

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Dezember 1959

Nr. 30

Aus der Forschungsstelle für Vergleichende Tierstimmen- und Tierausdruckskunde (Bioakustik)
des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart

Verhaltensbiologie, besonders Ausdrucksäußerungen (einschließlich Lautäußerungen) einiger Wanderheuschrecken und anderer Orthopteren (Orthopt., Acrid.: Catantopinae und Oedipodinae)¹

Von Ingrid Laub-Drost

Mit 11 Abbildungen

Inhalt

	Seite
A. Einleitung	1
B. Material und Methode	2
C. „Äußerungen im Zustand niederer Aktivität“	2
D. Weitere Verhaltensweisen, die den untersuchten Arten mehr oder minder gemeinsam sind	4
E. Besondere Verhaltensweisen einer „Catantopinen-Untergruppe“ (<i>Schistocerca</i> , <i>Nomadacris</i> , <i>Anacridium</i> , <i>Acanthacris</i> , <i>Ornithacris</i>)	7
F. <i>Tylotropidius</i> als Angehöriger einer anderen „Catantopinen-Untergruppe“	10
G. Comstock-Kellog-Drüsen als besondere Gemeinsamkeit aller untersuchten Catantopinen-Arten	11
H. Besondere Verhaltensweisen der Oedipodine <i>Locusta migratoria migratorioides</i> R. et F.	11
I. Das „Vorpaarungs-“ und „Paarungsverhalten“ der einzelnen Arten	12
K. Zusammenfassung	21
L. Literaturhinweis	22
Anhang: Meß- und Zählergebnisse	23

A. Einleitung

Die zahlreichen Ausdrucksformen mitteleuropäischer Orthopteren sind bereits erfaßt (FABER 1928 ff., vor allem 1953); es lag daher nahe, zur notwendigen Erweiterung unserer Kenntnisse Untersuchungen über Verhaltensweisen bei bestimmten ausländischen Gruppen anzustellen. Unter den Acridiiden (Feldheuschrecken) ließ die Unterfamilie der Catantopinen besonders neuartige, aufschlußreiche Ergebnisse erwarten. Zu dieser Unterfamilie gehört die überwiegende Zahl der Orthopteren der ganzen Welt, unter anderem wirtschaftlich äußerst bedeutungsvolle Wanderheuschrecken; in Mitteleuropa ist sie jedoch mit nur etwa 14 Arten (vor allem der Gattungen *Calliptamus* und *Podisma*) vertreten. Wenn auch die wichtigsten Wanderheuschrecken Afrikas — die Catantopinen *Schistocerca gregaria* Forsk. (die Wanderheuschrecke der Bibel) und *Nomadacris septemfasciata* Serv. sowie die hier zum Vergleich herangezogene Oedipodine *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. — seit langem Gegenstand zahlreicher Studien sind, wurde bei diesen doch das System der Verhaltensweisen bisher noch nicht planmäßig untersucht. So ist über die Ausdrucksformen, also auch über die Lautäußerungen dieser Wanderheuschrecken bisher noch fast nichts Genaueres bekannt.

Die folgende Darstellung ist ein kurzer Querschnitt durch die wichtigeren Ergebnisse einer größeren vergleichenden Arbeit, wobei die experimentellen, 1953 bis 1956

¹ Eingegangen am 18. VII. 1959.

(mit wenigen Ergänzungen von 1957) durchgeführten Untersuchungen zunächst mit der Betonung der kommunikativen Ausdrucksformen begannen. Bald wurde aber auch der nicht-kommunikative Anteil der Verhaltensweisen eingeschlossen, wobei sich gerade hier besonders wichtige Phänomene zeigten. Im Rahmen dieser Veröffentlichung können viele Dinge nur gestreift werden, andere Ergebnisse mußten überhaupt unberücksichtigt bleiben. Darauf ist an einigen Punkten dieser Arbeit durch die Beifügungen „siehe LAUB-DROST in Z. Tierpsych. 1960“ und „siehe die (spätere) ausführliche Darstellung“ hingewiesen.

Zu veröffentlichen sind unter anderem noch: Wiedergabe aller Äußerungen mit genauer Beschreibung einschließlich der Meß- und Zählergebnisse; tabellarische Übersichten; Oszillogrammauswertung; Vergleichung einiger Äußerungen mit den entsprechenden bei mitteleuropäischen Acridiiden (FABER 1928 ff., 1953, JACOBS 1953, eigene Vergleichsbeobachtungen); Hinweis auf synchrone Bewegungen und den Komplex der „Mitbewegungen“ (FABER 1949, 1953); ausführliche Vergleichung und Diskussion der Äußerungen aller untersuchten Arten, einschließlich des Verhaltens der Comstock-Kellog-Drüsen (auch Behandlung von Äußerungen ohne Ausdruckscharakter wie das „Recken“); ferner die Vergleichung der Verhaltensweisen von *Nomadacris*- und *Tylotropidius*-Larven und Zusammenstellung der Putzbewegungen der behandelten Spezies.

Phänomene, die speziell mit der *gregaria*-Phase der Wanderheuschrecken zusammenhängen, wie „social aggregation“, „mutual stimulation“ usw., kamen bei meinen Untersuchungen nicht in Betracht.

Bezeichnungen wie (A) oder (C) verweisen auf die betreffenden Abschnitte dieser Arbeit.

B. Material und Methode

Untersuchte Arten: (1) *Nomadacris septemfasciata* Serv. und (2) *Schistocerca gregaria* Forsk. als Wanderheuschrecken, (3) *Anacridium aegyptium* L., (4) *Acanthacris ruficornis fulva* (Sjöst.), (5) *Ornithacris cyanea rosea* Uv., (6) *Tylotropidius speciosus* Walk., (7) als einzige Nicht-Catantopine die Wanderheuschrecke (Oedipodine) *Locusta migratoria migratorioides* R. et F.

(4) und (5) stammen aus Natal, (1) und (6) aus den Ausbruchgebieten der Wanderschwärme von (1) um das Südufer des Tanganjika-Sees (Afrika). Die wenigen Exemplare von (3) kamen zum Teil aus Palermo (Sizilien), einzelne gerieten mit italienischem Gemüse nach Deutschland. Bei der Beschaffung von Wanderheuschrecken-Arten (1, 2, 7) und von (3) war außerdem das Anti-Locust Research Centre (London) mit seinen Zuchten behilflich. Zu ergänzenden Beobachtungen an (7) wurden Exemplare aus einer anfangs nicht vorhandenen Zucht des Zoologischen Institutes (Tübingen) herangezogen.

Im folgenden werden die Tiere nur unter dem Gattungsnamen angeführt. Bei *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. sei darauf hingewiesen, daß es sich hier um eine der 6 geographischen Unterarten der Art *Locusta migratoria* L. handelt (UVAROV 1955).

Für Haltung und Aufzucht (*Nomadacris* und *Tylotropidius*) wurden besondere Thermostaten verwendet. Von *Nomadacris* habe ich dabei sowohl Individuen der *gregaria*- oder annähernd *gregaria*-Phase als auch solche der *solitaria*-Phase erhalten, und zwar im einen Fall durch gemeinsame Aufzucht, im anderen durch Isolierung in Einzelbehältern.

C. „Äußerungen im Zustand niederer Aktivität“

Die Catantopinen werden auf Grund morphologisch-anatomischer Merkmale als sehr alte Unterfamilie der Acridiiden angesehen (älteste Unterfamilie gegenüber Oedipodinen und Acridinen nach UVAROV, mündliche Mitteilung). Aber auch einige Züge des Verhaltens der hier untersuchten Catantopinen-Arten möchte ich für stammesgeschichtlich alt ansehen; zum Teil bestehen Gemeinsamkeiten mit der Oedipodine *Locusta*. So fanden sich sowohl bei den Catantopinen als auch bei *Locusta* besondere „Äußerungen im Zustand niederer Aktivität“. Beobachtete man nämlich ein Tier, das nach allen äußeren Anzeichen nicht von einem der Haupttriebe (Geschlechts- oder Freßtrieb) beherrscht wurde und in keiner Beziehung zu einem Artgenossen stand, so verhielt sich dieses doch nicht immer völlig ruhig. Es traten nämlich von Zeit zu Zeit bestimmte Verhaltensweisen auf, die hier nur kurz aufgezeigt werden können (siehe die ausführliche Darstellung mit Abbildung, Oszillogrammauswertung und Tabelle LAUB-DROST in Z. Tierpsych. 1960).

Vorbedingung für einen möglichst langen, ungestört andauernden „Zustand niederer Aktivität“ war, daß das Tier möglichst ohne Bewegungsdrang und isoliert von Artgenossen dasaß. Um dieses und damit eine gleichmäßig gute Beobachtung zu gewährleisten, wurde es in eine besondere Versuchsanordnung gebracht. In dieser wurden sowohl störende Einwirkung von außen als auch Anreiz zur Bewegungsaktivität verhindert; dadurch wurde ein Zustand unter Umständen über Stunden aufrecht erhalten, in dem das auf einem passenden Klötzchen sitzende Tier sich „sonnend“ träge verharnte.

Es wurden in etwa 70 1- bis 4stündigen Beobachtungssitzungen untersucht: a) Imagines beider Geschlechter aller Arten (vorwiegend *Nomadacris*; sowohl in der mehr oder weniger vollständigen *gregaria*- als auch in der *solitaria*-Phase), b) Larven von *Nomadacris* — in beiden Phasen — und *Tylotropidius* durch alle 6 Larvenstadien. Die übrigen Arten untersuchte ich nur so weit, bis ich mit genügender Sicherheit beurteilen konnte, daß sich ihr Verhalten von dem der beiden Hauptversuchstiere zumindest nicht grundsätzlich unterschied.

In dem genannten „Zustand niederer Aktivität“ traten in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen zwei Arten von in sich geschlossenen komplexen Verhaltensweisen auf. Diese bestanden aus meist kleinst-amplitudigen, sehr raschen Bewegungen fast aller Körperteile und -anhänge, und zwar anderer bei der „Haupt-Äußerung A“ als bei der „Haupt-Äußerung B“. Innerhalb dieser beiden Haupt-Äußerungen kamen kompliziertere Bewegungsabläufe kommunikativer Ausdruckshandlungen nicht vor.

Haupt-Äußerung A: Bei ihrem Auftreten begann aus einem Zustand völliger, entspannt scheinender Bewegungslosigkeit heraus ein solcher mit vielen intensiven, gleichzeitig verschiedenartigen Bewegungen. Kennzeichnend war dabei der Eindruck äußerster Anspannung. Bei dieser — insgesamt zwischen 7 und 30 Sekunden dauernden — Haupt-Äußerung wurden im typischen Fall Kopf, Fühler, Taster und Mandibeln (zum Teil unter Erzeugung von Mandibellauten) bewegt, oft gefolgt von Bewegungen der vorderen Beinpaare, die Hin- und Herbewegungen des Vorderkörpers ohne Drehung um die Längsachse verursachten.

Haupt-Äußerung B: Entstand bei der Haupt-Äußerung A der Eindruck äußerster Anspannung, so bei B der eines Sich-Lösens, einer plötzlichen „Entladung“. Bei B erfolgte — mit einer Dauer von etwa $\frac{1}{2}$ Sekunde — ein krampfartiges Schütteln von Abdomen und Hinterschenkeln und bei den Imagines zusätzlich ein „Unterflügelsschwirren“ (Abb. 7). Bei letzterem handelt es sich um eine vibrierende Bewegung der Unterflügel (Alae) unter nicht oder nur schwach (bis maximal $\frac{1}{2}$ cm an den Flügelenden) geöffneten oder sich bewegenden Deckflügeln, die mit surrendschwirrendem Geräusch verbunden ist. Die Frequenz der Vibrationen beträgt nach Oszillogrammen rund 50 je Sekunde. — Das, im wesentlichen also durch die Alae erzeugte, Geräusch trat auch dann auf, wenn beide Elytren abgenommen worden waren. Ich habe dies bei *Schistocerca* (Äußerung im Paarungsverhalten, siehe unten) näher untersucht. Es handelt sich um eine merkwürdige, eigenständige, bisher unbekannte Art der Lautäußerung.²

Die Haupt-Äußerungen folgten in der Regel im Abstand von 8 bis 30 Minuten aufeinander, wobei oft A und B miteinander abwechselten, im übrigen B überwog.

Die Haupt-Äußerung B konnte auch durch unspezifische äußere Reize ausgelöst werden und trat außerdem — wenn auch selten — auf eine unspezifische Eigenbewegung des Tieres hin auf.

Im „Zustand niederer Aktivität“ wurden öfter Mandibelbewegungen bzw. -laute (Abschnitt D, S. 5) beobachtet, gelegentlich auch einmal eine andere Äußerung. Putzbewegungen waren häufig.

² Auf diese meine Feststellungen (1953 und in den folgenden Jahren) hat A. FABER bereits in seiner Arbeit 1957, Nr. 2, S. 6, hingewiesen. Dort wird auch die bedeutungsvolle Beziehung dieser Lautäußerung, übrigens überhaupt des „Flügel Schlagens im Sitzen“ (FABER 1932, 1953), der Acridiiden (Feldheuschrecken) zu der bekannten Lautäußerungsweise der Tettigoniiden (Laubheuschrecken) und Grylliden durch Stridulieren mit den Flügeldecken eingehend besprochen. Auch auf die Übereinstimmung jener neu festgestellten Lautäußerung mittels Schwirren der Alae mit dem ebenfalls von den Alae ausgeführten, in Reihen auftretenden „Flügel Schlagens im Sitzen“ bei den Tettigiden (Dornschröcken; FABER 1953, S. 53) wird hingewiesen.

Abschließend sei hier nur die begründete Annahme ausgesprochen, daß es sich bei den „Äußerungen im Zustand niederer Aktivität“ weder um Übersprunghandlungen noch um Leerlaufverhalten oder Kommunikation handelt. Auch scheint mir keine Konfliktsituation vorzuliegen. Derartige Zustände niederer Aktivität wurden ja keineswegs nur in der beschriebenen Versuchsanordnung festgestellt; ich erhielt sogar Beobachtungen, bei denen ein in Ruhestellung abends im halbdunklen Thermostaten hängendes Tier bei 20° noch eine Haupt-Äußerung A brachte.

Um eine aus diesen Haupt-Äußerungen heraus stammesgeschichtlich entstandene und stärkstens ritualisierte Ausdrucksform handelt es sich möglicherweise bei der wichtigsten Äußerung im Paarungsverhalten von *Schistocerca* (siehe Abschnitt E, S. 8). Hiervon abgesehen, verhält sich *Schistocerca* hinsichtlich der „Äußerungen im Zustand niederer Aktivität“ jedoch wie die anderen Spezies.

D. Weitere Verhaltensweisen, die den untersuchten Arten mehr oder minder gemeinsam sind

Die untersuchten Arten besitzen in bezug auf ihre Ausdruckshandlungen ein völlig anderes „Verhaltensschema“, als es von den mitteleuropäischen Acridiiden (FABER, JACOBS), besonders den Acridinen, her bekannt ist. Es unterscheidet sich aber auch wesentlich von dem der drei bekannten einheimischen Catantopinen-Spezies. Ebenso schien das Verhaltensschema von *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. nicht dem der einheimischen Oedipodinen zu entsprechen. Nachstehend wird bei der Behandlung verschiedener Verhaltensweisen auch auf den Unterschied zu mitteleuropäischen Acridiiden, und zwar zweckmäßigerweise besonders zu den häufigsten und bekanntesten Acridinen, hingewiesen.

