#### Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

15. Dezember 1957

Nr. 1

Aus der Forschungsstelle für Vergleichende Tierstimmen- und Tierausdruckskunde (Bioakustik) des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart<sup>1</sup>

#### Über den Aufbau von Gesangsformen in der Gattung Chorthippus Fieb. (Orthoptera)

und über phylogenetische Gemeinsamkeiten bei Stridulationsund anderen Bewegungsformen

Von Albrecht Faber

Mit 53 Abbildungen

Wenn im folgenden versucht wird, die Lautäußerungen und also die lauterzeugenden Bewegungskoordinationen einiger nahe verwandter Heuschreckenarten in ihren komplizierten Formen zu vergleichen, so liegt die Bedeutung solcher wohl auch den Leser nicht immer einfach anmutender Untersuchungen nicht etwa in einem speziellen Insektenproblem. Es handelt sich vielmehr darum, am Beispiel einiger in Mitteleuropa verhältnismäßig häufiger Orthopteren-Arten ganz allgemein zu zeigen — und das gilt auch für andere Tiergruppen —, wie sich Gesänge bei eindringender Analyse als kunstvolle Zusammenfügungen aus bestimmten Grundelementen (Radikalen) enthüllen, und wie durch nicht immer auf den ersten Blick zu verstehende Abwandlungen, ferner durch gewisse Umkombinationen dieser Grundelemente Lautäußerungen gebildet werden, die stammesgeschichtlichen Zusammenhängen entsprechend durchaus homolog sind, die uns aber manchmal unvergleichbar verschieden zu sein scheinen und die in ihrer Verschiedenartigkeit im Leben der Tiere von so großer Bedeutung sind.

Die uns am meisten auffallenden Gesänge der Acridiiden werden bekanntlich erzeugt, indem die mit Zäpfchen besetzten Schrilleisten der beiden in mannigfaltigsten Weisen und Rhythmen sich auf- und abwärts bewegenden Hinterschenkel an den hervorstehenden Schrilladern beider Deckflügel vorbeigeführt werden und diese lauterzeugend anreiben.

Zu Beginn seien kurz die Gesänge des Chorthippus mollis (Charp.), einer xerophilen Feldheuschreckenart, beschrieben, unter Wiederholung einer früheren Schilderung, die sich auf den gewöhnlichen Gesang bezieht, die aber mit bestimmten Ab-

änderungen auch für den Werbegesang gilt:

Der gewöhnliche Gesang von Ch. mollis ist eine ziemlich lange Folge von aneinandergereihten Lauten (Kurzphrasen), die nach je einer Pause als Ganzes wiederholt wird (Faber 1929).<sup>2</sup> Eine solche Reihe klingt etwa folgendermaßen:

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften. Mit privaten Zuschüssen zu den Druckkosten.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> A. Faber 1929 (Z. Morph. und Ökol. Tiere, Bd. 13); 1932 (desgleichen, Bd. 26); 1952 (Verh. der Deutschen Zool. Ges. in Freiburg); 1953, Laut- und Gebärdensprache bei Insekten: Orthoptera (Geradflügler) I. Stuttgart. — Auf die hier genannten Arbeiten beziehen sich alle im Text zitierten Jahreszahlen, denen kein Autorenname beigefügt ist.

Diese Reihe (= Kurzphrasengruppe) besteht aus Einzelkurzphrasen, die sich in ständiger Steigerung von ganz kurzen, stoßend-zupfenden (Abb. 1; Abb.a, c) zu allmählich kräftigeren, längeren Lauten entwickeln (Abb. 2, 3), welche durch ein offenbar auch schon anfangs in Spuren vorhandenes,³ mehr und mehr sich verbreiterndes Schwirren charakterisiert sind. Mit dem stoßenden Anreißen beginnen aber auch noch alle späteren Kurzphrasen. Dabei wird unter Arbeitsteilung der (jedesmal nach einer oder nach einigen Reihen ihre Bewegungsvollzüge austauschenden) Hinterschenkel von dem einen das Stoßen mit nachfolgendem, später immer mehr anwachsendem Schwirren, von dem anderen nur ein immer mehr sich verstärkendes, ausgeprägtes Schwirren erzeugt. Solche Gesänge können bei Werbungen bis zu mehr als 100 Kurzphrasen enthalten; in einzelnen Fällen wurden bis zu 145 gezählt.

Der genannte merkwürdige Fall einer "Arbeitsteilung" zwischen dem rechten und dem linken lauterzeugenden Hinterschenkel, wobei von Zeit zu Zeit ein Vertauschen der Bewegungsanteile stattfindet, ließ sich schon früher auf folgende Art nochmals bestätigen:

Wenn Deckflügel und Flügel auf einer Seite entfernt sind, so erfolgen die Bewegungen des auf dieser Seite liegenden Hinterschenkels ins Leere, also ohne einen Laut zu erzeugen. Im Klangbild erscheint nun immer nur jeweils das, was der andere Hinterschenkel ausführt, der ja auf seiner Seite noch auf einen Deckflügel trifft, an dem er anreibend Laute hervorruft, die das Ohr wahrnimmt. Nach einigen Malen erfolgt dann das Vertauschen, und das Ohr hört nun umgekehrt nur noch diejenigen

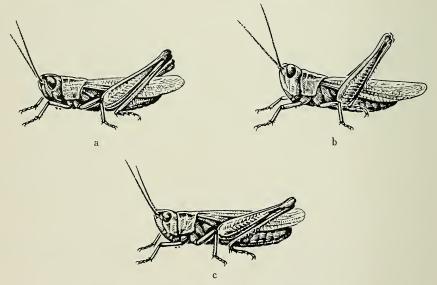


Abb. a—c. Chorthippus mollis (Charp.) 3. (Vergr. 21/2:1.)

- a) Höchste Stellung der Hinterschenkel bei der Erzeugung von Kurzphrasen aus dem vorderen Teil eines Werbegesangs oder eines "gewöhnlichen Gesangs"; der jeweils auch den stoßenden Lautbestandteil mit hervorbringende Hinterschenkel (im Bild der vordere) steht vor dem Wiedertieferfahren etwas höher als der andere, der nur ein Schwirren erzeugt.
- b) Höchste Stellung der Hinterschenkel bei der Bildung von Kurzphrasen in dem besondersartigen "Schlußteil" (= "b'") des Werbegesangs. Im Bild tritt die Schrillader am Vorderflügel deutlich hervor; das unter ihr liegende Längsfeld ist etwas beschattet.
- c) Tiefste Stellung der Hinterschenkel bei beiden Gesangsformen.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Dies ist das Ergebnis von Tonbandaufnahmen, die mit Zeitdehnung (FABER 1952, S. 109) untersucht wurden. Meine alten Angaben (1929, S. 779, 780, 782 und 785) sind danach zu ergänzen. Der Anteil des Schwirrens ist anfangs so gering, daß er ohne dieses Hilfsmittel nicht wahrzunehmen war.

Laute, die dieser Hinterschenkel, der allein noch durch Anreiben Laute erzeugen kann, vom anderen übernommen hat, während dessen Bewegungen, denen die vorher zu hörenden Laute entstammten, nun ins Leere treffen und unhörbar werden.

Zur Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung sei daran erinnert, daß eine gewisse (leichte) Asymmetrie in den Bewegungen paariger Gliedmaßen, hier der schwingenden Hinterschenkel, sich von Natur aus leicht einstellt (und auch sonst da und dort zu besonderen Bewegungsformen geführt hat; Beispiele: Faber 1953). Sie kann verstärkt werden, und dies kann dazu führen, daß auch gewisse Vorgänge auf ein er Seite verstärkt werden oder nur noch auf einer Seite ablaufen.

Interessanterweise bleibt eine solche Sonderbetätigung hier nicht an eine Seite gebunden, sondern wechselt von Zeit zu Zeit von einer Seite auf die andere über.

Am Schluß (Abb. 4, 5) folgt entweder ohne Absatz oder nach einer Pause von gewöhnlich 1 bis 3 Sekunden eine kleine Gruppe von 5 bis 12 weich schnurrenden, ohne das sonstige stoßende Anreißen ausgeführten Kurzphrasen von auffällig abgeändertem Charakter (Abb. b, c).

Wir bezeichnen das den stoßend-zupfenden Lautanteil erzeugende Bewegungselement der stridulierenden Hinterschenkel mit "a".

Eine ähnliche Bewegungseinheit liegt bei *Ch. mollis* außerdem vor: beim Störungsreaktionslaut<sup>4</sup> (der vor allem mit auftritt, wenn zwei männliche Rivalen sich berühren) und beim Anspringlaut.<sup>5</sup>

Da ein Vergleich mit vielen anderen Spezies zeigt, daß dem Werbeverhalten oft genug ein aggressives Moment beigemischt ist und die Äußerungen und Bewegungen des Ansprungs häufig auch im Verlauf von Werbungen auftreten oder gar wie z. B. bei Gomphocerus rufus in ritualisierter Form an festgelegter Stelle in den Ablauf des Werbegesangs eingebaut sind (FABER 1953, S. 134, 136) oder wie bei Myrmeleotettix maculatus, außer in seiner eigentlichen Form am Schluß des III. Abschnitts, in Gestalt einer sehr abgewandelten, nur noch Ausdruckswert ("Symbolwert") besitzenden Form (an der Grenze zwischen dem I. und II., dem II. und III. Abschnitt), wäre es auch von der Seite der Funktion her begründet, wenn diese Bewegungsformen als Element in die Werbegesänge mit hereinkommen. Vielleicht wirkt sich auch an sich ein Prinzip des akzentuierten, plötzlichen Anfangens aus, das namentlich öfters sichtbar wird in einem raschen Heranfahren der Hinterschenkel an die Elytren beim Stridulationsbeginn, mit starkem Andrücken gerade im Anfang oder gar mit lauthaftem Auftreffen, das sogar als für sich stehende Äußerung vorkommen kann (Beispiele: Faber 1953, S. 43, Nr. 24; S. 121); das dann freilich in den Werbegesängen nur bei gewissen Spezies wirksam wäre; denn in vielen Fällen, beispielsweise bei Ch. montanus (Charp.), beginnen gerade die Werbeäußerungen ohne jedes stoßende oder schnellende Element mit ausgesprochenster Geringfügigkeit der Bewegung und der Lautstärke.

Die merkwürdige Tatsache, daß bei *Ch. mollis* dann auch noch in den einzelnen Kurzphrasen des gewöhnlichen Gesangs dieses stoßende Element dabei ist, vor allem, daß der gewöhnliche Gesang aus einer solchen längeren Aufreihung von Kurzphrasen besteht — im Gegensatz z. B. zu den wenigen Lauten des gewöhnlichen Gesangs von *Ch. brunneus* (Thbg.) [= bicolor (Charp.)] —, ist offenbar durch das bei mollis stattfindende "Übergreifend werden" (1953, S. 126) des Werbegesangs auch auf die Form des gewöhnlichen Gesangs zu erklären.

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> Nr. 22 b der Zusammenstellung von 1953, S. 42, sowie Beilage 3, Schlußteil. Damit gehört als fast identisch zusammen die bei *biguttulus* und *eisentrauti* — siehe unten — außerdem für sich vorkommende Umwandlungsform Nr. 23.

<sup>&</sup>lt;sup>5</sup> = Nr. 13 (bei *Ch. mollis* siehe sowohl Nr. 12 als auch Nr. 13) der Zusammenstellung von 1953, S. 37, sowie Beilage 3, Schlußteil.

Dem stoßenden, mit "a" bezeichneten Element folgt bei dem einen Hinterschenkel das schwirrende Element "b", 6 das bei Ch. mollis — wie angegeben — beim anderen Hinterschenkel als einziges auftritt. Es entspricht der Grundform der Chorthippus-Kurzphrase darstellen; sie sei mit "b" bezeichnet" (Abb. 4, 5).

