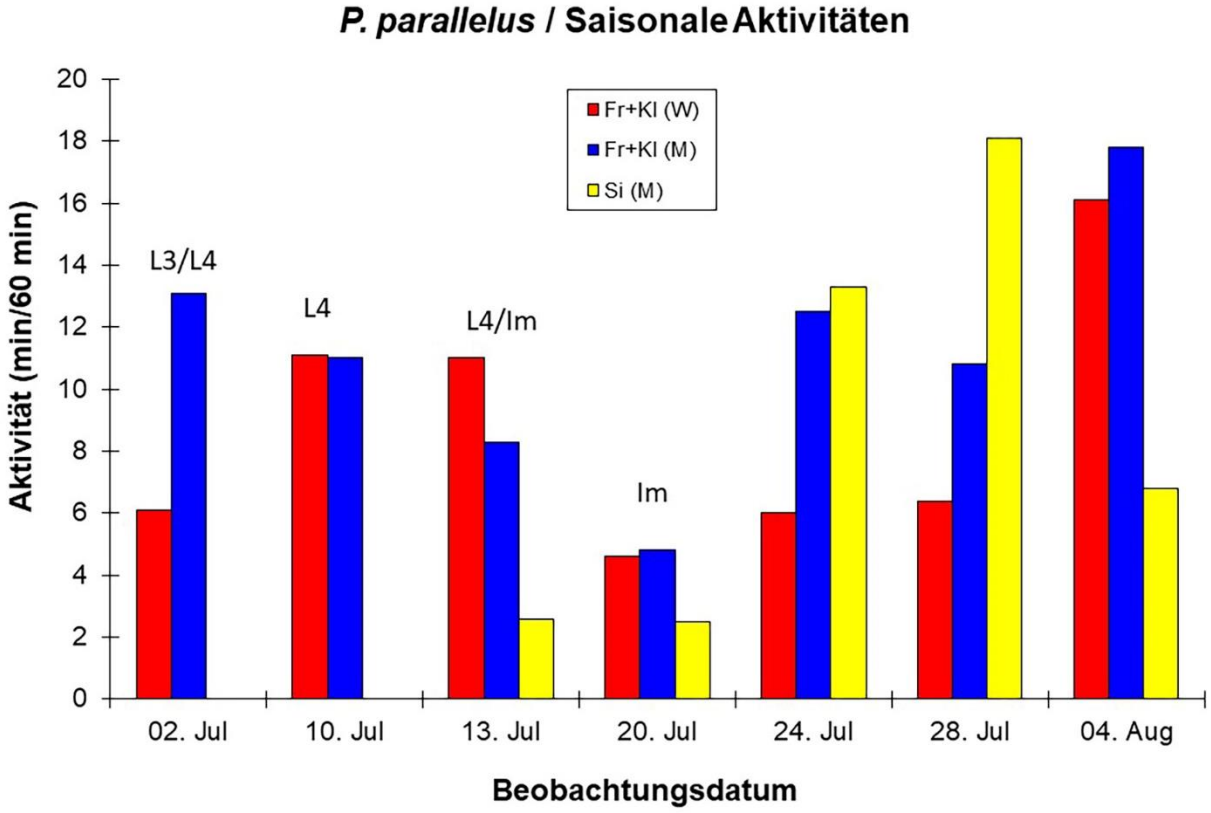

Abb. 6: Hauptaktivitäten von *P. parallelus* (5 ♂♂, 5 ♀♀), summiert und pro Stunde berechnet, Juli/August 1992.

Fig. 6: Main activities of *P. parallelus* (5 ♂♂, 5 ♀♀), summarized and per hour calculated, July/August 1992.