Keine unmittelbaren Parallelen finden sich zum „gewöhnlichen Gesang“, zu „Rivalengesang“, „Werbegesang“, „Anspringleuten“ usw. des „Acridinen-Typs“ (über die anderen Verhaltensweisen unserer Arten siehe unter den Abschnitten E bis I).

Dem Kenner mitteleuropäischer Acridiiden wird zunächst auffallen, daß das Inventar an Verhaltensweisen, besonders das der hier behandelten ausländischen Catantopinen, erstaunlich reichhaltig ist. Und weiter, daß — gewissermaßen auf Kosten der Fülle — davon nur einige wenige Ausdrucksmöglichkeiten verhältnismäßig ausgeformt und im Verhaltensschema eindeutig und unvertretbar fixiert sind (Gegensatz zu einheimischen Acridinen!). Bei vielen Äußerungen ist nämlich die Zuordnung zu einer bestimmten biologischen Situation mehr oder weniger locker; d. h.: in ein und derselben biologischen Situation können z. B. eine Äußerung (a) oder (b) oder eine noch andere (c) auftreten, mehrere davon ohne Verbindung nacheinander oder — selten bis charakteristischerweise — auch mehrere gleichzeitig! Dabei lassen die verschiedenartigen Äußerungen in einer Situation vielfach keinerlei Stimmungsunterschied erkennen.

Dies führt zu folgenden Überlegungen: Wenn man von den bekannten Acridinen-Gesängen, also hochdifferenzierten und ziemlich starr ritualisierten Verhaltensweisen, ausgeht, scheinen bei unseren Catantopinen Verhaltensweisen vorzuliegen, die zwar phylogenetisch älter sein mögen, in vielen Zügen aber ein „unfertiges“, „jüngeres“ Gepräge zeigen. — Hierbei scheint sich ein eindeutiger kommunikativer Ausdruck nur bei einem Teil der einzelnen Äußerungsweisen entwickelt zu haben, aus dem Zufälligen, aus Intentionsbewegungen, aus dem Zusammenhang mit rein vegetativen Vorgängen um Fortpflanzung einschließlich Eiablage und dgl. Der jetzige „Zustand“ unserer Arten läßt anscheinend noch die breite Basis von Ausdrucksmöglichkeiten erkennen, von der aus die Herausbildung der wichtigsten Ausdrucksformen stattfand (vielleicht noch stattfindet?). Beim „Acridinen-Typ“ dagegen hat die phylogenetische

Herausbildung der wichtigsten Ausdrucksformen eine „Richtung eingeschlagen“, nämlich die des bekannten Stridulationsmechanismus (Anreiben der Hinterschenkel gegen die Elytren).

Mandibellaute. Sie zeigen eine besonders große Plastizität. Laute, die vor allem bei den Bewegungen des Schließens der Mandibeln entstehen, sind von wenigen Spezies bekannt (FABER 1933, veröffentlicht 1949, 1953; VARLEY 1939, 1951; HENRY 1941). Die hier untersuchten Arten neigen alle zu Mandibelbewegungen, die größtenteils mit Lauten — für den Beobachter hörbar — verbunden sind. Durch die Zuchten von *Nomadacris* (Oszillogramme siehe Abb. 8—11) und *Tylotropidius* konnten sie bei diesen Arten schon an den jüngsten Larvenstadien festgestellt werden (1955—1956). Die Ausführung der Mandibellaute, also Lautcharakter und Lautstärke, Ein- oder Mehrteiligkeit, Vorkommen in Reihen, Frequenz der einzelnen Laute darin usw., ist außerordentlich variabel (Abb. 8—11). — Auch die Bedeutung der Mandibellaute besitzt eine erstaunlich große Breite. Sie konnten nicht nur im beschriebenen „Zustand niederer Aktivität“ (C) vorkommen, hier oft in Abständen von wenigen Minuten sich wiederholend und das Auftreten der „Haupt-Äußerungen“ offensichtlich nicht beeinflussend. Auch in Situationen starker und stärkster Erregung („Vorpaarungs-“ und „Paarungsverhalten“³, Störungsabwehr) traten sie auf, allein oder gleichzeitig mit anderen Äußerungen. Aber auch in biologischen Situationen, die zwischen diesen Extremen liegen, waren sie nicht selten zu beobachten, so bei Kotabgabe, Putzbewegungen, nach der Eiablage usw. So vermittelten Mandibellaute immer wieder den Eindruck ganz besonders leichter Lösbarkeit.

Tylotropidius ist die einzige der hier behandelten Arten, bei der Mandibellaute zu einer starken Ausdrucksform von spezifischem Lautcharakter herausgebildet worden sind. Aber auch hier tritt nicht eine solche Differenzierung zu verschiedenen Äußerungen auf wie bei dem einheimischen *Calliptamus italicus* L. (siehe FABER 1949, 1953).

Wirksamkeit der Äußerungen auf Artgenossen. Bei einheimischen Acridinen spielen akustische Ausdrucksweisen eine große Rolle. Die hier untersuchten Spezies sind dafür reich an vor allem optisch auf Artgenossen wirksamen Äußerungen, wie aus weiteren Abschnitten (E—I) hervorgeht. Zusätzlich bei den genannten und auch bei anderen Äußerungen dürfte die seistische Wirkung oft eine Rolle spielen (seistisch bei FABER = durch Erschütterung der Unterlage), abgesehen von sonstigen Möglichkeiten wie thigmatischer, olfaktorischer und anderer Wirkungen. — Im „Vorpaarungsverhalten“ spielt die optische Wahrnehmung zumindest für das ♂ eine auffallend große Rolle. Wurde doch immer wieder beobachtet, wie nicht nur ♂-bezogene Gebärden oder Ortsveränderungen, sondern alle Arten von Bewegungen der ♀♀ das ♂ stimulierten, also auch Putzbewegungen, Reckbewegungen, „Haupt-Äußerungen im Zustand niederer Aktivität“ u. a. — Was die optische Wirkung von Ausdrucksgebärden der Hinterbeine angeht, so ist es vielleicht kein Zufall, daß gerade unsere Catantopinen eine besonders auffallende Kontrastfärbung der um die Hinterknie liegenden Region aufweisen (siehe vor allem Abb. 5).

Schon hier seien die wenigen Äußerungen unserer Arten zusammengestellt, deren mögliche Wirkung — allein oder auch — im Akustischen liegt. Diese beschränken sich — abgesehen von Mandibellauten — auf die „Paarungs-Hauptäußerung“ (PHÄ) mit dem „Unterflügelchwirren“ bei *Schistocerca* (siehe Abschnitt E) und auf die Stridulation mit teilweise derselben Funktion bei *Nomadacris* (E), auf durch Anstreifen lauthaftes Ausschnellen der Hinterschienen (E), auf den Stridulationslaut von *Locusta* (H) und auf das „Flügel schlagen im Sitzen“.

³ „Vorpaarungsverhalten“ = das Verhalten beider Geschlechter bei der Paarungseinleitung bis zum Aufsprung des ♂. — „Paarungsverhalten“ = das Verhalten beider Geschlechter während der „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ (S. 7) und während der Kopulation (siehe vor allem Abschnitt I, S. 12).

„Flügel schlagen im Sitzen“ (FABER 1932, 1953) (Abb. 1). Die Äußerung kommt in ihrer Vollform, d. h. bei der Ausführung mit völlig ausgebreiteten Flugorganen (Deck- und Unterflügeln), oder bei Ansätzen dazu mit nur schwächer geöffneten Flügeln bei allen untersuchten Spezies vor. Dabei handelt es sich jedoch — abgesehen von einer Vielfalt in der möglichen Ausführung — um zahlreiche verschiedenartige biologische Situationen (siehe die ausführliche Darstellung): von der bekannten Reflexbewegung auf Luftstrom (WEIS-FOGH 1949, FABER 1953) über eine Reaktion auf unspezifische Störungen usw. bis hin zur Äußerung der Paarungserregung, in welcher diese gelegentlich zu ausdrucksstarken Paarungs-Hauptäußerungen (PHÄ) ritualisiert sind. Bislang kannte man nur das meist langdauernde „Flügel schlagen im Sitzen“ bei einigen Arten, vor allem bei *Nomadacris* im freien Gelände (RAINEY, WALOFF, BURNETT 1956, Typescript, mit Literaturhinweis). — Die Möglichkeit, daß Flügelbewegungen auch der Verbreitung körpereigenen, auf Artgenossen wirksamen Duftes dienen könnte, ist in Betracht zu ziehen (siehe auch FABER 1953).

Zum Verhalten der ♀♀. Nahezu alle kommunikativen Äußerungen sind nicht nur bei den ♂♂, sondern auch bei den ♀♀ vorhanden; die Bereitschaft, sie zu äußern, ist bei den Catantopinen — im Unterschied zu den mitteleuropäischen Acridinen — im „Vorpaarungsverhalten“ oft sogar größer. Die große Aktivität der ♀♀ zeigt sich außer in Gebärden oder Lautäußerungen auch in bestimmten Ortsveränderungen. Die wichtigsten sind die antagonistischen Ortsveränderungen: die „aktive Annäherung“ an das ♂ und der Weggang vor dem ♂. Der letztere hatte manchmal wohl die Funktion eines „Locksprunges“, manchmal trug er auch einen reflexähnlichen Charakter (siehe Abschnitt I, S. 16). Die Verhaltensabläufe beider Geschlechter waren dabei oft in besonders eindrucksvoller Weise ineinander verschränkt (S. 13, *Schistocerca*).

Im übrigen ist das ♂-bezogene Verhalten der ♀♀ außerordentlich komplex und schwierig zu analysieren. Es sah oft so aus, als ob zwar die Intensität der ♂-bezogenen Äußerungen dem Grad der Erregung der ♀♀ entspräche, diese Erregung selber jedoch ganz unterschiedlichen Ursprungs wäre (siehe auch Legedrangverhalten, Abschnitt I). — Neben Faktoren wie Ein- oder Umstimmung des ♀ (ob auf hormoneller Grundlage?) schien manchmal, besonders bei *Schistocerca*, die Kraft und Geschicklichkeit des ♂ bei dem Zustandekommen einer Paarung wesentlich beteiligt zu sein.

Bei einigen Arten traten gelegentlich sonst ♂-bezogene Äußerungen des ♀ im Leerlauf auf. Besonders aufschlußreich war das Verhalten eines *Anacridium*-♀ (siehe die ausführliche Darstellung). Hier lag die letzte Kopulation bereits 11 Wochen zurück, was zunächst hochgradige Paarungsbereitschaft erwarten lassen könnte, obgleich sich das ♀ noch in der Imaginaldiapause befand. Es zeigte ohne Gegenwart von ♂ $\frac{1}{2}$ Stunde lang pausenlos ein Leerlaufverhalten, das aus 10 verschiedenen, großenteils ♂-bezogenen Verhaltensweisen bestand. Dabei traten sogar auch solche auf, die nur bei der verwandten Spezies *Acanthacris*, nicht aber bei *Anacridium* zum normalen „Vorpaarungsverhalten“ gehören.

Imaginaldiapause. Bei einheimischen Acridiiden ist man gewohnt, nach der letzten Häutung der Larven, der Imaginalhäutung, in den Imagines Tiere zu finden, die sich sofort oder nach wenigen Tagen fortpflanzen können. Von einigen der in dieser Arbeit untersuchten Catantopinen kennt man aber ein Hinauszögern des Reifungsvorganges, der bei *Nomadacris* und *Anacridium* zu einem besonders langen Zustand der Unreife (bis zu etwa $\frac{3}{4}$ Jahr) führen kann. Gerade bei *Anacridium*, wo auch erst vor kurzem im Laboratorium die ursächlichen Faktoren der Diapause und damit Möglichkeiten zu deren Verkürzung herausgefunden wurden (NORRIS 1958), konnte ich nach Herbst- und Frühjahrsbeobachtungen hiermit zusammenhängende Änderungen im „Vorpaarungs-“ und „Paarungsverhalten“ beobachten (Abschnitt I, S. 15 ff.).

„Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ der Kopulationsorgane (FABER 1953). Eine solche Phase, die von den mitteleuropäischen *Podisma*-Arten her bekannt ist, spielt bei einigen unserer Arten, auch *Locusta*, als Prä- bzw. Postkopula oft eine Rolle (siehe Abschnitt I). Die Kopula selbst dauerte oft Stunden (bis Tage). Gerade im „Paarungsverhalten“, also in Kopula und — wenn vorhanden — in der „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“, finden sich zum Teil die ritualisiertesten Ausdrucksweisen, die das ♂ überhaupt zur Verfügung hat (siehe Abschnitt E). Das ♀ zeigt dagegen ein mehr oder weniger gewöhnliches Verhalten mit Fortbewegung, Fressen u. a.

Ausdrucksbewegungen von Vorder- bzw. Mittelbein. Bei den mitteleuropäischen Acridiiden sind die Hinterbeine als die wesentlichsten Träger von Ausdrucksbewegungen bekannt. Bei unseren untersuchten Arten können aber durchaus — natürlich in weit geringerem Maße — ebenfalls Vorder- bzw. Mittelbein Ausdrucksträger sein, in seltenen Fällen die Äußerung des Hinterbeins sogar direkt „übernehmen“ (siehe darüber auch FABER 1953). Das erstere war besonders auffallend bei *Acanthacris* (siehe auch Abb. 3).

Bewegungen von Abdomen und Valven. Verschiedene Bewegungen dieser Art, die mit Paarung und Eiablage zusammenhängen bzw. von der unmittelbaren Fortpflanzung abzuleiten sind, können offensichtlich in das Ausdrucksverhalten hineinreichen (siehe Abschnitt I).

E. Besondere Verhaltensweisen einer „Catantopinen-Untergruppe“

(*Schistocerca*, *Nomadacris*, *Anacridium*, *Acanthacris*, *Ornithacris*)

Die genannten Catantopinen-Vertreter zeigen morphologisch wie auch verhaltensmäßig eine gewisse Verwandtschaft, wobei die drei letztgenannten, besonders *Acanthacris* und *Ornithacris*, einander etwas näherstehen dürften.

Statt ausgebildeter Rivalität mit Rivalenäußerungen finden sich hier nur Äußerungen der Störungsreaktion und Störungsabwehr, wobei auch schon auf entfernter sitzende Artgenossen reagiert werden kann. Haupt-Äußerung der Reaktion auf Störungen ist — schon im Larvenalter (*Nomadacris*) — die „Zuckäußerung“: ein ganzer Komplex verschiedenartiger, synchron ausgeführter Bewegungen, in Gruppen vorgebracht. Charakteristisch sind kleinamplitudiges Zucken der Hinterschenkel und meist Zucken des ganzen Körpers, oft verbunden mit Bewegungen der Fühler und Taster, gelegentlich auch der Mandibeln (zum Teil mit Lauten) und der Vorder- oder Mittelbeine. Mit Ausnahme von *Schistocerca* ähneln sich die Zuckäußerungen bei unseren Arten sehr, was die Annahme einer gewissen Ursprünglichkeit unterstützt.

Die Sonderstellung von *Schistocerca* besteht darin, daß sich bei ihr alle Übergänge zwischen einer — der beschriebenen Ausführung ähnelnden — Zuckäußerung und einem viel kleineramplitudigen und rascheren „Hinterschenkelvibrieren“ finden. Zur letzteren Ausführung neigt besonders das ♂, bei dem das Hinterschenkelvibrieren ja ein Bestandteil der „Paarungs-Hauptäußerung“ (PHÄ, siehe unten) ist. Die Komponente des Zuckens mit dem ganzen Körper tritt bei *Schistocerca* kaum in Erscheinung. Die Sonderstellung ist außerdem dadurch begründet, daß die „Paarungs-Nebenäußerung“ (PNÄ) der ♀♀ seltener rein auftritt, sondern meist von der „Zuckäußerung“ überlagert wird (siehe unten).