Zur Verdeutlichung sei hier noch klar formuliert: Im Gegensatz zu dem in jeder Kurzphrase wenn überhaupt, dann nur einmal auftretenden Bewegungselement des "Anreißens" (= a) entsteht das Schwirren (= b) durch ein eine Anzahl von Malen in ziemlicher Regelmäßigkeit wiederholtes Auf- und Abwärtsgehen der stridulierenden Hinterschenkel. Diese Verhältnisse spiegeln sich genau in den dadurch erzeugten Lautformen wider, wie das z. B. in Abb. 1—4 mit einem Blick zu übersehen ist.

Die Bewegungsformen einer vollständigen Werbereihe von *Ch. mollis*, aus einer großen Anzahl von Kurzphrasen bestehend, können also in ihrer Verteilung durch folgende Schreibung angezeigt werden:

(Linker Hinterschenkel:) 
$$\frac{a+b}{b}$$
  $\frac{a+b}{b}$   $\frac{a+b}{b}$  ... (bis über 100mal) ...  $\frac{b'}{b'}$   $\frac{b'}{b'}$   $\frac{b'}{b'}$  ... (rund 5- bis 12mal).

Wenn dann nach einigen Gesängen die Hinterschenkel ihre Aufgaben vertauschen, wird im ersten Teil daraus:

$$\frac{b}{a+b}$$
  $\frac{b}{a+b}$   $\frac{b}{a+b}$  ...;

nach einigen weiteren Malen wird dies wieder in die erste Form zurückgeändert, und so fort. —

<sup>6</sup> Aus dieser Kombination: a + b = stoßendem + schwirrendem Element setzt sich auch jede der einzelnen Kurzphrasen beim Rivalisieren zusammen; mit anderen Worten: Der Rivalengesang von Ch. mollis besteht nicht nur — wie sonst so häufig — aus der Form "Nr. 2" der Aufstellung von 1953, ebenso nicht — wie in anderen Fällen, z. B. bei Stauroderus scalaris (F.-W.) — nur aus "Nr. 23", sondern stets aus der Kombination "Nr. 23 + 2". Aus dieser Kombination ist auch z. B. die eine der beiden Rivalenlautformen von Myrmeleotettix maculatus (Thbg.), ferner der "Klirrlaut" von Omocestus ventralis (Zett.) und viridulus (L.) gebildet. Diese beiden hier kombinierten Anteile "Nr. 23" und "Nr. 2" entsprechen den beiden möglichen Urformen der Acridiiden-Rivalenlaute: "Nr. 23" (Abb. 12, 13) = die bei der Bewegung des "Aufzuckens" mit dem dazugehörigen Hinterschenkelhochreißen gewissermaßen von selbst sich mit einstellende kurze Lautäußerung; "Nr. 2" (Abb. 33, 38) = die erregt, beschleunigt und verkürzt vorgetragene, sonst dem gewöhnlichen Gesang ähnelnde Rivalenäußerung, deren (mit dem gewöhnlichen Gesang gemeinsame) Herkunft auf der Wiederholung gewisser einfachster Hinterschenkelbewegungen beruht.

Bei dem unten geschilderten Ch. biguttulus tritt dann beim Rivalisieren die Kombination "Nr. 23 + 2" (Abb. 16) noch in der besonders komplizierten Weise auf, daß hier "Nr. 2" (Abb. 15) selber schon ein metallisch schmetternder Laut, also eigentlich eine kombinierte Form höherer Ordnung (siehe S. 10), ist — besser als 2′ zu bezeichnen —, die hier nur sekundär wieder wie eine einfache Form niedrigerer Ordnung eingegliedert wird.

Rivalenlaute des *Ch. biguttulus* von dieser Form werden öfters zu mehreren in loser und nicht regelmäßiger Reihung wiederholt (siehe Abb. 16):

$$23+2'$$
  $23+2'$   $23+2'$ ;

dies ist schon ein gewisser Anklang an die Form der Rivalenlaute von *Ch. mollis* (die hier nicht abgebildet sind): Diese bestehen — freilich nur in dieser Form auftretend — aus einer Wiederholung der gewöhnlichen Kurzphrase in einer kleinen Anzahl, in dichter Fügung; Formel also:

$$23+2$$
  $23+2$   $23+2$  ...

Bei Ch. biguttulus tritt also, wie dieser Vergleich noch besonders klar macht, der schmetternde Laugleichzeitig als "Kurzphrasen r e i h e" und außerdem in gewissen Lautformen gleichsam im nächsttieferen Ordnungsrang eines bloßen Kurzphrasenbestandteils auf.

Nachgetragen sei, daß beim rivalisierenden biguttulus, wenn auch recht selten, "Nr. 2" außerdem auch für sich vorkommt (Abb. 15), dabei, wie gesagt, selber schon eine kombinierte Form darstellend, die mit den Rivalenlauten anderer Spezies vom reinen Typus "Nr. 2" nicht unmittelbar homolog ist.

<sup>7</sup> Dic Bezeichnungen "a", "b" sind hier mit anderer Bedeutung verwendet als in der Darstellung von 1953 (z. B. auf S. 124 und 125).

JUN 2 6 1958

Ein weiterer, innerhalb der Chorthippus-Gesänge sehr aus dem Üblichen herausfallender Gesang ist nun der von Chorthippus biguttulus, einer körpermorphologisch ungemein ähnlichen Orthopterenart. Der Werbeges ang besteht, wie schon früher geschildert (1929; 1932, S. 25—26; 1953), aus einigen leisen, darauf 1 bis 2 kräftig metallisch schmetternden Lauten, denen manchmal noch 2 bis 4 ziemlich klangverminderte, mit besondersartiger steiler bis übersteiler Hinterschenkelhaltung erzeugte Laute ("flatternd klingende Laute" [1929, S. 794; 1932, S. 26; 1953, Beilage 3, Spalte 9, Nr. 6]) folgen können.

Der gewöhnliche Gesang (1929, S. 791 f.) ist wieder insofern auffallend ähnlich, als er von den drei für die Werbung genannten Lautformen die metallisch schmetternden bringt, die zu (2 bis) 3 bis 4 geäußert werden (Abb. 8). Man ist versucht, diesen schönen Gesang von Chorthippus biguttulus geradezu einen "Schlag" zu nennen. Die langgezogenen, schmetternden, in metallischem Klingen hoch aufrauschenden Laute zwingen auch das ungeübteste Ohr zum Aufmerken; von allen Geradflüglerstimmen prägen sie sich wohl am tiefsten ein. Eine größere Zahl von Stößen folgt sich in diesen Einzellauten sehr rasch. Bei kühlerem Wetter oder gegen Sonnenuntergang kann die Folge der Stöße so langsam, der Laut so in die Länge gezogen werden, daß man ihn zuerst vielleicht nur an seiner ganz besondersartigen Klangfarbe wiedererkennt. Jeder einzelne dieser kräftigen, metallisch schmetternden Laute (Abb. 9, 10) zeigt nun, so verschieden er meist für das menschliche Ohr klingen mag, merkwürdige Ähnlichkeiten mit einer Gesamtreihe von Ch. mollis (Ausschnitt: Abb. 2). Es ließen sich nämlich bei Werbungen von Ch. biguttulus (und dem ähnlichen eisentrauti) Sonderformen finden, bei denen man ausnahmsweise deutlich hören und sehen kann, daß auf die kräftigen Stöße, die, in einer gewissen Anzahl von Malen wiederholt, den Laut bilden, je ein rasches, stark verlängertes Schwirren beider Hinterschenkel folgt. Dies kann sich auf einzelne Stöße beschränken (siehe Abb. 19), besonders am Ende des Lautes; es kann aber auch der Laut in seiner ganzen Länge eine solche Sonderform darstellen (siehe auch S. 10). Die genannten Sonderformen bilden das Übergangsglied zum Werbegesang von Ch. mollis und zugleich die Aufklärung für die grundsätzlich gleichartig gebauten, gewöhnlichen "schmetternden Laute" von biguttulus und eisentrauti (zu denen sie ja nur eine — oft auf einen oder wenige Stöße beschränkte — Abwandlung darstellen). Wenn man Abb. 4, das Ende des Werbegesangs von Ch. mollis (die 2 ersten,

links stehenden Laute mit dem Aufbau  $\frac{a+b}{b}$   $\frac{a+b}{b}$ ...), mit Abb. 19 (rechte Hälfte), einem Laut aus dem Werbegesang von eisentrauti (mit dem Aufbau  $\frac{a+b}{a+b}$   $\frac{a+b}{a+b}$ ...),

vergleicht und beachtet, daß die einzelnen Bildungen "a + b" bei Ch. mollis am Ende des Werbens bei guter Besonnung zu 3,5 in der Sekunde aufeinanderfolgen können, während ihre Aufeinanderfolge in der Abb. 19 zu etwa 5 bis 6 in der Sekunde erfolgt, was aber bei extremer Verlangsamung durch niedere Temperatur (für biguttulus: 1929, S. 792) bis auf 3,4 in der Sekunde sinken kann: dann hat man bei Ch. mollis auf der einen Seite, bei biguttulus und eisentrauti auf der anderen beinahe identische Formen vor sich. Während aber bei Ch. mollis nur jeweils der eine der beiden Hinterschenkel ein Stoßen "a" hervorbringt, erzeugt bei Ch. biguttulus je der der beiden Hinterschenkel einen solchen kräftig stoßenden Bestandteil "a", dem ein schwirrender ("b") mit einer kleinen Zahl von Vibrationen dicht angeschlossen (Abb. 10, 11) — nicht wie

<sup>&</sup>lt;sup>8</sup> Denn frühere Versuche ergaben, daß bei ♂♂, die nur noch auf einer Seite ein Elytrum und einen Flügel haben, dennoch in allen Lauten die kräftig stoßenden Bestandteile mit auftreten; bei *Ch. mollis* waren sie beim gleichen Versuch zum Teil ausgefallen; nämlich immer dann, wenn der Hinterschenkel, der sie als einziger erzeugte, auf der Seite lag, auf der das Elytrum und der Flügel fehlten (1929, S. 784—787).

bei *Ch. mollis* nach einem gewissen Abstand (Abb. 2, 3) — folgt,<sup>9,10</sup> worauf das nächste Stoßen und dann wieder eine Anzahl von Vibrationen angefügt werden, und so fort. Die lauterzeugenden Bewegungen sind also bei *Ch. biguttulus* (und nachher *eisentrauti*) durch die Schreibung

(Linker Hinterschenkel:) 
$$\frac{a+b}{a+b} = \frac{a+b}{a+b} = \frac{a+b}{a+b} = \frac{a+b}{a+b}$$
 (Rechter Hinterschenkel:) wiederzugeben. (etwa 20- bis 60mal)

Diese Entsprechungen haben wir als den Ausdruck phylogenetischer Gemeinsamkeit zu betrachten.

Die "flatternd klingenden Laute" in Werbegesängen sind offenbar Sonderausbildungen davon, weil die Oszillogramme bei ihnen in Abschwächung ebenfalls die beiden Elemente a + b zeigen; ein einzelner solcher Laut entspricht demnach zwar nach seiner ungefähren Dauer, also in gewissem Sinn nach dem ungefähren Eindruck für das menschliche Hören, aber nicht nach der Homologie der erzeugenden Bewegungen einem einzelnen Laut "b" bei mollis.