Individualaktivität

Klettern. Die einzelnen Männchen und Weibchen von *P. parallelus* (jeweils Ind. a-e in Abb. 7) zeigten über fünf Wochen eine Kletteraktivität, die bei ♂♂ von >110-40 min/10 h und bei ♀♀ von 80->20 min/10 h breit streute (Abb. 7). Betrachtet man diese für jedes Individuum (N → Im) an den einzelnen Beobachtungstagen, so bewegten sich ♂5 insgesamt sehr wenig (um 5 min/h), ♂1 und ♂4 etwas mehr (um 6-8 min/h), ♂2 deutlich mehr (um 15 min/h) und ♂3 als Nymphe wenig (um 5 min/h) und als Imago sehr viel (um 20 min/h − Abb. 8). Bei den Weibchen war ♀1 wenig aktiv, ♀2 als Nymphe wie Imago sehr kletterfreudig, ♀3 und ♀5 dagegen als Nymphe wenig und als Imago sehr aktiv, und ♀4 als Nymphe sogar etwas aktiver denn als Imago (Abb. 9).

Bei *P. montanus* kletterten die beiden (makropteren) Männchen (grün in Abb. 7) mit 59 und 32 min/10 h deutlich weniger als die drei Weibchen (gelb) mit 104-61 min/10 h. Über den gesamten Beobachtungszeitraum war ♂1 als Nymphe wie Imago ähnlich aktiv, ♂2 dagegen als Nymphe weniger aktiv denn als Imago. Bei den Weibchen ließ sich bei ♀2 und zeitweise bei ♀3 eine durchgängig höhere Aktivität ausmachen (Abb. 10).