Die Intensität der Zuckäußerung wechselt bei den 5 Arten mit dem Grad der Reizstärke bzw. der Erregung des Tieres. Am „Vorpaarungsverhalten“ der ♀♀ hat die Zuckäußerung einen entscheidenden Anteil; sie kann hier, besonders bei *Schistocerca* (siehe unten), in ganz ungewöhnlich großer Intensität vorgebracht werden.

Zum Vorpaarungs- und Paarungsverhalten gehören als wichtigste Ausdruckshandlungen (a) die „Paarungs-Hauptäußerung“ (PHÄ) und (b) die „Paarungs-Nebenäußerung“ (PNÄ).

(a) PHÄ: Sie ist die Ausdrucksform der ♂♂ während der Kopulation und der — wenn vorhanden — „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ (FABER 1953, 1957 ff.) und ist, wie schon erwähnt, die am stärksten ritualisierte Äußerung unserer Arten überhaupt.

Die PHÄ wurde vorwiegend als Reaktion auf Störung (bzw. auf ein Sich-gestört-Fühlen) festgestellt, und zwar sowohl auf Annäherung oder Belästigung durch Artgenossen (Abb. 3) als auf „Störung“ des Partner-♀, in geringerem Maße auch auf experimentelle Störungen.

Bei starker Aktivität wurde die PHÄ schon in der Situation „sofort nach dem Aufsprung“ geäußert (vor allem bei *Schistocerca* und *Nomadacris*), oft unter gleichzeitigen Kopulationsversuchen. Schließlich kam sie bei Arten mit starker Paarungsaktivität (*Schistocerca*, *Nomadacris*: siehe unten) auch schon in stärkster Paarungserregung unmittelbar vor dem Aufsprung vor.

Die erstgenannte biologische Situation ist um so beachtlicher, als in ihr bei den mitteleuropäischen Acridinen höchstens gelegentlich — als unspezifische Äußerungen — Rivalenlaute oder Formen der Störungsabwehr vorkommen. Zu der an zweiter Stelle genannten Situation sind allenfalls die „Paarungsbeginnlaute“ (FABER), zur letztgenannten die „Anspringlaute“ (FABER) der Acridinen zu nennen. Vielleicht könnte man bei unseren Arten in gewisser Weise von einer Verlagerung der Balz auf die Paarung bzw. die „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ sprechen (eingehendere Deutungsversuche siehe in der ausführlichen Darstellung).

Die Ausführung einiger PHÄ wird erst jetzt — nach Darlegung der biologischen Situationen — verständlich. Die PHÄ erwiesen sich bei unseren Arten als stark verschieden und zumindest gattungsspezifisch. Wieweit sich auch eine Artspezifität herausgebildet hat, wäre z. B. im Hinblick darauf interessant, daß die Gattung *Schistocerca* auf der Welt 72 bekannte Arten umfaßt (nach KIRBY 1904—1910).

In sehr beachtlicher Weise scheinen zu jeder PHÄ einzelne Äußerungen aus dem Verhaltensinventar, und zwar aus ganz verschiedenen Funktionskreisen, ritualisiert oder sogar mosaikartig zusammengefügt zu sein.

Für die Herkunft der PHÄ ist am bemerkenswertesten vielleicht *Schistocerca*, wo — wie erwähnt (C) — die Ausführung auf die phylogenetische Entstehung aus den beiden miteinander kombinierten „Haupt-Äußerungen im Zustand niederer Aktivität“ hinweist. Bei der PHÄ (1—2 Sekunden Dauer; Beschreibung siehe LAUB-DROST in Z. Tierpsych. 1960) sind freilich die einzelnen Komponenten zum Teil etwas verändert. Es gehören dazu: „Unterflügelwirren“ (Aktivität der Unterflügel deutlich sichtbar nach Wegoperieren der Deckflügel) und „Vibriieren“ der nach hinten ausgestreckten Hinterbeine (vgl. Haupt-Äußerung B); ferner ein Fühlerkreisen, Tasterbewegungen und bestimmte Mandibelbewegungen bzw. -laute (vgl. Haupt-Äußerung A). Unmittelbar vor — oder auch statt — der PHÄ traten oft charakteristische kurze Ansätze zum „Flügel schlagen im Sitzen“ (FABER) auf, die jedoch nicht zu einem festen Bestandteil der PHÄ geworden sind. (Bei schwächerer Erregung des ♂ bzw. bei Ermüdungserscheinungen kam statt einer PHÄ auch wohl die reine oder mit der PNÄ (siehe unten) überlagerte „Zuckäußerung“ vor.)

Bei *Nomadacris* stellt die PHÄ eine Stridulationsform nach einem Modus dar, der sonst noch nirgends festgestellt und für diese Art ungenau bzw. unrichtig beschrieben wurde.⁴ Aus einer bestimmten Haltung (Abb. 2) heraus führen die Hinterbeine kleinschlägige, meist alternierende Bewegungen aus. Dabei kratzen die elastischen Tibienenddornen — dadurch stridulierend mit zirpendem Geräusch — an den Seiten der besonders strukturierten Deckflügel entlang. Als Einleitung einer vollständigen Stridulationsfolge tritt außerdem eine völlig andere Hinterbeinbewegung auf, bei der

⁴ GOLDING 1934, BURNETT 1951, ALBRECHT 1953.

die harten Schienendornen nur eines Hinterbeines ein „ratschend“ klingendes Geräusch verursachen (Abbildungen und eingehende Beschreibung siehe in der ausführlichen Darstellung). — Je nach dem Erregungsgrad kann die Intensität der Stridulation stark wechseln; da ein solcher Wechsel kontinuierlich vor sich geht, lassen sich feinste Erregungsschwankungen unmittelbar optisch und akustisch verfolgen.

Bei den drei anderen Spezies erscheint ein „Mosaikstein“ der jeweiligen PHÄ aus dem Funktionskreis des Hinterschienenausschnellens, also ursprünglich der direkten, gerichteten Abwehr, entnommen. — Das auf dem ♀ sitzende *Acanthacris*-♂ zeigt — übrigens als einzige Äußerung — in Gruppen auftretende alternierende, lauthafte Ausschnellbewegungen der Hinterschienen. Bemerkenswert ist hierbei die Art der Lauterzeugung: Auf der einen Körperseite wird das eigene — männliche —, zur Kopulation seitlich herausgekrümmte Abdomen als Instrument zur Lauterzeugung durch den entlangstreichenden Hintertarsus benutzt; auf der anderen Seite fährt der Hintertarsus statt dessen auf der Oberkante der weiblichen Deckflügel wie auf einer Schiene entlang. Abb. 3 zeigt das verpaarte ♂ — durch den davor sitzenden Artgenossen heftig erregt — in der Bereitschaft zur PHÄ mit einem vorn im Bild waagerecht, hinten im Bild senkrecht eingeklappt gehaltenen Hinterbein und mit senkrecht hochgeschlagenen Fühlern. Das kopulierende ♀ reagiert auf den Artgenossen, indem es beide Vorderbeine in Abwehrbereitschaftshaltung erhoben hält (vgl. S. 7: Ausdrucksbewegungen von Vorder- bzw. Mittelbein).

Die komplizierteste und eindrucksvollste PHÄ findet sich bei *Ornithacris*, bei der sie aus 3 (bis 4) „Mosaiksteinen“ zusammengesetzt erscheint. Einleitend werden die Hinterbeine in bestimmter Weise angehoben, eine fast selbständig gewordene Bewegungsweise. Es folgen mit einer Gesamtdauer von etwa $\frac{1}{2}$ Minute rasch aufeinander: mehrere Gruppen lauthafter Ausschnellbewegungen der Hinterschienen, dann ein Mittelteil der PHÄ und wieder mehrere Gruppen von Ausschnellbewegungen. Im Mittelteil finden sich streng rhythmische, kleinstamplitudige Ab-Auf-Bewegungen der Hinterschenkel, begleitet von einem langen „Flügelschlagen im Sitzen“. Dabei sind die Flügelpaare — wegen der Raum beanspruchenden Beinbewegungen? — nur halb geöffnet; dennoch kommen die dunkelroten Unterflügel stark und für den Beobachter eindrucksvoll zur Geltung.

Die PHÄ von *Anacridium* ist deshalb besonders bemerkenswert, weil wir hier den einzigen Fall einer nach biologischen Situationen aufgeteilten — nur sehr selten kombinierten — PHÄ finden. Auf Störung während der „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ und der Kopulation erfolgen Gruppen lauthafter, hier syndromer (vgl. dagegen *Acanthacris*!) Ausschnellbewegungen der Hinterschienen. In der Situation „sofort nach dem Aufsprung“ tritt jedoch ein mehrfach aufeinanderfolgender kurzer Ansatz zum „Flügelschlagen im Sitzen“ auf, bei dem die Flügel meist nur etwas bis halb geöffnet werden.

(b) PNÄ: Die „Paarungs-Nebenäußerung“ steht im Grad der Ausformung erst an zweiter Stelle und ist meist die weniger komplizierte Ausdrucksform. War die PHÄ die Äußerung des ♂ im Paarungsverhalten, so ist die PNÄ die wichtigste Äußerung beider Geschlechter im Vorpaarungsverhalten. Die PNÄ ist wie die PHÄ für jede unserer Arten spezifisch. Sie besteht jedoch stets nur aus Bewegungen der Hinterbeine und ist meist eine nur optisch wirksame Winkgebärde. Eine Ausnahme macht *Nomadacris*, bei dem PHÄ und PNÄ bis auf graduelle Unterschiede aus ein und derselben Äußerung, nämlich der oben beschriebenen Stridulation, bestehen und darum einheitlich „Paarungsäußerung“ genannt seien.

Abb. 4 zeigt die „aktive Annäherung“ eines *Acanthacris*-♀ an das passive, sich (in Schräglage!) sonnende ♂. Dabei äußert das in starker ♂-bezogener Erregung befindliche ♀ die für diese Spezies typische PNÄ: langsames asyndromes Heben und Senken der Hinterschenkel, während die Schienen — ebenfalls unregelmäßig — ein- oder mehrmals abgespreizt und wieder angelegt werden.

Das *Anacridium*-♀ der Abb. 5 hat bei der Ausführung seiner spezifischen PNÄ langsam nur den einen Hinterschenkel erhoben und die Schiene abgespreizt. Jetzt würde es unter mehrmaligem „Hintertarsenschütteln“⁵ (FABER 1936, 1953), also winkenden Bewegungen der Tarsen, das Bein wieder senken und einklappen, worauf erst nach kurzer Pause das andere Hinterbein die für das erste beschriebene Bewegung ausführen würde (alternierende Bewegung!). Oder aber das ♀ würde die abgebildete Haltung des einen, manchmal zusätzlich auch des zweiten Hinterbeins bis über 1 Minute — wie aus starkem Spannungszustand heraus — beibehalten, eine gerade für die ♀♀ charakteristische „Parallelform“ (FABER).

Bei der sehr plastischen PNÄ von *Ornithacris* werden die Hinterschenkel — in unterschiedlichen Koordinierungsformen — langsam und manchmal intermittierend angehoben und die Schienen für eine Weile abgespreizt; selten trat dabei auch ein angedeutetes „Hintertarsenschütteln“ auf. Es besteht also eine Ähnlichkeit mit der häufigen PNÄ-Ausführung der ♀♀ von *Anacridium*, andererseits eine solche mit dem besonderen Anheben der Hinterbeine von *Ornithacris* als Einleitung zur PHÄ.

Bei *Schistocerca* besteht die PNÄ gewöhnlich aus Gruppen fließend aneinandergereihter Auf-Ab-Bewegungen eines oder beider Hinterschenkel in verschiedenen Koordinierungsformen. Dabei werden die Schienen bei jeder einzelnen Schenkelbewegung einmal abgespreizt und wieder angelegt. Wird die PNÄ von beiden Hinterschenkeln regelmäßig alternierend ausgeführt, ist sie entfernt mit einer „umgekehrten Radfahrbewegung“ zu vergleichen. Die Variationsbreite in der Ausführung ist wie bei den PNÄ der anderen Spezies recht groß; starker Erregung des Tieres entspricht große Intensität der Äußerung. — Eine Besonderheit der PNÄ von *Schistocerca* besteht darin, daß sie vom ♀ seltener rein gebracht wird. Gewöhnlich ist sie von der — S. 7 beschriebenen — „Zuckäußerung“ überlagert,⁶ es werden also die „Wink“gebärden der Hinterbeine von vibrierend-zuckenden Bewegungen durchsetzt. So entsteht eine bevorzugt ungeregelt-asyndrome, darum wirr „strampelnd“ wirkende Bewegungsweise, die fast den Charakter einer selbständigen Äußerung besitzt.

F. *Tylotropidius* als Angehöriger einer anderen „Catantopinen-Untergruppe“

Abgesehen von den morphologischen Unterschieden (Abb. 6) gegenüber den oben beschriebenen Catantopinen findet sich bei *Tylotropidius* eine Andersartigkeit des Verhaltenschemas u. a. in folgenden Punkten:

1. Es fehlen PHÄ und PNÄ.
2. Statt dessen finden sich — sowohl im Vorpaarungs- als auch im Paarungsverhalten — mehrere Äußerungen:
 - a) Nur im Paarungsverhalten die oben erwähnten (siehe Abschnitt D) Mandibellaute. Sie sind in charakteristischer Weise — sehr tonhaft — zur Ausdrucksform besonders starker Paarungserregung nur des ♂ herausgebildet.
 - b) „Hinterschenkelvibrieren“ und eine bestimmte, der PNÄ von *Acanthacris* (S. 9) ähnelnde „Winkgebärde der Hinterbeine“. Sie treten sowohl im Vorpaarungs- als auch im Paarungsverhalten auf, und zwar meist ohne ersichtliche Motivationsunterschiede.
 - c) „Schaukelbewegungen“ beider Geschlechter als weniger häufige Äußerung im Vorpaarungs- und Paarungsverhalten, und dann vielfach gleichzeitig mit den unter (b) genannten Äußerungen. Dabei wird der Körper ein wenig um seine Längsachse gedreht. — Im Verhalten der „Catantopinen-Untergruppe

⁵ „Hintertarsenschütteln“ wurde unter den behandelten Arten nur hier als ausgesprochene, ritualisierte Ausdrucksweise gesehen. Unausgeformte Andeutungen wurden aber auch bei den anderen untersuchten Spezies, besonders *Ornithacris*, beobachtet.

⁶ Entsprechende Überlagerung mit „Zuckäußerung“ kommt sonst nur bei *Nomadacris* öfter vor.

mit PHÄ“ sind Schaukelbewegungen meist nur schwächer angedeutet. Allerdings treten sie, besonders bei den ♀♀ von *Anacridium* und *Acanthacris*, ausgeprägter auf, und zwar auffallenderweise nur bei einzelnen bestimmten Individuen!

3. Die Zuckäußerung hat hier einen weit unausgeformteren Charakter bei geringerer Bedeutung im Verhalten.

4. Im Gegensatz zur Untergruppe mit PHÄ ist die Rivalität stärker ausgeprägt. Kennzeichnend dafür sind vor allem dieselben Äußerungen, die bereits oben (2b) mit anderer Funktion genannt wurden: „Hinterschenkelvibrieren“ und mehr noch die „Winkgebärde der Hinterbeine“. Bei der letzteren wurde starke Stimmungsübertragung bemerkt. — (Vgl. dagegen die Unterschiede zwischen „Rivalen-“ und „Werbegesang“ des Acridinen-Typs!)