Dem Chorthippus biguttulus steht eine von Ramme 1931 als "Stauroderus eisentrauti" beschriebene Form nahe, von der ebenfalls Oszillogramme abgebildet sind (Abb. 17—22). —

Der körpermorphologisch so verwandte Ch. brunneus (Thbg.) [= bicolor (Charp.)] besitzt dagegen auffallend andere Gesänge. Der Werbeges ang (Abb. 28) besteht aus einer kleinen Anzahl leiser (Abb. 29), dann einer weiteren kleinen Zahl kräftig schwirrender (Abb. 30) Laute (1929; 1953, Beilage 3); besondersartige, wie bei Ch. biguttulus schwächer hörbare weitere Laute können auch hier außerdem gebracht werden. Die kräftig schwirrenden Laute des Werbegesangs sind dann diejenigen Laute, die (in ähnlicher Form) im gewöhnlichen Gesang als einzige Weise auftreten (Abb. 23, 25, 26, 27). Bei Ch. brunneus fehlt ihnen aber im gewöhnlichen Gesang (aber auch im Werbegesang, zum mindesten in der akzentuierten Form von mollis und biguttulus) zu Beginn das stoßende Element "a". Diese Laute von Ch. brunneus wären also im gewöhnlichen

Gesang durch einfaches  $\frac{b}{b}$   $\frac{b}{b}$   $\frac{b}{b}$  ... (4- bis 11- [bis 14-]mal) wiederzugeben.

Erwähnt sei, daß dagegen Ch. albomarginatus (De Geer) im Werbegesang wieder größere Ähnlichkeit des Aufbaus mit Ch. mollis aufweist. Er zeigt einen kunstreich aufgebauten Werbegesang, für den auf die frühere Beschreibung (1953, Beilage 3, mittlerer Teil, Spalte 6, und S. 124) verwiesen werden darf; aus dieser Beschreibung geht auch hervor, worin er abweicht. Der gewöhnliche Gesang von Ch. albomarginatus trägt nicht, wie dies bei Ch. mollis und Ch. biguttulus der Fall ist, solche Sonderzüge, wie sie auch für den Werbegesang charakteristisch sind.

Nach bloßen Beschreibungen kann man sich von all diesen Gesängen wohl kaum eine richtige Vorstellung machen. An sich ist der unmittelbare akustische Eindruck

<sup>&</sup>lt;sup>9</sup> Es sei darauf hingewiesen, daß es bei Störungsreaktionslauten Nr. 23 oft Formen gibt (Abb. 14), die aus dem durch einmaliges Auf- und Abgehen der Hinterschenkel entstehenden "zǐ ch" und einem angehängten geringfügigen Nachvibrieren der Hinterschenkel bestehen (1932, S. 20: Abschnitt 2 a und b, besonders aber S. 21: Erweiterung der Einzellaute, und S. 24: Beob. 2) — und daß gerade auch diese Kombination derjenigen Bewegungskoordination entspricht, die im schmetternden Laut des biguttulus jedesmal von einem der stärkeren Stöße bis zum Ende der daran sich anschließenden kleinen Anzahl schwächerer Hinterschenkelvibrationen sich erstreckt.

<sup>&</sup>lt;sup>10</sup> W. Loher (Z. vergleich. Physiol. 1957) weist ebenfalls mit entsprechenden Erörterungen unter Beifügung von Bildern auf die schwächeren Schwingungen hin, die sich bei *Ch. biguttulus* an die kräftigen "Stöße" anschließen.

unerläßlich, der ja heute durch das Tonband vermittelt werden kann. Immerhin läßt sich das Gesagte auch durch Oszillogramme schon erheblich verdeutlichen (siehe Abb. 1—50). 10 a

Die hier abgebildeten Oszillogramme wurden nach den Tonbändern aus meinem seit 1949 aufgenommenen und zusammengestellten Tonbandarchiv von Insektenstimmen hergestellt. Für seine freundliche Hilfe bei der Oszillogrammübertragung bin ich Herrn Dr. med. P. Pauschinger (Tübingen) zu großem Dank verpflichtet. —

Anschließend sei über den obengenannten eisentrauti, den RAMME<sup>12</sup> in Kärnten in der Umgebung von Hermagor (Gailtal) fand, noch einiges Weitere mitgeteilt.

Ich hoffte, durch Ramme lebende Tiere zur Beobachtung erhalten zu können. Aber erst nach dem Krieg war es mir möglich, Untersuchungen in Kärnten und an nach Hause

mitgenommenen Tieren auszuführen.

Man könnte sich vielleicht fragen, ob die Herausbildung von eisentrauti mit ähnlichen Geschehnissen der jüngsten geologischen und klimageschichtlichen Vergangenheit des Landes zusammenhänge wie andere Endemismen, für die Kärnten ja berühmt ist. Ramme neigt aber zur Ansicht, auch in Oberitalien gefundene Tiere gehörten hierher. Doch wäre dies nochmals nachzuprüfen. Auf jeden Fall steht eisentrauti den gewöhnlichen Formen von biguttulus, wie sie z. B. in Süddeutschland vorkommen, so nahe, daß die Unterscheidung nicht leicht ist. Am klassischen Fundort bei Hermagor, an dem Professor M. Eisentraut das Tier 1926 fand, tritt es an den Fundstellen in Durchmischung mit dem gewöhnlichen Chorthippus biguttulus auf.

Die Nachsuche gestaltete sich für mich, ganz im Gegensatz zu dem, was W. Rammes Bericht von 1931 erwarten ließ, recht schwierig. Unzählige in der ganzen Umgebung von Hermagor beobachtete und in ihren Stridulationen geprüfte Tiere erwiesen sich immer wieder als zum gewöhnlichen Ch. biguttulus gehörig. Erst nach Vergleichen mit den von Ramme selber stammenden Stücken des Museums in Klagenfurt und nach eingehender freundlicher Beratung durch Herrn Major a. D. Emil Hölzel ließ sich schließlich klären, welche Formen Ramme im Auge hatte. Ausgesprochen charakteristische Exemplare des eisentrauti von Zuchen oberhalb des Presseggersees konnte ich in ihren Lautäußerungen im Freien und nachher noch sechs Wochen lang zu Hause besonders studieren.

Über die Unterschiede zu *Ch. biguttulus* aus dem mittleren Neckartalgebiet läßt sich kurz folgendes sagen:

Es treten dieselben Arten von Lautäußerungen wie bei Ch. biguttulus auf, nämlich (die folgenden Nummern nach 1953, Beilage 3): β: Nr. 1 = "gewöhnlicher Gesang" (Abb. 17, 18); 1′ = "gewöhnlicher unspezifischer Resonanzgesang" (= "gewöhnlicher Einstimmungsgesang" bzw. "gewöhnlicher Wechselgesang") zwischen ββ; Nr. 2 = Rivalengesang in den gleichen verschiedenen Formen wie bei biguttulus (1932, 1953) beschrieben; über "Abseitslaute" siehe Fußnote 16 auf S. 9; Nr. 5 und 7 = Werbegesänge mit verminderten sowie mit besonders kräftigen und 6 = "flatternd klingenden" (Abb. 19) Lauten; Nr. 11 = knirschende Laute beim Sichdurchzwängen durch Hindernisse auf der Flucht; Nr. 13 = unmittelbare Anspringlaute, öfters in längeren Folgen; Nr. 21 = die verschiedenen Formen des Hintertibien-Ausschnellens; Nr. 22 b = lauthaftes Aufzucken und vor allem Nr. 23 = Störungsreaktionslaut und Rivalenlaut in der Form des "umgewandelten lauthaften Aufzuckens"; Nr. 27 = Äußerung zu Beginn der Paarung; Nr. 30 = Schritte und schön ausgebildetes Umtanzen des Q, auch akustisch und seistisch wirksam, unmittelbar vor dem Ansprung; Nr. 31 = Flügelschlagen im Sitzen (β und Q).

<sup>10</sup> a Herkunft der aufgenommenen Tiere: Chorthippus mollis: Spitzberg bei Tübingen; Ch. biguttulus, Abb. 9: Hermagor (Kärnten); alle übrigen: Tübingen, Schloßberg; eisentrauti: Zuchen am Presseggersee (Kärnten); Ch. brunneus: Tübingen; Ch. montanus: Goldersbachtal im Schönbuch (nördlich von Tübingen); Ch. longicornis: Tübingen; Ch. dorsatus, Abb. 40, 43—46: Goldersbachtal im Schönbuch (nördlich von Tübingen), Abb. 39, 41, 42, 47: Federsee (Württemberg); Arcyptera fusca: Irrendorfer Hardt bei Beuron (Württemberg).

<sup>&</sup>lt;sup>11</sup> Ich verweise für *Ch. biguttulus* zusätzlich auf ein Oszillogramm, das Herr Dr. W. LOTTERMOSER mit seinen Geräten für mich nach ihm vorgelegten Tieren aufnahm (Akustische Beih., H. 2, Stuttgart 1952, zur Zs. "Acustica"; S. 69, 70).

<sup>&</sup>lt;sup>12</sup> Mitt. Zool. Mus. Berlin 17, 1931, S. 165.

Die Unterschiede gegenüber dem immerhin ähnlichen biguttulus sind folgende: Die durchschnittliche Zahl der kräftigen, metallisch schmetternden Einzellaute (Abb. 17, 18) im gewöhnlichen Gesang ist um 1 (2) größer als bei biguttulus; bei biguttulus (Abb. 8—10) beträgt sie (2 bis) 3 bis 4, bei eisentrauti 3 bis 5 (bis 6). Doch kommen auch bei eisentrauti gewöhnliche Gesänge mit nur 2, sogar 1 Laut vor; ich habe mich davon auch bei längeren Geländebeobachtungen unter sehr natürlichen Verhältnissen im Freien überzeugt. Ferner sind die einzelnen Schmetterlaute bei eisentrauti kürzer und bestehen aus einer geringeren Anzahl von kräftigen Stößen, wobei auch hier nach jedem solchen kräftigen Stoß (= "a") eine Anzahl geringerer, lauthafter, vibrierender Bewegungen — wie weiter oben ausgeführt — folgt. Für Ch. biguttulus verweise ich auf die Zahlenlisten von 1929, S. 792—793, wobei aber hier die Extremwerte nach oben noch zu erweitern sind. Es seien folgende Vergleichungszahlen angegeben (die sich ausschließlich auf günstige, mittlere Besonnung beziehen; bei schlechter Besonnung und Abkühlung verlangsamt sich die Folge der Stöße sehr, die einzelnen Schmetterlaute dauern dann länger)<sup>13</sup>:

Die Zahl der einzelnen kräftigen Stöße im Schmetterlaut des gewöhnlichen Gesangs beträgt bei biguttulus (17 bis) 22 bis 50, bei einer Dauer von (1,2) 1,5 bis 3,5 Sekunden. Die Zahl der einzelnen kräftigen Stöße im Schmetterlaut des gewöhnlichen Gesangs beträgt bei eisentrauti dagegen nur (8 bis) 12 bis 27 bei einer Dauer von (0,7) 0,8 bis 1,6 Sekunden.

Die fortior-Laute des Werbegesangs von Ch. biguttulus entsprechen nach Art und Länge den etwas längeren Lauten des gewöhnlichen Singens, überbieten sie aber bei starker Steigerung noch ein wenig; es wurden in solchen Lauten bis zu 66 kräftige Stöße bei einer Dauer von bis zu 4 Sekunden (so bei guter Besonnung; andernfalls werden die entsprechenden Laute viel länger) gezählt. Auch in fortior-Lauten von eisentrauti wurden dagegen viel weniger als bei biguttulus, nämlich nur bis zu 27 (29) Stöße und eine Dauer von bis zu 1,7 Sekunden festgestellt.

Sehr charakteristisch ist das Crescendo in den Lauten von biguttulus; namentlich lange Laute fallen durch ihr allmähliches Steigern der Lautstärke auf, das bei ihnen ungemein eindrucksvoll sein kann. Mit dieser Steigerung ist auch eine Zunahme in der Geschwindigkeit der Stoßfolge verbunden.

Die — wie gesagt kürzeren — Schmetterlaute von eisentrauti sind demgegenüber viel gleichförmiger (obwohl auch hier nach dem noch zurückhaltenden Anfang ein gewisses Zunehmen der Klangstärke nicht fehlt).

Zwei aus einer größeren Zahl als möglichst typisch ausgewählte Beispiele für biguttulus und eisentrauti sollen eine anschauliche Vorstellung vermitteln.