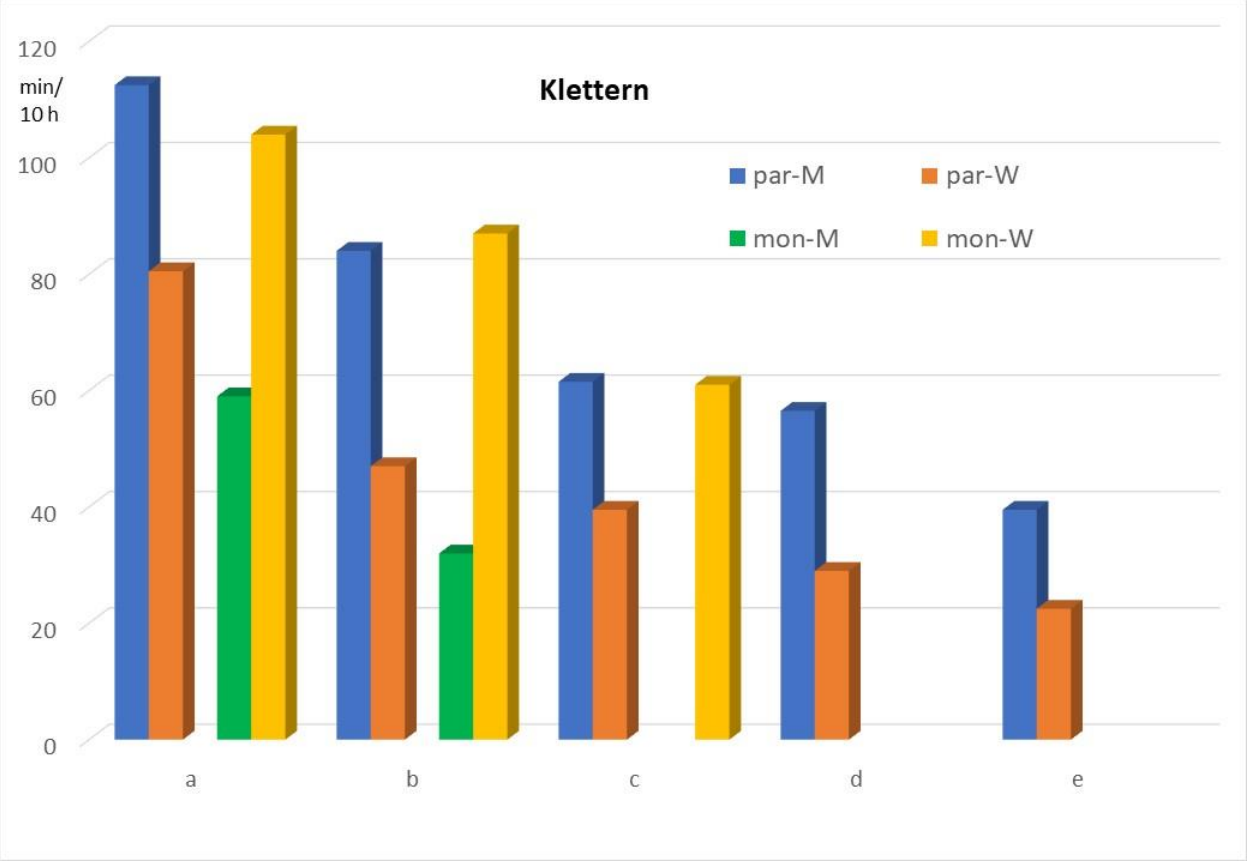

Abb. 7: Individuelle Kletterdauer (min/10 h) von *P. parallelus* (5 ♂♂, 5 ♀♀) und *P. montanus* (2 ♂♂, 3 ♀♀), summiert über die Beobachtungszeit im Juli/August 1992.

Fig. 7: Individual climbing duration (min/10 h) of *P. parallelus* (5 ♂♂, 5 ♀♀) and *P. montanus* (2 ♂♂, 3 ♀♀), summarized over the observation time in July/August 1992.

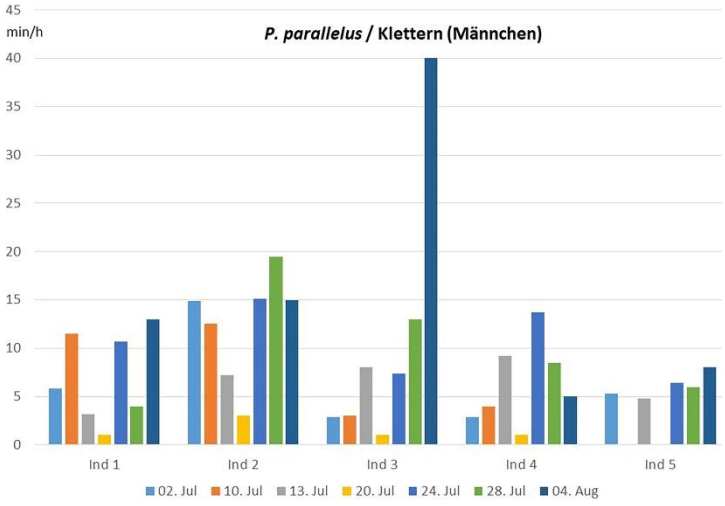

Abb. 8: Individuelle Kletterdauer (min/h) von 5 *P. parallelus*-♂♂ über die Beobachtungstermine im Juli/ August 1992. Je Tier: gelbe Säule bzw. weiße Lücke – Imaginalhäutung, links davon als Nymphe, rechts als Imago.

Fig. 8: Individual climbing duration (min/h) of 5 *P. parallelus*-♂♂ over the observation dates in July/August 1992. Each individual: yellow column resp. white gap – adult moult, to the left as nymph, to the right as imago.