5. Nur hier wurden „Wegscharbewegungen“ der Hinterbeine beobachtet, die teils vor der Eiablage des ♀, teils aber auch — bei beiden Geschlechtern — in völlig ungeklärten Funktionen auftraten.

6. Nur hier (vor allem bei Larven) besteht eine besondere Form der „Fortbewegung“ über kleinste Strecken: ein Sich-weg-Schnellen ohne Beteiligung der Hinterbeine, mit Hilfe von Vorder- bzw. Mittelbeinen.

G. Comstock-Kellog-Drüsen als besondere Gemeinsamkeit aller untersuchten Catantopinen-Arten

Als morphologische Eigenheit der ♀♀ in der Unterfamilie der Catantopinen sind die Comstock-Kellog-Drüsen⁷ bekannt, kleine paarige, häutige Säckchen an der Basis der unteren Valven. Im ausgestülpten Zustand wurden sie bisher nur ein einziges Mal gesehen, und zwar vor der Kopulation an einer nordamerikanischen Spezies.⁷ Das rhythmische Ausstülpen dieser Drüsen konnte ich nun bei allen untersuchten Catantopinen beobachten (Abb. siehe in der ausführlichen Darstellung), jedoch verhältnismäßig so selten, daß ihm vermutlich keine überaus wichtige Rolle im Verhalten zukommt. Das soll nicht heißen, daß diese Organe nicht bei anderen, nicht untersuchten Catantopinen eine sehr große Rolle spielen könnten. Nach Durchsicht der einschlägigen Literatur bis 1957 scheint unter den Insekten eine morphologische Entsprechung bei den „Sacculi laterales“ des weiblichen Seidenspinners *Bombyx mori* L. vorzuliegen, sogar recht weitgehend (vor allem VARDE 1929, GÖRZ 1951); verhaltensphysiologisch steht jedoch das *Bombyx*-♀ im Gegensatz zu unseren Catantopinen.

Die insgesamt 37 Beobachtungen des rhythmischen Ausstülpens in den Jahren 1954 bis 1956 gaben ein sehr uneinheitliches Bild. Immerhin sind darunter verschiedene, die deutliche ♂-Bezogenheit des weiblichen Verhaltens zeigen (I). In einigen Fällen möchte ich eine Funktion als Duftdrüsen annehmen. Das gilt besonders von sehr bemerkenswerten Beobachtungen bei *Anacridium*, bei denen ein in Imaginal-Diapause befindliches ♀ — jeweils extrem lang und ohne Gegenwart von Artgenossen (Leerlaufverhalten?) — unter langsamer Fortbewegung und rhythmischem Ausstülpen der Drüsen das Abdomenende zu einer deutlichen, verbreiterten (Duft-) Spur in den Sand „hineinwühlte“.

H. Besondere Verhaltensweisen der Oedipodine *Locusta migratoria migratorioides* R. et F.

Auf Gemeinsamkeiten mit den untersuchten Catantopinen wurde schon oben hingewiesen (C). In den folgenden Punkten besteht dagegen ein Gegensatz zur „Catantopinen-Untergruppe mit PHÄ“, der gleichzeitig eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Catantopine *Tylotropidius* aufweist: (1) Der „Stri-

⁷ Literaturhinweis bei UVAROV 1948.

dulationslaut“ und die „lautlosen Auf-Abbewegungen der Hinterschenkel“ — die beiden wichtigsten Ausdrucksweisen — kommen im Vorpaarungs- und im Paarungsverhalten vor. — (2) In beiden Verhaltensabschnitten tritt also mehr als eine Äußerung auf (ähnlich *Tylotropidius*, F.). — (3) *Locusta* zeigt eine ausgeprägtere Rivalität mit denselben Äußerungen, die unter (1) genannt wurden (ähnlich *Tylotropidius*!). Gelegentlich kam dabei auch ein „Beknabbern“ des Rivalen vor.

Einige Verhaltensweisen seien kurz erläutert.

„Stridulationslaut“. Dabei streift meist nur jeweils ein Hinterschenkel in mehrmaligen, raschen, kleinamplitudigen Auf-Ab-Bewegungen an den Chitinhöckerchen der Schrillader (Vena intercalata) auf den Deckflügeln entlang. (Der Mechanismus der Lauterzeugung ist der für die Oedipodinen typische.) Bei dem entstehenden schabend-zwitschernden Geräusch jedes Gesamtlautes sind die Einzellaute, die den Einzelbewegungen der Hinterschenkel entsprechen, noch mehr oder weniger deutlich herauszuhören.

Diese bei unserer *Locusta* einzige Stridulationsform ist der Laut der Störungsreaktion im weitesten Sinne, sowohl im Rivalenverhalten (nur ♂?) als auch im Vorpaarungs- und Paarungsverhalten (♂, ♀).

„Lautlose Auf-Abbewegungen der Hinterschenkel“. In charakteristischer Ausführung wurden sie in Gruppen streng rhythmischer Bewegungen beider Hinterschenkel — bei angelegter Schiene — gebracht, und zwar ohne Entlangstreifen an den Deckflügeln. Diese optisch wirksame Gebärde wurde oben schon erwähnt als häufigste Äußerung neben dem Stridulationslaut und ist ebenfalls kennzeichnend für Vorpaarungs- und Paarungsverhalten sowie Rivalität. Der Schwerpunkt der Bedeutung liegt vielleicht — im Gegensatz zum Stridulationslaut — stärker in der auf das andere Geschlecht bezogenen Stimmung. Auch diese Äußerung war beim ♂ häufiger und ritualisierter als beim ♀.

Beinbewegungen nach der Eiablage. Nach der Eiablage macht das ♀ bei besonderer Körperhaltung zahlreiche bestimmte Beinbewegungen, eine Instinkthandlung, die dem Zukratzen des zur Eiablage gebohrten Loches dient. Das Zukratzen wurde für *Locusta* bei KENNEDY (1949) erwähnt und ist in ähnlicher wie der von uns beobachteten Weise von mitteleuropäischen Acridinen her bekannt (JACOBS 1953). Die tupfenden und Sand heranscharrenden Bewegungen bei *Locusta* bilden einen völlig anderen Modus des Gesamtvorganges der Eiablage als bei der „Catantopinen-Untergruppe mit PHÄ“ und bei *Tylotropidius*. Denn bei letzterem treten vor der Eiablage „Wegscharbewegungen“ auf, und bei manchen Arten der anderen Untergruppe (*Schistocerca*, *Nomadacris*) wurde nur ein Offenlassen des Ablageloches und ein darauf folgender Wegsprung beobachtet.

I. Das Vorpaarungs- und Paarungsverhalten der einzelnen Spezies

Es ist notwendig, das auf das andere Geschlecht bezogene Verhalten für die einzelnen Arten im Zusammenhang kurz zu beschreiben. Die wiederholt verwendete Unterteilung in „Vorpaarungs-“ und „Paarungsverhalten“ erwies sich als zweckmäßig. Die wichtigsten Äußerungen gelten ja für Kopula und — wenn vorhanden — „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ (FABER), die beide zusammen zum „Paarungsverhalten“ gehören, während die Paarungseinleitung bis zum Aufsprung zum „Vorpaarungsverhalten“ zählt.

Schistocerca

Die gesamte Aktivität der *gregaria*-Phase war außerordentlich stark. Wurden die sonst getrennt gehaltenen Geschlechter zusammengesetzt, war meist das ♂ der zuerst reagierende Partner. Es orientierte sich zum ♀ hin, verhartete manchmal noch etwas unter rhythmischen Tasterbewegungen bei — durch Streckung der Vorderbeine — emporgestütztem Vorderkörper und begann sich dann anzunähern. Beim „Balzgang“ (FABER 1953) waren alle Formen vertreten: vom langsam „schiebenden“ oder auch leicht inter-

mittierenden Anschleichen über ruckhaft-intermittierende, mehr oder weniger rasche, oft von kurzen Pausen unterbrochene Annäherung bis zu zügig raschem Hinlaufen. Besonders charakteristisch war wohl die ruckhaft-intermittierende Weise, bei der der Körper durch stärkere Streckung aller Beinpaare hoch über den Boden emporgestützt war und das Abdomen nach unten hing. Ein überraschender „Überfall“ auf das ♀ war verhältnismäßig selten.

Das ♀ sprang meist im letzten Augenblick davon. Aufsprungversuche des ♂ aus wenigen Zentimetern Entfernung und Wegsprünge oder heftiges Wegschleudern des bereits aufgesprungenen ♂ konnten sich häufen und sich unter Umständen zu einer „wilden Jagd“⁸ steigern. — Verhielt sich dagegen das ♂ anfangs passiv, wurde es oft durch „aktive Annäherung“ und (oder) Wegsprung des ♀ in charakteristischer Weise in das Vorpaarungsverhalten eingeklinkt und zur Verfolgung stimuliert. Die oben erwähnte Verschränkung der Reaktionen (S. 6) verdeutlichen folgende Protokollauszüge.

(1) 28. VI. 1956 ♂ zum ♀ in den Käfig gesetzt

♂ geht in zügigem Gang zum Futter.

+ reagiert darauf, indem es sich anschickt wegzuspringen, hält aber noch ein und nähert sich nun dem ♂; bringt die mit der PNÄ überlagerte Zuckäußerung, geht immer näher zum ♂.

♂ frißt noch.

+ kommt noch näher; wieder obige Äußerung, während das ♂ noch frißt.

♂ führt plötzlich Aufsprung aus und nach 2 Minuten bereits Kopulation.

(2) 18. IX. 1956 ♂ und ♀ im Käfig

+ geht 65 Minuten nach Beginn des Beobachtens — in denen sich das ♂ bis dahin auffallend zurückhaltend gezeigt hatte — plötzlich aktiv zum ♂.

die Hinterbeine fahren in die Bereitschaftsstellung zum Hinterschienenausschnellen empor.

+ kommt noch näher.

+ rückt weg.

+ kommt wieder näher.

+ rückt wieder weg.

+ springt plötzlich weg.

+ geht sofort in charakteristische Stellung mit hochgestütztem Vorderkörper.

+ läuft mit etwas ruckhaften Schritten weiter.

+ beginnt mit „Balzgang“ und Annäherung.

Beide verharren.

+ läuft wieder weg.

♂ verharret, geht dann im „Balzgang“ zum ♀ und führt Aufsprung von vorn aus 1 cm Entfernung aus; sofort anschließend PHÄ und Kopula.

In (1) erfolgt die Weichenstellung für das Verhalten des ♀ offensichtlich durch das Verhalten des ♂: auf die Ortsveränderung des ♂ schickt sich das ♀ zum Wegsprung an, führt ihn allerdings in diesem Fall nicht aus, da jene nicht ihm, sondern dem Futter gegolten hatte. Der „gleichgültigen“ Haltung des ♂ ist die nunmehrige aktive Annäherung des ♀ zuzuschreiben. Die letztere wirkt ihrerseits anreizend auf das in einem bestimmten Stadium der Paarungsregung befindliche ♂: kurz darauf erfolgt der Aufsprung: hier ein — sonst seltener — Überfall (vgl. auch FABER 1953, S. 55, 68). In (2) dagegen, wo das ♂ passiv, paarungsunwillig bzw. noch nicht ganz in die Paarungsstimmung eingeklinkt erscheint, wird die aktive Annäherung des ♀ mit Abwehrverhalten beantwortet. Hier stellt das Verhalten des ♀ die Weiche für das Verhalten des ♂; denn als das ♀ plötzlich vor ihm wegspringt, reagiert das ♂ sofort paarungsgestimmt, und noch stärker nach dem folgenden Weglaufen des ♀.

Besonders eindrucksvoll war oft das Verhalten des ♀, nachdem es das ♂ nach einem Aufsprungversuch abgeschleudert hatte. Während das ♂ reglos und wie gelähmt in einer ungewöhnlichen Stellung verharren konnte, in die es durch das Abschleudern geraten war (bis zu 7 Sekunden), zeigte das ♀ gewaltige ungehemmte Erregung mit aktiver Annäherung auch aus entferntesten Käfigecken heraus, in die es vorher gesprungen war, mit unerhört heftiger und andauernder Zuckäußerung (S. 7) — rein oder mit der PNÄ (S. 9 f.) überlagert —, seltener mit der reinen PNÄ und gelegentlich mit Mandibellauten (S. 5). Die Wirkung war stets erneute Stimulation des ♂ zur Verfolgung des ♀. — Bei *Legedrang* trat bemerkenswerterweise dasselbe Verhal-

⁸ Es ist grundsätzlich möglich oder sogar wahrscheinlich, daß die Käfigwände die Art und Weise von Wegsprung, Verfolgung usw. bei unseren großen Spezies beeinflussen, und daß bei Feldbeobachtungen ein etwas anderes Bild entsteht.

ten mit großer Heftigkeit — entsprechend einer dann stark erregten Stimmung — auf (überlagerte Zuckäußerung, PNÄ, aktive Annäherung, Spreizbewegungen der Valven).

Besondere Äußerungen des ♂ im Vorpaarungsverhalten waren: PNÄ; Ansätze zum „Flügelschlagen im Sitzen“ (siehe Abschnitt D, S. 6); manchmal schon jetzt eine PHÄ (siehe Abschnitt E, S. 7 f.); seitliche Hin- und Herbewegungen des Vorderkörpers.⁹ Für die „Abseits-Situation“ (vgl. „Abseits-Äußerung“ bei FABER 1953) waren außer PNÄ und öfteren Mandibellauten auch noch Bewegungen typisch, mittels derer der Kopulationsapparat ausgestülpt wird.

Nach erfolgreichem Aufsprung versuchte das ♂ unter ein- bis vielmaliger PHÄ, die oft von den beschriebenen Ansätzen zum „Flügelschlagen im Sitzen“ eingeleitet wurde, zu kopulieren. Während der Kopulation blieb dann die PHÄ — wie erwähnt — die wichtigste Äußerung auf Störungen aller Art, einschließlich (oftmals) der durch Ortsveränderungen oder Bewegungen des Partner-♀ verursachten.

Außerdem kamen an gelegentlichen Äußerungen während Kopula und Postkopula, und zwar meist auf Störungen, vor:¹⁰ Beim ♂ Zuckäußerung, zum Teil mit PNÄ überlagert, zum Teil mit gleichzeitigen Tasterbewegungen; Hinterschieneausschnellen bzw. eine Parallellform dazu; Tasterbewegungen; Mandibelbewegungen, zum Teil mit hörbaren Mandibellauten. Beim ♀ (abgesehen von Ortsveränderungen, Freß- und Putzbewegungen) Zuckäußerung wie oben; Hinterschieneausschnellen; Mandibelbewegungen, zum Teil mit hörbaren Mandibellauten.