Gewöhnlicher Gesangvon Ch. biguttulus aus 3 schmetternden Lauten (Kurzphrasenfolgen): 1. Laut 3,4 Sekunden, 45 kräftige Stöße; Pause 1,1 Sekunden; 2. Laut 1,8 Sekunden, 23 kräftige Stöße; Pause 2,8 Sekunden; 3. Laut 1,6 Sekunden, 22 kräftige Stöße. Weiteres ist aus Abb. 8—11 zu ersehen.

Gewöhnlicher Gesang von *eisentrauti* aus 5 Lauten: 1. Laut 1 Sekunde, 19 Stöße; Pause 0,7 Sekunden; 2. Laut 1 Sekunde, 19 Stöße; Pause 1 Sekunde; 3. Laut 1 Sekunde, 18 Stöße; Pause 1,2 Sekunden; 4. Laut 0,95 Sekunden, 18 Stöße; Pause 1,5 Sekunden; 5. Laut 1 Sekunde, 18 Stöße.

Eine statistische Auswertung der Laute nach den gewonnenen Aufzeichnungen und Bandaufnahmen wäre möglich und soll nachgetragen werden; doch werden die Ergebnisse unter Anwendung von Vorsichtsmaßregeln zu betrachten sein. Denn es zeigte sich bei der Beobachtung immer wieder, wie sehr häufig isoliert gehaltene 3 Außerungen vortragen, die schon Ausdruck einer oft noch anfangshaften, längere Zeit kaum feststellbaren Beimischung von Werbeerregung sind. Schon durch einen geringen Grad beigemengter Werbeerregung kann in scheinbaren "gewöhnlichen Gesängen" von eisentrauti die Anzahl der "schmetternden Laute" ein wenig höher werden. In Werbungen von Ch. biguttulus ver-

<sup>&</sup>lt;sup>13</sup> Bei biguttulus im äußersten Fall bis zu 9—10 Sekunden. Die durch verschiedene Temperaturen bedingten Folgegeschwindigkeiten der kräftigen Stöße, die ich beobachtete, schwankten zwischen 3,4 und 20 je Sekunde, also im Verhältnis von 1:6. Die Längenausdehnung der einzelnen Laute ändert sich im gleichen Verhältnis.

<sup>&</sup>lt;sup>14</sup> Man kann Gesänge von eisentrauti aus 7, ausnahmsweise bis zu 10 "schmetternden Lauten" hören.

FABER, GESANGSFORMEN IN DER GATTUNG CHORTHIPPUS

ringert sich bei den hier oft zu zweien auftretenden fortior-Lauten der erhebliche Längenabfall, der sonst bei seinem gewöhnlichen Gesang von jedem Laut zum nächstfolgenden auftritt, und der besonders stark vom ersten zum zweiten besteht, vom zweiten zum dritten allerdings manchmal auch nicht (1929, S. 791—793); bei eisentrauti kommt es sogar in der Werbung innerhalb seiner viel zahlreicheren (3 bis 9) fortior-Laute zu einer Art Umkehr, zu einem gewissen Ansteigen der Länge vom ersten zum zweiten Laut (erst spätere Laute der fortior-Reihe werden dann wieder kürzer). Auch im gewöhnlichen Gesang ist bei eisentrauti der zweite Laut manchmal überhaupt nicht kürzer als der erste; und oft sind auch wieder vom zweiten Laut ab gerechnet alle folgenden gleich lang; ja gelegentlich nimmt die Länge sogar zunächst noch um ein kleines zu.

Gut entwickelte Werbegesänge von biguttulus zeigten folgenden Aufbau: 3 bis 8 mitior-Laute; entweder steigern sich deren letzte in allmählichem Anstieg nach Länge und Lautstärke bis an die nun folgenden 1 bis 2 fortior-Laute heran oder sie bleiben zunächst gleich stark, die 1 bis 2 fortior-Laute folgen in fast unvermitteltem Übergang oder nur durch einen einzigen Übergangslaut vorbereitet; wenn es 2 fortior-Laute sind, pflegt der zweite ein wenig kürzer zu sein. Hierauf folgen 2 bis 4 der früher wiederholt beschriebenen "flatternd klingenden Laute". (In Abb. 19 — linke Hälfte — ist die ihnen entsprechende Äußerung von eisentrauti abgebildet.) Einzelne von ihnen zeigen manchmal Übergangscharakter zu fortior-Lauten.

Werbungen von eisentrauti: 3 bis 11 mitior-Laute; bei höherer Anzahl pflegen namentlich die ersten sehr kurz und sehr eng aneinandergereiht zu sein; für die Art des Weitergangs zur fortior-Phase mit oder ohne Übergangslaut gilt das gleiche wie bei biguttulus; dann 3 bis 9 fortior-Laute; 15 diese folgen mit oft von Mal zu Mal größerem Pausenabstand aufeinander. Danach häufig Anspringversuch mit Anspringäußerung; wenn er vergeblich war, 2 bis 5 weitere fortior-artige Laute. Nächster Anspringversuch, auf den nochmals fortior-artige Laute folgen können. Auch bei eisentrauti kommen in ähnlicher Weise wie bei biguttulus "flatternd klingende Laute" vor (siehe Abb. 19); diese treten aber auch schon gelegentlich mehr am Anfang der Werbung auf. An sie kann sich ein nochmaliger Anspringversuch mit Anspringäußerung anschließen.

Um ganz einwandfreie Ergebnisse zu gewinnen, wird deshalb die Beobachtung frisch gehäuteter Imagines, die noch nicht vor ÇÇ geworben haben, hinzukommen müssen.

Es stellt übrigens eine wichtige Aufgabe dar, Lautäußerungen, Ausdrucksabläufe, überhaupt Zeitgestalten im Sinne allometrischer Untersuchungen vergleichend zu behandeln. Ein Beispiel für eine solche Vergleichung mit statistisch ermittelten Zahlenwerten bietet Arcyptera fusca (Pall.) und A. microptera (F.-W.) (1953, S. 80 bis 82 und 88).

Der Klang der einzelnen metallisch schmetternden Laute bei biguttulus und eisentrauti ist zwar verschieden; aber die Ähnlichkeit der Lautäußerungen beider Formen fällt doch auf. Die Möglichkeit, daß hier für zwei Tierformen auch umgekehrt in solchen Klangunterschieden, die für das menschliche Ohr wenig deutlich zu erfassen sind, eine trennende Grenze liegt, ist nicht von der Hand zu weisen. Es wird sich zeigen, welche Verschiedenheiten hier durch physikalische Feinanalysen herauszuarbeiten sind. Versuche, die Unterschiede durch Beschreibung des Gehöreindrucks festzulegen, habe ich als zu subjektiv und unsicher wieder verworfen. Die Gesamtzahl der einzelnen mitior-,<sup>17</sup> fortior- und "flatternd klingenden" Laute in Werbegesängen ist bei eisentrauti durchschnittlich höher als bei Ch. biguttulus. Man kann Werbe-

<sup>15</sup> Daß die fortior-Laute in dieser ansehnlichen Anzahl auftreten, gehört zu den auffälligsten Unterschieden gegenüber biguttulus. Diese Reihe steht dann den aufgereihten vorhergehenden mitior-Lauten in ähnlicher Weise gegenüber wie in den Werbungen von brunneus die (dort freilich nicht homolog gebauten) mehreren fortior-Laute (= "Pars fortior" der Werbung) den vorhergehenden mehreren mitior-Lauten (= "Pars mitior").

<sup>&</sup>lt;sup>16</sup> Aus gewissen Beobachtungen geht hervor, daß diese nach einem vergeblichen Ansprung folgenden fortior-artigen Laute der Funktion nach halb eine Fortsetzung der vorhergehenden fortior-Reihen, halb "Abseitslaute" (FABER 1953, S. 34) darstellen.

<sup>&</sup>lt;sup>17</sup> Die Bezeichnungen Cantus mitior, Cantus fortior, Mitificatio usw. sind im Anschluß an den Terminus "Cantus mitior" L. H. FISCHERS (Orthoptera Europaea, Leipzig 1853, S. 179) gewählt (FABER 1929, S. 752, 794; 1953, S. 20, 23, 26).

gesänge aus bis zu 28 Lauten<sup>18</sup> beobachten. Vor allem können bei *eisentrauti* eine ganze Anzahl von fortior-Lauten, häufig 3 bis 5 (bis 7), aber auch bis zu 9, in der Werbung nacheinander kommen.

Der hin und wieder vorkommende interessante Fall, daß in einem Werbegesang im späteren Teil eines metallisch schmetternden Lautes der schwirrende Bestandteil "b" in einer so auffälligen Verlängerung auftritt, als ob einer der kräftigen Stöße "a" ausgefallen wäre, 19 war bei eisentrauti besonders schön zu beobachten und auch in Bandaufnahmen und Oszillogrammen (siehe Abb. 19, 20, 22) festzuhalten. Doch kommt dieser Fall auch bei Ch. biguttulus immer wieder einmal vor. Überhaupt ist das Schwirren "b" im späteren Verlauf und vor allem am Ende besonders kräftiger, schmetternder Laute (fortior-Laute des werbenden eisentrauti und biguttulus) öfters schon ohne Zeitdehnung der Tonbandaufnahme vom menschlichen Ohr herauszuhören.

In bezug auf das Vorangehende, namentlich auch auf das S. 4, Fußnote 6, und das S. 6, Fußnote 9, Gesagte, muß im Auge behalten werden, daß auch bei Ablaufformen, also damit auch bei den Stridulationsformen, eine höhere Einheit, die entstanden ist durch Zusammenschluß niederer Einheiten (wobei diese zum Teil in Wiederholung auftreten unter dichter Zusammendrängung, Verkürzung und Beschleunigung), zum Schluß wieder als Ganzes in gleicher Weise—als hätte sie nun selber den Rangwert dieser nächstunteren Einheit—auftreten und weiter umgebildet werden kann (vgl. das Cyathium-Problem der Botaniker; dies kann an dieser Stelle nicht näher dargestellt werden) wie vorher die einzelne jener eine Stufe niedriger stehenden Einheiten, solange sie noch selbständig und unverkürzt waren. Dies liegt ganz einfach in gewissen natürlichen Gegebenheiten (Gesetzen) begründet, die bei kombinatorischen Vorgängen überall dieselben sind.

Wie Beobachtungen im Freien und vor allem im Laboratorium erwiesen, regen sich die zwei Formen eisentrauti und biguttulus wechselseitig ebenso zum Singen an, wie dies die  $\delta \delta$  von biguttulus unter sich tun, was ich in seiner Weise früher näher beschrieben habe ("Antworten" im Sinn der Poikilochronie [1932, S. 17—18; siehe auch 1953, S. 22: Gewöhnlicher Resonanzgesang, Einstimmungsgesang]). Damit ist aber noch nichts darüber gesagt, was für Unterschiede für das Hören seitens der Weibchen bestehen. Und auch über die Frage der taxonomischen Gleichheit der  $\delta \delta$  sagt dies noch nichts aus; denn biguttulus  $\delta \delta$  reagieren auch noch auf solche Klanggebilde wie mit der menschlichen Zunge vorgebrachte r-Laute (1932, S. 18). Ich habe dieses Mittel schon immer erfolgreich angewandt, um  $\delta \delta$  im Gelände zum Antworten zu veranlassen und sie so auf ihre Artzugehörigkeit zu prüfen.