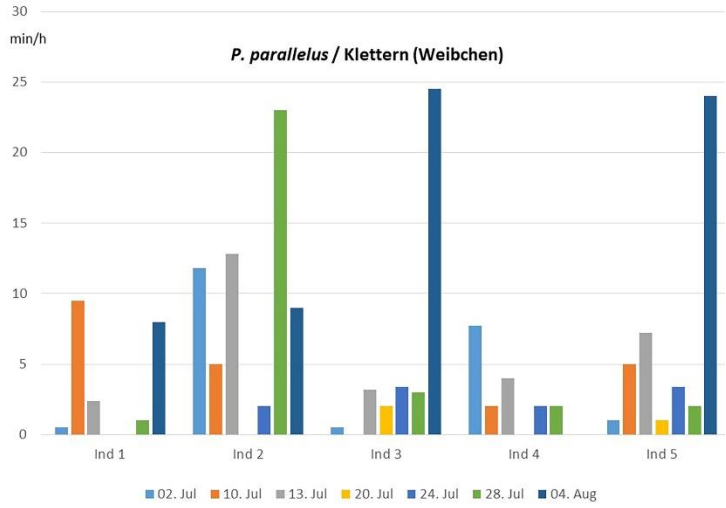

Abb. 9: Individuelle Kletterdauer (min/h) von 5 *P. parallelus*-♀♀ über die Beobachtungstermine im Juli/ August 1992. Je Tier: gelbe Säule bzw. weiße Lücke – Imaginalhäutung, links davon Nymphe, rechts Imago.

Fig. 9: Individual climbing duration (min/h) of 5 *P. parallelus*-♀♀ over the observation dates in July/August 1992. Each individual: yellow column resp. white gap – adult moult, to the left as nymph, to the right as imago.

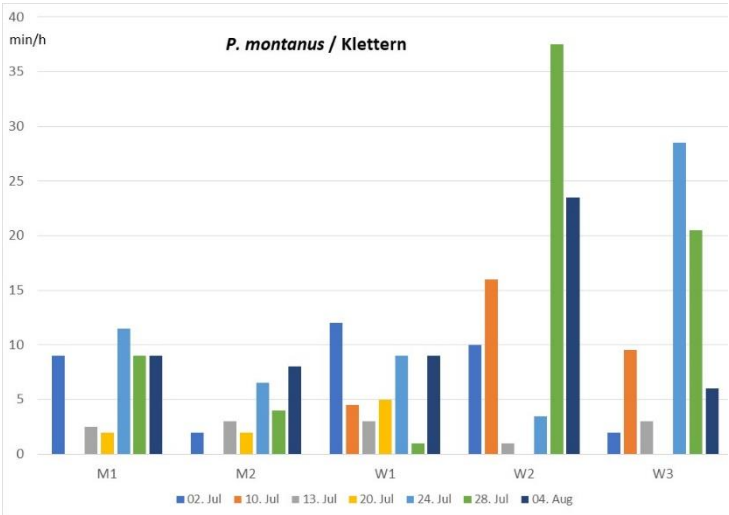

Abb. 10: Individuelle Kletterdauer (min/h) von 2 *P. montanus*-♂♂ (M1, M2) und 3 -♀♀ (W1, W2, W3) über die Beobachtungstermine im Juli/ August 1992. Je Tier: gelbe Säule bzw. weiße Lücke – Imaginalhäutung, links davon Nymphe, rechts Imago.

Fig. 10: Individual climbing duration (min/h) of 2 *P. montanus*-♂♂ (M1, M2) und 3 -♀♀ (W1, W2, W3) over the observation dates in July/August 1992. Each individual: yellow column resp. white gap – adult moult, to the left as nymph, to the right as imago.

Springen. Anders als in Beobachtungsreihe I (gar keine Sprünge), wurden in II etliche Sprünge registriert, deren Zahl bei *P. parallelus*-♂♂ von 8-23/10 h und bei ♀♀ von 5-18/10 h variierte. Diese Sprungaktivität war bei 6 Ind./Käfig (Ø 15 Sprünge/10 h) deutlich ausgeprägter als bei 4 Ind./Käfig (Ø 6 Sprünge/10 h), da sie zumeist durch gegenseitige Störung (beim Herumlaufen und während der Balz) ausgelöst wurde.