Die Dauer der Kopula, die übrigens von der Temperatur beeinflusst wird, war nach über 30 Paarungsbeobachtungen sehr unterschiedlich: 50 Minuten bis nachgewiesenermaßen 7, wahrscheinlich manchmal sehr viel mehr Stunden (vgl. Feldbeobachtungen von Popov 1954). In freier Natur findet nach Popov anschließend an die Kopula die Eiablage statt, und zwar anscheinend während die ♂ noch auf den ♀♀ sitzen („pairs“), was also einer Postkopula entsprechen würde. Auch nach meinen Beobachtungen schloß sich normalerweise eine Postkopula an, mit einer Dauer von 2½ bis nachgewiesenermaßen 6, wahrscheinlich auch mehr Stunden. Eine Eiablage während der Postkopula wurde dagegen nur einmal, Versuche zum Einbohren des Abdomens nur zweimal beobachtet. Eine Präkopula war selten. Einer Postkopula schloß sich gelegentlich eine neue Vereinigung an (siehe entsprechende Beobachtung bei Popov), so daß erstere damit auch als Präkopula aufgefaßt werden könnte. Die Zeit zwischen dem Ende der Postkopula und neuen Ansprungsversuchen des ♂, eventuell auch einer erneuten Vereinigung, kann sehr kurz sein: z. B. eine Stunde. Unmittelbar aus der Vereinigung abgescleudert, begann das ♂ gelegentlich sofort mit erneuten Aufsprungversuchen.

Nomadacris

Das allgemeine Verhalten dieser Art ist dem von *Schistocerca* recht ähnlich. Allerdings war die Aktivität etwas geringer, und der sichtbare Beginn des Vorpaarungsverhaltens ließ oft länger auf sich warten.

Hatte das ♂ durch eigene, vielleicht „suchende“ Ortsveränderungen oder durch eine Bewegung des ♀ dieses wahrgenommen, entsprachen die männlichen Verhaltensweisen etwa denen von *Schistocerca*: Hinorientierung, „Balzgang“ in verschiedener Ausführung, oft Tasterbewegungen, wiederholtes Ausstülpen des Kopulationsapparates, schwache Mandibellaute und seitliche Hin- und Herbewegungen des Vorderkörpers. Zusätzlich trat hier gelegentlich ein volles (Abb. 1) oder nur ansatzhaftes „Flügelschlagen im Sitzen“ auf, wobei sich letzteres von den Ansätzen bei *Schistocerca* unterschied. Schon in einiger Entfernung vom ♀ erhob das ♂ die Hinterschenkel oft in die steile oder übersteile Bereitschaftsstellung zur „Paarungsäußerung“, jener bei dieser Art an Stelle von PHÄ und PNÄ (S. 8 und 9) bestehenden einheitlichen, eine Stridulation bildenden Ausdrucksform. Spätestens vor dem Aufsprung setzte die Stridulation ein.

⁹ Hin- und Herbewegungen des Vorderkörpers ohne Drehung um die Längsachse kommen auch bei einheimischen Acridiiden (FABER 1953, S. 27 und 148: „Schaukelbewegungen“; JACOBS: „Fixierbewegungen“) oft vor Sprüngen oder anderen Ortsveränderungen vor und scheinen — bei unseren Spezies — wenigstens teilweise der optischen Erschließung der Umgebung zu dienen.

¹⁰ Einzelne Äußerungen der in dieser Arbeit untersuchten Spezies, die den „Äußerungen im Zustand niederer Aktivität“ entsprachen, ebenso über längere Zeit wiederholte Mandibelbewegungen bzw. -laute, siehe LAUB-DROST in Z. Tierpsych. 1960.

Die Paarungsausßerung ist als PNÄ auch dem ♀ eigen, besteht hier jedoch oft nur aus der abgeschwächten Form: aus wenigen und lautlosen, weil dann ohne Berührung mit den Flügeldecken ausgeführten, „Stridulationsbewegungen“. Nur einmal (1. X. 1955) konnte ich bei einem stärkstens ablehnenden ♀ die vollständige Stridulation einschließlich des anfänglichen „ratschend“ klingenden Lautes beobachten, als Beweis für die auch hier vorhandene Anlage von Bewegungskoordination und Lautmechanismus. Zu den übrigen ♂-bezogenen Verhaltensweisen gehören — etwa denen von *Schistocerca* entsprechend — aktive Annäherung und Wegweichen oder -springen, unspezifische Mandibellaute, hier u. a. eindeutig ♂-bezogene Spreizbewegungen der Valven und vor allem die Zuckäußerung. Kennzeichnend ist für das ♀ unregelmäßiges Aufeinanderfolgen, manchmal auch Gleichzeitigkeit von Zuckäußerung und Paarungsausßerung, die beide bei der erhöhten Abwehrstimmung mehr oder weniger unreifer ♀♀ besonders leicht auslösbar sind.

Eine andere, aber nicht oft beobachtete Art der Paarungseinleitung war das ruhige Nebeneinanderliegen von ♂ und ♀ unter Berührung — vor allem Auflegen eines Vorderbeins auf den Rücken des Partners —, womit wahrscheinlich vorhergehende oder eingestreute „Zustände niederer Aktivität“ (siehe Abschnitt C) zusammenhängen. Immerhin ist die Möglichkeit einer Ein- oder Umstimmung beider Partner im Sinne einer Steigerung der Paarungsbereitschaft durch diese Weise nicht von der Hand zu weisen. (Vgl. Käfigbeobachtungen von BURNETT 1951 an der solitaria-Phase, nach denen ein derartiger Zustand als charakteristisch dargestellt wird.)

Näherte sich das ♂ von vorn, zeigte es manchmal eine Tendenz dazu, sich mit erhobenen Hinterschenkeln (siehe oben) am ♀ entlang nach hinten zu schieben, was aber meist infolge der Reaktion des ♀ nicht gelang. War das ♂ aufgesprungen, wurde es sofort oder — wenn es von vorn kam — nach dem Herumrücken um 180° abgeschleudert. Bei sehr paarungsfreudigen ♂♂ konnten die vergeblichen Aufsprünge dicht aufeinander folgen; besonders in der „Abseits-Situation“ (FABER) kamen schwache Mandibellaute, Paarungsausßerung, Ausstülpfen des Kopulationsapparates und Ansätze zum „Flügelschlagen im Sitzen“ vor. Das ♀ zeigte nach dem Abschleudern die Zuckäußerung. Meist gelang aber auch bei sich mindestens zuerst ablehnend verhaltenden ♀♀ der Aufsprung; das ♂ konnte sich also trotz manchmal heftiger und minutenlanger Abschleuderversuche¹¹ des ♀ auf ihm halten und versuchte stridulierend die Vereinigung. — Die Anlässe für eine Paarungsausßerung während der Kopulation sind bei *Schistocerca* erwähnt. Manchmal gab es aber auch Erregungszustände des ♂, deren Ursachen sich der Beobachtung entzogen.

Abgesehen von der Paarungsausßerung in verschiedenster Intensität zeigte das ♂ während der Kopula gelegentlich: Mandibellaute; seitliches Hin- und Herrücken auf dem ♀ (gleichbedeutend mit Schaukelbewegungen?); Tasterbewegungen. Beim kopulierenden ♀ kamen vor: Zuckäußerung; Mandibellaute; Ansatz zu lauthafter Paarungsausßerung, wahrscheinlich als Grundform von Abwehrbewegungen überhaupt; Tasterbewegungen; Schaukelbewegungen.

Die Kopulation dauerte nach 6 Messungen meist über 10 Stunden, bei einer Paarung unter anomal niedriger Temperatur sogar 36½ Stunden (vgl. Angaben von FAURE 1935 für *gregaria*, von BURNETT 1951 für *solitaria*). — Eine Umklammerungsphase ohne Vereinigung wurde gelegentlich als Postkopula beobachtet, ist aber wohl nicht typisch; FAURE beobachtete an Wanderschwärmen, daß die ♂♂ während der — auf die Kopula folgenden — Eiablage nicht auf den ♀♀ bleiben.

Anacridium

Nach EL-ZOHEIREY (1936, Ägypten) wird das ♂ etwa einen Monat nach der letzten Häutung reif; die Zahl seiner Kopulationen mit dem noch in der Imaginaldiapause befindlichen, erst im nächsten Frühjahr reifen und eierlegenden ♀ beträgt 6 bis 38! Andere Angaben finden sich bei FEDOROV (1927, Krim). — Um die oben (siehe Abschnitt D, S. 6) erwähnten Unterschiede im Verhalten beider Geschlechter nach unseren Beobachtungen im Herbst (♀♀ in Imaginaldiapause) und Frühjahr bzw. Frühsommer (♀♀ reif) aufzuzeigen, werden zunächst die einen, dann die anderen beschrieben. Wegen ge-

¹¹ Auch „Schaukelbewegungen“ (S. 10 f.) wurden bei einem ♀ mehrfach beobachtet

ringen Tiermaterials konnten die Unterschiede nicht an weiteren Individuen nachgeprüft werden; auch Faktoren wie geographische Herkunft bzw. Zucht tier oder Naturfang sind möglicherweise von Bedeutung.

Bei den Beobachtungen im Herbst vergingen — bei der unter unseren Thermostatenbedingungen äußerst geringen Aktivität von *Anacridium* — oft viele Stunden, bis es vielleicht zu einer Kopulation kam. Währenddessen waren die Äußerungen des mehr oder weniger still verharrenden ♂ dürrtig. Es ließ jedoch Reaktionen auf das sitzende oder gelegentlich umherkriechende ♀ erkennen: Hinorientierung, Emporstützen des Vorderkörpers mit schräg nach vorn gerichteten Fühlern, ab und zu ein wiederholtes Ausstülpen des Kopulationsapparates und rhythmische Tasterbewegungen. Letztere traten auch sonst gelegentlich auf, aber wie bei den anderen Spezies manchmal vielleicht nur als „Mitbewegungen“ (FABER 1949, 1953) zu atembewegungsartigen Kontraktionen des Abdomens; hier erschienen sie jedoch in ihrer langen Folge (60/min bis 100/min) als Zeichen einer „vorbereitenden“ Paarungsstimmung. Es wurden weder Mandibelbewegungen noch -laute beobachtet (allerdings ohne Verstärkergerät), so daß kein Anzeichen für einen „Werbe gesang“ in Form schwacher Mandibellaute gegeben war (vgl. dagegen *Calliptamus italicus* L. nach FABER). — Irgendwann erfolgte plötzlich — bei einer (erneuten) Bewegung des ♀ — eine Art von Um schlag in eine höhere Aktivitätsstufe mit einem „Zusammenezucken“ des ♂ und manchmal mit anschließender Annäherung.

Die normale Reaktion des ♀ auf das sich nähernde ♂ war der Wegsprung, der bei dieser Spezies besonders oft auffallend reflexähnlich, oft auch „locksprungartig“ wirkte (siehe Abschnitt D, S. 6).

Das erstere fiel wiederholt dann auf, wenn ein ♂ eben erst in den Käfig des ♀ gesetzt worden war und für den Beobachter noch bewegungslos auf der Stelle verharrte, und wenn daraufhin das entfernt sitzende ♀ — das offensichtlich das ♂ sofort „erkannt“ hatte — heftig¹² noch weiter weg sprang. Wie ein Locksprung sah es dann aus, wenn das ♀ sich dem noch passiv erscheinenden ♂ durch einen kleinen, ziellosen Luftsprung erst gewissermaßen „bemerkbar machte“, worauf das ♂ seinerseits mit Nachspringen oder einer Annäherung anderer Art reagieren konnte.

Hier ist ein Hinweis auf die in ähnliche Richtung weisenden Beobachtungen FEDOROVs in freier Natur nötig: Die sich auf den Bäumen befindenden ♀♀ ziehen die Aufmerksamkeit der — auf denselben oder benachbarten Bäumen sitzenden — ♂♂ entweder dadurch auf sich, daß sie auf den Boden fliegen, oder daß sie — weniger oft — auf einem Zweig sitzend eine Zeitlang mit den Flügeln schlagen. — Solch ein — hier angeblich lockend wirkendes — „Flügel schlagen im Sitzen“ wurde allerdings in der für *Anacridium* sonst typischen langandauernden Form nie in unseren Thermostaten, also auch nie im Zusammenhang mit der Paarung beobachtet, dagegen gelegentlich bei Haltung von Tieren in Einzelgläsern bei Zimmertemperatur (1953). Ich halte es für möglich, daß die höhere Temperatur des Thermostaten für das Fehlen des langen Flügel schlagens verantwortlich sein könnte (siehe die ausführliche Darstellung; vgl. RAINEY, WALOFF, BURNETT, 1956 Typescript), und daß andererseits ein langes Flügel schlagen in der Natur sekundär eine Auslöserwirkung für die ♂♂ bekommen haben könnte.

Außerdem kommt die PNÄ (S. 10) des ♀, öfter im Zusammenhang mit einem Wegsprung, vor; sie war verschiedentlich ein deutlicher Anreiz für das noch verharrende ♂, trat manchmal aber auch erst bei dessen Annäherung oder aber bei eigener, hier nur seltener „aktiver Annäherung“ auf.

Auch das Ausstülpen der Comstock-Kellog-Drüsen (siehe Abschnitt G, S. 11) wurde in Gegenwart des ♂ beobachtet, meistens aus einer Ruhestellung des ♀ heraus, auch wenn das ♂ sich nicht aktiv zeigte, gelegentlich aber auch bei Annäherung des ♂ und damit ausgesprochen bei ♂-bezogenem Verhalten.

Die PNÄ des ♂ erfolgte als typische Äußerung starker Paarungserregung oft bei der Annäherung, war aber nie mit Bestimmtheit zu erwarten, was ja für die meisten Äußerungen unserer Catantopinen-Arten gilt. Hatte sich ein ♀ durch Sprung dem ♂ schon zu wiederholten Malen entzogen, so zeigte das ♂ in dieser „Abseits-Situation“ öfter PNÄ, Tasterbewegungen, wiederholtes Ausstülpen des Kopulationsapparates, ge-

¹² Eine für diese oft so wenig aktive Art bemerkenswert lebhaft e Reaktion (optischer Auslösemechanismus?).

legentlich auch — wie in anderen Situationen des Vorpaarungsverhaltens — schwache Mandibellaute bzw. -bewegungen. — Nach erfolgreichen Annäherungsversuchen führte das ♂ Hin- und Herbewegungen des Vorderkörpers aus und sprang dann auf. Meist schlossen sich Ansätze zum „Flügelschlagen im Sitzen“ als erster Teil der PHÄ (S. 8 f.) an. Das ♀ reagierte mit der Zuckäußerung, die bei einem bestimmten ♀ ersetzt wurde durch „Schaukelbewegungen“ (S. 10 f.). Das ♂ unterließ aber zunächst die Kopulationsversuche und blieb in einer Präkopula auf dem ♀, die nach den 5 im Herbst beobachteten Paarungen bis zu 80 Minuten dauerte. Bemerkenswert waren ruckhaft-intermittierende, nur langsam aufeinanderfolgende (12/min bis 50/min) Bewegungen eines ♂, mit denen es in 2 Fällen auf dem ♀ umherrückte; diese sind möglicherweise im Sinn einer Steigerung der Erregung zu deuten. — Während der Kopula bestand die Äußerung des ♂ auf Störung im allgemeinen nur aus dem zweiten Teil der PHÄ: dem lauthaften Hinterschienenausschnellen.

Weitere, nur gelegentliche Äußerungen des ♂ während der Kopulation waren: Hinterschienenausschnellen; Körperzucken, zur Zuckäußerung gehörend; Mandibellaute bzw. -bewegungen; seitliches Hin- und Herrücken auf dem ♀; Tasterbewegungen. Beim ♀ wurden gelegentlich beobachtet: Zuckäußerung; Schaukelbewegungen; Hin- und Herbewegungen des Vorderkörpers; Mandibellaute; Tasterbewegungen. — Die Kopulationsdauer lag nie unter 14 Stunden; meist war sie erheblich länger (siehe auch FEDOROV und EL-ZOHEIREY).