<sup>18</sup> Bei Werbegesängen von so hoher Zahl sind allerdings auch 1- bis (meist) 2mal Anspringlaute eingeschaltet; doch sind, auch wo diese nicht auftreten, die Werbungen von eisentrauti im Durchschnitt höherzählig als die von biguttulus. — Beispiel einer sehr hochzähligen Werbereihe von eisentrauti: 11 mitior-Laute (erste sehr geringfügig, alle sehr rasch gereiht), 1 Übergangslaut, 6 fortior-Laute, ein Ansprung mit Anspringäußerung, 2 fortior-artige Laute, weiterer Anspringversuch mit Anspringäußerung, 2 fortior-artige Laute, 3 Anspringlaute, noch 1 fortior-artiger Laut; ein weiteres Beispiel: 16 mitior- + fortior-Laute (dabei in diesem Fall mit ganz allmählichem Zunehmen von sehr leisen und kurzen mitior-Lauten zu kräftigeren und längeren bis zu einem erreichten Höhepunkt, von dem an die letzten etwa 6 fortior-Laute dann die gleiche Lautstärke und Länge beibehielten. Das Verlangsamen der Aufeinanderfolge ging dagegen vom ersten mitior- bis zum letzten fortior-Laut weiter); danach vergeblicher Ansprung mit Anspringlauten, denen nochmals 9 fortior-artige Laute folgten.

<sup>19</sup> Es gibt auch Fälle, wo sich diese Erscheinung im gesamten Verlauf des Schmetterlautes zeigt. — Näheres über diese Sonderformen siehe S. 5.

Noch viel besser gelingt das Entsprechende mit Nachahmungen der Laute von *Ch. brunneus*. Über dessen Herbeilockung durch Laute auch über Entfernungen weg siehe Faber 1929, S. 788 f.<sup>20</sup>

In einer soeben erschienenen Arbeit von A. C. Perdeck (Leiden 1957) werden Kreuzung en zwischen Ch. brunneus und biguttulus beschrieben. Ich habe zu einer eigenen alten Veröffentlichung (1929) nachzutragen, daß ich selber bald darauf, am 26. Juli 1929, im Großen Goldersbachtal (Schönbuch bei Tübingen) ein im Gesang intermediär zwischen brunneus und biguttulus liegendes Männchen beobachtet habe, das ich aber leider damals nicht eingehend studieren konnte. Im Aussehen stand dieser Bastard brunneus näher. Jede seiner einzelnen Kurzphrasen dauerte  $^{1}/_{2}$  bis  $^{3}/_{4}$  Sekunden. Eine Werbung lag nicht vor, Nachklingen einer Werbeerregung erschien bei längerer Beobachtung den Umständen nach ebenfalls ausgeschlossen. Von solchen Lauten folgten je etwa sieben in einer Gruppe aufeinander. Diese Anzahl war öfters zu beobachten. Der Klang war weicher als bei Ch. biguttulus.

Es ist also noch nachträglich die kurz vorher veröffentlichte Bemerkung (1929, S. 777 und 799) zu ändern, daß sich diese Spezies offensichtlich nicht miteinander kreuzen würden, weil sich keine Übergänge in den Lautäußerungen fänden.

Nach dem Abschluß der vorliegenden Arbeit erhielt ich den "Bericht über die 8. Wanderversammlung Deutscher Entomologen", Berlin 1957, zugesandt, der einen Aufsatz von W. Jacobs enthält. W. Jacobs berichtet über den interessanten Fund einer besonderen Population von Ch. biguttulus bei Carbonin (Südtirol); aus seiner ausgezeichneten Darstellung geht hervor, daß die Tiere dieser Population offenbar gewöhnliche Gesänge mit bis zu 9 schmetternden Lauten äußern (S. 16 Bild 1, S. 17 oben). —

Für die Bildung von Orthopteren-Gesängen durch Kombination von Elementen, die von Haus aus verschiedenen biologischen Funktionen zugehören, sei auch auf das in der gleichen Gattung liegende Beispiel von Chorthippus dorsatus (Zett.) — unter Vergleichung mit montanus (Charp.) und longicornis (Latr.) — hingewiesen, dessen Werbegesang und dessen gewöhnlicher Gesang aus Kurzphrasen bestehen, in denen die Grundformen der Chorthippus-Kurzphrase und des Rivalenlauts in dichter Aufeinanderfolge zu einer neuen Einheit verbunden sind (Faber 1929, S. 765).

Die abgebildeten Oszillogramme dieser drei Spezies sollen folgendes zeigen:

Dem Ch. montanus einerseits fehlt die Bewegungsform der Ungleichheit (Asyndromie) bei der Bewegung der Hinterschenkel ganz — sowohl im Werbegesang wie im gewöhnlichen und im Rivalengesang mit seinen beschleunigt sich folgenden Einzellauten. Ch. montanus hat nur durch syndrome Bewegungen erzeugte Stridulationsweisen (Abb. 32—36).

Bei Ch.longicornis dagegen tritt zwar im Werbegesang und im gewöhnlichen Gesang ebenfalls nur syndrome Bewegung der beiden Hinterschenkel auf; vom Rivalenlaut gibt es bei dieser Spezies zwei Formen: eine mit ebenfalls syndromer Bewegung beider Hinterschenkel (Abb. 38), mit Beschleunigung in der Folge der Lautbestandteile, dann aber eine zweite, die durch ungleichläufige, und zwar gegenläufige Bewegung beider Hinterschenkel erzeugt wird.

Bei Ch. dorsatus endlich dient eine asyndrome Bewegung der Hinterschenkel nicht nur zur Bildung des Rivalenlauts (Abb. 41, 42); hier ist sie außerdem auch zu einem der zwei Bestandteile des Werbegesangs (Abb. 45, 46) und des gewöhnlichen Gesangs

<sup>&</sup>lt;sup>20</sup> Später konnte das Herbeilocken durch Lautäußerungen auch für Tettigoniiden festgestellt werden; zunächst 1934 in Untersuchungen an der großen Wanstschrecke *Polysarcus denticauda* (Charp.), die, wie sich später ergänzend zeigen ließ, auch auf vom Tonband wiedergegebene Artgesänge zuwandert. — Ich habe auf die Bedeutung hingewiesen, die diese Tatsachen für Verfahren der Schädlingsbekämpfung gewinnen können (1942 und 1946).

(Abb. 40) geworden. Beachtenswert ist, daß diese Verbindung der syndromen und dann asyndromen Bewegung auch schon in einem Teil der Rivalenlaute<sup>21</sup> selber angebahnt ist: Diese werden öfters durch einen dicht angefügten, kurzen Lautbestandteil eingeleitet, der durch einmaliges gleichsinniges Auf- und Abgehen der Hinterschenkel erzeugt wird (1929, S. 765), also durch die einfachste Grundform der syndromen Bewegungskoordination (Abb. 41). Die gleiche Verbindung kommt, aber hier viel seltener, nur als Ausnahme, auch im Rivalenlaut von *Ch. longicornis* vor, indem in seiner ersten Hälfte die syndrome (dem gewöhnlichen Gesang ähnelnde) Form des Rivalenlauts, in seiner zweiten die asyndrome (wechselläufige) Form des Rivalenlauts aneinandergefügt sein kann: eine Kombination, die ja bei *Ch. montanus* gar nicht auftritt, während sie bei *Ch. dorsatus* die Form des gewöhnlichen und des Werbegesangs (bis auf Ausnahmeformen) ausschließlich bestimmt. Bei *Ch. dorsatus* gibt es also u m g e k e h r t keine unter diesen drei Gesangsformen, bei der das Element der a s y n d r o m e n B e w e g u n g fehlen würde.

Das Oszillogramm von Ch. montanus gibt dabei Anlaß, auf eine sehr wichtige Erscheinung hinzuweisen. Abb. 32 und 34 bis 36 zeigen einen gewöhnlichen und einen Werbegesang, der durch eine Folge von 11 (nur 10 deutlich sichtbar) bzw. 17 Aufund Abbewegungen der stridulierenden Hinterschenkel hervorgerufen ist. Jede einzelne solche Auf- und Abbewegung der Hinterschenkel erzeugt nun aber nicht etwa einen einheitlichen Schallvorgang; aber ebensowenig einen Schallvorgang, in welchem etwa jedes einzelne Schrillzäpfchen des Hinterschenkels in Erscheinung treten würde, wie es an der Schrillader der Deckflügel vorbeigleiten und in gleichem Abstand von jedem nächsten einen akustischen Einzeleffekt hervorrufen würde. Vielmehr läßt das Oszillogramm erkennen, daß durch jedes Vorbeiführen der ganzen Schrillzäpfchenreihe an der Schrilleiste des Deckflügels eine nur kleine Anzahl von Schwingungszügen erzeugt wird (rund 8 bis 12, von denen aber nur die etwa 6 letzten klar in Erscheinung treten, während die vorderen ineinander übergehen).

In einer früher (1929, S. 770—773, mit Abb. 1—5) mitgeteilten Überlegung wird ausgeführt, daß die Schrillzäpfchen so verteilt sind, daß — wenigstens in einer gewissen Annäherung — in derselben Zeiteinheit eine ähnliche Zahl von Zäpfchen an der Schrillader des Deckflügels vorbeigeführt wird. Dies bleibt zwar grundsätzlich richtig, doch möchte ich in Ergänzung dazu darauf hinweisen, daß nicht in je gleichen Abständen jedes einzelne Schrillzäpfchen einen Anstoß erzeugt. Trotzdem gilt für das Verteilungs prinzip noch dasselbe. Die Tonhöhe, richtiger die auftretenden Frequenzen dieses Klanggemischs hängen überhaupt sehr von anderen, ganz verschiedenartigen Faktoren ab.

Außerdem ist eine zweite, ebenfalls wichtige Tatsache hervorzuheben. Eine solche, durch ein einmaliges Abwärtsgehen der Hinterschenkel erzeugte Figur der Oszillogramme Abb. 32 und 34 zeigt eine oberflächliche Ähnlichkeit mit den Figuren der Oszillogramme Abb. 25 und 26 von *Ch. brunneus*, obwohl diese letzteren etwas ganz anderes abbilden, nämlich eine gewisse Zahl von Pulsen, indem jedesmal eine ganze Anzahl, nämlich 11 Auf- und Abbewegungen der schwingenden Hinterschenkel sehr rasch aufeinanderfolgen und die ganze Folge zusammen die Figur erzeugt.<sup>22</sup>

<sup>&</sup>lt;sup>21</sup> Daß Kombinationen, die den Werbegesang und selbst den gewöhnlichen Gesang auszeichnen, auch im Rivalengesang auftreten, der ohne Zweifel zu den phylogenetisch sehr ursprünglichen Gesangsformen gehört, hatten wir auch schon bei *Ch. mollis* (siehe S. 4, Fußnote 6) und *Ch. biguttulus* anzumerken.

<sup>&</sup>lt;sup>22</sup> Abb. 27 zeigt von *Ch. brunneus* eine stärkere Vergrößerung, so daß ein von einer einzelnen Hinterschenkelbewegung erzeugter Klangvorgang nun auch in einer gewissen Verbreiterung erscheint. Man vergleiche etwa in Abb. 27 die Figuren, die Aufabbewegungen der Hinterschenkel entsprechen, mit dem oszillographischen Abbild dessen, was etwa in Abb. 37 durch eine einzelne Hinterschenkel-Aufabbewegung von *Ch. longicornis* entsteht (beispielsweise 3. Figur von links).

Dies ist für das Vergleichen auf den ersten Blick ähnlich aussehender Acridiiden - Oszillogramme sehr wichtig: Rückschlüsse von Oszillogrammen auf die lauterzeugenden Bewegungsformen dürfen also nur unter vorsichtiger Überlegung solcher Verhältnisse ausgeführt werden.

Übrigens kann in sehr langsam-gedehnt ausgeführten Werbegesängen von Ch. montanus, wie sie in dieser Form manchmal in den kühl werdenden Abendstunden gebracht werden, das menschliche Ohr diese, wie gesagt, in ihrer Zahl nicht der Zahl der Zäpfchen entsprechenden Schwingungszüge heraushören. Eine andere Acridiiden-Spezies, bei der dies unter bestimmten günstigen Umständen so auffällig wird, daß ich durch sie ebenfalls schon vor der Unterstützung durch Tonbänder auf diese Erscheinung hingewiesen wurde, ist Arcyptera fusca (Pall.) (siehe Abb. 48—50).