Singen. Wie schon die erste Beobachtungsreihe (Tagesausschnitt) zeigte, variierten in der Gesangsaktivität (*P. parallelus*) die Männchen auch während der zweiten Reihe (Saisonausschnitt) individuell erheblich (Abb. 11). Während zu den Beobachtungszeiten die Gesangsdauer bei ♂1 von 3-11,5 min/h schwankte, erreichte ♂2 Höchstwerte bis 17 min/h und ♂3 sogar bis 27,5 min/h. Mittelt man über die Zeit, in der die Männchen überhaupt gesungen haben, war ♂5 mit 16 min/h am ausdauerndsten und ♂1 mit nur 7 min/h nicht mal halb so gesangsaktiv (Abb. 11).

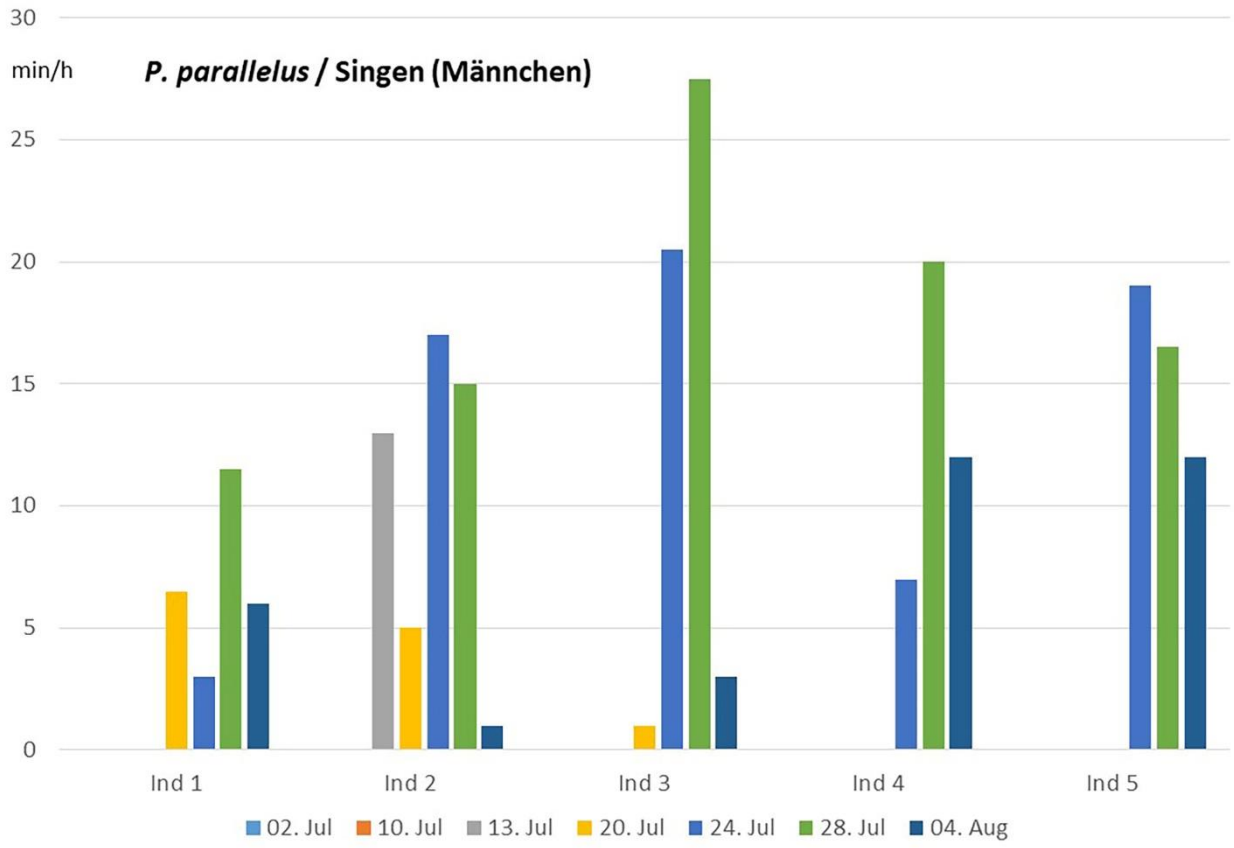

Abb. 11: Individuelle Gesangsdauer (min/h) von 5 *P. parallelus*-♂♂ über die Beobachtungstermine im Juli/August 1992. Frühe Termine wegen nichtsingender Nymphenstadien nicht dargestellt.