Nach den Beobachtungen des Frühlings — einschließlich einer Frösommerbeobachtung — ergab sich das folgende, andersartige Bild des Verhaltens: Ein als Imago gefangenes ♂ war erstaunlich aktiv. Es fehlten die beschriebenen Perioden des Verharrens unter Tasterbewegungen. Auch fanden stundenlange „Verfolgungen“ des jeweiligen ♀ unter auffallend zögernden Bewegungen des ♂ statt, wobei gelegentlich ein Abstand von etwa 8 cm gewahrt wurde. Manchmal verharrte das ♂ bis zu 15 Minuten in fast geduckter Stellung vor dem weiteren Nachschleichen. Ein Aufsprung wurde trotz guter Möglichkeiten dazu nur selten versucht. Die lange Zeitdauer einer solchen Art von Paarungseinleitung war auffallend. — Für die Ausführung der PNÄ des ♂ war größere Folgeschwindigkeit und größere Anzahl der Bewegungen — zum Teil von intentionshaften, parallel geformten Bewegungen besonderer Art — bemerkenswert. Das paarungsgestimmte ♂ brachte mehrfach die Zuckäußerung vor, was bei den anderen Arten dieser Catantopinen-Untergruppe nicht üblich war. — Die beiden ♀♀ zeigten sich 1 bis 2 Tage nach der ersten Eiablage gegenüber dem ♂ weniger reizbar als im Herbst. Besonders das eine ♀ ging — statt heftig wegzuspringen — langsam weg oder schnellte nur abwehrend die Hinterschienen aus; am Tage nach der Kopulation war es dagegen wieder reizbarer und ließ zeitweise ununterbrochen Wegsprung und aktive Annäherung (!) aufeinander folgen. — Spreizbewegungen der Valven traten als Zeichen offensichtlicher Paarungsbereitschaft auf. — Bei diesem ♂ war der erste Teil der PHÄ leichter auslösbar als bei den anderen ♂♂ im Herbst. Bei den zwei Paarungen (ebenso bei einer dritten Paarung anderer Tiere im Frösommer) blieb eine Präkopula aus. Die ♀♀, die im Herbst zum Teil ihr Abdomenende vom ♂ weggekehrt hatten, hoben es nun mehr aktiv etwas an; oder das ♂ versuchte seinerseits, durch Hochheben der weiblichen Abdomenspitze mittels eines Hintertarsus eine Vereinigung zu ermöglichen, wie dies JACOBS (1953) bei einer Oedipodine und zwei Catantopinen-Arten fand. Beide ♀♀ hatten dagegen je ihre individuelle Neigung an einer bestimmten Äußerung nach dem Aufsprung aus der Zeit der Imaginaldiapause beibehalten: das eine ♀ zur Zuckäußerung, das andere zu Schaukelbewegungen.

Acanthacris

Bei dieser Art sei nur kurz auf die Besonderheiten hingewiesen.

Eine „vorbereitende“ Paarungsstimmung des ♂ in Gegenwart von ♀♀ kam in ähnlicher Weise — nur weniger lange andauernd — wie bei *Anacridium* vor. Im Gegensatz zu der letzteren Spezies konnten dabei zweimal sehr schwache Mandibellaute gehört

werden. — Unter den Formen des „Balzganges“ (siehe bei *Schistocerca*) überwog die langsam-schleichende Annäherung. In den manchmal eingelegten Pausen zeigte das ♂ seine ♀-Bezogenheit durch Bewegungen der „vorbereitenden“ Paarungsstimmung oder durch solche der PNÄ (S. 9).

Beim ♀ trat die PNÄ (Abb. 4) sehr viel öfter und ausgeformter als beim ♂ auf, im Gegensatz zu *Anacridium*. „Schaukelbewegungen“ (S. 10 f.) konnten allein oder auch überlagert mit der PNÄ auftreten; die Zuckäußerung wechselte gelegentlich mit der PNÄ ab. Nach aktiver Annäherung des ♀, aber auch schon innerhalb der ersten Viertelstunde nach dem Zusammensetzen der Geschlechter, wurde bei sonst ruhig verharrendem ♀ das Ausstülpen der Comstock-Kellog-Drüsen als eindeutig ♂-bezogene Äußerung beobachtet. — Bei *Legedrang* galt ähnliches, wie bei *Schistocerca* angeführt wurde: PNÄ, Zuckäußerung und auch Schaukelbewegungen waren dann leicht auslösbar. Das ♀ konnte in seiner erhöhten Reizbarkeit und Aktivität abwechselnd Versuche zum Einbohren des Abdomens und — unter PNÄ oder Zuckäußerung — aktive Annäherung an ruhig sitzende ♂ ♂ zeigen, worauf paarungsgestimmte ♂ ♂ sofort zur Annäherung stimuliert wurden.

Näherte sich ein ♂ dem ♀ von vorn, neigte es dazu, das ♀ rutschend zu umgehen, wobei der Körper ganz oder nahezu dem Boden auflag und die Hinterbeine an der Fortbewegung nicht beteiligt waren. Wenn es dann schräg hinter dem ♀ saß, sprang es auf. Das ♀ erschwerte dies aber oft dadurch, daß es — manchmal schon bei der kleinsten Bewegung des vor ihm liegenden ♂ — seinerseits mit dem Hinterkörper zur anderen Seite hin auswich. So konnten sich bei wiederholten Ansätzen des ♂ die beiden Partner etwas umeinander herumdrehen, ohne jedoch die Kopf-vor-Kopf-Stellung zu verändern. Das ♀ neigte bei einer Annäherung des ♂ also weniger zum Wegspringen (im Gegensatz zu *Anacridium*) als zum Wegdrehen des Abdomens und zum völligen Zurück- oder seitlichen Wegweichen. War das ♂ nahe und versuchte es gar, das ♀ zu berühren, so konnte das letztere außer mit PNÄ und Zuckäußerung mit Bewegungen des zum ♂ hin gerichteten Mittel- oder Vorderbeines (manchmal auch beider zusammen) reagieren, und zwar zuckte das Bein kurz auf oder blieb kürzer oder länger in Abwehrbereitschaftshaltung erhoben (siehe auch Abb. 3). Entsprechende Bewegungen konnte auch das ♂ zeigen, ehe es mit dem Bein das ♀ berührte, jedoch waren sie keineswegs auf das Vorpaarungsverhalten beschränkt und gehören — bei *Acanthacris* auffallend häufig — allgemein zur Rivalität im weitesten Sinne.

Auf den Aufsprung des ♂ — auf den hier noch keine PHÄ (S. 9) erfolgte — reagierte das ♀ auf zweierlei Weise. Entweder zeigte es intensive Abwehr mit Wegschleudern des ♂ und nachfolgenden heftigen ♂-bezogenen Äußerungen (Zuckäußerung, PNÄ, Schaukelbewegungen) oder es reagierte mit mäßiger „Abwehr“ (Zuckäußerung, seltener Schaukelbewegungen), worauf meist innerhalb der nächsten 10 Minuten die Vereinigung gelang. Selten wurden auch eine Präkopula oder sogar ruckhaft-intermittierende, langsam aufeinanderfolgende Bewegungen des Umherrückens auf dem ♀ beobachtet (siehe beides bei *Anacridium*).

Während der Kopulation wurden — abgesehen von der PHÄ — an gelegentlichen Äußerungen des ♂ beobachtet: Hinterschieneausschnellen, lautlos; Hinterschieneausschnellen nach oben, lauthaft; seitliches Hin- und Herrücken auf dem ♀; bei starker Störung ein Sich-Ducken des Vorderkörpers auf das weibliche Pronotum oder ein Anheben und Hochhalten eines oder beider Vorderbeine; Mandibellaute bzw. -bewegungen; Tasterbewegungen. Beim ♀ kamen dann vor: Zuckäußerung; Schaukelbewegungen; Hin- und Herbewegungen des Vorderkörpers; Zucken eines Vorderbeins gegen störende Artgenossen und Hochheben eines oder beider Vorderbeine; Mandibellaute. — Die Kopulationsdauer betrug 13 bis über 30 Stunden.

Ornithacris

Ornithacris verhielt sich sehr ähnlich wie *Acanthacris* (siehe dort) mit der „vorbereitenden“ Paarungsstimmung des ♂, mit dessen Tendenz, das ♀ mit rutschenden Bewegungen zu umgehen, und mit den dort beschriebenen Reaktionen des ♀ einschließ-

lich der gerichteten Vorder- und Mittelbeinbewegungen, die zur passiven oder aktiven Abwehr des anrückenden ♂ dienen. Zusätzlich schien auch ein Hindrehen des weiblichen Abdomens zum ♂ vorzukommen. — Unter den Annäherungsformen des ♂ überwog die langsam-zügige, oft ohne die Beteiligung der Hinterbeine rutschend weiter-rückende Weise. Wegsprünge des ♀ vor dem ♂ waren häufiger als die aktive Annäherung. Schaukelbewegungen gab es offenbar nicht. Das Ausstülpen der Comstock-Kellog-Drüsen wurde nur einmal, und zwar bei einem paarungsgestimmten ♀ beobachtet, das mit seinem Kopf vor dem des ♂ lag.

Während der vielstündigen Kopulationen (1955) kamen — abgesehen von der PHÄ (S. 9) und manchmal auch nur dem alleinigen Anheben der Hinterbeine — vor allem noch Mandibellaute vor. Beim ♀ wurden dann beobachtet: Zuckäußerung; Fühlerzucken, zum Teil mit Tasterbewegungen, als unvollständige Form der Zuckäußerung; Zucken des erhobenen Vorderbeins; Hinterschienenausschnellen und Parallelformen (siehe FABER 1953, S. 40) dazu; Mandibellaute.

Tylotropidius

Tylotropidius als Vertreter einer anderen „Catantopinen-Untergruppe“ (siehe Abschnitt F, S. 10 f.; Abb. 6) verhielt sich — abgesehen von den genannten wesentlichen Unterschieden — doch in mancher Beziehung den vorangegangenen Spezies ähnlich.

Das ♂ näherte sich dem ♀ meist ruckhaft-kleinschrittig oder mit rutschenden Bewegungen ohne Betätigung der Hinterbeine, die dann die „Winkgebärde“ ausführen konnten. Die Tendenz, bei einer Annäherung von vorn rutschend heruzugehen, bestand auch hier. Das ♀ drehte dann das Abdomen weg, sprang weg oder reagierte mit der „Winkgebärde der Hinterbeine“, manchmal unter gleichzeitigen Spreizbewegungen der Valven. Nur gelegentlich kam es auch zu einem ruhigen Einander-Gegenüberliegen. Aktive Annäherung des ♀ kam öfter, ein Hinwenden des Abdomens zum ♂ selten vor. Das Ausstülpen der Comstock-Kellog-Drüsen wurde in 2 unter mehreren Fällen in offensichtlich stark ♂-bezogener Stimmung beobachtet, dabei einmal während der aktiven Annäherung.

Kam es zu einem Aufsprung, ohne daß das ♂ gleich wieder abgeschleudert wurde, so versuchte das letztere gleichzeitig mit Hinterschenkelvibrieren oder mit den intensiven, charakteristischen Mandibellauten die Vereinigung. Diese Mandibellaute konnte man sonst vor allem während Abschleuderversuchen des ♀ vom ♂ hören, aber auch auf heftigste Störung während der Kopulation, in wenig typischer Ausführung gelegentlich auch schon im Vorpaarungsverhalten. — Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß „Winkgebärde der Hinterbeine“, Hinterschenkelvibrieren, Schaukelbewegungen ebenso wie die Zuckäußerung beiden Geschlechtern zukamen, und zwar sowohl im Vorpaarungs- als auch im Paarungsverhalten.

Abgesehen von den genannten Äußerungen traten während der Kopulation beim ♂ auf: Fühler-schwenken oder -schwirren, zum Teil gleichzeitig mit der „Winkgebärde der Hinterbeine“, ersteres zum Teil auch während Schaukelbewegungen; Hinterschienenausschnellen; Wegdrücken des Rivalen mit dem Mittelbein; Mandibellaute bzw. -bewegungen. Beim ♀ wurden dann gelegentlich noch beobachtet: Auf-zucken von Vorder-, Mittel- oder auch Hinterbein bei Berührung; Hochhalten beider Vorderbeine bei Störung; Mandibellaute bzw. -bewegungen.

Locusta migratoria migratorioides R. et F.

Schon 5 bis 6 Tage nach seiner Imaginalhäutung sprang ein ♂ auf ein ♀ und blieb dort in einer zweistündigen „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ (FABER). Eine solche lange Umklammerung des ♀, aber auch — in Abwesenheit des ♀ — eines anderen ♂ war überhaupt typisch für das Stadium der einsetzenden Reife, in dem sogar drei ♂♂ in Umklammerungshaltung übereinandersitzend keine Seltenheit waren. Die erste Kopulation wurde dagegen erst nach knapp 10 Tagen beobachtet. Danach scheinen die Bewegungen der Annäherung und des Aufspringens früher zu reifen. (Vgl. auch BOLDYREVS Untersuchungen an *Locusta migratoria* L. 1929; auf welche Unterart und Phase sich beziehend?)

Vollreife ♂♂ hatten eine ihrer *gregaria*-Phase entsprechend starke Paarungsaktivität. Vom Vorpaarungsverhalten des ♂ seien angeführt: Hinorientierung zum ♀, baldige Annäherung — gelegentlich unter Tasterbewegungen —, wiederholtes Ausstülpen des Kopulationsapparates und schließlich einzelne Mandibellaute als vor allem „unbestimmt auf ein ♀ gerichtete“ Äußerung, nachdem das ♀ entfernt worden war. Der ruckhaft-intermittierende Balzgang hob sich nicht sehr von dem üblichen, meist unruhigen Gang der Tiere ab. Zwischen die Annäherungsschritte konnten die genannten „lautlosen Auf-Abbewegungen der Hinterschenkel“ (S. 11 f.) eingestreut sein; dicht vor dem Aufsprung traten diese manchmal gehäuft mit einer charakteristischen Intensität auf, wobei oft zwei Bewegungen der Gruppe unter Beibehaltung des Rhythmus, jedoch in doppelter Geschwindigkeit ausgeführt wurden. Der „Stridulationslaut“ (S. 11 f.) kam auch schon im Vorpaarungsverhalten vor, aber nicht während der Annäherung.

Das ♀ zeigte im Vorpaarungsverhalten aktive Annäherung, Ausweichen oder wiederholtes Wegspringen, manchmal — wie auch bei den untersuchten Catantopinen — über das näherrückende ♂ hinweg. Als Reaktion darauf war beim ♀ eine Stellung der Abwehrbereitschaft charakteristisch: Erheben der Hinterschenkel und Abspreizen der Hinterschienen. Ferner kamen „lautlose Auf-Abbewegungen der Hinterschenkel“, jedoch weniger regelmäßig und intensiv als beim ♂, und Mandibellaute vor.

War das ♂ von vorn aufgesprungen, so rutschte es unter raschen, oft ruckhaft-intermittierenden Bewegungen in die richtige Stellung. Sprang es von hinten auf, brachte es gewöhnlich sogleich „lautlose Auf-Abbewegungen der Hinterschenkel“ in unregelmäßigem Wechsel mit dem „Stridulationslaut“. Meist aber waren diese beiden wichtigsten Äußerungen während der „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ und der Kopulation der Reaktion auf Störungen vorbehalten. Ein solches, auf dem ♀ sitzendes ♂ und ein störender Rivale (Paarungs- oder Rivalenstimmung?) brachten gelegentlich diese Äußerungen — nur eine oder beide — gleichzeitig oder in lockerem Wechsel. Ebenso verhielten sich oft auch paarungsgestimmte ♂♂ bei Abwesenheit der ♀♀. — Im Zusammenhang mit Kopulationsversuchen traten diese beiden Äußerungen nur gelegentlich auf, stets dagegen Gruppen von ruckhaft-raschen, vielleicht der Steigerung des Paarungstriebes dienenden Bewegungen des ♂ auf dem ♀. Diese kamen bei langdauernder „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ immer wieder vor, konnten jedoch auch — wie in der Kopula — eine Reaktion auf Störungen aller Art, einschließlich solcher durch das Partner-♀, sein.