Für eine Betrachtung unter allgemeineren Gesichtspunkten seien zum Schluß noch folgende Überlegungen angefügt. So wie bei den Tettigoniiden und Grylliden die Flügelstridulationen, ferner die verschiedenen Formen des "Flügelschlagens im Sitzen", der Flugeinleitung und des Fluges alle aus derselben Wurzel stammen (Stuttgarter Beitr. z. Naturkunde 1957, Nr. 2): so sind innerhalb der Gruppe der Acridiiden bestimmte funktionelle Bewegungsweisen der Hinterschenkel unmittelbar parallel den femoralen Ausdrucks- und namentlich Stridulationsbewegungen; es handelt sich um echte Entsprechungen der Bewegungskoordinationen. Aus Raummangel muß leider auf die früheren Zusammenstellungen (1953) verwiesen werden, besonders auf die Zusammenstellung der Grundtypen von Äußerungsformen S. 32 bis 50. Die dortigen Nebeneinanderstellungen und Verweisungen sind ganz nach dem Gesichtspunkt vorgenommen, bewegungsparallele und im engeren Sinn verwandte Äußerungen zusammenzuordnen. Nach den inzwischen gemachten Erfahrungen an weiteren Spezies und Gruppen darf heute noch stärker auf solche Ursprungsgemen in samkeiten hingewiesen werden.

Zu den ursprünglichsten Bewegungskoordinationen und Lautäußerungen gehören diejenigen, die in den Funktionskreisen der Störungsabwehr und Rivalität, der Paarung und der Paarungseinleitung auftreten. Bei der Reaktion auf Störungen kommen als primitive, allgemein verbreitete Bewegungskoordinationen folgende vor: Die Bewegung des "Aufzuckens" Nr. 22 (mit Nr. 23), eine häufig unter Mitbewegung des ganzen Körpers erfolgende rasche Aufwärts- oder Aufabbewegung der Hinterschenkel - in der sich u.a. sowohl die plötzlich eingenommene Haltung der Fluchtsprungbereitschaft wie die Vorbereitung zum abwehrenden Ausschnellen der Hintertibien vereinigen -, die bei dem sich leicht von selbst damit verbindenden Anreiben der Flügeldecken unmittelbar (schon ohne weitere Umformung) lauthaft werden kann. Sie ist nach Funktion und Form eng verwandt (und durch alle Übergänge verbunden) mit dem abwehrenden Hintertibienausschnellen Nr. 21, bei dem, seiner Natur entsprechend, vielfach ebenfalls eine Auf- und Abbewegung der Hinterschenkel stattfindet, oft ebenfalls unter lauthaftem Anreiben an die Elytren. Das Auf- und Abgehen der Hinterschenkel bei der Bewegung des "Aufzuckens" findet öfters nicht nur einmal, sondern zweimal oder in rascher Bewegung mehrmals nacheinander statt. Dies läßt sich oft als natürliche, von selbst sich einstellende kleine Nach- und Erweiterungsbewegung feststellen; in anderen Fällen zeigen sich schon Anfänge einer Ausformung im Sinn der gleich zu besprechenden Wiederholungsbewegung. Dies ist auch bei Larven zu beobachten (Beispiele aus vielen: Arcyptera fusca, wo die primitive Form bei den Imagines sogar verlorengegangen ist: 1953, S. 87-90; Ch. mollis: 1953, Beilage 3).

Eine Einheit bildet auch der Funktions- und Formenkreis des Anspringens bei der Paarung. Die funktionsbedingte Grundbewegung des Anspringens liefert zugleich die Form der lauterzeugenden Bewegung (Nr. 13), nämlich ein rasches Aufund vor allem Wiederabwärtsfahren der Hinterschenkel. Bei manchen Spezies tritt zum

Nr. 1

Teil nur eine solche Auf- und Wiederabwärtsbewegung auf (Abb. 47). Bei vielen tritt Erweiterung ein durch Wiederholung (Abb. 31), jenes wichtige Grund-phänomen bei der Ausdrucksformen-Bildung, und dies kann zu längeren Aufreihungen (z. B. bei Ch. vagans [Eversm.], eisentrauti u. a.) führen. Angesichts des Einschlags von Aggression, der beim Anspringen mit vorhanden ist, ist es nicht überraschend, daß Anspringäußerung und Rivalenäußerung in der Form manchmal identisch sind (z. B. bei Chrysochraon: 1953, S. 96; Arcyptera: S. 84; Omocestus viridulus: 1953, Beilage 2).

Dies sind nur wenige herausgegriffene Beispiele.<sup>23</sup> Für alle anderen Grundtypen von Äußerungsformen und für alle weiteren Bewegungsparallelitäten sei auf die Angaben von 1953 verwiesen. Das Vorhergehende sollte zweierlei hervorheben: das natürliche Zusammenfallen gewisser funktioneller Bewegungen und der die zugehörigen Begleitlaute erzeugenden Bewegungen, ferner das erweiternde Wiederholen von Bewegungsvorgängen als ein Grundphänomen bei der Herausentwicklung differenzierterer Ausdrucksäußerungen, im hier betrachteten Fall also: Lautäußerungen.

Die im ersten Teil dieses Aufsatzes beschriebenen Erscheinungen, die hier in der Form einer nach Homologien vergleichenden Zusammenstellung mitgeteilt wurden, werden allgemeinere Bedeutung gewinnen, wenn — wie ich hoffe — in nächster Zeit die Ergebnisse von Vererbungsexperimenten die Eigenständigkeit, Kombinierbarkeit, Austauschbarkeit und Abwandelbarkeit der einzelnen Äußerungs- und Bewegungsradikale noch näher aufhellen werden. Dann werden auch mehr und mehr die Wege frei werden, um über die Entstehung der verschiedenen Formen der Tier-Lautäußerungen Weiteres zu erfahren und besonders die Deutung komplizierterer und gegenüber den Grundformen stärker abgewandelter Gesänge zu finden.

#### Bemerkungen zu den Oszillogrammen S. 15 bis 28

Es wurde darauf verzichtet, in dieser kurzen Arbeit noch weitere Auswertungen der abgebildeten Oszillogramme zu geben. Sie lassen sich unmittelbar aus den Abbildungen ablesen; die dazu gehörenden näheren Beschreibungen dieser Lautäußerungen und Angaben über ihre Variationsmöglichkeiten sind in der Veröffentlichung von 1953 (unter Einbeziehung früherer Angaben) mitgeteilt.

Die Oszillogramme werden, wie bekannt, von links nach rechts gelesen. Das Auftreten und die Verteilung der abgebildeten Ausschläge entsprechen dem rhythmischen Verlauf der Lautäußerungen, die wechselnde Ausschlagweite der jeweiligen Lautstärke.

Ausschläge der oft nicht als schwarze Gerade (in der Mitte) durchlaufenden Nullinie dagegen haben mit den Lautformen nichts zu tun, sie sind durch Unvollkommenheiten der damaligen Aufnahmemöglichkeiten entstanden.

Die Äußerungen stammen in der Regel von  $\circlearrowleft$   $\circlearrowleft$ , die noch beide Hinterbeine besitzen. In gewissen bezeichneten Fällen war es zur Aufhellung der Lautstruktur günstiger, Äußerungen von  $\circlearrowleft$   $\circlearrowleft$  einzureihen, die nur noch e i n e n lauterzeugenden Hinterschenkel haben.

Die Frequenzzeitmarkierung beträgt 50 Hz.

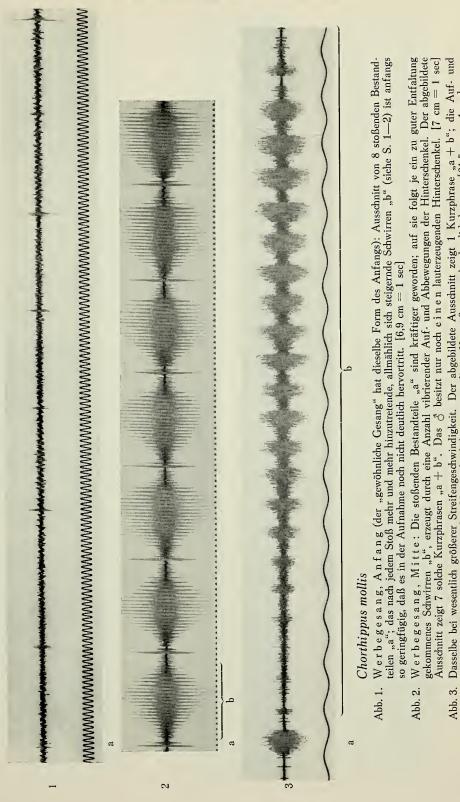
Aufnahmen mit Zweistrahl-Oszillograph Cossor [Type 1049 MK II].

<sup>&</sup>lt;sup>23</sup> Einiges aus den vorhergehenden Überlegungen siehe in anderem Zusammenhang auch S. 4, Fußnote 6.

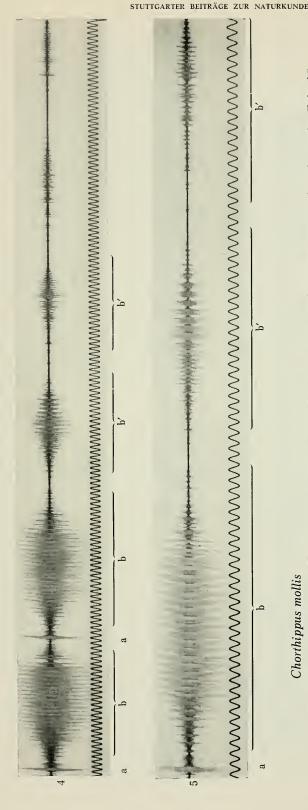
Abbewegungen des lauterzeugenden Hinterschenkels treten in dieser Vergrößerung sehr deutlich hervor. [61,5 cm = 1 sec]

Abb. 3.

# Chorthippus mollis (Charp.)

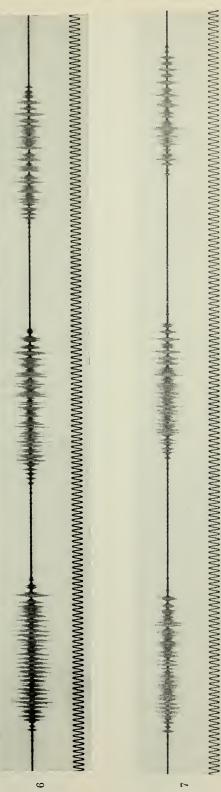


# Chorthippus mollis (Charp.)



### Chorthippus mollis

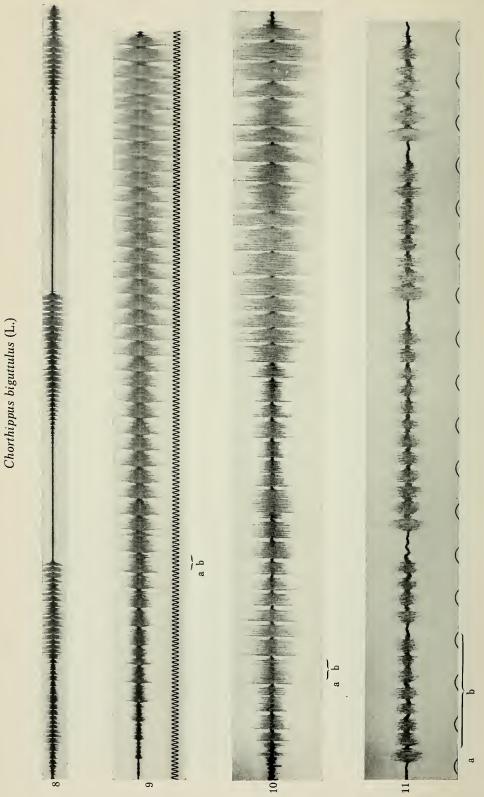
- Werbegesang, Schluß: Die Lautstärke der Kurzphrasen "a + b" ist aufs höchste gesteigert, ihre schwirrenden Teile "b" sind noch mehr gedehnt, ihre Aufeinanderfolge ist etwas verlangsamt. Das Bild zeigt die 2 letzten dieser Kurzphrasen "a + b". Es schließen sich in ähnlicher Reihungsgeschwindigkeit die andersartigen, aber homodynamen Kurzphrasen "b" an, von denen die 4 ersten abgebildet sind; bei ihnen fehlt der stoßende Bestandteil "a". Abgebildet ist der Gesang eines &, das seine Laute in der gewöhnlichen Weise mit beiden Hinterschenkeln erzeugt; da deren Bewegungen nicht streng syndrom sind und also die erzeugten Lautbestandteile sich nicht genau decken, erscheinen die Schwingungszüge des Oszillogramms etwas verwaschen oder doppedt. 6.9 cm = 1 secAbb. 4.
  - Dasselbe bei doppelt so großer Streifengeschwindigkeit. Der abgebildete Ausschnitt zeigt noch die letzte dieser Kurzphrasen "a + b" und 2 der folgenden Kurzphrasen "b". [14 cm = 1 sec] den Gesang verschiedenartige lautliche Anteile bei (siehe S. 2, Abb. a); jeweils nach mehreren Gesängen vertauschen die beiden Wenn beide Hinterschenkel vorhanden sind, führen sie in den Werbegesängen im Hauptverlauf (bis vor die andersartigen Kurzphrasen b'hin) in einer Art von Arbeitsteilung verschiedenartige Bewegungen aus und steuern also zum entstehen-Hinterschenkel ihre Aufgaben. Abb. 5.