Fig. 11: Individual stridulation duration (min/h) of 5 *P. parallelus*-♂♂ over the observation dates in July/August 1992. For early dates no columns because of non-singing nymphal stages.

Koten. Die Kotproduktion wurde einmalig vom 01.-02.Juli 1992 von jeweils 11 Uhr bis 11 Uhr bestimmt, wobei sich pro Nymphe durchschnittlich 35 Pellets/24 h ergaben. Die Kotababgabe dauerte jeweils 2-5 sec, nach denen das Pellet entweder von allein abfiel oder es mit den Hinterfüßen weggeschleudert wurde.

Individuelle Aktivitätsmuster deuteten sich bei einigen Heuschrecken in der Bewegung und beim Singen an, waren aber aufgrund der Streubreite in den Zeitbudgets, der begrenzten Heuschreckenzahl sowie der ein wenig verschobenen Individualphänologie schwer zu fassen. Diese Unschärfe drückte sich auch dann aus, wenn man für die Hauptaktivitäten die Individuen (*P. parallelus*) in Rangfolgen (je Beobachtungstag 1-5) brachte, wobei die Tiere (am Beispiel der Männchen) über die Zeit die Ränge immer wieder wechselten, so dass sich keine eindeutigen Tendenzen (Kendall´s W) zeigten.

Diskussion

Nach den vielfältigen, zumeist an Wirbeltieren durchgeführten Verhaltensstudien werden die Merkmale der Persönlichkeit (personality oder temperament) in der Regel in fünf Kategorien eingeteilt, und eine davon ist die hier thematisierte Aktivität (Réale et al. 2007). Dem vorliegenden Beitrag liegt die Frage zugrunde, inwieweit Grashüpfer individuelle Phänotypen (über die Morphologie hinaus) ausbilden, die sich im Zeitbudget ihrer hauptsächlichen Aktivitätsmodi (als Ausschnitt ihrer Verhaltenseigenschaften) konsistent voneinander unterscheiden, und zwar aufgrund genetischer Veranlagung im Sinne von personality (John & Robins 2021). Dazu ist Käfighaltung schon deswegen geeignet, weil hierbei viele unwägbare Umwelteinflüsse im Freiland keine Rolle spielen. Insofern entsprach die seinerzeit gewählte Herangehensweise durchaus den (heutigen) methodischen Ansprüchen: Abwägung zwischen Anzahl der einzubeziehenden Individuen und jener der (gleichzeitig) zu beobachtenden Merkmale, direkte Verhaltensbeobachtung von Individuen über einen gewissen Zeitraum, standardisierte Verhaltenstests (hier -beobachtungen) am besten in Gefangenschaft (van Oers 2020). Ein immanentes methodisches Problem bleiben dabei die Zusammenhänge zwischen den einzelnen Aktivitätsarten, wonach etwa Grashüpfer, die fressen, nicht gleichzeitig laufen oder singen können, während solche, die gerade singen, nicht fressen oder laufen (*Polysarcus* allerdings schon). Zudem sind diese Verhaltensweisen noch mit (weitgehend unbekannten und vermutlich) unterschiedlichem energetischen Aufwand verbunden, was sich wiederum auf den Nahrungsbedarf auswirken sollte. Ungeklärt bleibt auch, inwieweit derart zeitbegrenzte Beobachtungsausschnitte überhaupt eine grobe Vorstellung von den individuellen Aktivitäten über einen längeren Zeitraum vermitteln können, wo doch allein schon deren Variabilität bereits über den (angeschnittenen) Tagesgang ausgesprochen breit gestreut ist.