Während mehr oder weniger unreife ♀♀ auf Aufsprung und Kopulationsversuch des ♂ heftig abwehrend mit Hinterschienenausschnellen und dem Stridulationslaut reagierten, war das Verhalten vollreifer, bereits verpaart gewesener ♀♀ völlig anders. Diese zeigten bei ihrem mehr passiven Verhalten nur besondere Haltungen von Hinterbeinen und Abdomen unter zum Teil merkwürdiger Schräglage des Körpers (siehe auch in der ausführlichen Darstellung: Vergleichung der Haltungen des ♀ zur Verhinderung [?] der Kopulation).

Das Gesamtverhalten von ♂ und ♀ war sehr unterschiedlich, auch bei verschiedenen Paarungen derselben Partner, ebenso bei verschiedenen ♀♀ in den gleichen Zeitintervallen nach ihrer Eiablage.

Die Äußerungen des ♂ während der Kopula und der „Umklammerungsphase ohne Vereinigung“ seien aufgezählt, wobei auf die genannten charakteristischen Äußerungen die gelegentlich beobachteten folgen: Stridulationslaut, zum Teil mit Fühlervirbeln (während der Kopulation selten auch gleichzeitig mit ruckhaft-raschen Bewegungen); „lautlose Auf-Abbewegungen der Hinterschenkel“ und synchrone Tasterbewegungen; ruckhaft-rasche Bewegungen, zum Teil mit Mandibellauten; „Zuckäußerung“; Hinterschienenausschnellen (auch Wegstemmen eines störenden Artgenossen); lauthaftes Hinterschienenausschnellen; Mandibellaute, einmal gemeinsam mit Fühler- und Tasterbewegungen; kleinstamplitudige Auf- oder Aufwärtsbewegungen eines Hinterschenkels. Beim ♀ traten dann auf: Stridulationslaut, zum Teil mit Fühlerbewegungen; „lautlose Auf-Abbewegungen der Hinterschenkel“; Tasterbewegungen; „Zuckäußerung“; Hinterschienenausschnellen bzw. Parallelformen dazu; Spreizbewegungen der Valven (während der Kopulation!); Fühlerschwenken. Außerdem wurden in der „Umklammerungsphase ohne

Vereinigung“ bei dem ♀ einmal „Unterflügelschwirren“ (siehe S. 3) als Reaktion auf einen Kopulationsversuch, einmal „Unterflügelschwirren“ mit anschließendem Ansatz zum „Flügelschlagen im Sitzen“ als Reaktion auf Störung beobachtet.

Der Kopulation vollreifer Tiere, die 12 Stunden dauern konnte, ging manchmal eine Präkopula mit einer Zeitdauer von bis zu 2 Stunden voraus. Oft wechselten „Vereinigungen“ von 1 bis 40 Minuten mit Umklammerungsphasen ohne Vereinigung von verschiedener Länge ab. (Vgl. auch Angaben über Kopulationsdauer und Spermatophoren-Übertragung von BOLDYREV.)

*

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. FABER, gilt mein besonderer Dank für die Überlassung des Themas, für Einrichtung eines Arbeitsplatzes und vielfältige Unterstützung. Den Herren W. POPE in Durban (Natal), Dr. L. GUNN in Abercorn (Nord-Rhodesien) und Professor Dr. M. MARIANI in Palermo (Italien) möchte ich für mühevoller Beschaffung und Zusendung von Tieren herzlich danken, Herrn Professor Dr. B. P. UVAROV (London) ebenfalls für Zusendungen und ferner für Beratung und Beschaffung von Literatur, Herrn A. SCHÖCHLE, dem Direktor der Wilhelma (Stuttgart), für großzügige Unterstützung bei der kostspieligen Verfrachtung eigens beschaffter Behälter ins Ausland, Herrn Professor Dr. R. EBNER (Wien) für die Bestimmung einiger Spezies, Herrn Dr. H. RISLER (Tübingen) für die Konstruktion der Thermostaten, für deren Zurverfügungstellung ich dem Zoologischen Institut (Tübingen) und seinem Direktor Herrn Professor Dr. H. WEBER † zu Dank verpflichtet bin, sowie Herrn Dr. B. HASSENSTEIN (Tübingen) für Rat bei der Formulierung von Ergebnissen im Abschnitt C. Endlich danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die mir eine Reise zum Anti-Locust Research Centre (London) ermöglichte.

K. Zusammenfassung

1. Im „Zustand niederer Aktivität“ traten bei den untersuchten Spezies — 6 Catantopinen und 1 Oedipodine — zwei charakteristische komplexe, in Abständen wiederholte Äußerungen auf. Einen Anteil an einer von ihnen hat die bisher unbekannte, eigentümliche, im wesentlichen bei geschlossenen Elytren mit den Alae erzeugte Lautäußerungsweise des „Unterflügelschwirrens“ (siehe S. 3).

2. Es stellten sich weitere Gemeinsamkeiten heraus im Verhalten mehr oder minder aller Spezies, das sich stärkstens vom Verhalten mitteleuropäischer Acridinen unterscheidet. Genannt seien u. a.: die Mandibelllaute mit ihrer Plastizität, die große Bedeutung der optisch wirksamen Ausdrucksformen, die besondere Aktivität der ♀♀ im „Vorpaarungsverhalten“, das langdauernde ♂-bezogene Verhalten von ♀♀ im Leerlauf und Ausdrucksbewegungen von Vorder- bzw. Mittelbein.

3. Das „Vorpaarungs- und Paarungsverhalten“ wurde besonders eingehend untersucht und für die einzelnen Arten im Zusammenhang dargestellt. Es ergab sich, daß die Catantopinen nach ihrem Verhalten in zwei „Untergruppen“ eingeteilt werden können. Die eine, zu der auch *Schistocerca gregaria* Forsk. und *Nomadacris septemfasciata* Serv. gehören, zeichnet sich vor allem durch den Besitz zweier, von Art zu Art spezifisch verschiedener Äußerungen aus: einer „Paarungs-Hauptäußerung“ und einer „Paarungs-Nebenäußerung“. Erstere stellt die stärkstens ritualisierte Ausdrucksform jeder einzelnen Spezies dar. — Bei *Tylotropidius speciosus* Walk., der die andere „Untergruppe“ vertritt, sind stattdessen mehrere andersartige Äußerungen ausgebildet.

4. Die Comstock-Kellog-Drüsen der Catantopinen-♀♀ wurden bei allen untersuchten Catantopinen erstmals und mehrfach beim Ausstülpfen beobachtet.

5. Die zum Vergleich mit den Catantopinen untersuchte Oedipodine *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. weist u. a. auf: „Stridulationslaut“, „lautlose Auf-Abbewegungen der Hinterschenkel“, „ruckhaft-rasche Bewegungen des ♂ auf dem ♀“.

Summary

1. The species which I studied and compared which each other 1953—57 (6 Catantopinae and 1 Oedipodinae) showed — when in a “state of low activity” (C) — two kinds of characteristic complex actions, which were repeated from time to time. A part of one of them is the “hindwing whirring” (“Unterflügelschwirren”), vibrations of the non opened hind wings.

2. Further common matters of behaviour were found in more or less all species (D). Their behaviour differs very much from the model of behaving known of Acridinae in Central Europe. There are named among others: sounds of mandibles with their plasticity, the high importance of the expressive gestures, effective in an optic way, the special activity of the females in the “before-mating behaviour”, the period of vacuum activity of females regarding the male, and expressive movements of the front leg or middle leg.

3. The “before-mating behaviour” and “mating behaviour” was investigated exactly, and is described for each species in a separate chapter (I). It is necessary to divide our Catantopinae into two “groups”. One of them, including *Schistocerca gregaria* Forsk. and *Nomadacris septemfasciata* Serv., has two sorts of expressions varying from species to species: a “main mating expression” (“Paarungs-Hauptäußerung”) and a “secondary mating expression” (“Paarungs-Nebenäußerung”). The first expression is the most ritualized one in each species (E). — *Tylotropidius speciosus* Walk., representing the other “group”, shows instead of that several utterances of another kind (F).

4. The Comstock-Kellogg-glands of the females of the Catantopinae were observed with all our Catantopines for the first time and on several occasions when turning out (G, I).

5. The Oedipodine *Locusta migratoria migratorioides* R. et F., which was investigated in order to compare it with our Catantopines, shows among others: "stridulation sound", "soundless up-down-movements of the hind femora", "rapid jerking movements of the male on the female" (H, I).

L. Literaturhinweis

Aus dem sehr umfangreichen Schrifttum, das berücksichtigt wurde, können hier aus Raumgründen nur einige der wichtigeren Arbeiten genannt werden.

- ALBRECHT, F. O.: The breeding of the Red Locust in captivity. I. R. L. C. S. Abercorn, N. Rhodesien, 1953.
- BOLDYREV, B. TH.: Spermatophore fertilization in the Migratory Locust (*Locusta migratoria* L.). Rev. appl. Entom., Serie B, 4, 1929.
- CHOPARD, L.: La Biologie des Orthoptères. Paris 1938.
- Faune de France. 56. Orthoptéroïdes. Paris 1951.
- EL-ZOHEIREY, M. S.: The life history, habits and methods of control of the Egyptian Grasshopper *Anacridium aegyptium* L. Proc. 4. Int. Loc. Conf. Cairo, Apr. 22, 1936.
- FABER, A.: Die Bestimmung der deutschen Geradflügler (Orthopteren) nach ihren Lautäußerungen. Z. wiss. Insektenbiol., Bd. 23, 209—234. Berlin 1928.
- Die Lautäußerungen der Orthopteren I. Z. Morphol. Ökol. Tiere 13. Berlin 1929.
- Die Lautäußerungen der Orthopteren II. Z. Morphol. Ökol. Tiere 26, 1932.
- Die Laut- und Bewegungsäußerungen der Oedipodinen. Z. wiss. Zool. (A) 149. Leipzig 1936.
- Eine bisher unbekannte Art der Lauterzeugung europäischer Orthopteren: Mandibellaut von *Caliptamus italicus* L. Z. Naturf. 4b. Tübingen 1949.
- Ausdrucksbewegung und besondere Lautäußerung bei Insekten als Beispiel für eine vergleichend-morphologische Betrachtung der Zeitgestalten. Verh. Dt. Zool. Ges. in Freiburg 1952. Leipzig.
- Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler) I. Mitt. Staatl. Museum Naturk. Nr. 287. Stuttgart 1953.
- Über den Aufbau von Gesangsformen in der Gattung *Chorthippus* Fieb. (Orthoptera). Stuttg. Beiträge z. Naturk. (Staatl. Mus. Naturk.), Nr. 1. Stuttgart 1957.
- Über parallele Abänderungen bei Lautäußerungen von Grylliden. Desgl. Nr. 2, 1957.
- FEDOROV, J. H.: Studies in the copulation and oviposition of *Anacridium aegyptium* L. Trans. Entom. Soc. London, 75, 1927.
- GOLDING, F. D.: On the ecology of Acrididae near Lake Chad. Bull. Ent. Res. 25, 1934.
- GÖTZ, B.: Die Sexualduftstoffe an Lepidopteren. Experientia Bd. 7, 1951.
- HENRY, G. M.: Three remarkable stridulatory mechanisms in Acrididae (Orthoptera). Proc. R. Entom. Soc. London, 16, 1941.
- JACOBS, W.: Einige Beobachtungen über Lautäußerungen bei weiblichen Feldheuschrecken. Z. Tierpsych. 6, 1944.
- Vergleichende Verhaltensforschung bei Feldheuschrecken. Verh. Dt. Zool. Ges., Kiel, 1948.
- Beobachtungen an der Heuschrecke *Caliptamus italicus*. Natur und Volk 79, 1949a.
- Über den Weibchengesang bei Feldheuschrecken. Verh. Dt. Zool. Ges., Mainz, 1949b.
- Über Lautäußerungen bei Insekten, insbesondere bei Heuschrecken. Entomon 1, 1949c.
- Die Eiablage bei *Euthystira brachyptera* (Orth., Acrid.). Entomon 1, 1949d.
- Vergleichende Verhaltensstudien an Feldheuschrecken (Orthoptera, Acrididae) und einigen anderen Insekten. Verh. Dt. Zool. Ges., Freiburg, 1952.
- Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Z. Tierpsych. Beiheft 1, 1953.
- Über regionale Unterschiede des Verhaltens bei Feldheuschrecken. Bericht über die 8. Wanderversammlung Deutscher Entomologen. Berlin 1957.
- KIRBY, W. F.: Synonymic Catalogue of Orthoptera, I—III. London 1904—1910.
- LAUB-DROST, I.: Siehe FABER, A., 1957, Nr. 2 (S. 6).
- NORRIS, M. J.: Sexual Maturation in the Desert Locust (*Schist. greg.* Forsk.). Anti-Loc. Bull. 18, 1954.
- Influence of photoperiod on imaginal diapause in Acridids. Nature, 181, London 1958; ref. Acridiol. Abstr. Nr. 2214.
- POPOV, G. B.: Notes on the behaviour of swarms of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) during oviposition in Iran. Transact. R. Entom. Soc. London, 105, 1954.
- RAINEY, R. C., WALOFF, Z., BURNETT, G. F.: Field studies on factors affecting the movements of adult Red Locusts in an outbreak area. (Unveröff.; Typescript) 1956.
- TINBERGEN, N.: The study of instinct. Oxford 1951.
- UVAROV, B. P.: Locusts and Grasshoppers. London 1928.
- Recent advances in Acridology: Anatomy and Physiology of Acrididae. Trans. R. Entom. Soc. London, 99, 1948.
- The aridity factor in the ecology of locusts and grasshoppers of the Old World. Paris, UNESCO, NS/AZ/204, 1955.

- VARDE, V. P.: Contribution à l'étude morphologique et éthologique des Orthoptères Acrididae. Bull. Soc. Zool. Fr. 54, 1929.
- VARLEY, G. C.: Unusual methods of stridulation in a cicada (*Clidophleps distant* [van D.]) and a grasshopper (*Oedaleonotus fuscipes* Scud.) in California. Proc. R. Entom. Soc. London, Ser. A, 14, 1939.
- Mandibular stridulation in nymphs and adults of *Locusta migratoria* L. (Orth., Acrid.). Entom. Mon. Mag. Lond. 87, 1951.
- WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl. Stuttgart 1954.
- WEIS-FOGH, T.: An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight in locusts. Nature, London, 164, 1949.

Anhang

Einige Meß- und Zählergebnisse zu wichtigeren der aufgeführten Äußerungen

Von den sehr zahlreich durchgeführten Messungen und Zählungen an allen Äußerungen kann hier nur ein Teil (und dieser stark gekürzt) gebracht werden. Der Auszug bezieht sich vor allem a) auf die Anzahl der aufeinanderfolgenden (gereihten) Bewegungen bzw. Laute je „Gruppe“ und b) auf die Frequenz.