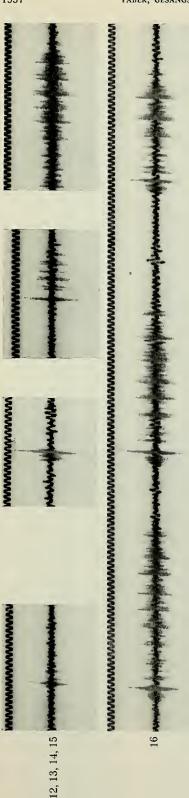


Laute des Weibchens, den Kurzphrasen "b" des 👶 ähnlich klingend und gewöhnlich auf diese antwortend. Ausschnitt von 3 Lauten. [6,9 cm = 1 sec]Abb. 6.

Fortsetzung zum Vorigen: die 3 nächsten Laute des Q. Die letzten Kurzphrasen aus dem Hauptverlauf des Werbegesangs des S (Abb. 4), die daran sich anschließenden andersartigen Laute (b') des S (Abb. 4) und die Antwortlaute des Q (Abb. 6 und 7) sind ziemlich anach Struktur und nach Anzahl der lauterzeugenden Auf- und Abbewegungen der Hinterschenkel. Dabei sind die mäßigkeit auffallenden Laute des Werbegesangs des & (Abb. 2 und 3) oder aber weniger regelmäßig (je letzter Laut in Abb. 6 und 7), wie letzteres auch bei anderen Spezies oft eine Eigenschaft der unausgeprägteren Q-Lautäußerung ist, oder es werden innerhalb desselben Lautes beide Weisen aneinandergefügt (Beispiel: mittlerer Laut von Abb. 7). [6,9 cm = 1 sec] Laute des Q entweder ebenfalls auffallend regelmäßig (erster Laut in Abb. 6) und damit ganz von der Art der durch ihre große Regel-

STUTTGARTER BEITRÄGE ZUR NATURKUNDE





### Chorthippus biguttulus

auf  $^2/_7$  verkleinert. Der Aufbau eines typischen gewöhnlichen Gesangs von Ch. biguttulus tritt anschaulich hervor (vgl. S. 8, 9): starker Abfall der Länge des zweiten Lautes gegenüber dem ersten; viel geringerer des dritten Gesamtverlauf eines gewöhnlichen Gesangs, aus 3 "schmetternden Lauten" = Kurzphrasenreihen) bestehend. Gegenüber den übrigen Oszillogrammen Lautes gegenüber dem zweiten (2,8; 2,0; 1,7 sec); umgekehrt Zunahme der Pausenlängen (1,6; 2,1 sec). [Etwa 2 cm = 1 sec]

Erster, in der typischen Weise längerer der mehreren "schmetternden Laute", aus denen ein gewöhnlicher Gesang besteht. - Die fortior-Laute von Chorthippus biguttulus zeigen übrigens dieselbe Form, zum Teil sind sie auch noch etwas länger. — Das Bild läßt 46 Kurzphrasen "a + b" erkennen. Auf die 14. folgt die 15. ganz rasch; hier ist das auf "a" folgende Schwirren "b" ganz oder so gut wie ganz weggefallen. (Weitere Unregelmäßigkeiten bleiben bei diesen Zählungen unberücksichtigt.) Gegenüber den übrigen Oszillogrammen auf  $^{4/5}$  verkleinert. [5,5 cm = 1 sec]

der vor der Mitte das stetige Anwachsen der Lautstärke wieder unterbricht - eine, jedoch nicht seltene, unregelmäßige Bildung - und erst in der Laut aus einem gewöhnlichen Gesang (= erster der 3 Laute von Abb. 8),

zehnen Kurzphrasen ist namentlich in der ersten Hälfte sehr ausgeprägt. Das Bild zeigt etwa 40 Kurzphrasen "a + b", einige sind gegenüber den anderen etwas verlängert. [Etwa 6,9 cm = 1 sec] zweiten Hälfte zur vollen Stärke gelangt. Das Auseinandertreten der ein-

Fünfte bis neunte der Kurzphrasen von Abb. 10 bei wesentlich größerer Streifengeschwindigkeit. Der erste verstärkte Stoß "a" tritt gegenüber den folgenden 5-11 schwächeren Bildungen des nachfolgenden schwirrenden Bestandteils "b" deutlich hervor. Das Tier stridulierte mit beiden Hinterschenkeln, deren Bewegungen nicht streng syndrom sind. [57 cm = 1 sec]

Rivalenlaut bzw. Reaktionslaut auf Störungen, rein aus "Nr. 23" bestehend. [6,9 cm = 1 sec]Abb. 12, 13.

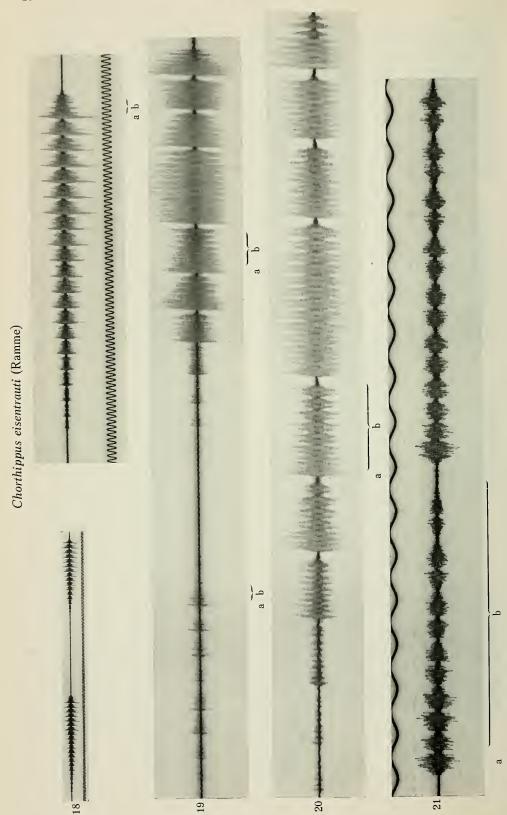
Abb. 14.

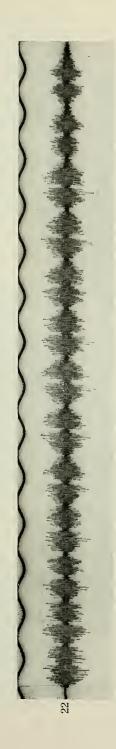
Rivalenlaut, bestehend aus ausgeprägtem einleitendem Bestandteil "Nr. 23" and anschließendem Nachvibrieren. [6,9 cm = 1 sec]

Abb. 15.

Rivalenlaut, ausnahmsweise nicht vom Typ "Nr. 23 + 2", sondern ohne vorgesetzten Laut "Nr. 23", also nur "Nr. 2". [6,9 cm = 1 scc]

Drei Rivalenlaute des Typs "Nr. 23 + 2′". [6,9 cm = 1 sec]





# Chorthippus eisentrauti

Erster und zweiter Laut eines aus 6 "schmetternden Lauten" (= Kurzphrasenreihen) bestehenden gewöhnlichen Gesangs .vgl. S. 8), bei dem aber schon eine Beimischung von Werbeerregung vorhanden war. Auf 2/7 verkleinert gegenüber den übrigen Oszillogrammen. Im Unterschied zu biguttulus (vgl. Abb. 8) geringerer Längenabfall vom ersten zum zweiten Laut; Laute überhaupt kürzer (1,3; 1,0 sec). Auffällige Betontheit der die einzelnen Kurzphrasen einleitenden kräftigen Stöße. [2 cm = 1 sec] Abb. 17.

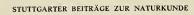
abb. 18. Erster dieser Laute, nicht verkleinert. [6,9 cm = 1 sec]

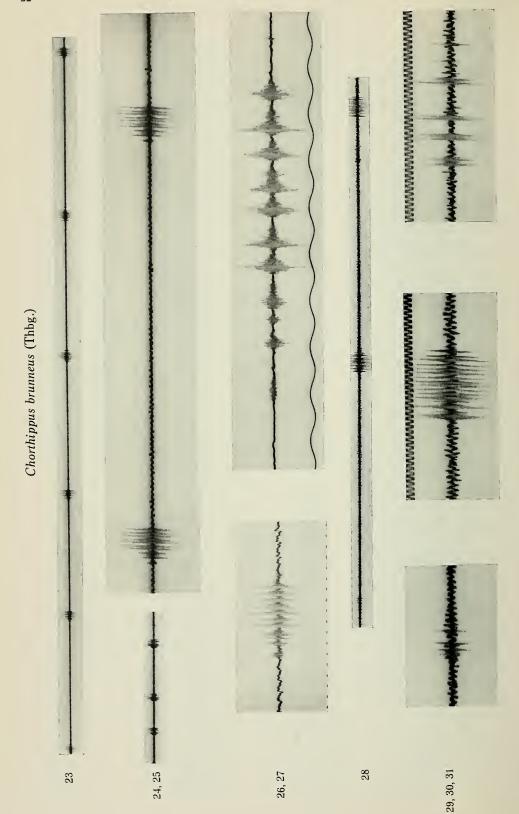
Struktur wie die gewöhnlichen Schmetterlaute, wegen der geringen Lautstärke erscheinen aber nur die kräftigeren Stöße ("a") vollständig, die schwächeren Siöße des Schwirrens ("b") sind nur noch angedeutet. — Bei der Sonderform tritt mehrmals starke Ein "flatternd klingender Laut" und eine Sonderform eines Werbegesanglauts. — Die Flatterlaute haben dieselbe Verlängerung des Schwirrens ("b") ein. Es handelt sich um Äußerungen eines 🧷 das nur noch einen lauterzeugenden Hinterschenkel besitzt. [Etwa 6,9 cm = 1 sec]

Die Sonderform mit größerer Streifengeschwindigkeit. [Etwa 14,2 cm = 1 sec]

Fünfte und sechste Kurzphrase aus der Sonderform bei wesentlich größerer Streifengeschwindigkeit. [59,5 cm = 1 sec] Abb. 21.