Bezüglich der eingangs gestellten Frage nach unterschiedlichen genetisch manifesten Verhaltensweisen lassen die vorliegenden Ergebnisse zwar keine eindeutige Antwort zu, doch gab es zum einen aufgrund von (unbekannten) Umweltgegebenheiten individuell plastisch reagierende Heuschrecken, zum anderen gleich-

wohl auch Individuen mit einer durchweg ausgeprägten Kletter- oder Stridulationsaktivität. Insofern bleibt auch jene Vermutung eine realistische, nach der die im Freiland festgestellte breite Streuung individueller Mobilität auch auf genetisch unterschiedlich veranlagte Individuen zurückzuführen ist. Freilich lässt sich die Bewegung bei Käfighaltung schon deshalb nicht mit jener im Freiland vergleichen, weil im Käfig ein Zeitbudget als Aktivitätsmaßstab diente, während es im Gelände eine zurückgelegte Strecke oder durchmessene Fläche je Zeiteinheit war. Dennoch korrespondieren die Beobachtungen in Gefangenschaft mit einigen allgemeinen Befunden und Erfahrungen aus dem Freiland. Basierend auf individuellen Aktivitätsbeobachtungen an vier Heuschreckenarten (darunter die Grashüpfer *Euchorthippus pulvinatus* und *Dociostaurus genei*) in Trockenbiotopen der Camargue, konnte Martí (1989) zeigen, dass in den Fortbewegungsarten das Laufen und Krabbeln vorherrschen, während Springen und hier Fliegen (bei Imagines) nachrangig blieben. Aufgrund eigener Erfahrungen entsprechen die langen Ruhezeiten der Grashüpfer in den Käfigen durchaus jenen Verhältnissen auf der Wiese, nach denen man dort auch nur selten kletternde oder irgendwie umherlaufende Heuschrecken sieht, während man sie meist erst bei Störung gewahr wird, nachdem sie nämlich wegspringen. So belegen die im Käfig (ohne menschliche Störung) beobachteten höchstens 1-2 Sprünge pro Stunde zumindest, dass (abweichend vom Namen und von der landläufigen Vorstellung) heimische Grashüpfer nur relativ selten springen. Schwieriger ist im Gelände die Gesangsaktivität der Männchen einzuschätzen, deren individuelle Unterscheidung allein schon Probleme bereitet. Die hier nun registrierte, individuell sehr variable und meist kurze Stridulationsdauer würde im Freiland bedeuten, dass man zu einer bestimmten Zeit auch nur eine geringe Zahl an (überhaupt singenden) Männchen registriert, so dass bei Anwendung von Gesangsnachweisen die „Dichten“ und Individuenzahlen (resp. Populationsgrößen) stark unterschätzt werden.

Danksagung

Einige ausgewählte Ergebnisse wurden auf dem Weihnachtskolloquium 1999 des Instituts für Ökologie vorgestellt und diskutiert, die das Interesse von Klaus Reinhardt weckten. Nach seiner stichprobenartigen Datenvorauswertung wurde dann klar, dass die sehr breite Streuung in den individuellen Verhaltensmustern keine statistisch gesicherten Aussagen ermöglicht, woraufhin die Beobachtungsdaten für lange Zeit beiseitegelegt wurden. Erst in den letzten Jahren gewann die Problematik an sich und auch am Institut für Ökologie und Evolution vor dem Hintergrund der „Individuellen Nische“ an ungeahnter Relevanz. Hierzu erarbeiteten an der Professur Populationsökologie (Holger Schielzeth) im Rahmen ihrer Promotionsprojekte Frau Gabe Winter, die auch aktuelle Schriften zur Personalitätsproblematik verfügbar machte, und Frau Elina Takola wesentliche Beiträge, die auf Postern und in etlichen Institutsseminaren thematisiert und diskutiert wurden, und damit auch die Wiederaufnahme des Manuskripts beförderten. Zielführende Hinweise zum Manuskript verdanke ich Dr. Martin Husemann (Hamburg).