A. Catantopinen

Zuckäußerung. a) Anzahl der einzelnen Bewegungen je Gruppe bei ♀♀: *Anacridium* 1—5 (über 10); *Acanthacris* bis 18; *Ornithacris* (1—)3—10(—19); *Tylotropidius* 1—3(—10). *Schistocerca*: Bewegungen oft nicht in Gruppen, sondern in ununterbrochenen Folgen von ½ Sekunde bis 2(—10) Minuten, mit kleinen Unterbrechungen sogar bis 20(—40) Minuten Dauer. *Nomadacris*: ähnlich „*Schistocerca*“, jedoch längere Folgen weniger oft und höchstens ein paar Minuten hindurch. — b) Frequenz: *Nomadacris* 1,2—2,2(—5) auf 1 Sekunde; *Anacridium* 1—8; *Acanthacris* 2,5—10; *Ornithacris* (1—)3,3—8(—10); *Schistocerca* (2—)4—10(—15).

PHÄ *Schistocerca* siehe LAUB-DROST in Z. Tierpsych. 1960; Ansatz zum „Flügelschlagen im Sitzen“ vor oder auch statt der PHÄ, wobei sich die Flügelpaare in variablem Maße öffnen: a) 1—6, meist 2. In einem Sonderfall bei einem von vorn aufgesprungenen und so nicht zur Vereinigung gelangenden ♂: Verhältnis von Ansatz zum Flügelschlagen zur PHÄ wie 54:10 innerhalb von 2 Stunden. Dauer: Bruchteil einer Sekunde. — *Nomadacris*: ohne Unterbrechung 1—135 Stridulationsbewegungen (ein Hinterbein); b) (5—)3,3—<1 (ein Hinterbein). — *Acanthacris*: lauthaftes Hinterschienenausschnellen (ein Hinterbein): a) (4—)7—11; b) 3,3—5; stärkerer Erregung entsprachen höhere Amplitude der Auf-Abbewegungen des Schenkels sowie höherer Grad des Schienen-Abspreizens, zum Teil auch längere Gruppen. — *Ornithacris*: lauthaftes Hinterschienenausschnellen (ein Hinterbein): a) 2—8; b) 5—6,6. Anzahl der Gruppen vor dem Mittelteil (1—)3—6(—8), nach dem Mittelteil 2—8(—11). Dauer des „Flügelschlagens im Sitzen“: 3—11,2 Sekunden. Kleinamplitudige Ab-Aufbewegungen der Hinterschenkel: a) 8—26; b) 2—3. — *Anacridium*: Ansätze zum „Flügelschlagen im Sitzen“: a) 4—14(—32); b) 1—5. Lauthaftes Hinterschienenausschnellen: a) (2—)4—10(—16); b) 2,8—8,4; Schienenabwinkeln pro Schenkelbewegung: um 20—30(90)°.

PNÄ *Schistocerca* ♂♂: Hinterbeinbewegungen (ein Hinterbein): a) meist 2—10; 1 Bewegung in (1—)2—6(—10) Sekunden. — *Acanthacris*-♀♀: Anzahl ununterbrochener Auf-Abbewegungen (ein Hinterschenkel) ½—4; Anzahl des Schienen-Abspreizens pro Schenkelbewegung 1—4; z. B. 1 alternierende Schenkelbewegung in 3 Sekunden. — *Anacridium*-♂♂: a) für beide Hinterbeine zusammen bis 3 (4). Dauer einer Hinterbeinbewegung im Herbst 3—10,5 Sekunden, im Frühjahr 1—2 Sekunden. Anzahl des Hintertarsenschüttelns pro Beinbewegung im Herbst (3—)6—14, im Frühjahr (4—)7—20. Intentionshafte Bewegungen (siehe S. 17) eines Hinterbeines (Frühjahr) bis 30.

Tylotropidius: Mandibellaute bei stärkster Paarungserregung: ohne Unterbrechung 1—30(—50); b) 1,2—5 Sekunden; Amplitude der Mandibelbewegungen dabei sehr gering, zum Teil mit bloßem Auge nicht zu erkennen. — Hinterschenkelvibrieren bei ♀♀: Dauer eines Hinterschenkelvibriens (0,6—)1—2(—2,8) Sekunden; Anzahl von Vibrier-Äußerungen in einer Folge: 10 in etwa 8,5—25 Sekunden. — Winkgebärde der Hinterbeine bei ♀♀: von 1 einzelnen Bewegung bis zu ununterbrochener Folge von 10 Minuten.

Schaukelbewegungen: *Tylotropidius*: a) bis zu 3 (Hin + Her als 1 gezählt); z. B. 1,5 Bewegungen in 7 oder 12 Sekunden. — *Anacridium*-♀♀: a) bis >23; b) (0,6—)1—1,5. — *Acanthacris*-♀♀: a) 1—10; b) um 1/sec.

Ausstülpen der Comstock-Kellog-Drüsen: a) meist 15—35; b) 0,2—0,6 pro Sekunde; Dauer der Gesamtaußerung 20—60 Sekunden (10 Minuten!).

B. Oedipodinen: *Locusta*

Stridulationslaut: Anzahl der Einzellaute darin 3—8(—16); b) etwa 10(—16); Amplitude der Hinterschenkelbewegungen sehr klein bis über 20°. — Lautlose Auf-Abbewegungen der Hinterschenkel: a) beim ♂ (1—)2—16, ♀ meist 1—3. b) 1,1—1,6 (♂). — Ruckhaft-rasche Bewegungen des ♂ auf dem ♀: a) 5—25; b) 5—7.

Anschrift der Verfasserin: I. Laub-Drost, Hamburg 20, Husumer Straße 35



Abb. 1. *Nomadacris septemfasciata* Serv. ♂ beim „Flügelschlagen im Sitzen“. Man beachte das leicht angehobene Hinterbein mit angelegter Schiene, das erhobene Abdomen, den leicht vorgereckten Kopf. — S. 6. Vergr. etwa 6 : 5.



Abb. 2. *Nomadacris septemfasciata* Serv. in Kopula, ♂ stridulierend (PHÄ). — S. 8 f. Vergr. etwa 4 : 3.

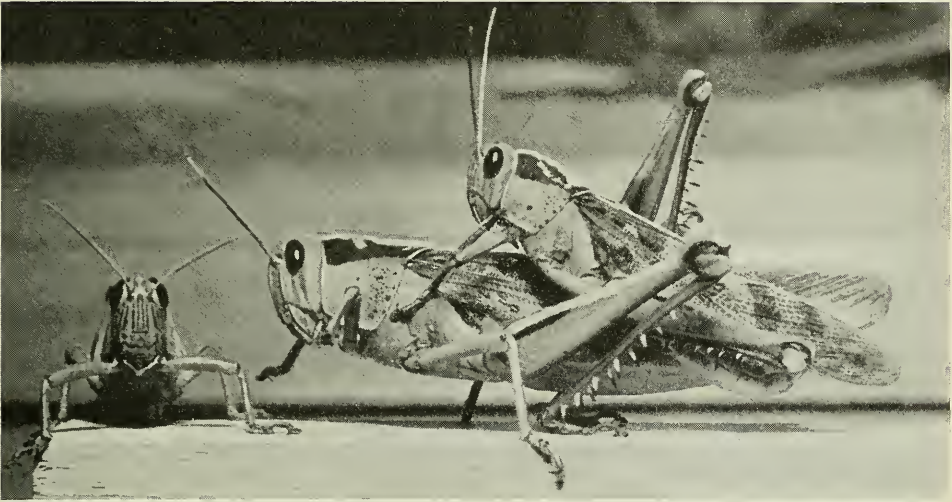


Abb. 3. *Acanthacris ruficornis fulva* Sjöst. in Kopula, ♂ in Bereitschaftsstellung zur Paarungs-Haupt-
äußerung (PHÄ). Davor ein störender Artgenosse. — S. 9. Etwa natürliche Größe.



Abb. 4. *Acanthacris ruficornis fulva* Sjöst. ♀ bei der Paarungs-Nebenäußerung (PNÄ) vor pas-
sivem ♂ (links). — S. 9. Vergr. etwa 6 : 5.

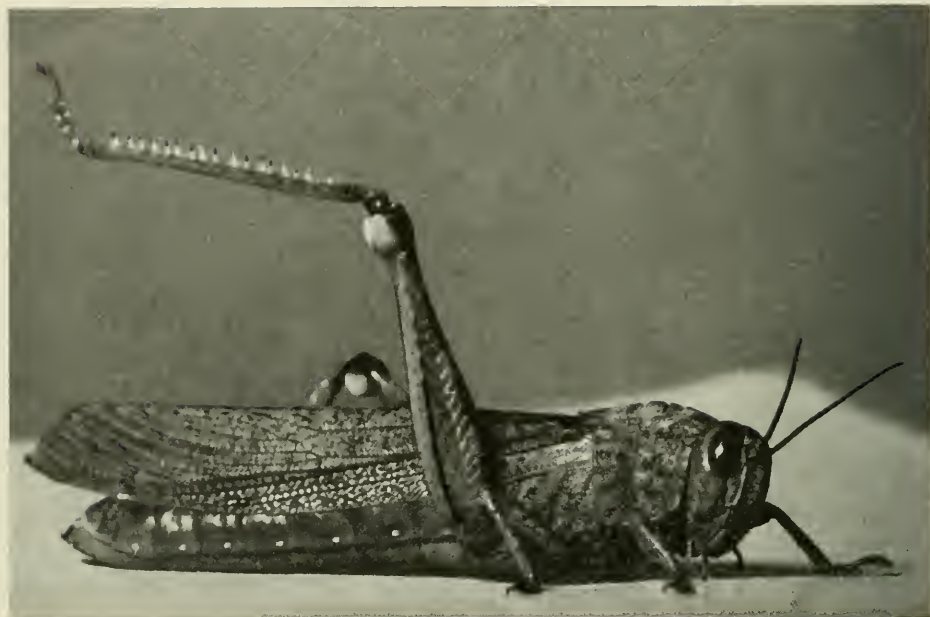


Abb. 5. *Anacridium aegyptium* L. ♀ bei der Paarungs-Nebenäußerung (PNÄ) 22. V. 1954. — S. 10. Vergr. etwa 10 : 7.

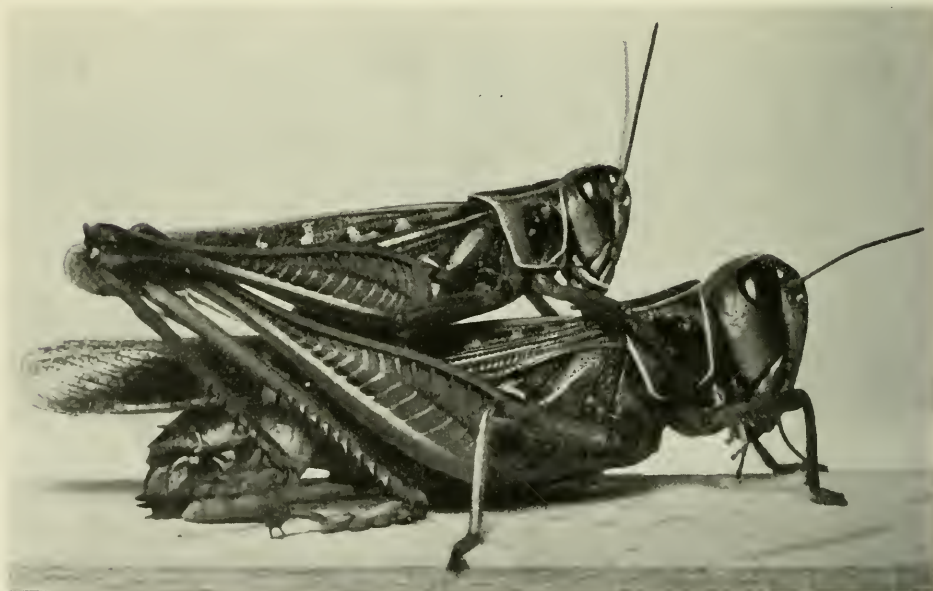


Abb. 6. *Tylotropidius speciosus* Walk. in Kopula. Die Haltung der Hinterbeine des ♂ ist völlig anders als bei den Arten der „Catantopinen-Untergruppe mit PHÄ“, nämlich indifferent, ohne Anzeichen einer Bereitschaftsstellung. — S. 10 f. Etwa 2fach vergrößert.

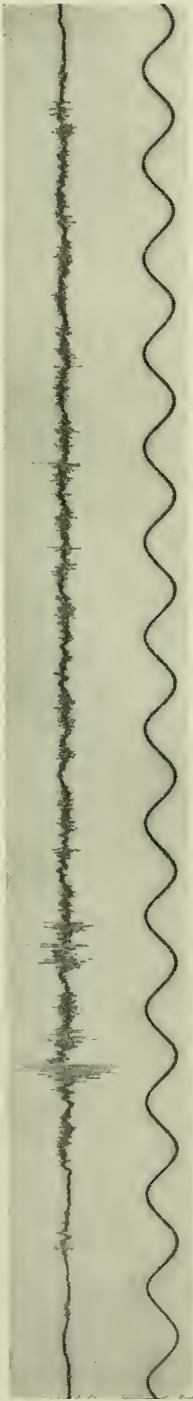
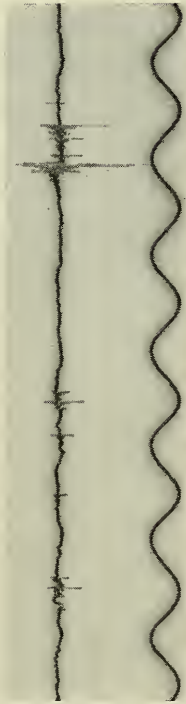


Abb. 7. Oszillogramm eines „Unterflügelchwirrens“ (siehe S. 3) von *Nomadacris septemfasciata* Serv. ♀. Von links nach rechts zu lesen. Zeitmarkierung: $\frac{1}{50}$ Sekunde. Streifengeschwindigkeit 63,5 cm in der Sekunde. (Leichte Unregelmäßigkeiten der 0-Linie hängen nicht mit Lautformen zusammen.) Nähere Erläuterungen siehe LAUB-DROST, Z. Tierpsychol. 1960.

Abb. 8—11. Oszillogramme von Mandibellauten von *Nomadacris septemfasciata* ♀ (siehe S. 5; technische Angaben wie bei Abb. 7). Mandibellaute vom Beobachter zu hören als:



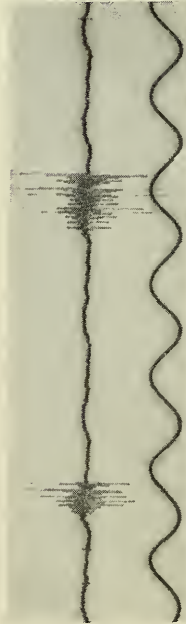
„Knicklaut“

8



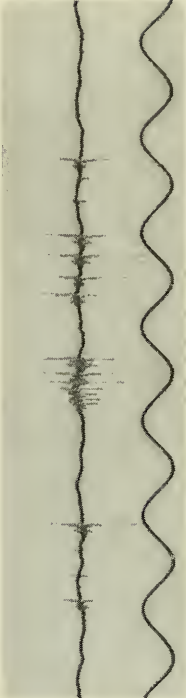
einteilig „reibend“

9



10

noch deutlich zweiteilig „reibend“, obschon mit dichter Folge der beiden Teile



11

undeutlich mehrteilig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1959

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Laub-Drost Ingrid

Artikel/Article: [Verhaltensbiologie, besonders Ausdrucksäußerungen \(einschließlich Lautäußerungen\) einiger Wanderheuschrecken und anderer Orthopteren \(Orthopt., Acrid.: Catantopinae und Oedipodinae\). 1-27](#)