Ebenso siebente Kurzphrase aus der Sonderform. Man vergleiche die 3 Kurzphrasen (= die 5., 6. und 7.) des Gesangs von eisen-Beide Kurzphrasen haben die Struktur a + b; a = kräftigere einfache Bestandteile, bei mollis von b durch einen Absatz getrennt, bei rauti in Abb. 21 und 22 mit der einen gleich stark vergrößerten Kurzphrase aus der Mitte eines Gesangs von Ch. mollis (Abb. 3). visentrauti unmittelbar angefügt. [59,5 cm = 1 sec]



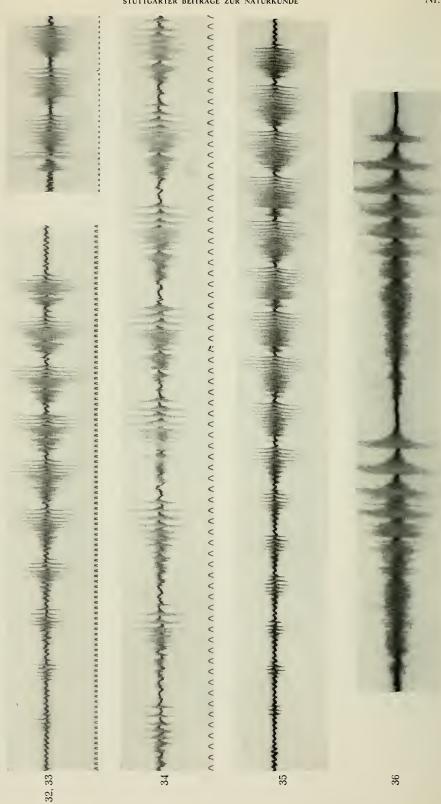


FABER, GESANGSFORMEN IN DER GATTUNG CHORTHIPPUS

### Chorthippus brunneus

- Gewöhnlicher Gesang aus 6 einzelnen Kurzphrasen; gegenüber den übrigen Oszillogrammen auf 2/7 verkleinert. [Etwa Abb. 23.
- Drei Laute eines bei Rivalen erregung geäußerten Gesangs; wesentlich dichteres Zusammenrücken der Kurzphrasen. Ebenfalls auf  $^{2/7}$  verkleinert. [2 cm = 1 sec] Abb. 24.
- Zwei Kurzphrasen des gewöhnlichen Gesangs (Abb. 23), unverkleinert. [Etwa 6,9 cm = 1 sec]
- Dasselbe: Eine Kurzphrase des gewöhnlichen Gesangs bei größerer Streifengeschwindigkeit. [14,3 cm = 1 sec]
- Abb. 27. Dasselbe bei noch größerer Streifengeschwindigkeit. [Etwa 62 cm = 1 sec]
- Ausschnitt aus einer Werbung, 1 mitior- und 2 fortior-Kurzphrasen zeigend. Ebenfalls auf 2/7 verkleinert. [2 cm = 1 sec] Abb. 28.
  - Einzelne mitior-Kurzphrase aus der Werbung. Kürzer, mit einer geringeren Zahl von lauterzeugenden Hinterschenkelbewegungen gegenüber der einzelnen Kurzphrase des gewöhnlichen Gesangs. [Etwa 6,9 cm = 1 sec] Abb. 29.
    - wöhnlichen Gesang eher länger und eher noch kräftiger; sie wird durch mehr Auf- und Abbewegungen der Hinterschenkel erzeugt. Einzelne fortior-Kurzphrase aus der Werbung (Abb. 28), unverkleinert. Die einzelne fortior-Kurzphrase ist gegenüber dem ge-6.9 cm = 1 secAbb. 30.
- Abb. 31. Fünf Anspringlaute. [6,9 cm = 1 sec]

Chorthippus montanus (Charp.)



FABER, GESANGSFORMEN IN DER GATTUNG CHORTHIPPUS

# Chorthippus longicornis (Latr.)





## Chorthippus montanus

Gewöhnlicher Gesang aus 11 einzelnen Lautbestandteilen (von denen nur 10 im Bild deutlich sichtbar sind), 11 syndromen Auf- und Abbewegungen der Hinterschenkel entsprechend. Stridulation eines 🖒 mit nur einem Hinterschenkel. [6,9 cm = 1 scc] Abb. 32.

Rivalengesang aus 3 Lautbestandteilen, denen eine auftaktartige Bildung dicht angefügt vorausgeht. Lauterzeugung wiederum durch syndrome Auf- und Abbewegungen der Hinterschenkel. Im Gegensatz zum allmählichen Anschwellen des gewöhnlichen Gesangs besteht hier von Anfang an volle Lautstärke. [6,9 cm = 1 sec] Abb. 33.

Derselbe gewöhnliche Gesang wie in Abb. 32, aber mit größerer Streifengeschwindigkeit. Die drei ersten Lautbestandteile sind hier nicht mahr mit abgebildet. [14,3 cm = 1 sec] Abb. 34.

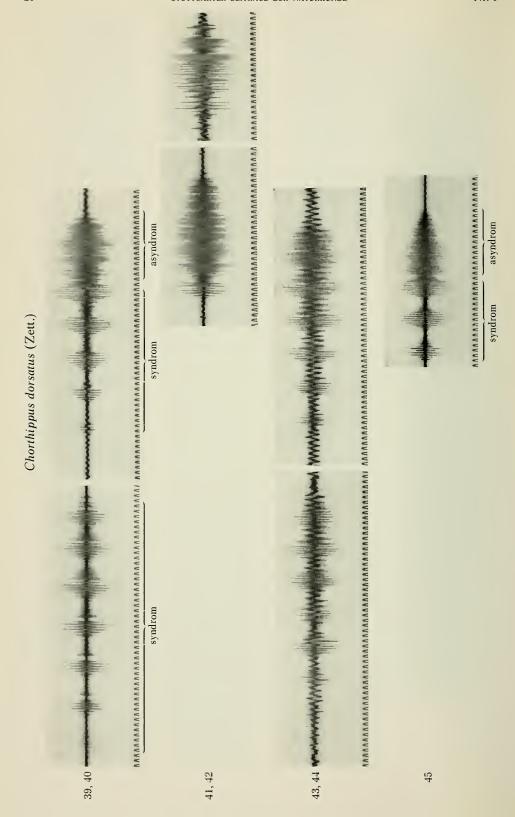
Werbegesang aus 17 Lautbestandteilen, 17 Auf- und Abbewegungen der Hinterschenkel entsprechend. [Etwa 6,9 cm = 1 sec]

Dasselbe mit wesentlich größerer Streifengeschwindigkeit; in der Abbildung erscheinen nur zwei Laute aus dem späteren Teil des Gesangs. [Etwa 60 cm = 1 sec]

# Chorthippus longicornis

- Gewöhnlicher Gesang. Es erscheinen 10 Auf- und Abbewegungen der Hinterschenkel. [7 cm = 1 sec] Abb. 37.
- Rivalen gesan g. Es erscheinen 7 Aufwärtsbewegungen und ebenso viele Abwärtsbewegungen der syndrom geführten Hinterschenkel in doppelt so dichter Folge wie beim gewöhnlichen Gesang.

Die Hinterschenkel werden bei dieser Stridulation stärker gegen die Elytren gedrückt; die Zahl der Lautbestandteile ist kleiner, ihre Dauer etwas geringer. Auch hier erzeugt — im Gegensatz zum Anschwellen des gewöhnlichen Gesangs — schon die erste Auf- und Die zweite Form des Rivalenlautes, durch asyndrome Hinterschenkelbewegungen erzeugt, ist hier nicht abgebildet Abbewegung einen ebenso kräftigen Laut wie die folgenden. [7,1 cm = 1 sec]





46

secondary accordance

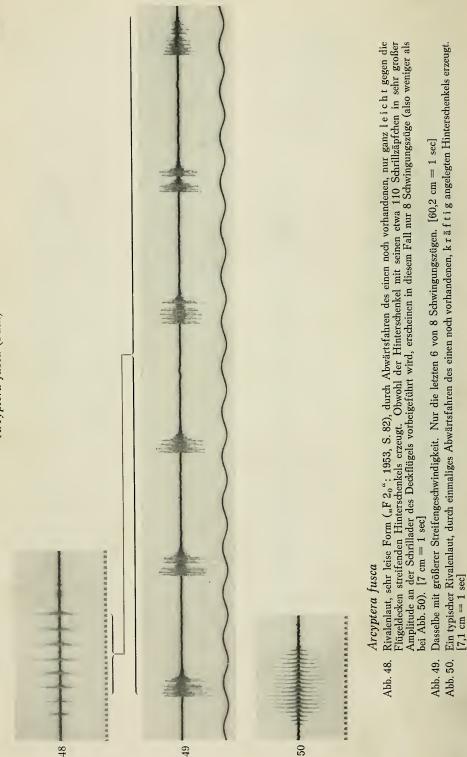
### IAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA

#### Chorthippus dorsatus

47

- Seltene Ausnahmeform des gewöhnlichen Gesangs, bei der der zweite, durch asyndrome Hinterschenkelbewegungen erzeugte Abschnitt wegfällt. Diese Sonderform entspricht ganz dem gewöhnlichen Gesang von Chorthippus montanus und longicornis. [6,9 cm = 1 sec] Abb. 39.
  - Gewöhnlicher Gesang, typische Form: Zuerst 5 durch syndrome Hinterschenkelbewegungen erzeugte Lautbestandteile, dann ein abschließender Lautbestandteil, durch asyndrome Hinterschenkelbewegungen hervorgebracht. Der erste Abschnitt entspricht also dem Bewegungstyp des gewöhnlichen Gesangs von Chorthippus montanus und longicornis, der zweite dem des asyndrom erzeugten Rivalenlauts von longicornis. [6,9 cm = 1 sec] Abb. 40.
- ausdehnung durch asyndrome Hinterschenkelbewegungen entstehende Lautäußerung, eingeleitet durch ein en vorhergehenden Lautbestandteil (von der Årt, wie er sonst im gewöhnlichen Gesang auftritt), erzeugt durch einmaliges syndromes Auf- und Abbewegen der Hinterschenkel. 42: Asyndrom gebildete Form: am häufigsten auftretend. [7 cm = 1 sec] Rivalenlaut, von dem es zwei Formen gibt: 41: Syndrom-asyndrom gebildete Form: das Oszillogramm zeigt die in ihrer Haupt-Abb. 41, 42.
- Zwei Kurzphrasen aus einer längeren, monotonen Werbereihe. Als Sonderform beim Werben vorkommend. Wie der gewöhnliche Gesang gebaut, jedoch der durch asyndrome Bewegungen erzeugte Teil so gut wie ganz wegfallend (Abb. 43) — gewissermaßen dieenige verminderte Form, die jenen (gleichfalls seltenen) Ausnahmeformen des gewöhnlichen Gesangs entspricht, bei denen ebenfalls der zweite, asyndrom erzeugte Teil wegfällt (siehe oben) — oder wenigstens etwas zurücktretend (Abb. 44). [6,9 cm = 1 sec] Abb. 43, 44.
- zeugte Lauthestandteile; auch der durch asyndrome Bewegungen erzeugte Schlußteil ist etwas schwächer. Die für das Werben typische Werbegesang, typische Form; gegenüber dem gewöhnlichen Gesang in beiden Teilen kürzer und einfacher: nur 3 syndrom er-Verlängerung (Prolongatio) wird hier durch oftmalige Wiederholung der abgebildeten Äußerung in rascher, monotoner Folge dargestellt. 6.9 cm = 1 secAbb. 45.
  - o. 46. Dasselbe mit größerer Streifengeschwindigkeit. [14,2 cm = 1 sec]
    - ob. 47. Anspringlaut. [6,9 cm = 1 sec]

Arcyptera fusca (Pall.)



#### ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A [Biologie]

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Faber Albrecht

Artikel/Article: Über den Aufbau von Gesangsformen in der Gattung Chorthippus Fieb. (Orthoptera) und über phylogenetische Gemeinsamkeiten bei Stridulationsund anderen Bewegungsformen 1-30