Literatur

Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM (2012) Dispersal ecology and evolution. Oxford University Press, Oxford/USA, 496 pp.

Dingemanse NJ, Dochtermann NA (2012) Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. Journal of Animal Ecology 82 (1): 39-54.

Dingemanse NJ, Kazem AJN, Réale D, Wright J (2009) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. Trends in Ecology and Evolution 25 (2): 81-89.

Hertel, AG, Niemelä PT, Dingemanse NJ, Mueller T (2020) A guide for studying among-individual behavioral variation from movement data in the wild. Movement Ecology 8: 30

Jacobs W (1950) Vergleichende Verhaltensstudien an Feldheuschrecken. Zeitschrift für Tierpsychologie 7 (2): 169-216.

Jacobs W (1953) Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Zeitschrift für Tierpsychologie, Beiheft 1, 228 S.

John OP & Robins RW (eds.) (2021) Handbook of Personality: Theory and Research. Fourth edition, The Guilford Press, New York, London, 942 pp.

Köhler G (1999) Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). Laurenti Verlag, Bochum, 253 S.

Köhler G, Samietz J, Schielzeth H (2017) Morphological and colour morph clines along an altitudinal gradient in the meadow grasshopper *Pseudochorthippus parallelus*. PLoS One 12: e0189815.

Köhler G, Schielzeth H (2020) Green-brown polymorphisms in alpine grasshoppers effects body temperature. Ecology and Evolution 19: 441-450.

Marti, T (1989) Heuschrecken in der Landschaft. Ein exemplarischer Einblick in Theorie und Praxis goetheanistischer Naturwissenschaft. Verlag Paul Haupt, Bern und Stuttgart, 206 S.

Moczek AP (2010) Phenotypic plasticity and diversity in insects. Philosophical Transactions of the Royal Society B 365: 593-603.

Moirón M, Laskowski KL, Niemelä PT (2020) Individual differences in behaviour explain variation in survival: a meta-analysis. Ecology Letters 23 (2): 399-408.

Niemelä PT, Niehoff PP, Gasparini C, Dingemanse NJ, Tuni C (2019) Crickets become behaviourally more stable when raised under high temperatures. Behavioural Ecology and Sociobiology 73: 80-92.

O´Dea RE, Noble DWA, Nakagawa S (2021) Unifying individual differences in personality, predictability and plasticity: A practical guide. Methods in Ecology and Evolution 13: 278-293.

Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. Biological Review 82: 291-318.

Ritz MS, Köhler G (2007) Male behaviour over the season in a wild population of the field cricket *Gryllus campestris* L. Entomological Entomology 32: 384-392.

Samietz J, Köhler G (2012) A fecundity cost of (walking) mobility in an insect. Ecology and Evolution 2 (11): 2788-2793.

Sih A, Mathot KJ, Moirón M, Montiglio P.-O., Wolf M, Dingemanse, NJ (2014) Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. Trends in Ecology and Evolution 30 (1): 50-60.

van Oers K (2020) Methoden zur Bestimmung von Persönlichkeitsmerkmale [sic!] bei Tieren. In: Naguib M, Krause ET (Hrsg.), Methoden der Verhaltensbiologie, 2. Aufl. Springer Spektrum, 122-128.

von Helversen D, von Helversen O (1997) Recognition of sex in the acoustic communication of the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). Journal of Comparative Physiology A 180: 373-386.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Articulata - Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V. DGfO

Jahr/Year: 2022

Band/Volume: 37_2022

Autor(en)/Author(s): Köhler Günter

Artikel/Article: Individuelle Aktivitätsmuster bei gehälterten Pseudochorthippus parallelus (Zetterstedt, 1821) und P. montanus (Charpentier, 1825) (Acrididae, Gomphocerinae) 103-122